Über den Verschluß der fötalen Augenbecherspalte, die Entwicklung der Sehnerveninsertion und die Anlage des Pecten bei Vögeln.

Von
C. Lindahl und A. Jokl.

(Aus dem Anatomischen Institute der Universität Upsala. [Vorstand: Prof. J. A. Hammar].)

Mit 69 Textabbildungen.

(Eingegangen am 19. Juli 1921.)

Inhalt.

Einleitung (S. 227).	Passer dom.:
Frühere Untersuchungen (S. 228).	Stadienbeschreibung (S. 284).
Eigene Untersuchungen:	Zusammenfassung (S. 296).
Allgemeines (S. 234).	Gallus dom.:
Podiceps crist.:	Stadienbeschreibung (S. 302).
Stadienbeschreibung (S. 236).	Zusammenfassung (S. 318).
Zusammenfassung (S. 251).	Zusammenfassung der Hauptresultate (S. 325).
Anas dom.:	Kritik der früheren Untersuchungen (S. 335).
Stadienbeschreibung (S. 260).	Ergebnisse (S. 340).
Zusammenfassung (S. 277).	

Einleitung.

Die vorliegende Arbeit ist gedacht als der erste Teil einer die verschiedenen Wirbeltierklassen umfassenden Darstellung über den Verschluß der fötalen Augenspalte und die Entwicklung der mit dieser in Zusammenhang stehenden Bildungen (Pecten, Campanula usw.) und der Sehnerveninsertion. Aus diesem Grunde gehen wir hier sowohl bei Anführung der Literatur als auch bei der Darstellung der eigenen Untersuchungsergebnisse ausschließlich auf die Vögel ein und lassen vergleichend anatomische Betrachtungen der Verhältnisse hier mit denen anderer Wirbeltiere vorläufig beiseite.

Zunächst einige Worte über das Pecten des erwachsenen Vogelauges: Es ist bekannt, daß am Auge des erwachsenen Vogels der Sehnerv nicht mit kreisförmiger Fläche am Bulbus inseriert, sondern daß die an der ventralen Bulbuswand gelegene Ansatzfläche ein langgestrecktes, mit ihrer Längsachse meridional gestelltes Oval bildet. Entsprechend dieser Ansatzfläche erscheint der Sehnerv in seinem distalsten Teile plattenförmig verbreitert. Natürlich hat auch der Sehnerveneintritt oder die Papilla nervi optici eine langgestreckte Form. Zu dieser ziehen die Nervenfasern aus der Retina bündelweise von beiden Seiten her und lassen an ihrer Vereinigungsstelle eine langgestreckte Einsenkung zwischen sich frei, die der Excavatio physiologica papillae n. opt. bei Säugetieren entspricht. Aus dieser Einsenkung erhebt sich ein plattenförmiges, vielfach ge-

faltetes, bei verschiedenen Arten verschieden weit frei in den Glaskörperraum hineinragendes Organ: das Pecten. Es besteht aus zahlreichen, stark pigmentierten Zellen, die neuerdings (Blochmann und v. Husen 1911, v. Husen 1913) als Gliazellen identifiziert wurden und aus zahlreichen Gefäßen, welche alle aus dem „Basalgefäß“ des Pecten stammen, das an der Pectenbasis in der Mulde zwischen den Sehnervenfasern gelegen ist.

Sehnerveninsertion und Pecten nehmen, wie ebenfalls bekannt ist, einen Teil des Gebietes ein, in welchem sich in früheren Entwicklungsstadien die fötale Augenbecherspalte befand. Was die Sehnerveninsertion betrifft, so hat dieses Verhalten nach Froriep (1906) seinen Grund darin, daß die Becherspalte überhaupt zu dem Zwecke entsteht, um als Bahn für die Sehnervenfasern bei ihrem Wege vom Auge zum Gehirn zu dienen („der Lichtrezeptionsapparat hält sich den kürzesten Weg zum Zentralorgan offen“ [S. 231]).

Frühere Untersuchungen über den Verschluß der Augenbecherspalte und die Bildung des Pecten.

Nahezu alle Untersucher brachten die Pectenbildung mit der Becherspalte in Zusammenhang. Die erreichten Resultate lassen sich in zwei Gruppen einteilen; die älteren Untersucher faßten das Pecten als ein Produkt des Mesoderms auf¹⁾, während es sich nach den neueren Untersuchungen aus dem Augenbecher entwickeln sollte, also ektodermaler Natur sei.

Die Befunde der älteren Autoren (Huschke 1827, Remak 1851, Lieberkühn 1872, Mihalkowics 1873, Beaugregard 1876, Kessler 1877) lassen sich kurz folgendermaßen zusammenfassen. Die Augenbecherspalte schließt sich zuerst längs eines kleinen, distalen Abschnittes und bleibt in ihrem größeren, proximalen Teile offen. In diesen schiebt sich Mesoderm ein und dieses Mesoderm ist die Grundlage für das Pecten. Über den Verschluß der Becherspalte in diesem Gebiete gehen die Angaben auseinander. Nach den einen Autoren wird die mesodermale Pectenanlage durch in den offenen Spaltenteil einwachsende Nervenfasern allmählich von dem Mesoderm ventral vom Augenbecher getrennt und die Spalte so verschlossen (Mihalkowics), während nach Kessler sich die Becherspalte überhaupt nicht schließt, sondern zeitlebens durch das Pecten offen gehalten wird.

Da diese älteren Arbeiten von den neueren Untersuchern (Bernd 1905, v. Husen 1913) mehrfach kritisiert wurden und ihre Unrichtigkeit erwiesen wurde, glauben wir hier nicht näher auf dieselben eingehen zu müssen und verweisen diesbezüglich auf die Arbeiten dieser Autoren.

Zu der älteren Gruppe müssen wir auch die Darstellung der Pectenentwicklung durch Froriep (1906) in Hertwigs Handbuch der Entwicklungsgeschichte (2. Bd., 2. Teil) rechnen. In offenkundiger Unkenntnis der Arbeiten Parreids (1901) und Bernds (1905) leitet auch er noch wie die älteren Autoren das Pecten vom Mesoderm ab. Da v. Husen (1913) Frorieps Darstellung unberücksichtigt gelassen hat, so soll hier ihr Inhalt kurz angegeben werden:

¹⁾ Eine Ausnahme bildet die Arbeit Denissenkos (1881), welcher auf Grund seines Studiums der Gefäßverhältnisse bei dem erwachsenen Organ einen Zusammenhang des Pecten mit der Chorioidea ablehnt und dieses der Retina zurechnet.

Nach Froriep finden wir (S. 251) das Augenbechergefäß bei Hühnerembryonen des 5. Tages noch unterhalb der Höhe, in der die Spaltenlippen aneinandertreten. Von der Mitte oder dem Ende des 5. Tages ab findet man es oberhalb dieser Linie: es ist jetzt, umgeben von Mittelblattgewebe, ins Innere des Bechers aufgenommen und stellt hier in der Furche, welche die Spaltenlippen miteinander bilden, einen flachen Wulst dar. Im Laufe des 6. Tages erhebt sich dieser Wulst und wird zu einer planparallelen Platte, die an ihrer Basis durch die Becherspalte mit dem umgebenden Bindegewebe zusammenhängt. Das Augenbechergefäß erhält sich an der Basis der Platte. Es verläßt den Augenbecher am Rande der Pars ciliaris.

Vom 7. Bebrütungstage an kommt es zu einer enormen Zunahme der Nervenfasern, welche die Fächeranlage von den Spalträndern abdrängen und so teilweise in die Fächerbasis zu liegen kommen. „So kommt allmählich das eigentümliche Verhalten zustande, daß der Fächer aus dem Sehnerven hervorgewachsen scheint, während in Wirklichkeit der Sehnerv durch sein excessives Dickenwachstum den ganzen vom Fächer offen gehaltenen Abschnitt der Becherspalte mit in Beschlag genommen hat. Das Augenbechergefäß bewahrt seine Lage in der Basis des Fächers und ruht hier nun in der Rinne zwischen den Opticusfasern. Über der Arterie erhebt sich die Platte des Fächers. Diese wird in geringer Höhe plötzlich dünner: auf einem dickeren Sockel erhebt sich dann der Hauptteil als gleichmäßig dünne Wand“ (S. 251/52).

In einer kürzlich erschienenen Arbeit über die Entwicklung des Auges und seiner Anhangsgebilde bei *Passer domesticus* von J. R. Slonaker (1921) widmet der Verf. auch der Entwicklung des Pecten ein kurzes Kapitel. Das Referat hierüber sei hier eingereiht, da Slonaker im Anschluß an ältere Autoren, vor allem an Frorieps Darstellung, das Pecten als ein mesodermales Gebilde auffaßt.

Nach Slonaker erscheint das Pecten bei 7 Tage alten Sperlingsembryonen zuerst in Form einer kleinen Zellmasse, die von einem Blutgefäß begleitet ist. Die Zellen sind undifferenziert und ähneln stark den Mesodermzellen, welche das Auge umgeben. „In other words, the cells of the mesoderm seem to be flowing into the eye-chamber, apparently through the chorioid fissure. Some of the indifferntiated chorioid cells may be included in this migration, but there is no evidence in the sections at hand of any of the retinal cells taking any part in the formation of the pecten. The ungrating cells and the retinal cells are quite different in appearance and in their ability to take the stain. In my opinion, the pecten is formed by the mesoderm.

Die neueren Autoren, auf deren Untersuchungen sich unsere heutige Kenntnis von der Entwicklung des Pecten gründet, leiten dieses, wie schon erwähnt wurde, vom Augenbecher ab. Der erste, der dieser Auffassung deutlichen Ausdruck gibt, ist Nußbaum (1899 [nicht, wie v. Husen erklärt, Parreidt]).

Nußbaum sagt (S. 11) „Bei ... Vögeln richten sich die vorher klaffenden Ränder des Augenspaltes auf und wachsen gegen das Augeninnere vor, um ... das Pecten zu erzeugen“.

Nußbaum hat diese seine Entdeckung selbst nicht weiter verfolgt, sondern das Thema seinem Schüler Bernd überlassen, wie dieser einleitend angibt (s. u.).

Offenbar ohne Kenntnis der Angabe Nußbaums gelangte Parreidt (1901) ebenfalls zur Auffassung einer ectodermalen Entstehung des Pecten, die jedoch von der Vorstellung, die Nußbaum über die Pectenbildung hat, wesentlich verschieden ist. Parreidt untersuchte das Auge von *Eudytes chrysocome*. Beim Studium von Embryonen dieser Tierart fiel ihm auf (S. 23), daß die Bilder, die er hier fand, mit den bisher über die Entwicklung des Pecten veröffentlichten nicht übereinstimmten. Um zu entscheiden, ob es sich nicht um den Pinguinen eigentümliche Verhältnisse handelt, untersuchte Parreidt daraufhin die Entwicklung des Pecten bei Hühnerembryonen. Er erhielt hier die gleichen Befunde wie bei *Eudytes*. Am 4. Bebrütungstage erhebt sich bei Hühnerembryonen über dem schon deutlich erkennbaren Opticus eine kleine Leiste, die sich auf Querschnitten als kleines Dreieck darstellt, dessen Zellen denen der Retia gleichen. Am 5. Tage bildet das Pecten einen kleinen Zapfen. Vom 6. Tage an beginnt das Pecten schneller zu wachsen usw.

Auf Grund dieser Befunde glaubt Parreidt schließen zu dürfen, daß der Kamm weder ein Teil, noch ein Anhangsgebilde der Chorioidea ist, sondern seinem Ursprung nach der Retina zugerechnet werden muß. In seiner Zusammenfassung (S. 25) erklärt er: „Der Pecten entsteht nicht als Teil oder Anhang der Chorioidea, sondern aus Zellen, die denen der Retina völlig gleichen“.

Die Arbeit Parreidts hat in der Literatur wenig Beachtung gefunden. Bernd (1905) kennt sie überhaupt nicht. v. Husen (1913) nimmt bei ihren Untersuchungen keine Rücksicht auf dieselbe und Franz (1913) fertigt sie nur mit ein paar Worten ab. Als die wichtigsten Arbeiten über die Entwicklung des Pecten gelten die Bernds (1905) und v. Husens (1913).

Bernd hat, wie schon erwähnt, von seinem Lehrer Nußbaum die Aufgabe bekommen, die von letzterem gemachte Entdeckung, daß das Pecten aus den Rändern der Augenbecherspalte entstehe, näher zu verfolgen. Als Material verwendete Bernd Hühnerembryonen (12 Schnittserien im Alter von $4^d 6^h$ bis zu 15^d). In seiner Beschreibung berücksichtigt er nur jene genauer, die normal auf die Längsrichtung der Becherspalte, bzw. des Pecten geschnitten waren.

Nach Bernd steht die Augenbecherspalte in jüngeren Stadien ($4^d 6^h$, $4^d 13\frac{1}{2}^h$, $4^d 22^h$) zum größten Teile offen und ist nur auf einer kurzen Strecke distal geschlossen. Ein Mesodermkeil schiebt sich zu dieser Zeit in den offenen Teil der Spalte ein. In einem späteren Stadium ($5^d 6^h$) findet er, daß die Ränder der Augenbecherspalte sich zu beiden Seiten dieses Mesodermkeiles hinaufgeschoben haben und am weitesten proximal über den freien Rand derselben miteinander verwachsen sind. Dadurch ist proximal ein Tunnel von Ektoderm über dem Mesodermkeil entstanden, der aus den Rändern der Augenbecherspalte gebildet wird. Dieser Tunnel ragt in Form einer Leiste in die Augenbecherhöhle hinein und stellt die erste Anlage des Pecten dar. Die Tunnelbildung schreitet sodann distalwärts fort; dabei verschwindet das Mesoderm gleichzeitig aus der Tunnelhöhle, um hier einer mit dem äußeren Augenbecherblatt zusammenhängenden Zellgruppe Platz zu lassen, die der Anlage des Becherstiels entspricht. Bei einem Stadium von $6^d 15\frac{1}{2}^h$ ist die Tunnelbildung über eine Strecke fortgeschritten, die der proximalen Hälfte des Mesodermkeiles entspricht, wobei der letztere hier fast vollständig verschwunden ist, so daß die Pectenanlage

hier nahezu ausschließlich ektodermal ist. An der Stelle des verschwundenen Mesodermkeils ist hier wieder der früher erwähnte Wulst des Opticusstiels vorhanden. Für dieses Stadium macht Bernd auch einige Angaben über den histologischen Bau der Pectenanlage. Er findet, daß die Pigmentierung in den Zellen des Pigmentblattes dort, wo die Augenspaltränder sich aufzurichten beginnen, verschwunden ist, während die Zellen der ektodermalen Deckhülle (der Pectenanlage) viel weniger intensiv gefärbt erscheinen, was nach Bernd darauf beruht, „daß die Zellen der Retina weit dichter stehen, die Kerne näher aneinander liegen wie im Pecten, wo die reihenweise Anordnung der Zellagen, wie man sie beim innern Blatt der Augenblase um diese Zeit beobachtet, einem regellosen Durcheinander Platz gemacht hat“ (S. 32). Die Sehnervenfasern treten in diesem Stadium nicht, wie Kessler u. a. meinten, durch die Augenspalte zur Retina, sondern laufen vom Opticusstiel aus in den Augenblasenblättern parallel mit der Spalte linsenwärts, dann und wann Bündel aus diesen heraussendend, wodurch die Trennung des Pecten von dem Retinalteil der Augenblasenblätter vorbereitet wird.

Bei einem 7^d alten Stadium ist die Tunnelbildung in distaler Richtung über den ganzen Mesodermkeil fortgeschritten, so daß dieser vollständig vom Ektoderm überwachsen ist. Das Pecten selbst ist höher und breiter geworden, die Differenzierung zwischen den Pectenellen und den Retinazellen ist schärfer und die Pectenanlage ist durch die vermehrten Nervenfasern deutlich von der Retina abgegrenzt. Das Mesoderm im Tunnel nimmt proximalwärts gegen den Opticus hin an Breite und auch an Höhe ab und ist ungefähr von der Mitte des Pecten an zu einer schmalen Zunge reduziert.

Bei einem Stadium von 7^d 16^b bildet das Pecten im Querschnitt einen sehr dünnen Zapfen und Mesoderm und ektodermale Deckschicht gehen unregelmäßig ineinander über und sind nicht mehr so deutlich getrennt wie in jüngeren Stadien. Am Rande des Zapfens (Pecten) stehen die Kerne dichter als in seiner Mitte, namentlich an der Basis, wo viel Mesoderm liegt.

v. Husen (1913) untersuchte 34 in Serie geschnittene Hühnerembryonen in einem Alter von 48^h—19^d 1^h.

In jungen Stadien (58^h, 61^h, 3^d 22^h) findet v. Husen (S. 237) Mesoderm in die Augenbecherspalte eindringen, welches allmählich durch Zellproliferation an Menge zunimmt und zu dem von Bernd beschriebenen Mesodermkeil wird, der sich über das ganze Gebiet der Becherspalte erstreckt. Später wird dieser Mesodermkeil in proximodistaler Richtung von den Rändern der Augenblasenspalte überwachsen, welche über demselben verschmelzen. Diese Überwachsung beginnt unmittelbar hinter dem Übergang des Augenblasenstiels in die sekundäre Augenblase. Da hier das Mesoderm nicht in die Augenbecherhöhle hineinragt, so ist der Ektodermtunnel nur niedrig. In den folgenden Stadien streckt er sich hier stark in die Höhe, während er distalwärts weiter vorwächst. Bei einem Stadium von 5^d sind die Ränder der offenen Spalte etwas „aufgebäumt“ (diesen Ausdruck hat v. Husen von Bernd entlehnt; gemeint ist damit, daß die Becherspaltränder gegen das Becherinnere zu eingebogen sind). Diese Einbiegung ist am rostralen (nasalen) Rande stärker ausgesprochen als caudal (temporal). Außerdem ist dieser Rand gegen die Spalte zu mächtiger als sonst. In seinem

proximalen Teile wird er von Nervenfasern durchzogen, welche von der Retina kommen und zu dem noch weiter proximal gelegenen Augenblasenstiel ziehen.

Die Verschiedenheit in der Mächtigkeit der beiden Spaltränder wird in späteren Stadien noch mehr ausgesprochen. Bei einem Stadium von 7^d 1^h findet v. Husen die stärkere, „lappenartige“ Verdickung des rostralen Spaltrandes dem caudalen gegenüber scharf hervortretend. (Offenbar befindet sich hier auch im Bereiche des caudalen Randes ein solcher Lappen, der jedoch schwächer ist als der rostrale.) Durch diese beiden Lappen nehmen die Nervenfasern aus der Retina ihren Verlauf zum Becherstiel. Weiter distal sind die Ektodermklappen an beiden Seiten gleich mächtig; die Nervenfaserbildung ist so weit noch nicht vorgedrungen. v. Husen faßt diese beiden Lappen als Bahn für den vorwachsenden Opticus auf. Demnach wäre also die Opticusanlage distal zweigeteilt und zerfiel in eine mächtigere rostrale und eine schwächere caudale Portion, zwischen die sich der Mesodermkeil einschiebt. Diese Zweiteiligkeit verschwindet ganz allmählich im Laufe der Entwicklung von proximal nach distal, Hand in Hand mit dem Verschwinden des Mesodermkeiles. Es geht also nach v. Husen „der Sehnerv im Vogelaug nicht nur aus dem Augenblasenstiel hervor, sondern sein distaler, unterhalb des Pecten verlaufender Abschnitt entwickelt sich in dem beim Verschmelzen der Augenblasenblätter gebildeten Gewebe“ (S. 241). Frorieps Auffassung, daß der Sehnerv bei Vögeln „einen mehr oder weniger ausgedehnten Abschnitt der Augenbecherspalte in Anspruch nimmt und diesen dadurch dauernd offen erhält“, wäre nach v. Husen dahin zu berichtigen, „daß gerade der Sehnerv den Verschuß der Spalte bildet, da er hier innerhalb der geschlossenen Spaltränder entsteht“ (S. 241).

Die so viel stärkere Entwicklung des Ektodermklappens am rostralen Spaltenrande erklärt es nach v. Husen zugleich, warum der Opticus die Bulbuswand schräg durchsetzt.

Mit einigen Worten geht v. Husen sodann auf den Verschuß der Augenbecherspalte ein. v. Husen unterscheidet zwei Verschußgebiete: ein proximales, wo der Verschuß der Spalte in der von Bernd beschriebenen Weise durch die über dem Mesodermkeil verschmelzenden Spaltenränder, in proximo-distaler Richtung fortschreitend, vor sich geht. Dieser Verschuß beginnt also gleichzeitig mit der Pectenbildung — nach v. Husen bei einem 4^d 1^h alten Embryo. Das zweite Verschußgebiet nennt v. Husen das distale und bezeichnet damit die Strecke zwischen dem Pecten und dem nach Nußbaum bei manchen Arten (Huhn, Fasan) offen bleibenden Ciliarteil der Spalte. Hier verschmelzen die Spaltränder ohne Vorwölbung und Leistenbildung miteinander. Das auch hier durch die Spalte in die Augenhöhle hindurchtretende Mesoderm, welches in seinem unteren Teile schon vorher Rückbildung zeigt, wird dabei von seinem Mutterboden abgeschnürt. Der Verschuß vollzieht sich hier am 6.—7. Bebrütungstage, also bevor im ersten Verschußgebiet, d. h. im Pecten, die Verschmelzung der aufgewölbten Ränder sich völlig vollzogen hat. Von diesen zwei getrennten Verschußgebieten ist auch das Verhalten des in der ganzen Ausdehnung der Spalte angelegten Mesodermkeiles abhängig. Der proximale Teil desselben wird mit seinen Gefäßen in die Pectenanlage aufgenommen und durch die verschmolzenen Spaltenränder vom Glaskörperraum abgetrennt. Der distale Teil

im zweiten Verschlußgebiet verbleibt, von seinem Mutterboden getrennt, innerhalb des Glaskörpers und wird mit den reichlich in ihm entwickelten Hyaloidgefäßen allmählich rückgebildet.

Am 6.—8. Bebrütungstage nimmt die Pectenanlage an Ausdehnung und an Höhe zu. Ihr Gewebe ist von der Retina verschieden, es ist lockerer und die Kerne sind regellos angeordnet. Der eingeschlossene Mesodermkeil ist im proximalen Teile nur noch undeutlich zu unterscheiden. — Die Nervenfaserbildung schreitet distalwärts fort, so daß hier schon ein größerer Abschnitt des Pecten der Mulde aufsitzt, welche die beiderseits von der Retina kommenden Nervenfasern unter ihm bilden.

Bei einem Embryo von 7^d 11^h ist der proximale Teil des Mesodermteils bereits in seiner ganzen Ausdehnung vom Ektoderm überdeckt. Bei einem 8^d 2¹/₂^h alten Embryo ist die Bildung von Nervenfasern in Retina und Opticus bis ans distale Ende des Pecten vorgedrungen und die beiden aus der Verschmelzung der Spaltenränder hervorgegangenen Organe, Pecten und Opticus, sind dadurch histologisch von einander unterschieden.

Über das Schicksal des ins Pecten eingeschlossenen Mesoderms äußert sich v. Husen nicht mit Bestimmtheit, nimmt jedoch an, daß dasselbe mit Ausnahme der zur Gefäßbildung verwendeten Anteils resorbiert wird.

Der im Anfang, wie erwähnt, distal zweigeteilte Opticus wird nach und nach mit dem Verschwinden des Mesoderms einheitlich.

In einem kürzlich erschienen Aufsatz behandelt Mann (1921) den Verschluß der Becherspalte und die Entwicklung der Sehnerveninsertion und des Pecten beim Huhn. Mann findet, daß die Becherspalte bei jungen Hühnerembryonen ganz kurz und vertikal nach abwärts gerichtet ist. Während die Spalte sich mit zunehmendem Wachstum verlängert, schließt sie sich erst in ihrem mittleren Teile. Proximal bleibt sie zunächst offen, um gefäßführendes Mesoderm eintreten zu lassen, welches nach seinem Eintritt die Becherhöhle passiert und dieselbe durch den distalen, ebenfalls noch offenstehenden Teil der Spalte wieder verläßt.

Nach Mann geht das Wachstum der unteren (ventralen) Retinalwand in den Rändern der Becherspalte und ihrer nächsten Umgebung vor sich. Diese bilden zwei Fortsätze („Cornua“), von denen der malare (temporale) rascher wächst als der vordere (nasale). Die Folge davon ist, daß die anfangs, wie erwähnt, vertikal gestellte Spalte allmählich eine mit fortschreitender Entwicklung immer mehr ausgesprochene schiefe Richtung bekommt.

Im Bereiche der Spalte ist nach Mann das innere Retinalblatt ektropioniert, so daß es sich zu beiden Seiten derselben ein Stück weit über die Außenseite des Augenbechers erstreckt. Bei dem in proximodistaler Richtung fortschreitenden Verschlusse des proximalen, noch offenen Spaltanteils kommen diese ektropionierten Partien des inneren Retinalblatts zur Aneinanderlagerung. Dabei entstehen zwei Wülste, einer an der Außen- und einer an der Innenseite der Augenbecherwand. Der äußere dient zur Aufnahme der von der Retina zur Sehnerveninsertion ziehenden Nervenfasern und entspricht der Cauda nervi optici des erwachsenen Vogelauges; der innere Wulst wird zum Pecten. Da die Ektropionierung des inneren Blattes distal weniger stark ausgesprochen ist, kann es daselbst nur zur Bildung des inneren, nicht aber zur Entstehung des äußeren Wulstes kommen. Durch die beiderseits aus der Retina zum äußeren

Wulst wachsenden Nervenfasern wird der innere gleichsam abgeschnitten und die Pectenanlage kommt dadurch in die Einsenkung zwischen den von beiden Seiten her kommenden Nervenfasern zu liegen.

Die Zellen der Pectenanlage gleichen zu Beginn Spongioblasten, nach Abschneidung der Anlage nehmen sie ein mehr retikuläres Aussehen an. Das ganze erscheint wie ein loses Maschenwerk von Zellen und Fasern, welches an der freien, gegen den Glaskörper zu gewendeten Fläche von der Membr. lim. int. begrenzt wird. Mit fortschreitendem Wachstum wird das Pecten zu einem in den Glaskörper hineinragenden Septum¹⁾.

Einen ziemlich breiten Raum nimmt in den meisten Arbeiten über die Pectenentwicklung die Beschreibung der Gefäßverhältnisse des embryonalen Pecten ein. Da wir bei unserer Untersuchung auf die Pectengefäße nicht näher eingegangen sind, sondern diesbezügliche Befunde nur nebenbei erwähnt haben, so glauben wir von einem Referieren der recht verschiedenen Auffassungen über die Pectengefäße absehen zu können und verweisen diesbezüglich auf die Darstellung v. Huse n s. Hier sei nur soviel bemerkt, daß nach Kessler die Arteria basalis pect. wahrscheinlich ein rückläufiger Ast der Augenbecherarterie (unseres Glaskörpergefäßes) sein dürfte. Man n gibt derselben Auffassung mit Bestimmtheit Ausdruck, während nach v. Huse n die Art. bas. pect. (Arterie I v. Huse n) ein selbständiges, aus dem Mesoderm stammendes Gefäß ist, welches aber mit der Augenbecherarterie (unserem Glaskörpergefäß) in Verbindung tritt. Diese letztere wird nach v. Huse n ins Pecten aufgenommen und zur Arterie II des bleibenden Organs.

Von Bedeutung für unsere Untersuchung sind noch einige Angaben über das Offenbleiben der Augenbecherspalte an einer Stelle im Ciliarteil des Auges. Lieberküh n (1879) beschrieb diese Spalte zuerst (beim Huhn), faßte sie aber als eine bedeutungslose Mißbildung (Ciliarkörpercolobom) auf. Nußba u m (1901) verfolgte ihre Bildungsweise, deutete sie richtig als Rest der Augenspalte und gibt ein Bild von einem 13 Tage alten Hühnerembryo. Sie soll seinen Angaben nach auch beim erwachsenen Huhn und beim erwachsenen Fasan vorhanden sein. Nach Hess (1912) hat diese Öffnung eine funktionelle Bedeutung als Kommunikationsweg zwischen dem vorderen und dem hinteren Augenabschnitte. Bei Nachtvögeln (Käuzchen, Ohreule) suchte er vergebens nach derselben.

Eigene Untersuchungen.

In der folgenden Tabelle ist das Material für unsere Untersuchung (sämtlich aus den Sammlungen des Anatomischen Institutes in Upsala) zusammengestellt.

Wie aus dieser Tabelle hervorgeht, wurde nicht nur das Studium der histologischen Schnitte, sondern auch die Rekonstruktionsmethode (n. Born) in ausgedehnter Weise bei der Bearbeitung des Materials herangezogen. Dabei wurde immer auf einen Vergleich des Schnittbildes mit dem Rekonstruktionsmodell besonderes Gewicht gelegt, da es sich bald herausstellte, daß die hier in Frage kommenden, komplizierten Verhältnisse sich bei der Anwendung bloß einer dieser Methoden nicht lösen ließen. Außerdem erwies es sich bald als sehr wertvoll, die Verhält-

¹⁾ A. v. Szily hat beim internat. Ophthalmologenkongreß in Wien am 6. Aug. 1921 über neue, von ihm angestellte Untersuchungen, die Augenbecherspalte und die Pectenentwicklung bei Vögeln betreffend, gesprochen. Ein näheres Eingehen auf dieselben behalten wir uns nach Erscheinen seiner ausführlichen Publikation vor.

nisse bei ungefähr gleich entwickelten Embryonalstadien der verschiedenen von uns untersuchten Spezies miteinander zu vergleichen, da gewisse Entwicklungsverhältnisse bei den verschiedenen Arten verschieden deutlich hervortraten. Es wurde daher ein solcher Vergleich, wo immer angängig, durchgeführt.

Tabelle über das Material unserer Untersuchung.

Podiceps cristatus		Anas domestica			Passer domesticus		Gallus domesticus	
Länge in mm	Rekonstruktion	Alter	Länge in mm	Rekonstruktion	Länge in mm	Rekonstruktion	Alter	Rekonstruktion
7,8	125×	102 ^h	7,7	125×	3,3	125×	79 ^h	125×
7,9		114 ^h	7,5	125×	4,0		81 ^h	
8,0		120 ^h	6,5	125×	4,1		82 ^h	
8,1	125×	126 ^h	7,5		4,9		96 ^h	
8,2		132 ^h	8,9	125×	5,0		106 ^h	125×
8,5		137 ^h	8,5		5,1	125×	116 ^h	125×
9,0		5 ¹ / ₂ ^d	8,3		5,6		118 ^h	
9,7		149 ^h	9,5	125×	5,8	125×	120 ^h	125×
10,0		150 ^h	9,7		6,0		122 ^h	
10,1	125×	149 ^h	10,0		6,1	125×	124 ^h	125×
11,0		161 ^h	9,8		6,3		126 ^h	
12,1		161 ^h	10,2	125×	6,5		128 ^h	
12,2	125×, 125×	173 ^h	11,0	125×, 40×	7,0	125×	130 ^h	125×
12,6		6 ¹ / ₂ ^d	12,2	125×	7,4		132 ^h	
12,8		7 ^d	12,5	125×, 40×	7,5		134 ^h	
14,0	125×	185 ^h	13,0	40×	7,6	125×	136 ^h	
14,8		197 ^h	13,0	125×	7,7		138 ^h	85×
15,0	85×	7 ¹ / ₂ ^d	16,4	40×	8,0		140 ^h	
17,0		209 ^h	16,5	40×	8,2	125×	142 ^h	
18,4		7 ¹ / ₂ ^d	17,0		8,5		144 ^h	
20,0	85×	8 ¹ / ₂ ^d	20,0	40×	8,7		146 ^h	
23,0	40×	9 ^d	22,8		10,0		148 ^h	
23,9			23,2		10,2	125×	150 ^h	85×
28,5	40×	10 ^d	30,4	40×	10,5		154 ^{h 1)}	85×
29,5					11,0		168 ^{h 1)}	85×
32,5					11,5		192 ^{h 1)}	
					12,0	40×	202 ^{h 1)}	
					13,0	125×	266 ^{h 1)}	
					13,5	125×		
					14,0			
					17,0			
					22,5			
Summe der Stadien = 26	Summe der Rekonstruktionen = 10	Summe der Stadien = 23	Summe der Rekonstruktionen = 17	Summe der Stadien = 32	Summe der Rekonstruktionen = 11	Summe d. Stadien = 23	Summe der Rekonstruktionen = 10	

Alle Stadien sind in kontinuierliche Schnittserien von 12 μ Dicke zerlegt, mit Ausnahme der mit ¹⁾ bezeichneten, wo die Schnittdicke 18 μ beträgt, und mit Hämatoxylin-Eosin gefärbt. Rekonstruktion nach der Bornschen Plattenmodelliermethode.

Da die Länge an den gekrümmten Embryonen gemessen wurde und diese Krümmung gegebenenfalls, wie bekannt, verschieden stark sein kann, so ergeben die angeführten Zahlen kein unbedingt vergleichbares Maß für den Entwicklungszustand der betr. Stadien.

Die im allgemeinen verwendete Schnittrichtung unserer Embryonen (quer auf die Längsrichtung der Körperachse) brachte es mit sich, daß die Schnitte durch die Augenanlage bei den jüngeren Stadien mehr oder weniger parallel zu der Längsrichtung der Augenbecherspalte verliefen, während sie bei älteren immer mehr normal auf sie (bzw. auf ihre Derivate) gerichtet waren. Die genaue Schnittrichtung in bezug auf die Längsrichtung der Becherspalte ließ sich immer an den Rekonstruktionsmodellen ablesen.

Wir beschreiben für jede Art erst eine Anzahl ausgewählter Stadien, die wir unserer Darstellung zugrunde legen und schildern dann den Entwicklungsgang zusammenfassend.

Podiceps cristatus.

Stadium 1. 7,8 mm lang.

Augenbecher ausgebildet mit ganz kurzem, hohlem Stiele. Ein spaltförmiger Rest des Sehventrikels trennt noch größtenteils seine beiden Blätter, von denen das innere wesent-

Abb. Po₁¹⁾: Rekonstruktionsmodell (125×) des Augenbecherseines 7,8 mm langen Embryos von *Podiceps cr.* schief von unten und außen her gesehen.
8/15 d. nat. Gr.

Abb. Po₂¹⁾: Photographie eines Längsschnitts durch die offene fötale Augenspalte eines 7,8 mm langen Embryos von *Podiceps cr.* Vergr. 168/1.

lich dicker ist als das äußere (vgl. Abb. Po₂). Äußeres Blatt mit hochzylindrischen Zellen, noch kein Pigment enthaltend. Inneres Blatt mit schmalen Randschleier im ventralen Teile der proximalen Becherwand. Linse: Die Linsenfasern sind bis zum vorderen Linsenepithel vorgewachsen; ein Rest des Linsenlumens ist noch in Form eines schmalen Spalts vorhanden.

Abb. Po₁ zeigt ein Rekonstruktionsmodell (Vergr. 125) des Augenbechers schief von lateral und ventral her gesehen. Die Augenbecherspalte (AS) ist ihrer

¹⁾ Erklärung der Abkürzungen am Schlusse der Arbeit (S. 342).

ganzen Länge nach bis zur Insertionsstelle des Becherstieles offen. Sie ist in ihrem mittleren Teile relativ eng und verbreitert sich von hier aus sowohl proximal wie distalwärts. Distal gehen ihre Ränder, allmählich divergierend, ohne scharfe Grenze in den Pupillarrand des Augenbechers über. Die beiden Ränder der Spalte stehen nicht völlig symmetrisch. Es ist vielmehr der nasale Rand (in der Abb. rechts) stärker gegen das Becherinnere zu eingebogen als der temporale. Infolgedessen bekommt die Spalte eine schräge Richtung und durchsetzt die Becherwand von nasal außen nach temporal innen. In der Augenbecherspalte liegt ein dünnwandiges Gefäß¹⁾ mit weitem Lumen (Abb. Po₃, GG), welches sich bei diesem Objekte nicht weiter proximalwärts verfolgen läßt, aber, wie ein Vergleich mit anderen Präparaten zeigt, wahrscheinlich von einem Gefäßplexus her stammt, der sich an der ventralen Seite des Augenbecherstiels und des Diencephalon ausbreitet.

Stadium 2. 10,1 mm lang.

Pigmentblatt enthält Pigment, jedoch nur in seinem distalen und seinem dorsalen Abschnitte. Sein ventraler Teil, namentlich die Gegend der früheren fötalen Augenbecher-

Abb. Po₃²⁾: Rekonstruktionsmodell (125×) eines Teiles der ventralen Wand des Augenbechers von Podiceps mit der Sehnerveninsertionsanlage und den Resten der teilweise verschlossenen Becherspalte, von außen gesehen. Länge des Embryos 10,1 mm. $\frac{8}{15}$ d. nat. Gr.

Abb. Po₄²⁾: Das gleiche Rekonstruktionsmodell von innen her gesehen. $\frac{8}{15}$ d. nat. Gr.

spalte, ist frei von Pigment. Das retinale Blatt ist vom Pigmentblatt größtenteils durch einen Spaltraum getrennt. Die Differenzierung des retinalen Blattes betrifft nur die nächste Umgebung der Insertionsstelle des Becherstiels und die angrenzenden Teile der proximalen Retinalwand. Hier befindet sich an der der Becherhöhle zugewendeten Seite eine schmale kernfreie Zone von fibrillärer Struktur, welche gegen den Becherstiel hin an Breite zunimmt und in die ventrale Wand desselben übergeht. Diese Schicht stellt die erste Anlage der Opticusfaserschicht der Retina dar und führt die Nervenfasern aus den sich differenzierenden Teilen der Retina der ventralen Wand des Becherstiels zu.

Augenbecherstiel noch durchgehends mit offenem Lumen. Linse: Vordere Wand stärker gewölbt als die hintere. Die Linsenfasern sind fast allenthalben bis ans Linsenepithel vorgewachsen, so daß vom Linsenlumen nur stellenweise ein schmaler Spalt zurückgeblieben ist.

¹⁾ In die Rekonstruktion nicht mitaufgenommen.

²⁾ Erklärung der Abkürzungen am Schlusse der Arbeit (S. 342).

Ein Rekonstruktionsmodell dieses Stadiums¹⁾ (125 $\times$, Abb. Po₃ und Po₄, S. 237) zeigt folgende Verhältnisse:

Die Augenbecherspalte ist in ihrem mittleren und eine Strecke weit in ihrem distalen Abschnitte geschlossen. Zwei Öffnungen sind in der Wand des Augenbechers als Reste von ihr zurückgeblieben: eine proximale von der Form einer kurzen Spalte (pÖ) und eine distale von der Form eines ovalen Loches (dÖ). An der Außenseite des Augenbechers (Abb. Po₃) werden diese beiden Öffnungen durch eine flache Furche miteinander verbunden (Fa), welche der Verschußstelle der fötalen Becherspalte entspricht. Außer den genannten Öffnungen findet sich ein Rest des am meisten distal gelegenen Teiles der Becherspalte in Form

Abb. Po₅²⁾: Photographie eines parallel zur Becherspalte geführten Schnittes durch den ventralen Teil des hinteren Augenabschnittes eines 7,3 mm langen Embryos von Podiceps cr. Vergr. 178/1.

einer spitzwinkligen Einkerbung des Pupillarrandes vor (EK). Die proximale, schlitzförmige Öffnung reicht mit ihrem proximalen Ende bis an die Ansatzstelle des Becherstiels (S) heran (vgl. Abb. Po₃). Dieser letztere ist schief in die Wand des Augenbechers eingepflanzt, indem seine ventrale Wand ohne scharfe Grenze in die ventrale Wand des Augenbechers übergeht, während zwischen seiner dorsalen Wand und der angrenzenden proximalen Wand des Augenbechers ein spitzer Winkel entsteht. Seine Ansatzfläche am Augenbecher hat die Form eines Dreiecks mit abgerundeten Ecken.

¹⁾ Hier und bei den folgenden Rekonstruktionen ist nicht mehr der ganze Augenbecher, sondern nur die Gegend der fötalen Augenbecherspalte, der Becherstiel resp. die Sehnervinsertion mit dem Endstück des Opticus und die nächste Umgebung dieser Gebilde in die Rekonstruktion mitaufgenommen worden.

²⁾ Erklärung der Abkürzungen am Schlusse der Arbeit (S. 342).

Betrachtet man das Rekonstruktionsmodell von der Innenseite (Abb. Po₄ [S. 237]), so erkennt man folgende Details: Es sind die beiden Öffnungen hier durch eine tiefe Furche (Fi) miteinander verbunden, welche seitlich durch zwei Wülste begrenzt wird. Die Furche entspricht offenbar der Verschlussstelle des mittleren Teiles der Spalte, während die beiden Wülste den gegen die Augenbecherhöhle hin eingebogenen, mit ihren Seitenflächen aneinander gelagerten früheren Begrenzungsrandern der Becherspalte entsprechen. Der nasale Wulst (in Abb. Po₄ rechts von Fi) ist deutlich höher als der temporale, was offenbar den Verhältnissen im Stadium 1 entspricht, daß der nasale Rand der offenen fötalen Spalte stärker gegen das Augenbecherinnere zu eingebogen ist als der temporale.

In der proximalen Fortsetzung der proximalen Öffnung, genau der Insertion des Becherstiels an der Außenseite entsprechend, befindet sich an der Innenseite des Augenbechers, an der Grenze zwischen proximaler und ventraler Wand, eine seichte Grube (Ei in Abb. Po₄ und Po₆). Sie entspricht jenem Gebiet, in welchem die, wie erwähnt, hauptsächlich von der proximalen Wand des Augenbechers stammenden Nervenfasern sich sammeln, um zur ventralen Wand des Becherstiels zu ziehen (Abb. Po₅, NF). Im Bereiche desselben verlaufen sie, zu einem Bündel vereinigt, an der ventralen Seite der ventralen Wand. Diese ist dadurch verdickt und das Lumen des Becherstiels etwas dorsalwärts verschoben.

Stadium 3. 8,1 mm lang.

Dieses Stadium steht dem früheren ziemlich nahe, ist jedoch etwas weiter entwickelt, wie aus dem Rekonstruktionsmodell (125 ×), welches einen Teil der ventralen Wand des Augenbechers dieses Stadiums wiedergibt, hervorgeht. Abb. Po₆ zeigt dieses Modell von innen her gesehen. Die im früheren Stadium spitzwinkelige Einkerbung des Augenbecherrandes (EK in Abb. Po₅ und Po₄), ist hier mehr abgerundet und stumpfwinkelig (EK in Abb. Po₆). Ferner ist hier die Ansatzstelle des Becherstiels schärfer als vorher von der ventralen Wand abgesetzt und ihre distale Spitze weiter distalwärts verlängert. Wie im vorigen Stadium endigt dieselbe unmittelbar proximal von der proximalen Öffnung.

Die beiden Öffnungen in der Augenbecherwand und die sie verbindende Furche an der Innenseite des Augenbechers dienen einem Gefäß zum Durchtritt, resp. zur Einlagerung, welches auch bei dem früheren Stadium vorhanden war, aber dort in die Rekonstruktion nicht mit aufgenommen wurde. Hier ist dieses Gefäß mitrekonstruiert worden. Abb. Po₆ zeigt den die Augenbecherhöhle passierenden Teil des Gefäßes (GG). Es verläuft zunächst an der Außenseite des Augenbechers in einer seichten Furche entlang dem temporalen Insertionsrande des Becherstiels bis zur proximalen Öffnung, durch welche es die Becherhöhle betritt. Dann lagert es sich der oben beschriebenen Furche an der Innenseite des Augenbechers ein (vgl. Abb. Po₆) und verläßt die Becherhöhle durch die distale Öffnung. Dieses Gefäß entspricht offenbar jenem, welches wir bei Stadium 1 in der dort noch vollkommen offenen Augenbecherspalte gefunden haben; bei dem Verschluss der Spalte wurde dieses Gefäß teilweise in den Augenbecher aufgenommen, so daß es den beschriebenen Verlauf bekommt.

Abb. Po₆¹⁾: Rekonstruktionsmodell (125 ×) eines Teiles der ventralen Wand des Augenbechers eines 8,1 mm langen Embryos von Podiceps cr. mit dem Glaskörpergefäß, von innen her gesehen.
8¹/₁₅ d. nat. Gr.

Stadium 4. 12,2 mm lang.

Pigmentblatt enthält im allgemeinen (s. u.) reichliches Pigment, Sehventrikel noch zum großen Teile vorhanden; besonders weit ist er in der Umgebung des Becherstieleintritts. Retinales Blatt in seiner proximalen Wand am dicksten. Hier ist in der Umgebung der Becherstielsinsertion eine Nervenfaserschicht ausgebildet, welche gegen den Stiel hin an

¹⁾ Erklärung der Abkürzungen am Schlusse der Arbeit (S. 342).

Breite zunimmt. Innerhalb der übrigen, noch undifferenzierten Retina stehen die größten-teils ovalen Kerne mit ihrer Längsachse radiär (anders im Gebiet der proximalen Spalte, s. später). Der Becherstiel zeigt einen etwa S-förmigen Verlauf. In seinem distalen Teile ist er zu einem soliden Strang umgewandelt, indem seine ventrale Wand sich durch die Menge der eingewachsenen Nervenfasern bedeutend verdickt hat und das Lumen gleichzeitig verschwunden ist. Im proximalen Drittel findet sich noch ein enges Lumen vor. Ebenso ist ein kleiner Rest des Lumens im distalsten Teile des Becherstiels, bei seinem Übergange in den Augenbecher vorhanden. Wir finden hier, daß sich das Pigmentblatt desselben in die dorsale Wand des Becherstiels umschlägt und daß sich der hier noch offene Sehventrikel eine kurze Strecke weit in den Becherstiel hinein fortsetzt. Es kommt so im distalen Teile der Opticusanlage zur Ausbildung einer kleinen, taschenartigen Ausstülpung des Sehventrikelrestes in den Becherstiel hinein.

Linse: Hintere Wand flach, vordere stärker gewölbt. Die Linsenfasern bilden eine hügelartige Vorwölbung gegen das Linsenepithel zu. Die zentralsten der Linsenfasern liegen dem Epithel am nächsten, ohne jedoch in direkter Berührung mit demselben zu stehen, während in den peripheren Partien der Abstand zwischen Epithel und Fasern größer ist.

Rekonstruktionsmodell (125 ×).

Außenseite (Abb. Po₇ [S. 241]). Die Opticusanlage (S) kommt von der nasalen Seite her an den Augenbecher heran und erreicht denselben mit einer scharfen Biegung. Es erscheint daher bei diesem und bei den folgenden Modellen das distalste Stück der Opticusanlage, welches in die Rekonstruktion mitaufgenommen wurde, überall mehr oder weniger scharf nach der nasalen Seite hin umgebogen.

Die Insertionsfläche der Opticusanlage hat die Gestalt eines langgestreckten Ovals, welches sich distalwärts immer mehr verschmälert und schließlich mit einer Spitze unmittelbar proximal von der proximalen Öffnung (pÖ) endigt. An dieser Insertionsfläche setzt sich der Opticus in Form eines Wulstes an, welcher proximal am höchsten ist und distalwärts bis an sein zugespitztes Ende gleichmäßig und allmählich an Höhe abnimmt. Durch zwei seitliche Furchen läßt sich die Opticusinsertion deutlich von der Becherwand abgrenzen. Von diesen ist die temporale schärfer markiert und setzt sich direkt gegen die proximale Öffnung (pÖ) hin fort. Sehnerveninsertion und proximale Öffnung liegen nicht genau in derselben Linie. Denkt man sich eine durch die proximale Öffnung gelegte Ebene proximalwärts verlängert, so liegt eine größere Hälfte der Opticusinsertion nasal von dieser Ebene als temporal.

Die proximale Öffnung ist bedeutend länger als im Stadium vorher und von spaltförmiger Gestalt. Sie soll daher im folgenden als „proximale Spalte“ bezeichnet werden. Ihr nasaler Rand (in Abb. Po₇ links) ist stärker gegen das Becherinnere zu eingebogen als der temporale (vgl. Abb. Po₁₀, S. 243). Es bekommt dadurch die Spalte eine schiefe Richtung: sie durchsetzt die ventrale Augenbecherwand von nasal außen nach temporal innen. (Vgl. Abb. Po₁₀; näheres über den histologischen Bau der Spaltränder s. später).

Innenseite des Modells (Abb. Po₈ [S. 241]):

Der verlängerten Sehnerveninsertion an der Außenseite entspricht an der Innenseite des Augenbeckers eine verlängerte Einsenkung. Aus dieser Einsenkung erhebt sich ein flacher Wulst (Pe), welcher, in proximo-distaler Richtung ein wenig an Höhe und an Breite zunehmend, bis zur proximalen Spalte reicht. Da dieser Wulst die Einsenkung fast völlig ausfüllt — ihr Rest bildet nur eine schmale Furche um den Wulst herum, die ihn von der umgebenden Becherwand trennt —, so stimmt auch er seiner Lage, Form und Richtung nach mit der Sehnerveninsertionsfläche an der Außenseite des Augenbeckers überein. Diese wulstförmige Vorwölbung stellt die erste Anlage des Pecten dar (über den histologischen Bau desselben s. später).

Entsprechend seiner stärkeren Einbiegung (vgl. Abb. Po₁₀, S. 243) tritt der nasale Rand der proximalen Spalte (in Abb. Po₈ links) stärker gegen die Becherhöhle zu vor und bildet einen die proximale Spalte nasalwärts begrenzenden flachen Wulst (nW). Der temporale Rand der proximalen Spalte ist flach (vgl. Abb. Po₁₀). Zwischen proximaler und distaler Öffnung auch hier an der Innenseite eine seichte Furche, welche nasalwärts von einem Wulst begrenzt wird, der die Fortsetzung des die proximale Spalte nasalwärts begrenzenden vorgewölbten Randes bildet.

Die histologischen Details der Pectenregion stellen sich folgendermaßen dar: Ein Schnitt unmittelbar proximal von der Pectenanlage zeigt uns die bei der Beschreibung des Modells erwähnte Einsenkung. Sie wird durch die Nervenfasern gebildet, welche aus der sich differenzierenden Retina zum Opticus ziehen. Diese sammeln sich nämlich hauptsächlich in zwei Portionen, einer nasalen und einer temporalen, welche die Nervenfasern aus den resp. Hälften der Retina enthalten. Indem diese beiden Nervenfaserportionen von nasal

Abb. Po₇¹): Rekonstruktionsmodell (125×) eines Teiles der ventralen Wand des Augens
bechers eines 12,2 mm langen Embryos
von Podiceps cr., von außen her gesehen.
4/9 d. nat. Gr.

Abb. Po₈¹): Das gleiche Rekonstruktions-
modell (Podiceps cr., 12,2 mm lang) von der
Innenseite her. 4/9 d. nat. Gr.

und von temporal her in den Sehnerven hineinziehen, lassen sie die besagte Einsenkung zwischen sich frei. Ebenso wie innerhalb der Retina sind diese Nervenfasern bis zu ihrer Vereinigung im Opticus vollkommen kernfrei. Erst innerhalb der Opticusanlage treten zwischen ihnen Kerne auf, die offenbar Gliazellen angehören. Das Gewebe, welches die Wände und den Grund der besagten Einsenkung bildet, besteht hier also ausschließlich aus diesen kernlosen Nervenfasern.

Betrachtet man Schnitte etwas weiter distal, so findet man, daß das am früheren Schnitte kernfreie Gewebe am Boden der betr. Einsenkung nunmehr eine Anzahl Kerne enthält. Diese Kerne stimmen ihrem Aussehen nach vollkommen mit den Gliazellkernen der

¹) Erklärung der Abkürzungen am Schlusse der Arbeit (S. 342).

Opticusanlage überein und unterscheiden sich deutlich von den Kernen der benachbarten Retina. Sie sind wesentlich heller als die meisten von ihnen, größtenteils von ovaler Form und stehen radial, mit ihrer Längsachse in der Richtung des Sehnerven. Es kann nach dem Aussehen dieser Zellen kein Zweifel darüber herrschen, daß es sich hier um Gliazellen handelt, welche sich von der Opticusanlage aus in die Nervenfaserschicht der Retina hinein vorgeschoben haben. Je weiter man die Schnittserie distalwärts verfolgt, desto zahlreicher werden diese Zellen, ihre Einwachsungszone in die Nervenfaserschicht der Retina verbreitert sich, sie schieben sich in die besagte Einsenkung hinein vor, füllen dieselbe aus und bilden eine leichte, gegen das Becherinnere zu vorragende Vorwölbung (Abb. Po₉, Pe), welche dem am Rekonstruktionsmodell früher beschriebenen, in der besagten Einsenkung gelegenen Wulste entspricht. Eine Betrachtung der Abbildung (Po₉) läßt deutlich erkennen, daß diese Zellanhäufung eine unmittelbare Fortsetzung des

Abb. Po₉¹⁾: Photographie eines Schnitts durch die Anlage der Sehnerveninsertion und des Pecten eines 12,2 mm langen Embryos von *Podiceps cr.* Vergr. 168/1.

Opticus in die Nervenfaserschicht der Retina (NF) hinein darstellt. Es wird diese durch den Pectenwulst in zwei Portionen, eine nasale und eine temporale geteilt, von denen die nasale (in der Abb. rechts) etwas mächtiger ist als die temporale.

Die Vorwölbung des Pecten zeigt ihrer ganzen Länge nach den gleichen histologischen Charakter. Distalwärts erstreckt sie sich, wie wir bereits bei der Betrachtung des Rekonstruktionsmodells konstatieren konnten, ebenso weit wie die Sehnerveninsertion an der Außenseite. Es ergibt also das Studium der histologischen Schnitte, daß das Pecten ein Differenzierungsprodukt der Sehnerveninsertion ist und längs ihrer ganzen Ansatzfläche zur Entwicklung kommt.

Die Anlage des Pecten an der Innenseite und die Anlage der Sehnerveninsertion an der Außenseite des Augenbechers gehen distal

ohne scharfe Grenze in eine besonders charakterisierte Zone der Ränder der proximalen Spalte über. Betrachtet man einen Schnitt durch die Spaltgegend (Abb. Po₁₀), so findet man, daß die der Spalte zunächst gelegenen Zonen ihrer Ränder einen besonderen Bau aufweisen und sich histologisch von der übrigen Retina unterscheiden. Es endigt der Sehventrikel jederseits eine Strecke weit vom Spaltrande entfernt, und Pigmentblatt an der Außen-, retinales Blatt an der Innenseite des Augenbechers verändern gegen die Spalte zu ihren Charakter: die Zellen des Pigmentblattes, welche innerhalb der übrigen Retina flach und pigmenthaltig sind, werden gegen die Spalte zu immer höher und frei von Pigment; die Zellen des Retinablattes, welche sonst in radiären Reihen angeordnet sind, zeigen hier eine unregelmäßige Anordnung und stehen dichter als innerhalb der übrigen Retina. Die histologisch derart charakterisierte Zone betrifft am nasalen Rande (in Abb. Po₁₀ links) ein größeres Gebiet als am temporalen. Der Charakter, den die Zellen hier zeigen, stimmt mit jenem überein, den in jüngeren Stadien alle Zellen des Pigment- und des retinalen Blattes aufweisen. Es hat also die beschriebene Randzone offenbar den Differenzierungsprozeß der

¹⁾ Erklärung der Abkürzungen am Schlusse der Arbeit (S. 342).

übrigen Retina nicht mitgemacht, sondern die Zellen hier sind auf einem frühen Entwicklungsstadium stehen geblieben. Es ist diese undifferenzierte Randzone, in welche Sehnerveninsertion und Pectenanlage distalwärts übergehen und in denen das distale Vorwachsen dieser Gebilde erfolgt. Die Ursache, warum die Zellen innerhalb dieser Zone den Differenzierungsprozeß der übrigen Retina nicht mitmachen, ist offenbar die, daß diese Zone nicht für die gleichen Funktionen wie die übrige Retina bestimmt ist, sondern als Bahn für das distalwärts vorwachsende Neuropecten dienen soll.

Das bei der Beschreibung des früheren Stadiums erwähnte Gefäß (GG in Abb. Po₇ und Po₈) verläuft auch hier zunächst in der erwähnten Furche an der Temporalseite der Sehnerveninsertion bis zur proximalen Spalte, durchsetzt diese in schräger Richtung ihrer ganzen Länge nach, lagert sich dann eine kurze Strecke weit dem proximalsten Teile der Furche zwischen proximaler und distaler Öffnung an der Innenseite des Augenbechers ein, erhebt sich sodann über dieselbe und zieht in einem flachen Bogen frei durch die Becherhöhle zur distalen Öffnung, durch welche es austritt. Auf seinem ganzen Verlaufe ist das Gefäß von relativ spärlichen Mesodermzellen begleitet.

Fassen wir die wichtigsten Befunde dieses Stadiums zusammen, so ergibt sich folgendes:

1. Mit den an Menge ständig zunehmenden Opticusfasern, die aus der Retina zur ventralen Wand des Becherstiels ziehen, wird diese immer mehr

Abb. Po₁₀¹⁾: Zeichnung eines Schnittes durch das Gebiet der proximalen Spalte mit ihren undifferenzierten Randteilen von einem 12,2 mm langen Embryo von Podiceps cr. Vergr. 195/1; auf $\frac{9}{10}$ verkleinert.

verdickt und legt sich an die dorsale Wand an, wobei das Lumen des Becherstiels fast vollständig verschwindet. Es wird damit der früher von der Stielinsertion eingenommene Raum allmählich von Nervenfasern ausgefüllt.

2. Aus der früher beschriebenen, der Sehnerveninsertion an der Außenseite entsprechenden Einsenkung an der Innenseite des Augenbechers erhebt sich eine flache Vorwölbung (Pe in Abb. Po₈, S. 241), welche aus mit den Gliazellen der Sehnervenanlage vollkommen übereinstimmenden Zellen besteht (Pe in Abb. Po₉, S. 242) und in Form, Lage und Richtung mit der Sehnerveninsertionsstelle an der Außenseite des Augenbechers übereinstimmt. Diese Vorwölbung stellt die erste Anlage des Pecten dar.

3. Die proximale Spalte ist sekundär bedeutend länger geworden. Ihr nasaler Rand ist stärker gegen das Becherinnere zu eingebogen als der temporale (vgl. Abb. Po₁₀), wodurch sie eine schiefe Richtung bekommt und die Becherwand von nasal außen nach temporal innen durchsetzt. Ihre Ränder zeigen ein von der übrigen Retina abweichendes Verhalten, indem hier die Zellen sowohl des Pigment- wie des retinalen Blattes den weniger differenzierten Charakter jüngerer Stadien beibehalten haben. Diese Struktureigentümlichkeit erstreckt sich im Bereiche des nasalen Randes auf ein größeres Gebiet als im Bereiche des temporalen (vgl. Abb. Po₁₀). Pecten an der Innenseite und Sehnerveninsertion an der Außenseite des Augenbechers verlieren peripherwärts allmählich ihren früher beschriebenen Charakter und gehen in diese undifferenzierten Randteile über.

¹⁾ Erklärung der Abkürzungen am Schusse der Arbeit (S. 342).

Stadium 5. 14 mm lang.

Der Differenzierungszustand der Retina ist derselbe wie früher, nur ist die Nervenfaserschicht über ein größeres Gebiet ausgebreitet. Sie ist an der nasalen Seite der Retina wesentlich dicker und umfaßt dort ein größeres Gebiet als an der temporalen.

Rekonstruktionsmodell (125 $\times$).

Außenseite: Distales Stück des Sehnerven kräftig entwickelt, mit einer längsovalen, ziemlich breiten, distalwärts spitz zulaufenden Ansatzfläche am Augenbecher inserierend. Der größere Teil der Insertionsfläche liegt auch hier wieder an der Nasalseite einer Verlängerungslinie der proximalen Spalte proximalwärts. Letztere ist noch länger als im Stadium

vorher; ihr nasaler Rand tritt etwas stärker hervor als der temporale. Zwischen proximaler Spalte und distaler Öffnung eine distalwärts immer seichter werdende Furche. Distale Öffnung ein ganz kleines rundes Loch.

Innenseite: Langgestreckte, leicht vorgewölbte Pectenlage, die sich hier aus einer relativ tiefen Einsenkung erhebt. Sie füllt die Einsenkung nahezu vollständig aus; ein Rest derselben umgibt die Pectenanlage in Form eines deutlich ausgesprochenen Grabens und grenzt sie dadurch von der übrigen Becherwand ab. Die Pectenanlage reicht distal bis zur proximalen Spalte und entspricht auch bei diesem Präparat in Lage, Form und Ausdehnung der Opticusinsertion an der Außenseite. Proximale Spalte mit etwas stärker eingebogenem nasalen Rande. Die Furche zwischen proximaler Spalte und

Abb. Po₁₁¹⁾: Photographie eines Schnittes durch die Anlage von Sehnerveninsertion und Pecten eines 14 mm langen Embryos von Podiceps cr. Vergr. 168/1.

distaler Öffnung nur schwach angedeutet. An ihrer nasalen Seite befindet sich ein Wulst, der eine direkte Fortsetzung des nasalen, stärker eingebogenen Randes der proximalen Spalte darstellt.

Bezüglich der histologischen Details der Pectenregion dieses Stadiums (Abb. Po₁₁) sei nochmals auf den Unterschied in der Dicke der Nervenfaserschicht (NF) an der nasalen (in der Abbildung rechts) und an der temporalen Seite der Retina hingewiesen. Was die Pectenanlage (Pe) anbelangt, so macht sich im Bereiche derselben eine gewisse Differenzierung insofern geltend, als an der der Becherhöhle zugewendeten Fläche der Anlage die Zellen besonders dicht gelagert sind und etwas dunkler tingierte Kerne besitzen als die Gliazellen des Opticus. Eine schärfere Abgrenzung der Pectenanlage gegen die Sehnerveninsertion ist noch nicht möglich.

¹⁾ Erklärung der Abkürzungen am Schluss der Arbeit (S. 342).

Im Bereiche der Spaltränder fällt auch hier der gleiche Mangel einer Differenzierung auf wie im Stadium vorher, und Pectenanlage an der Innenseite und Sehnerveninsertion an der Außenseite des Augenbechers setzen sich distalwärts unmittelbar in die undifferenzierten Randteile der proximalen Spalte fort, von denen der nasale auch hier wieder mächtiger entwickelt ist als der temporale.

Stadium 6. 15 mm lang.

Die Retina läßt im Bereiche der proximalen Augenbecherwand folgende Differenzierungs-zonen erkennen: an die Nervenfaserschicht, welche hier ein viel weiteres Gebiet umfaßt als im früheren Falle und sich auch auf die übrigen Wände des Augenbechers ziemlich weit ausgebreitet hat, schließt sich eine deutlich ausgebildete Ganglienzellschicht. Dieser folgt nach außen zu eine schmale, kernlose Zone, die erste Anlage der inneren retikulären Schicht. Diese trennt die Ganglienzellschicht von dem noch undifferenzierten, weiter außen gelegenen Bezirke der Retina. — Anlage der Ciliarfortsätze deutlich entwickelt. Bindegewebiger Teil der Irisanlage bis zum Pupillarrand reichend.

Rekonstruktionsmodell (85 $\times$) (Abb. Po₁₂).

Außenseite: Der distalste Teil der Sehnerven-anlage (S), soweit er in das Rekonstruktionsmodell mit aufgenommen ist, stark nasalwärts umgebogen. Die Insertion des Sehnerven bildet an der Außenseite des Augenbechers einen Wulst, der proximal am höchsten ist und distalwärts immer niedriger wird. Die Insertionsfläche bildet ein langes, schmales, distalwärts in eine Spitze auslaufendes Oval. Der größere distale Teil der Sehnerveninsertion liegt in einer Furche, die sich distalwärts über das Gebiet der proximalen Spalte hinaus fortsetzt, wodurch diese in die Tiefe der Furche zu liegen kommt. Die Sehnerveninsertion reicht mit ihrer Spitze nicht bis an die proximale Spalte heran. Die erwähnte Furche ist offenbar durch die starke Einbiegung der Ränder der proximalen Spalte entstanden und die distale Spitze der Sehnerveninsertion hat sich — so präsentieren sich die Verhältnisse wenigstens am Rekonstruktionsmodell — von proximal her in die proximale Spalte hinein vorgeschoben. (Wie sich dieses scheinbare Einwachsen histologisch erklärt, soll später auseinandergesetzt werden.) Bei diesem Einwachsen hat die Sehnerveninsertion einen Teil der proximalen Spalte zum Verschuß gebracht. Infolgedessen ist die proximale Spalte hier dem früheren Stadium gegenüber bedeutend verkürzt. Ihre Ränder sind, wie oben erwähnt, so stark gegen das Becherinnere zu eingebogen, daß sie eine Furche zwischen sich bilden, in deren Tiefe die Spalte zu liegen kommt. Diese Einbiegung ist im Bereiche des nasalen Randes stärker ausgesprochen als im Bereiche des temporalen, weshalb dieser letztere auch stärker nach außen vorspringt.

Die Furche zwischen proximaler Spalte und distaler Öffnung fast völlig verstrichen. Distale Öffnung (dÖ) ganz klein geworden.

An seiner Innenseite zeigt das Rekonstruktionsmodell folgende Verhältnisse (Abb. Po₁₃).

Die Pectenanlage (Pe) ist zu einem relativ mächtigen Gebilde angewachsen. Ihre

Abb. Po₁₂¹⁾: Rekonstruktionsmodell (85 $\times$) eines Teiles der ventralen Wand des Augenbechers eines 15 mm langen Embryos von Podiceps cr., von außen her gesehen. $\frac{4}{9}$ d. nat. Gr.

¹⁾ Erklärung der Abkürzungen am Schlusse der Arbeit (S. 342).

breiteste und höchste Stelle liegt ungefähr an der Grenze zwischen proximalem und mittlerem Drittel. Von hier aus nimmt sie nach beiden Richtungen hin an Höhe und auch an Breite ab. Besonders distalwärts verschmälert sich die Pectenanlage bedeutend und endigt distal mit einer lang ausgezogenen Spitze in gleicher Weise wie die Sehnerveninsertion an der Außenseite (Vgl. Abb. Po₁₂, S.). Die ganze Pectenanlage ist ein wenig temporalwärts (in der Abb. rechts) geneigt und stimmt in ihrer Länge, Form und Richtung auch hier wieder

Abb. Po₁₃¹⁾: Dasselbe Rekonstruktionsmodell (Podiceps cr., 15 mm lang) von der Innenseite her. $\frac{4}{9}$ d. nat. Gr.

vollkommen mit der Sehnerveninsertion an der Außenseite des Augenbechers überein. Ihr proximaler Teil erhebt sich wie früher aus der beschriebenen Einsenkung. Weiter distal aber befindet sich an der nasalen Seite der Pectenanlage ein breiter, hoher Wulst (nW), welcher, distalwärts an Höhe und Breite abnehmend, bis ans distale Ende der proximalen Spalte reicht. Dieser Wulst entspricht offenbar dem aufgeworfenen nasalen Begrenzungsrande der proximalen Spalte im früheren Stadium, der hier noch stärker gegen das Becherinnere zu eingebogen ist als dort. — Die Tatsache, daß die Pectenanlage hier mit ihrem distalen Teile neben diesen Wulst zu liegen kam, weist darauf hin, daß die Pectenanlage hier — in Übereinstimmung mit der Sehnerveninsertion — distalwärts in das Gebiet der proximalen Spalte vorgewachsen ist und die letztere dabei verschlossen hat. Hierfür spricht auch der Umstand, daß die proximale Spalte (pO) hier relativ ganz bedeutend kürzer ist als im Falle vorher.

Auf Grund der Tatsache, daß einander Sehnerveninsertion an der Außen- und Pecten-anlage an der Innenseite des Augenbechers in allen Entwicklungsstadien, was ihre Lage, Form und Richtung anbelangt, vollkommen entsprechen und ihr Vorwachsen distalwärts vollkommen gleichsinnig erfolgt, halten wir uns für berechtigt, Pecten und Sehnerveninsertion zu einem einheitlichen morphologischen Gebilde zusammenzufassen, welches wir „Neuropecten“ nennen wollen. Dieses Neuropecten erscheint an unseren Modellen als ein Keil, der sich von proximal her in die proximale Spalte hinein verschiebt, wobei dieselbe zum Verschluß kommt. Entsprechend dem Umstande, daß die proximale Spalte eine schiefe Richtung hat und die Becherwand von nasal außen nach temporal innen durchsetzt, ist auch der in den Spaltbereich vorgewachsene Neuropectenkeil in der gleichen Richtung schief gestellt: die Sehnerven-

insertion (Abb. Po₁₂ S. 245) liegt hauptsächlich der nasalen Wand der durch die eingebogenen Spaltländer gebildeten Furche an, in der sie liegt, während die Pectenanlage ein wenig temporalwärts geneigt ist.

Das früher beschriebene Gefäß (Abb. Po₁₂, GG, S. 245) lagert sich der Furche, welche die Sehnerveninsertion temporalwärts begrenzt, ein und zieht in derselben zur proximalen Spalte, durchsetzt dieselbe, wie in den früheren Stadien, in schiefer Richtung, hebt sich nach Betreten der Becherhöhle (Abb. Po₁₃, GG) fast unmittelbar von der ventralen Wand ab und zieht in einem steileren Bogen als bei dem früher beschriebenen Stadium, sonst aber in gleicher Weise wie dort frei durch den Glaskörperaum zur distalen Öffnung. Diese letztere liegt, wie die Schnittbilder zeigen, distal von der Ora serrata zwischen den Anlagen zweier Ciliarfortsätze.

¹⁾ Erklärung der Abkürzungen am Schlusse der Arbeit (S. 342).

Im mikroskopischen Bilde (Abb. Po₁₄¹⁾) weist die Pectenanlage dem früheren Stadium gegenüber wesentliche Verschiedenheiten auf. Während die Zellen an der der Becherhöhle zugewendeten Oberfläche der Pectenanlage (Pe) relativ dicht stehen, zeigen sie innerhalb derselben auffallend weite Zwischenräume und Lücken. Dadurch bekommt die Gewebsstruktur der Pectenanlage einen porösen, schwammigen Charakter. Die Zellen besitzen Fortsätze nach allen Richtungen, welche miteinander anastomosieren. In diesem Stadium läßt sich die Pectenanlage auch schärfer von der Sehnerveninsertion (S) abgrenzen, indem die nun in größerer Zahl von nasal und von temporal her aus der Retina kommenden, fast völlig kernfreien, zum Sehnerven ziehenden Nervenfasern unter der Pectenanlage hinwegziehen und sie derart vom übrigen Sehnerven abgrenzen. Von den beiden aus

Abb. Po₁₄¹⁾: Schnitt durch den distalen Teil der Anlage von Sehnerveninsertion und Pecten bei einem 15mm langen Embryo von *Podiceps cr.* Vergr. 195/1; auf $\frac{3}{10}$ verkleinert.

der Retina zum Sehnerven ziehenden Nervenfasernportionen ist die nasale (in der Abb. links) wesentlich kräftiger entwickelt als die temporale, entsprechend der Tatsache, daß auch die Nervenfaserschicht der Retina nasal dicker ist als temporal.

Weiter distal wird das Gewebe der Pectenanlage kompakter, und an ihrer nasalen Seite finden wir den schon bei der Modellbeschreibung erwähnten Wulst. Derselbe wird von dem differenzierten Teile des nasalen Spaltrandes gebildet; eine undifferenzierte Randzone findet sich in der Nachbarschaft des Neuropecten nicht vor. Sie erscheint erst wieder im Gebiete der offenen Spalte und zeigt hier den gleichen Bau wie im Stadium vorher: innerhalb einer der Spalte zunächst gelegenen Zone ihrer Ränder hohe, pigmentfreie Zellen des Pigmentblattes, unregelmäßig angeordnete Zellen im Bereiche des retinalen Blattes; die undifferenzierte Zone am nasalen Rande kräftiger als am temporalen.

In diese undifferenzierte Randzone der offenen Spalte setzt sich das Neuropecten distalwärts ohne scharfe Grenze fort. Da eine solche Randzone im Bereiche des Neuropecten nicht vorhanden ist, sondern das Neuropecten überall an die differenzierte Retina grenzt, so müssen wir annehmen, daß diese Zone bei dem Vorwachsen des Neuropecten distalwärts in dieses aufgenommen wurde.

¹⁾ Erklärung der Abkürzungen am Schlusse der Arbeit (S. 342).

Wir haben bisher immer von einem „Vorwachsen“ des Neuropecten in proximo-distaler Richtung gesprochen, weil sich die beschriebenen Entwicklungsvorgänge an unseren Modellen so präsentieren und so am klarsten beschreiben lassen. Histologisch erklärt sich das beschriebene Vorwachsen des Neuropecten distalwärts in der Weise, daß mit fortschreitender Differenzierung der Retina Nervenfasern aus immer weiter distal gelegenen Teilen derselben der Sehnerveninsertion zustreben und sich dabei distal auf die schon ausgebildeten Fasern auflagern, wodurch die Sehnerveninsertion sich distalwärts verlängert. Bei diesem Verlaufe aus der Retina zum Sehnerven benutzen die Nervenfasern die undifferenzierten Randteile der proximalen Spalte als Bahn. Gleichzeitig gelangen dieselben, offenbar infolge der durch die Aufnahme der Nervenfasern bedingten Dickenzunahme — zur Aneinanderlagerung, wodurch die proximale Spalte sich in diesem Gebiete schließt. Es bleiben also die beschriebenen Randteile offenbar aus dem Grunde undifferenziert, weil sie nicht für dieselben Funktionen wie die übrige Retina bestimmt sind, sondern als Durchtrittsbahn für die aus der Retina zum Opticus ziehenden Nervenfasern dienen. Das Pecten aber ist ein Produkt der Sehnerveninsertion und kommt in ihrem ganzen Bereiche zur Entwicklung. Mit der Verlängerung der Sehnerveninsertion distalwärts wächst auch die Pectenanlage in gleicher Richtung und reicht distal ebenso weit wie diese. Nicht also die offene proximale Spalte ist es, in die das Neuropecten von proximal her einwächst — wie es an den Modellen den Anschein hat — sondern ihre undifferenzierten Randteile sind es, in denen das Vorwachsen des Neuropecten erfolgt. Dabei gelangen die Spaltränder selbst zur Aneinanderlagerung und die Spalte schließt sich.

Stadium 7. 20 mm lang.

Die Differenzierung der Retina ungefähr ebenso weit wie bei dem früheren Stadium, doch sind die einzelnen Schichten noch deutlicher voneinander abgegrenzt. Es fällt auf, daß die Nervenfaserschicht nasal bedeutend dicker ist als temporal und sich weiter distalwärts erstreckt.

Rekonstruktionsmodell (85 ×).

Außenseite: Distalster Teil des Sehnerven wie früher nasalwärts umbogen. Insertionsfläche noch weiter als beim Stadium vorher distalwärts ausgedehnt und lang zugespitzt endigend. Sie liegt wie früher in einer Einsenkung, stärker an die nasale Wand derselben angelehnt. Sie reicht hier nicht vollkommen bis zur proximalen Spalte. Die Einsenkung, in der sie liegt, erstreckt sich über ihr distales Ende hinaus distalwärts bis über das Gebiet der proximalen Spalte. Die letztere hat hier dem früheren Stadium gegenüber abermals bedeutend an Länge abgenommen und ist zu einem kleinen Loche geworden. Das früher erwähnte Gefäß verläuft in der Furche an der temporalen Seite der Sehnerveninsertion distalwärts und dann in der Furche zwischen dieser und der proximalen Spalte bis zu letzterer und tritt durch dieselbe die Becherhöhle.

Innenseite: (Abb. Po₁₅.) Die Anlage des Pecten (Pe) ist in die Länge und auch bedeutend in die Höhe gewachsen und besitzt nun die Form eines langen, schmalen, in nasotemporaler Richtung abgeplatteten Grates, der seine größte Höhe etwa an der Grenze zwischen proximalem und mittlerem Drittel hat und von hier aus nach beiden Seiten hin allmählich verflacht. Dieser Grat steht nicht genau vertikal, sondern ist im ganzen ein wenig temporalwärts geneigt. Der proximale Teil der Pectenanlage erhebt sich wie früher aus der mehrfach erwähnten Einsenkung; ihr distaler Teil hat an seiner nasalen Seite wieder wie bei dem zuletzt beschriebenen Stadium jenen Wulst (nW), der dem aufgeworfenen (differenzierten) Rande der früheren proximalen Spalte entspricht. Das distale, spitz zulaufende Ende der Pectenanlage reicht distal bis zur proximalen Spalte (pÖ). Diese ist hier nicht mehr langgestreckt wie im früheren Stadium, sondern stellt ein kleines, rundes Loch dar, gerade groß genug, um dem Gefäße (GG) den Durchtritt zu gestatten, welches von hier in einem weit in die Augenbecherhöhle vorspringenden, noch steileren Bogen als vorher zur distalen Öffnung (dÖ) zieht. Diese letztere liegt wie früher distal von der Ora serrata im Gebiet des Ciliarkörpers.

Es scheint bei diesem Stadium am Modell die Pectenanlage an der Innenseite des Augenbechers bis zur proximalen Spaltöffnung zu reichen, die Sehnerveninsertion aber ein Stück weit

proximal von ihr zu endigen. Das mikroskopische Bild gibt die Erklärung für dieses Verhalten.

Im mikroskopischen Bilde hat die Pectenanlage proximal ungefähr denselben Bau wie in dem zuletzt beschriebenen Falle (vgl. Abb. Po₁₄, S. 247). Man erkennt die aus einer Einsenkung zwischen den von nasal und von temporal her zum Sehnerven verlaufenden Nervenfasern sich erhebende Vorwölbung der Pectenanlage, die sich recht scharf von dem Gewebe der Sehnerveninsertion ventral von ihr abgrenzen läßt. Auch hier liegen die Zellen in der Peripherie relativ dicht, während sie im Inneren der Anlage weite Lücken zwischen sich freilassen. Geht man in der Serie weiter distalwärts, so gelangt man zu jenem Teile der Pectenanlage, der als ein schmaler und relativ hoher Grat von der Sehnerveninsertion aus frei in die Becherhöhle hineinragt und sich am Querschnitt (Abb. Po₁₆ Pe) als zapfenförmige Vorwölbung präsentiert. Dieser Teil der Pectenanlage zeigt eine leichte Neigung nach der temporalen Seite. Die Lücken, welche die Zellen im Inneren des Pecten

Abb. Po₁₆: Photographie eines Schnittes durch die Anlage der Sehnerveninsertion und des Pecten eines 20 mm langen Embryos von *Podiceps cr.*, Vergr. 168/1.

Abb. Po₁₅¹⁾: Rekonstruktionsmodell (85×) eines Teiles der ventralen Wand eines 20 mm langen Embryos, von *Podiceps cr.*, von innen her gesehen. $\frac{1}{3}$ d. nat. Gr.

beim früheren Stadium zwischen sich freiließen, sind hier zu einem Hohlraum konfluiert, an dessen Peripherie und auch teilweise in dessen Innern die gleichen, locker gelagerten, mit zahlreichen anastomosierenden Fortsätzen versehenen Zellen liegen wie früher.

Dieses ist im Laufe der Entwicklung des Pecten das erste Stadium, welches ein Pectengefäß enthält. Wie die Abbildung zeigt, liegt dieses (Abb. Po₁₆, APe) an der Basis der Pectenanlage, eingebettet

¹⁾ Erklärung der Abkürzungen am Schlusse der Arbeit (S. 342).

in die Furche, welche hier von den nasal- und temporalwärts divergierenden Opticusfasern gebildet wird. Dieses Gefäß, welches anfangs sehr dünnwandig und nur bei entsprechender Blutfüllung deutlich sichtbar ist, läßt sich nur mit Schwierigkeit bis an seinen Ursprung verfolgen. Wahrscheinlich stammt es von einem der zahlreichen Gefäße, welche im Mesoderm ventral von der Sehnervenanlage verlaufen, dieser dicht angelagert sind und stellenweise in dieselbe eindringen. Die Art, wie dieses Gefäß wahrscheinlich an den ihm zukommenden Platz gelangt, soll später auf Grund der Abb. Po₁₇ (S. 251) kurz besprochen werden. Trotz sorgfältigen Suchens gelang es nicht, eine Verbindung dieses Gefäßes, welches die erste Anlage der Art. basalis pectinis darstellt, mit dem mehrfach erwähnten, die Becherhöhle passierenden Gefäße aufzufinden.

Ein Verfolgen der histologischen Schnittbilder zeigt uns, das auch in diesem Stadium nicht nur die Pectenanlage, sondern auch die Sehnerveninserion distalwärts bis zur proximalen Spalte reicht und nicht, wie es am Modell den Anschein hat, ein Stück weit proximal von ihr endigt. Die Sehnerveninserion liegt hier nämlich so tief zwischen die stark eingebogenen (differenzierten) Teile der Ränder der proximalen Spalte eingeschoben, daß sie an der Außenseite nicht als Wulst hervortritt. Sie läßt sich aber, wenn auch verschmälert, bis an die proximale Spalte verfolgen.

Im Bereiche des Gefäßdurchtritts ist noch ein Rest der undifferenzierten Ränder der Öffnung erkennbar.

Stadium S. 23 mm lang.

Innere retikuläre Schicht bedeutend breiter als vorher. In dem sonst noch undifferenzierten äußeren Teile der Retina erscheint peripher eine schmale, helle Zone, die erste Anlage der äußeren retikulären Schicht.

Die Schichten der Retina breiten sich nasalwärts weiter aus als temporalwärts. Auch sind die differenzierten Schichten an der Nasalseite dicker.

Rekonstruktionsmodell (40 ×).

Außenseite: Sehnerveninserion von der gleichen, distalwärts zugespitzten Gestalt wie früher. Die Einsenkung, in der sie liegt, setzt sich in Form einer Furche über ihr distales Ende hinaus noch eine Strecke weit distalwärts fort. Proximale Spalte und distale Öffnung sind völlig verschwunden.

Innenseite: Die Pectenanlage stellt in diesem Stadium einen der basalen Wand des Augenbeckers aufsitzenden, temporalwärts geneigten Grat dar, welcher, in seinem proximalen Abschnitte breit und niedrig, distalwärts schmaler und höher wird, um seine höchste Höhe ungefähr in der Mitte der Anlage zu erreichen und von hier aus peripherwärts wieder zu verflachen. Auch an der Innenseite ist weder von der proximalen Spalte, noch von der distalen Öffnung ein Rest zu sehen, doch ist das frühere distale Ende der proximalen Spalte durch einen atrophischen Gefäßrest markiert, welcher sich hier aus der distalen Spitze der Pectenanlage zu erheben scheint. Dieser Gefäßrest läßt sich nicht weiter in die Becherhöhle hinein verfolgen und von einer distalen Öffnung lassen auch die histologischen Schnittbilder jede Spur vermissen.

Es ist also in diesem Stadium das Neuropecten bis an das distale Ende der proximalen Spalte vorgewachsen und hat diese dabei zum Verschlusse gebracht.

Vergleicht man bei diesem Objekta die Pectenanlage mit der Ansatzstelle des Sehnerven, so läßt sich auch hier wieder am Modell eine gewisse Inkongruenz zwischen diesen beiden Gebilden insofern konstatieren, als die spitz zulaufende Sehnerveninserion an der Außenseite des Augenbeckers weniger weit distalwärts reicht als die Anlage des Pecten an der Innenseite. Die Ursache dieser Inkongruenz ist, wie das histologische Schnittbild zeigt, die gleiche wie früher: die Sehnerveninserion liegt mit ihrem distalen Anteile so tief zwischen den differenzierten Teilen der stark eingebogenen Ränder der früheren proximalen Spalte eingebettet, so daß sie gleichsam Bestandteil der Becherwand geworden ist und an der Außenseite nicht als Wulst hervortritt. Vorhanden ist sie aber längs der ganzen Pectenanlage, und selbst ihrer distalsten Spitze entsprechend läßt sich an der Ventralseite Sehnervengewebe nachweisen.

Wie erwähnt, erhebt sich die Sehnerveninserion mit ihrem proximalen Teile aus jener Einsenkung, welche durch die eingebogenen Ränder der früheren proximalen Spalte gebildet

wird. Dabei liegt sie auch hier größtenteils der nasalen Wand dieser Einsenkung an. Im distalsten Teile ist die temporale Wand beinahe gar nicht mehr engagiert und die Sehnerveninsertion, welche hier an Umfang bereits stark abgenommen hat, liegt ausschließlich der nasalen Wand der besagten Einsenkung an.

Die histologische Differenzierung der Pectenanlage ist nicht wesentlich weiter fortgeschritten als beim Fale vorher, nur liegen die Zellen im Innern der Anlage dichter und der zentrale Hohlraum ist größtenteils ausgefüllt.

Abb. Po₁₇ zeigt einen Querschnitt durch den mittleren Teil der Anlage von Pecten und Sehnerveninsertion von einem 23,9 mm langen Embryo. Die Pectenanlage ist bedeutend in die Höhe gewachsen und dabei relativ schmal. An ihrer Oberfläche beginnen sich die Zellen epithelial anzuordnen. Im Innern der Anlage kein Hohlraum mehr, die Zellen liegen auch hier relativ dicht. Die Abgrenzung der Pectenanlage gegen die Sehnerveninsertion zu ist scharf. An der Basis der Pectenanlage, zwischen dieser und den zum Opticus ziehenden Nervenfasern, liegt wieder das schon erwähnte Pectengefäß (APe = Art. bas. pect.). Dieses verläuft hier am dorsalen Rande einer schmalen Mesoderm-lamelle (Me), welche sich von ventral her quer durch die ganze Sehnerveninsertion bis zur Pectenbasis erstreckt. Durch diese Lamelle wird die Sehnerveninsertion in ihrer ganzen distalen Hälfte in zwei Teile geteilt, von denen der nasale (in der Abb. rechts) wesentlich mächtiger ist als der temporale. Es ist möglich, daß die Art. bas. pect. immer mit einer solchen Lamelle an die Pectenbasis gelangt, daß aber die Lamelle bald verschwindet und nur das Gefäß zurückbleibt.

Bei einem Stadium von 28,5 mm Länge ist die Differenzierung der Pectenanlage in folgender Weise weiter fortgeschritten: Im proximalen Teile der Anlage finden wir noch dasselbe Bild wie früher: Eine über die Nervenfasern des Opticus sich erhebende, im Querschnitt hügelartige Vorwölbung mit epithelartig angeordneten Zellen an ihrer Oberfläche, einem großen Hohlraum im Innern und polymorphen Zellen mit zahlreichen Fortsätzen in seiner Umgebung und z. T. auch im Innern desselben.

In ihrem mittleren Teile hat die Pectenanlage folgendes Aussehen: Man kann hier an ihr 2 Anteile unterscheiden: einen basalen, im Querschnitt dreieckig geformten Anteil, in dem die Zellen ziemlich dicht liegen, und einen schmalen, in den Glaskörperraum hineinragenden plattenförmigen Anteil. Dieser letztere ist gefäßfrei und besteht im wesentlichen aus den epithelialen Wandzellen.

Zwei etwas ältere Stadien (29,5 und 32,5 mm lang) ergaben weder hinsichtlich der morphologischen Verhältnisse von Sehnerveninsertion und Pectenanlage noch bezüglich der histologischen Strukturdetails des letzteren wesentlich neue Verhältnisse, mit dem zuletzt beschriebenen Stadium verglichen.

Zusammenfassung.

Die fötale Augenspalte (AS) ist bei dem jüngsten untersuchten Stadium (7–8 mm lang; Abb. Po₁, S. 236) ihrer ganzen Länge nach offen. Sie ist in ihrem proximalen Anteile relativ weit, weiter distal nähern sich ihre

Abb. Po₁₇¹⁾: Photographie eines Schnit-tes durch die Anlage der Sehnerveninsertion und des Pecten eines 23,9 mm langen Embryos von Podiceps cr. Vergr. 82/1.

¹⁾ Erklärung der Abkürzungen am Schlusse der Arbeit. (S. 342).

Ränder, um dann, allmählich divergierend, ohne scharfe Grenze in den Pupillarrand überzugehen. Ihr nasaler Rand ist gegen das Becherinnere zu stärker eingebogen als der temporale, wodurch die Spalte eine schiefe, von nasal außen nach temporal innen gerichtete Stellung bekommt. Die Spalte wird ihrer ganzen Länge nach von einem Gefäß durchzogen (Abb. Po₂, GG; S. 236), welches von einem an der Basis von Diencephalon und Becherstiel sich ausbreitenden Gefäßplexus stammt.

Die Spalte schließt sich, wie das nächste Stadium (10,1 mm lang, Abb. Po₃ und Po₄, S. 237) zeigt, in ihrem mittleren Abschnitte und in einem Teile ihres distalen Abschnittes. Als ihre Reste erscheinen zwei Öffnungen in der Becherwand: eine etwas langgestreckte proximale (pÖ) und eine ovale distale (dÖ) sowie eine spitzwinkelige Einkerbung des Pupillarrandes (EK). Die beiden Wandöffnungen stehen an der Außen- und an der Innenseite des Augenbeckers durch Furchen (Fa [Abb. Po₃] und Fi [Abb. Po₄]) miteinander in Verbindung, welche durch Aneinanderlagerung der Augenspaltenränder aneinander entstanden sind. Die Furche an der Innenseite (Abb. Po₄, Fi) wird durch zwei Wülste begrenzt, welche offenbar durch Einbiegung des innersten Teiles der Spaltränder gegen das Augenbecherinnere zu entstanden sind. Entsprechend der Tatsache, daß diese Einbiegung der Spaltenränder sich nasal stärker geltend machte als temporal, ist auch der nasale Wulst (nW) mächtiger entwickelt als der temporale.

Bei dem Verschuß der Augenbecherspalte wird das erwähnte Gefäß zum Teil in die Augenbecherhöhle aufgenommen (Abb. Po₆, GG, S. 239), so daß es dieselbe nunmehr durch die proximale Öffnung betritt, sich der erwähnten Furche zwischen den beiden Wülsten an der Innenseite einlagert und durch die distale Öffnung wieder austritt.

Während die dem distalsten Teile der Becherspalte entsprechende Einkerbung des Augenbecherrandes (EK), die anfangs spitzwinkelig war (Abb. Po₃ und Po₄, S. 237) allmählich stumpfwinkelig wird (Abb. Po₆, S. 239), und schließlich ganz verschwindet (Abb. Po₇ und Po₈, S. 241), wächst die proximale Öffnung in distaler Richtung bedeutend in die Länge. Sie nimmt dabei die Form einer langgestreckten Spalte an und soll daher von nun an „proximale Spalte“ genannt werden. Diese proximale Spalte zeigt, sobald sie eine gewisse Länge erreicht hat, wiederum die von der Augenspalte übernommene, schief von nasal außen nach temporal innen geneigte Richtung. Von ihren Begrenzungsändern ist wiederum der nasale stärker gegen das Becherinnere zu eingebogen und bildet so einen an der Innenseite der Spalte hervortretenden Wulst (nW in Abb. Po₈, S. 241, Po₁₃, S. 246, Po₁₅, S. 249).

Das erwähnte Gefäß durchzieht die derart in die Länge gewachsene proximale Öffnung in schräger Richtung ihrer ganzen Länge nach (GG in Abb. Po₇, Po₈, Po₁₂, Po₁₃). Nach dem Betreten der Becherhöhle hebt es sich aber im Laufe der Entwicklung allmählich von der ventralen Wand ab (Abb. Po₈, S. 241) und zieht in einem mit zunehmender Entwicklung immer steiler werdenden Bogen (Abb. Po₁₃, S. 246 und Po₁₅, S. 249) zur distalen Öffnung. Entsprechend dieser Abhebung verstreicht auch die Furche (Fi in Abb. Po₄ [S. 237]) zwischen proximaler und distaler Öffnung, in welcher das Gefäß früher eingebettet lag, und es bleibt nur

noch eine Zeitlang ihr nasaler, stärker vorspringender Begrenzungsrand zurück, der sich als direkte Fortsetzung des die proximale Spalte begrenzenden nasalen Wulstes präsentiert (vgl. Abb. Po₁₃, Po₁₅).

Da der nun zu beschreibende Verschluß der proximalen Spalte mit dem Wachstum der Sehnerveninsertionsanlage und mit der Entwicklung des Pecten in innigem Zusammenhang steht, so soll erst auf diese Verhältnisse eingegangen werden.

Der Becherstiel (S) tritt in dem jüngsten unserer Stadien (in Abb. Po₁, S. 236) an der Grenze zwischen ventraler und proximaler Wand an den Augenbecher heran. Die Insertionsfläche, hier von etwa elliptischer Form, erhält im nächsten Stadium (Abb. Po₃, S. 237) das Aussehen eines Dreieckes mit etwas abgerundeten Ecken und Seiten, das mit einer Spitze proximal von der proximalen Öffnung endigt. Im Laufe der weiteren Entwicklung nimmt der am Augenbecher inserierende Teil des Becherstiels die Form eines Wulstes an (S in Abb. Po₇, S. 241 und Po₁₂ S. 245), welcher proximal am höchsten und breitesten ist, sich distalwärts immer mehr verschmälert und abflacht und unmittelbar proximal von der proximalen Spalte endigt. Dieser Wulst der Sehnerveninsertion wächst mit zunehmendem Alter distalwärts immer mehr in die Länge (vgl. Abb. Po₇ und Po₁₂) und grenzt sich dabei durch zwei seitliche Furchen immer schärfer von der Augenbecherwand ab. Die Insertionsfläche wird dabei zu einem langgestreckten Oval, welches eine langausgezogene Spitze gegen die proximale Spalte hin richtet.

An der Innenseite des Augenbechers befindet sich in den jüngeren Stadien der Entwicklung, der Ansatzstelle des Stiels außen entsprechend eine flache Einsenkung. Aus dieser erhebt sich — zum ersten Male sichtbar bei einem Stadium von 12,2 mm Länge — ein breiter, flacher Wulst, die erste Anlage des Pecten (Pe in Abb. Po₅, S. 241). Das Pecten, welches, wie die histologische Untersuchung ergibt, ein Produkt des Sehnerveneintritts darstellt (s. später), entspricht seiner Lage und der Form seiner Ansatzfläche nach an der Innenseite des Augenbechers vollkommen der Sehnerveninsertion an der Außenseite und kann daher mit dieser als eine morphologische Einheit zusammengefaßt werden und wir nennen beide Gebilde mit einem gemeinsamen Namen Neuropecten.

Beim Vergleich der Rekonstruktionsmodelle verschieden alter Stadien bekommt man den Eindruck, daß sich das Neuropecten mit fortschreitender Entwicklung wie ein Keil in proximale Spalte hineinschiebt und diese dabei zum Verschluß bringt (vgl. Pe in Abb. Po₈, Po₁₃ und Po₁₅ und S in Abb. Po₇ und Po₁₂). Sein innerer Teil, die Pectenanlage, wird dabei immer höher und wandelt sich zu einem schmalen, plattenförmigen Gebilde mit etwas verbreiteter Basis um, welches in seinem mittleren Teile am höchsten ist und von hier aus distal- und proximalwärts kontinuierlich an Höhe abnimmt.

Beim Vorwachsen distalwärts gelangt das Pecten mit seinem distalen Teile in die Nachbarschaft des mehrfach erwähnten, die proximale Spalte nasalwärts begrenzenden Wulstes (nW; vgl. Abb. Po₈, Po₁₃ und Po₁₅, während die Sehnerveninsertion distal in die Einsenkung zwischen den eingebogenen Augenspalträndern zu liegen kommt.

Entsprechend der schiefen Richtung von nasal außen nach temporal innen, in welcher die proximale Spalte die Wand des Augenbechers durchsetzt, bekommt auch das einwachsende Neuropecten eine schiefe Stellung: die Pectenanlage an der Innenseite neigt sich temporalwärts und die Sehnerveninsertion außen kommt hauptsächlich an die nasale Wand der erwähnten Einsenkung zu liegen.

In dieser Weise scheint also — so präsentiert sich dieser Vorgang wenigstens auf unseren Modellen — das Neuropecten die proximale Spalte ihrer ganzen Länge nach in proximodistaler Richtung zu durchwachsen. Das erwähnte Gefäß wird dabei immer mehr gegen das distale Spaltende hin verschoben (vgl. GG in Abb. Po₈, Po₁₃ und Po₁₅). Mit dem vollständigen Verschuß der Spalte kommt dieses Gefäß zur Obliteration und verschwindet. Darauf schließt sich auch seine Austrittsstelle, die distale Öffnung. Sie verschwindet vollkommen und in den späteren Stadien ist ein Rest von ihr nicht nachweisbar.

Die Einbiegung der Ränder der proximalen Spalte ist, wie erwähnt wurde, distal stärker ausgesprochen als proximal. Infolgedessen kommt die Sehnerveninsertion in älteren Entwicklungsstadien mit ihrem distalen Teile so tief zwischen die früheren Spaltränder zu liegen, daß sie gleichsam in die ventrale Wand des Augenbechers aufgenommen erscheint und an der Außenseite nicht mehr als Wulst hervortritt. Es scheinen einander daher in späteren Entwicklungsstadien am Rekonstruktionsmodell Pectenanlage an der Innen- und Sehnerveninsertion an der Außenseite des Augenbechers nicht mehr vollkommen zu entsprechen: die Pectenanlage scheint weiter distalwärts zu reichen als die Sehnerveninsertion. Die Schnittbilder zeigen jedoch, daß sich die letztere in Wirklichkeit auch dem distalen Teile der Pectenanlage entsprechend in die Tiefe der Einsenkung zwischen den Spaltenrändern eingelagert vorfindet und sich bis an das distale Ende der Pectenanlage verfolgen läßt.

Es bildet also, nach den Rekonstruktionsmodellen zu urteilen, die proximale Spalte die Bahn, in welcher das Neuropecten vorwächst und das distale Ende der proximalen Spalte bezeichnet auch die Grenze für sein Wachstum. In dem Endstadium, bis zu welchem wir die Entwicklung verfolgt haben, erscheint also die proximale Spalte durch das Neuropecten vollkommen ausgefüllt. Dieses letztere steht etwas schief, die Pectenanlage ist temporalwärts, der Wulst der Sehnerveninsertion nasalwärts gewendet, entsprechend der schiefen Richtung der prox. Spalte, in welcher das Neuropecten vorgewachsen ist. Das die Becherhöhle durchsetzende Gefäß ist ebenso wie seine distale Austrittsöffnung restlos verschwunden.

Es soll nunmehr das Wichtigste aus der Histogenese des Pecten zusammengefaßt werden.

An den jungen Stadien bildet die gestreckt zur Pupillaröffnung verlaufende ventrale Wand mit der in ihrem ventralen Teile ebenfalls geradlinig sich erhebenden proximalen Wand einen deutlich markierten Flächenwinkel. Entsprechend der Becherspalte hat die ventrale Wand einen Defekt. Dieser Flächenwinkel wird allmählich abgerundet mit Ausnahme der unmittelbaren Nachbarschaft des proximalen Spaltendes bzw. des prox. Endes der prox. Öffnung (die Spalte

ist zu diesem Zeitabschnitt bereits teilweise geschlossen). Es entsteht dadurch unmittelbar proximal von der proximalen Spalte eine Einsenkung, die sich direkt in die proximale Spalte fortsetzt (Ei in Abb. Po₄, S. 237 und Po₆, S. 239). Durch die Wände dieser Einsenkung ziehen die ersten Nervenfasern, die im Bereiche der proximalen Retinalwand ausgebildet werden, zur ventralen Wand des Becherstiels (NF in Abb. Po₅, S. 238). Mit dem Fortschreiten der Differenzierung in der proximalen Retinalwand nehmen naturgemäß die Nervenfasern an Zahl zu und ziehen in zwei Portionen, einer größeren nasalen und einer kleineren temporalen zum Becherstiel. Indem diese beiden Portionen bei ihrem Eintritt in die Sehnerveninsertion sich nicht sogleich vereinigen, sondern eine Rinne zwischen sich freilassen, wächst die früher erwähnte Einsenkung kontinuierlich distalwärts in die Länge.

Im Bereiche der Opticusanlage treten zwischen den Nervenfasern alsbald Gliazellen auf und wir können bei aufeinander folgenden Stadien verfolgen, wie sich eine Anzahl dieser Zellen zwischen den Nervenfasern gegen die besagte Einsenkung hin vorschiebt. Sie erreichen den Grund derselben, schieben sich weiter gegen die Becherhöhle zu vor und bilden alsbald eine am Querschnitt flach hügelförmige Vorwölbung, die sich aus der besagten Einsenkung erhebt (Pe in Abb. Po₉, S. 242, und Po₁₁, S. 244). Diese Vorwölbung ist die erste Anlage des Pecten. Die hier befindlichen Zellen stimmen in jungen Stadien in allen ihren Qualitäten mit den Gliazellen der Opticusanlage überein. Es handelt sich um Zellen mit großen, hellen Kernen, die sich von den meist dunkler pigmentierten Kernen der benachbarten Retina deutlich unterscheiden. An der Membr. lim. int. endigen sie stellenweise mit Radiärfaserkegeln. Eine Abgrenzung dieses Zellkomplexes gegen die Sehnerveninsertion zu ist in diesem Stadium nicht möglich. Das Pecten stellt also in seiner ersten Anlage ein Differenzierungsprodukt der Sehnerveninsertion dar.

Indem immer mehr Fasern aus der sich differenzierenden Retina der Sehnerveninsertionsanlage zuwachsen, wächst diese, wie wir gesehen haben, in proximo-distaler Richtung kontinuierlich in die Länge. Diesem Längenwachstum der Sehnerveninsertion folgt auch die Pectenanlage. Längs der ganzen gliazellenhaltigen Sehnerveninsertion schieben sich Gliazellen zwischen den ihr zuwachsenden kernlosen Nervenfasern gegen die besagte Einsenkung hin vor, füllen sie aus und bilden eine in die Becherhöhle hineinragende Vorwölbung.

Die Zellen der Sehnervenanlage gleichen nur in den frühesten Stadien denen der Sehnerveninsertion vollkommen. Bald kommt es innerhalb der Pectenanlage zu Differenzierungsvorgängen, die den Zellen hier ein eigenes Gepräge geben und diese Bildung als etwas der Sehnerveninsertion gegenüber Selbständiges hervortreten lassen.

Während die Zellen anfangs in der ganzen Anlage ungefähr gleich dicht liegen, verdichten sie sich alsbald an der inneren, der Becherhöhle zugewendeten Seite der Pectenanlage zu einer dichteren Lage (vgl. Abb. Po₁₁, S. 244). Sie scheinen hier auch etwas dunkler färbbare Kerne zu bekommen als die übrigen Pectenellen. Gleichzeitig mit dieser Zellverdichtung an der Oberfläche kommt

es zu einer Auflockerung der Zellen im Innern der Anlage. Dann wird die Vorwölbung der Pectenanlage stärker (Abb. Po₁₄, S. 247), seine Abgrenzung gegen die Sehnerveninsertion wird durch das Einwachsen zahlreicherer kernloser Nervenfasern schärfer; die dichter liegenden Zellen an der Oberfläche ordnen sich epithelartig an, während die Auflockerung der Zellen im Innern der Anlage immer stärker wird (vgl. Abb. Po₁₄). Es entstehen hier größere und kleinere Zwischenräume zwischen diesen Zellen, welche letztere eine unregelmäßige Form haben und durch zahlreiche Protoplasmafortsätze miteinander in Verbindung stehen.

Während dieser Differenzierungsvorgänge wächst die Pectenanlage in allen Dimensionen, am wenigsten in die Breite, am meisten in die Länge und bekommt so die Gestalt eines langgestreckten, schmalen Grates, sowie sie uns auf unseren Modellen von älteren Stadien entgegentritt.

Die oben erwähnte Auflockerung der Pectenzellen im Innern der Anlage scheint in gewissen Stadien so weit zu gehen, daß es hier zur Ausbildung eines Hohlraumes im Innern der Anlage kommt (vgl. Abb. Po₁₆, S. 249), in dessen Umgebung und auch teilweise in dessen Innern die gleichen, unregelmäßig gestalteten Zellen liegen, die früher die ganze Anlage erfüllten¹⁾. Später verschwindet dieser Hohlraum wieder (vgl. Abb. Po₁₇ [S. 251]).

An unseren ältesten Stadien stellt die Pectenanlage größtenteils eine schmale Platte dar, die sich frei in die Becherhöhle erhebt. Diese Platte besteht ausschließlich oder nahezu ausschließlich aus den epithelialen Wandzellen, welche einen schmalen Hohlraum zwischen sich freilassen, in welchem mitunter hier und da spärliche, unregelmäßig gestaltete Zellen liegen. Diese Platte setzt sich basalwärts in einen wesentlich kleineren, im Querschnitt etwa dreieckigen Pectenfortsatz fort, der mit seiner Basis den von nasal und von temporal her kommenden Sehnervenfasernportionen aufsitzt. Er trägt an seiner Oberfläche die gleichen epithelialen Zellen wie der plattenförmige Anteil, in seinem Innern aber Zellen von mehr unregelmäßiger Form, die hier wieder relativ dicht liegen und keine Lücken zwischen sich aufweisen.

Relativ spät, erst bei unserem Stadium von 20 mm Länge, finden wir an der Basis der Pectenanlage ein Gefäß, die Arteria basalis pectinis (APe in Abb. Po₁₆, S. 249). Trotz genauen Suchens ließ sich weder bei diesem, noch bei den folgenden Stadien eine Verbindung dieses Gefäßes mit dem früher beschriebenen, die Becherhöhle durchziehenden Gefäße auffinden. Abb. Po₁₇, S. 251 (von einem 23,9 mm langen Embryo) kann uns vielleicht einen Hinweis dafür geben, wie dieses Gefäß in die Pectenanlage gelangt. Wir sehen hier, daß sich eine Mesodermmlamelle (Me) von außen her durch die ganze Opticusinsertion bis zu dem an der Pectenbasis befindlichen Gefäße (APe) hin erstreckt. Es ist möglich, daß die Arteria basalis pectinis mit einer solchen Mesodermmlamelle durch die Sehnerveninsertion hindurch bis zur Pectenbasis einwächst, daß aber die letztere sehr bald verschwindet, wobei das Gefäß zurückbleibt. In diesem Falle müßte es sich jedoch um ein sehr passageres Entwicklungsstadium handeln,

¹⁾ Es muß indessen dahin gestellt gelassen werden, inwieweit dieser Hohlraum nicht vielleicht ganz oder teilweise ein Kunstprodukt ist, obgleich er sich in einem gewissen Alter bei mehreren, sonst gut erhaltenen Objekten in typischer Weise vorfand.

denn wir konnten diese Mesoderm lamelle nur in einem einzigen Stadium, dem eben erwähnten, konstatieren, hier jedoch mit voller Sicherheit. Sie teilt hier die Opticusinsertion in zwei ungleich große Hälften, eine größere nasale und eine kleinere temporale. Wir haben es hier bei Podiceps also mit einer unvollständigen, nur die Sehnerveninsertion betreffenden Teilung des Neuropecten zu tun. Wie wir später hören werden, ist diese Teilung bei Anas vollkommen und auch bei den anderen Arten in verschiedener Weise angedeutet.

Eine besondere Beachtung verdienen die Ränder der proximalen Spalte. Während nämlich die Zellen innerhalb der übrigen Retina sich mit zunehmendem Alter immer weiter differenzieren, bleiben die Zellen in einer der Spaltöffnung zunächst gelegenen Partie auf einer relativ niedrigen Entwicklungsstufe stehen und nehmen an den Differenzierungsvorgängen innerhalb der übrigen Retina nicht teil (Abb. Po₁₀, S. 243). Die Zellen des Pigmentblattes bleiben hier in einer der Spalte zunächst gelegenen Zone pigmentfrei und behalten ihre hoch zylindrische Form bei. Im Bereiche des retinalen Blattes liegen die Zellen in dieser Randpartie nicht so regelmäßig in Reihen angeordnet wie im Bereiche der übrigen Retina, sondern mehr unregelmäßig. Der Sehventrikel endigt beiderseits in einiger Entfernung von der Spalte und es lassen sich dann retinales und Pigmentblatt nicht mehr voneinander unterscheiden. Stets erstreckt sich die so gebaute Zone im Bereiche des nasalen Randes (Abb. Po₁₀, links) auf ein größeres Gebiet als im Bereiche des temporalen.

Was hat dieser eigentümliche Bau der Spaltränder, der sich bei allen untersuchten Arten mit großer Konstanz wiederfindet, für Bedeutung? Diese Erscheinung hängt mit dem mehrfach erwähnten Vorwachsen der Sehnerveninsertion und der Pectenanlage in der Spalte in proximodistaler Richtung zusammen und es soll jetzt besprochen werden, wie diese beiden Erscheinungen auf Grund des vergleichenden Studiums der Rekonstruktionsmodelle und der Schnittbilder erklärt werden können. Erinnern wir uns an unsere jüngsten Stadien, so finden wir auch dort schon die proximale Öffnung mit ihrem proximalen Ende bis an den Becherstiel heranreichen (vgl. Abb. Po₃, S. 237). Die ersten Nervenfasern, die in der proximalen Retinalwand zur Ausbildung kommen, ziehen durch den proximalsten Winkel der proximalen Öffnung zum Becherstiel. Bei ihrer Passage benützen die Fasern hier das eigentümlich differenzierte Zellgebiet der erwähnten Einsenkung, welches hier also die funktionelle Bedeutung eines Randschleiers hat. Mit dem Fortschreiten der Differenzierung in der Retina kommen immer mehr Nervenfasern zur Ausbildung, welche alle die proximale Öffnung als Durchgangspforte zum Opticus benützen. Gleichzeitig verlängert sich die proximale Öffnung distalwärts und wird zu einer lang ausgezogenen Spalte. Da die Differenzierung der Retina in proximodistaler Richtung fortschreitet, so kommen die Fasern aus inner weiter distal gelegenen Abschnitten der Retina. Sie haben einen schiefen Verlauf und ziehen in der Hauptsache in zwei Partien, einer nasalen und einer temporalen gesammelt, in schiefer Richtung von distal-dorsal nach proximal-ventral konvergierend gegen den proximalsten Winkel der noch offenen proximalen Spalte. Bei ihrem Durchtritte durch die Spalte lagern sie sich den schon ausgebildeten Nervenfasern an. Auf diese Weise

werden auch innerhalb der Sehnerveninsertion die neugebildeten Nervenfasern immer auf die schon vorhandenen aufgelagert, und erklärt sich das kontinuierlich distalwärts fortschreitende Wachstum der Sehnerveninsertion.

Die Nervenfaserbündel, welche sich von der nasalen und von der temporalen Seite der Retina sammeln, um dem Opticus zugeführt zu werden, sind von verschiedener Stärke. Es wurde erwähnt, daß die Nervenfaserschicht an der nasalen Seite der Retina wesentlich dicker ist als an der temporalen. Dem entsprechend bekommt der Opticus von nasal her weit mehr Nervenfasern als von temporal. Aus vergleichend embryologischen Gründen können wir annehmen, daß das Einwachsen der Mesoderm lamelle Me (Abb. Po₁₇, S. 251) zwischen die beiden Sehnervenfaserportionen des Opticus erfolgte, und wir erkennen hier, daß die nasale Portion (in der Abb. rechts von der Mesoderm lamelle) wesentlich kräftiger entwickelt ist als die temporale.

Was die beschriebenen, der proximalen Spalte zunächst gelegenen Abschnitte ihrer Ränder anbelangt, welche in dem Zustande der Undifferenziertheit verbleiben, während die Differenzierung innerhalb der übrigen Retina längst weiter fortgeschritten ist, so steht diese Erscheinung in innigem Zusammenhang mit dem Einwachsen der Opticusfasern. Dieser Teil der Ränder ist offenbar nicht für dieselben Funktionen bestimmt wie die übrige Retina, er hat vielmehr die Aufgabe, den durchtretenden Nervenfasern bei ihrem Verlaufe aus der Retina zum Opticus als Bahn zu dienen. Daß es sich wirklich so verhält, dafür sprechen mehrere Momente. Die undifferenzierten Randteile entsprechen ihrer Ausdehnung nach völlig dem später in ihr Gebiet einwachsenden Neuropecten. Am nasalen Rande umfaßt diese Zone, wie mehrfach hervorgehoben wurde, ein größeres Gebiet als am temporalen, entsprechend der Tatsache, daß auch die Sehnerveninsertion zum größeren Teile im Bereiche dieses Randes vorwächst. Auf diese Weise erklärt es sich auch ungezwungen, wieso das Neuropecten distal ohne scharfe Grenze in die Ränder der proximalen Spalte überzugehen scheint. Mit dem Einwachsen der Nervenfasern werden diese Randteile offenbar so verdickt, daß sie zur Aneinanderlagerung und Verschmelzung kommen, womit die Spalte sich hier schließt. Deshalb finden wir überall im Bereiche der vorgewachsenen Sehnerveninsertion die proximale Spalte verschlossen. Die Zellen der Ränder werden offenbar zwischen die einwachsenden Sehnervenfasern aufgenommen und später wahrscheinlich in Gliazellen der Sehnerveninsertion umgewandelt. In dem Gebiete, wo das Neuropecten bereits vorgewachsen ist, existiert eine solche undifferenzierte Randzone nicht mehr, und das Neuropecten grenzt hier beiderseits an die differenzierte Retina. Es muß also die undifferenzierte Randzone im Neuropecten aufgegangen sein.

Wir müssen also unseren an den Modellen gewonnenen Eindruck, daß das Neuropecten in der proximalen Spalte vorwächse, auf Grund des Schnittstudiums dahingehend modifizieren, daß nicht die proximale Spalte selbst, sondern ihre undifferenzierten Randpartien es sind, welche den einwachsenden Nervenfasern zum Durchtritt und damit der distalwärts vorwachsenden Sehnerveninsertion als Leitbahn dienen.

Noch eine mit der Entwicklung des N. opticus zusammenhängende Frage soll hier im Anschlusse diskutiert werden, nämlich das Verhältnis zwischen Becherstiel und Sehnerv. Der Becherstiel bildet bei den jüngsten untersuchten Stadien ein Rohr, dessen Wände aus einem mehrschichtigen Epithel bestehen. Die ersten ausdifferenzierten Nervenfasern wachsen, wie wir gehört haben, aus der proximalen Becherwand durch den proximalen Winkel der proximalen Spalte zur ventralen Wand des Becherstiels. Sie kommen hier in einen schmalen Randschleier zu liegen, den die Zellen der ventralen Wand an ihrer Außenseite ausgebildet haben. Mit zunehmender Menge der Nervenfasern bilden diese ein immer breiter werdendes Lager an der Außenseite der ventralen Wand. Schließlich wird die ventrale Stielwand gegen die dorsale gedrückt, das Lumen des Becherstiels schließt sich und bald läßt sich der ursprüngliche, epitheliale Zellbestand nur längs einer schmalen Zone an der Dorsalseite der Opticusanlage in der nächsten Nähe des Augenbechers nachweisen, welche schließlich ebenfalls vollkommen verschwindet. In diesem Stadium wird die ganze Opticusanlage nur mehr von Nervenfasern und zwischen diesen liegenden Gliazellen gebildet.

Der Verschuß des Becherstiellumens erfolgt entsprechend dem Einwachsen der Nervenfasern in der Richtung von distal her proximalwärts. Indessen bleibt seiner Ansatzstelle am Augenbecher entsprechend an seiner Dorsalseite ein kleiner Rest seines Lumens zurück, der sich als unmittelbare Fortsetzung des in der Umgebung der Stielinserion noch vorhandenen Sehventrikels eine Strecke weit taschenförmig dorsal in die Opticusanlage hinein erstreckt. Auch dieser Rest verschwindet im Laufe der Entwicklung schließlich völlig.

Wir können demgemäß an der Anlage des Sehnerven zwei Anteile unterscheiden, einen epithelialen und einen neurofibrillär-gliösen. Der epitheliale stellt die primäre Anlage dar und repräsentiert die Wand des ursprünglichen Verbindungsrohrs zwischen Augenbecher und Diencephalon. Zu dieser epithelialen Anlage kommt später ein zweiter, neurofibrillärer Anteil. Dieser ist anfangs auf die Außenseite der ventralen Wand beschränkt, nimmt dann mit fortschreitender Entwicklung auf Kosten des epithelialen Anteils ständig an Umfang zu und substituiert so allmählich den letzteren. An der gleichen Stelle, wo bei jungen Stadien der Becherstiel am Augenbecher inserierte, finden wir bei älteren die Nervenfasern verlaufen. Der Vorgang ist dabei der, daß die zuerst gebildeten, ältesten Nervenfasern von den später einwachsenden jüngeren proximal- und dorsalwärts verschoben werden.

Betrachtet man, so wie wir es hier getan haben, die proximale Spalte mit ihren Rändern als die Durchgangsbahn für die Sehnervenfasern aus der Retina zum Opticus, so kann man den hier beschriebenen Vorgang der Substitution des Becherstiels durch die Sehnervenfasern auch in der Weise auffassen, daß sich die proximale Spalte auch proximalwärts über den Becherstiel hinaus erweitert hat, in diesem ihrem proximalsten Teile jedoch sogleich durch einwachsende Nervenfasern verschlossen wurde. Damit verlaufen also sämtliche Nervenfasern aus der Retina durch die Randpartien der proximalen Spalte zum Sehnerven.

Anas domestica.

Stadium 1. 7,7 mm lang, 102^h.

Augenbecher ausgebildet. Retinales und Pigmentblatt liegen einander größtenteils dicht an, so daß nur geringe Reste des Sehventrikels erkennbar sind. Pigmentblatt ein einreihiges Epithel, seine Zellen von kubischer bis zylindrischer Form, völlig frei von Pigment. Retina noch völlig undifferenziert bis auf eine leichte Aufhellung an der Innenseite im ventralen Teile der proximalen Wand (Vorbereitung der Randschleierbildung). Linsenlumen bis auf einen schmalen Spalt zwischen Epithel und Fasern verschlossen.

Abb. A₁¹⁾: Rekonstruktionsmodell (125x) des Augenbechers eines 7,7 mm langen Embryos von *Anas dom.*, von ventral her gesehen. ⁸/₁₅ d. nat. Gr.

Rekonstruktionsmodell (125x) von ventral her gesehen (Abb. A₁): Die fötale Augenbecherspalte (AS) vollständig offen. Sie wird ihrer ganzen Länge nach von einem von Mesodermzellen begleiteten Gefäß (in das Modell nicht mitgenommen) durchzogen, welches aus dem Mesenchym der ventralen Umgebung des Augenbechers stammt. Der nasale Rand der Spalte (in Abb. links) scheint etwas stärker hervorzutreten als der temporale. Die Spalte ist in ihrem mittleren Anteile ein wenig verschmälert, nimmt von hier aus nach beiden Richtungen hin an Breite zu, um distalwärts ohne scharfe Grenze in den Pupillarrand überzugehen.

Die ventrale Wand des Augenbechers relativ kurz, verläuft geradlinig zur Papillaröffnung. Der dorsale Umschlagsrand und seine nächste Umgebung gegen die Papillaröffnung umgebogen, wodurch diese eine nach abwärts dezentrierte Lage erhält. Der Augenbecherstiel (S) kurz und plump, vollkommen hohl; er inseriert mit etwa querovaler Fläche am Übergang der ventralen und der proximalen Wand des Augenbechers.

Stadium 2. 6,5 mm lang, 120^h.

Pigmentblatt mit noch verhältnismäßig hohen, völlig pigmentfreien Zellen. Retina noch undifferenziert bis auf einen schmalen Randschleier an der proximalen Wand nahe der Insertionsstelle des Becherstiels. Linse mit schmalen, spaltförmigem Lumen zwischen Fasern und vorderem Epithel.

Abb. A₂¹⁾: Rekonstruktionsmodell (125x) des Augenbechers eines 6,5 mm langen Embryos von *Anas dom.*, von ventral her gesehen. ⁸/₁₅ d. nat. Gr.

Rekonstruktionsmodell (125x) von ventral her gesehen (Abb. A₂).

Augenbecherstiel noch kurz und dick, mit breiter, annähernd querovaler Fläche am Übergang der ventralen Augenbecherwand in die proximale inserierend. Die Becherspalte ist durch Aneinanderlagerung ihrer Ränder im mittleren Teile geschlossen. Ihr zurückgebliebener proximaler Teil bildet eine ovale, mit einer distalen Spitze gegen den verschlossenen Teil der Becherspalte weisende Öffnung (pÖ), ihr distaler Rest eine spitzwinkelige Einkerbung des Papillarrandes (EK), welche mit abgerundeten Ecken in denselben übergeht. Die kurze, ziemlich gestreckt verlaufende ventrale Wand des Augenbechers bildet in der Nachbarschaft des Sehnerveneintrittes mit der hier in ihrem ventralen Teile ebenfalls geradlinig verlaufenden medialen Wand des Augenbechers einen spitzen Flächenwinkel, was an parallel mit der Becherspalte geführten Schnitten deutlich erkennbar ist.

Das beim früheren Stadium die Becherspalte ihrer ganzen Länge nach durchziehende Gefäß tritt nunmehr,

¹⁾ Erklärung der Abkürzungen am Schlusse der Arbeit (S. 342).

wie früher von Mesenchymzellen begleitet, schräg durch die proximale Öffnung in die Augenbecherhöhle ein und verläuft dicht an der ventralen Wand derselben zu der beschriebenen Einkerbung des Becherandes, wo es dieselbe wieder verläßt.

Stadium 3. 7,5 mm lang, 126^b.

Pigmentepithelzellen im äußeren Blatte des Augenbeckers abgeplattet, noch völlig pigmentfrei. Nervenfaserschicht nur in unmittelbarer Umgebung der Eintrittsstelle des Becherstiels ausgebildet. Sehventrikel zum großen Teile verschwunden. Linse: Die Linsenfasern reichen in der Mitte bis zum Linsenepithel, während seitlich noch ein schmaler Spaltraum zwischen Epithel und Linsenfasern zurückgeblieben ist.

Rekonstruktionsmodell (125× Abb. A₃), von ventral gesehen: Becherstiel (S) länger und dünner als beim vorhergehenden Stadium, noch vollkommen hohl. Seine Insertionsstelle nicht scharf von der Becherwand abgrenzbar, von etwa kreisförmiger Gestalt. Die Becherspalte ist nun in ihrem mittleren Teile längs einer größeren Strecke als

Abb. A₃¹⁾: Rekonstruktionsmodell (125×) der nasalen Hälfte des Augenbeckers eines 7,5 mm langen Embryos von *Anas dom.* von ventral her gesehen. $\frac{3}{15}$ d. nat. Gr.

Abb. A₄¹⁾: Photographie eines Sagittalschnittes durch den proximalen, ventralen Teil des Augenbeckers eines 7,5 mm langen Embryos von *Anas dom.*, unmittelbar neben der proximalen Öffnung. Vergr. 168/1.

¹⁾ Erklärung der Abkürzungen am Schlusse der Arbeit (S. 342).

vorher geschlossen. Der Verschlußstelle entspricht an der Außenseite des Augenbeckers eine Furche (Fa), deren nasaler Begrenzungsrand (in der Abb. rechts) breiter ist und stärker hervortritt als der temporale. Das Oval der proximalen Öffnung (pÖ) ist schmaler geworden. Die beiden Ränder der dem distalen Ende der Becherspalte entsprechenden Einkerbung (EK) sind einander so weit genähert, daß der Winkel zwischen ihnen ganz spitz geworden ist.

Der Verlauf des Gefäßes, welches auch hier von relativ reichlichen Mesodermzellen begleitet ist, ist der gleiche wie im Falle vorher.

Pupillaröffnung wie früher ventralwärts dezentriert. Die ventrale Wand des Augenbeckers nicht mehr gradlinig verlaufend, sondern leicht gekrümmt. Die übrigen Wände, besonders die dorsale, stark gegen die Pupillaröffnung umgebogen.

Der spitze Winkel, welcher im Stadium vorher die ventrale Wand des Augenbeckers mit dem ventralen Teile der proximalen Wand an der Innenseite des Augenbeckers in der Nähe des Becherstielseintritts bildete, ist nun zum großen Teile abgerundet und nur in unmittelbarer Nachbarschaft der proximalen Öffnung spitz geblieben. Es kommt dadurch an der Innenseite des Augenbeckers eine der Insertion des Becherstiels an der Außenseite entsprechende Einsenkung zustande, welche proximal von der proximalen Öffnung gelegen ist und sich distalwärts in diese fortsetzt (Abb. A₄ Ei). Längs der Wand dieser Einsenkung nehmen nun die Nervenfasern aus dem differenzierten Teile der Retina ihren Weg, um zur ventralen Wand des Stiels zu ziehen (NF). Es bildet also die beschriebene Einsenkung eine Art Trichter zwischen den von allen Seiten aus der sich differenzierenden Nervenfaserschicht kommenden, der ventralen Stielwand zustrebenden Nervenfasern.

Abb. A₅¹⁾: Rekonstruktionsmodell (125x) der nasalen Hälfte des Augenbeckers eines 8,9 mm langen Embryos von *Anas dom.*, von ventral her gesehen. $\frac{8}{15}$ d. nat. Gr.

Stadium 4. 8,9 mm lang, 132^h.

Dieses Stadium ist in seiner Ausbildung von dem vorigen nur wenig verschieden. Die Zellen des Pigmentblattes enthalten im Bereiche der proximalen Wand spärliches Pigment. Sehventrikel noch teilweise offen. Differenzierung der Retina nicht weiter fortgeschritten. Linsnlumen noch nicht ganz verschwunden. Hohler Becherstiel wie bei den früheren Stadien.

Rekonstruktionsmodell (125x) von ventral her gesehen (Abb. A₅). Die Becherspalte ist längs einer noch etwas längeren Strecke als vorher geschlossen. Die proximale Öffnung (pÖ) ist schmaler und deutlich spaltförmig geworden. Die Ränder der dem distalen Abschnitt der Becherspalte entsprechenden Einkerbung (EK) des Pupillarrandes nähern sich in ihrem distalsten Abschnitte, auf diese Weise einen späteren Verschluß vorbereitend.

Das beschriebene Gefäß betritt, wie bei früheren Stadien von Mesodermzellen begleitet, den Augenbecher durch die proximale Öffnung, verläuft in der Augenbecherhöhle der ventralen Wand derselben dicht angelagert distalwärts und verläßt die Becherhöhle durch den proximalen Teil der distalen Einkerbung, wo diese noch relativ weit ist.

Stadium 5. 9,5 mm lang, 140^h.

Zellen des Pigmentblattes platt, nur im Bereiche der ventralen Wand und an dem dorsalen, umgebogenen Rande des Augenbeckers höher. Sie enthalten überall Pigment mit Ausnahme der Umgebung der früheren Spalte. Differenzierung der Retina nicht weiter fortgeschritten als früher. Sehventrikel im Bereiche der proximalen Wand spaltförmig, in der ventralen Wand und in dem dorsalen, umgebogenen Rande des Augenbeckers breiter. Die

¹⁾ Erklärung der Abkürzungen am Schlusse der Arbeit (S. 342).

aus der Retina sich sammelnden Nervenfasern ziehen zur ventralen Wand des Stiels, dessen Lumen noch seiner ganzen Länge nach offen ist. Linsenlumen nur als kleiner Rest in der Nähe des Äquators, an der Umbiegungsstelle der Linsenfasern in das Linsenepithel vorhanden.

Rekonstruktionsmodell¹⁾ (125 $\times$).

Außenseite (Abb. A₆): Becherspalte wie beim vorigen Modell in der Mitte geschlossen, ihr früherer nasaler Rand (in der Abb. links) springt stärker vor als der temporale. Die proximale Öffnung (pÖ) ein wenig verlängert, spaltförmig. Aus der mehrfach erwähnten Einkerbung des Augenbecherrandes ist nunmehr ebenfalls eine Öffnung (dÖ) geworden, indem die distalen Teile ihrer Ränder, deren Annäherung wir in dem früheren Stadium konstatieren konnten (Abb. A₅, EK), sich aneinander gelegt haben. Die auf diese Weise zustande gekommene distale Öffnung ist hier wie die proximale schmal und spaltförmig und in diesem Stadium etwas länger als jene. Der Pupillarrand ist in der Nachbarschaft der distalen Öffnung wulstig verdickt. Die Insertionsstelle des Becherstiels (S) ist in proximo-distaler Richtung etwas verlängert und wie früher von der Umgebung nicht scharf abgegrenzt. Ihr entspricht auch eine verlängerte Einsenkung an der Innenseite.

Im histologischen Bilde (Abb. A₇) zeigt die Stelle dieser Einsenkung (Ei) folgendes Verhalten: Zwischen den von der proximalen Wand der

Abb. A₆²⁾: Rekonstruktionsmodell (125 $\times$) eines Teiles der ventralen Wand des Augenbechers eines 9,5 mm langen Embryos von *Anas dom.*, von außen her gesehen. $\frac{3}{15}$ d. nat. Gr.

Abb. A₇³⁾: Photographie eines etwas schiefen Sagittalschnitts in der Gegend der proximalen Öffnung durch das Auge eines 9,5 mm langen Embryos von *Anas dom.* Vergr. 108:1; auf $\frac{3}{4}$ verkleinert.

¹⁾ Hier und bei den folgenden Modellen wurde nur ein Teil der proximalen und der ventralen Wand des Augenbechers bis zum Pupillarrand mit dem distalsten Teile der Opticusanlage und der Becherspaltregion rekonstruiert.

²⁾ Erklärung der Abkürzungen am Schlusse der Arbeit (S. 342).

Retina kommen und zur ventralen Wand der Opticusanlage ziehenden Nervenfasern und der ventralen Retinalwand erscheint das Gewebe hier eigentümlich aufgelockert und zeigt unregelmäßige, größere und kleinere Lücken. Die relativ spärlichen Zellen in diesem Gebiete besitzen helle Kerne und spärliches Protoplasma. An der Membr. lim. int. endigen sie mit deutlichen Radiärfaserkegeln. Es handelt sich offenbar um Zellen, welche den Müllerschen Stützfaser der Retina entsprechen.

Das beschriebene Gefäß (Abb. A₇, GG) hat denselben Verlauf wie früher und verläßt den Augenbecher durch die nun gebildete distale Öffnung. Wie bei den früheren Stadien ist es von Mesodermzellen (Me) begleitet.

Stadium 6. 102 mm lang, 161^h.

Zellen des Pigmentblattes nun überall platt und reichliches Pigment enthaltend, mit Ausnahme der früheren Becherspaltränder (s. u.). Zellen des retinalen Blattes in radiären

Abb. A₈¹⁾: Photographie eines Sagittalschnitts durch den ventralen Teil des Augenbechers eines 10,2 mm langen Embryos von *Anas dom.* mit dem durchtretenden Gefäße. Vergr. 106/1.

Reihen angeordnet, gleichfalls mit Ausnahme des Gebietes der früheren Spaltränder. Sehventrikel teilweise verschwunden. Die Ausbildung der Opticusfaserschicht hat sich im Bereiche der proximalen Wand weiter ausgedehnt. Der Becherstiel noch vollkommen hohl, enthält die Nervenfasern, zu einem breiten Lager gesammelt, an seiner Ventralseite. Seine ventrale Wand ist dadurch, besonders im distalen Teil, wesentlich dicker geworden als die dorsale, wodurch das Lumen dorsalwärts verschoben und sehr schmal geworden ist. Linse mit spaltförmigem Lumen in der Äquatorgegend, entsprechend dem Übergange der Linsenfasern in das Linsenepithel.

Das Rekonstruktionsmodell (125 $\times$) zeigt an der Außenseite eine dem früheren Stadium gegenüber bedeutend verlängerte proximale Öffnung, während die früher langgestreckte distale Öffnung zu einem kleinen Loche geworden ist. Die beiden Öffnungen stehen, wie früher an der Außenseite des Augenbechers durch eine Furche miteinander in Verbindung. Die Sehnerveninsertion gegenüber früher ein wenig verlängert und etwas schärfer als früher von der Augenbecherwand abgegrenzt. Die Insertionsfläche hat etwa die Form eines Dreiecks, dessen distale Spitze der proximalen Öffnung zugewendet ist.

An der Innenseite des Modells erkennen wir, daß die früher beschriebene, proximal von der proximalen Öffnung gelegene Einsenkung nunmehr fast vollständig ausgeglichen ist. Das mikroskopische Bild zeigt, daß an dieser Stelle jedoch eine Einsenkung in der Nervenfaserschicht vorhanden ist, daß diese aber von Gliazellen ausgefüllt ist. Die Ränder der proximalen Spalte (vgl. Abb. A₁₂ [S. 268]) zeigen ein eigentümliches, von dem Baue der übrigen Retina abweichendes Verhalten. In einem Gebiete unmittelbar an der Spalte, welches an der nasalen Seite größer ist als an der temporalen, finden wir, daß die Zellen des Pigmentblattes

¹⁾ Erklärung der Abkürzungen am Schlusse der Arbeit (S. 342).

bedeutend höher sind als im Bereiche des übrigen Pigmentblattes, eine zylindrische Form haben und zum Unterschied von diesen auch frei von Pigment sind ¹⁾. Die Zellen des retinalen Blattes haben ebenfalls in diesem Gebiete den Charakter beibehalten, welcher dem ganzen Retinablatt in jüngeren Stadien zukommt. Während die Zellen des retinalen Blattes sonst radiär angeordnet stehen, zeigen sie nämlich in diesem Gebiet weiterhin ihre ursprünglich unregelmäßige Anordnung.

Das beschriebene Gefäß tritt, von reichlichem Mesenchymgewebe begleitet, durch die proximale Öffnung ein, verläuft entlang der ventralen Wand distalwärts und verläßt den Augenbecher durch die distale Öffnung (Abb. A₉, GG).

Stadium 7. 11 mm lang, 173^h

Pigmentepithel mit Ausnahme der Ränder der Becherspalte überall abgeplattet. Sehventrikel als schmaler Spalt vorhanden, stellenweise wahrscheinlich durch sekundäre Ab-

Abb. A₉²⁾: Rekonstruktionsmodell (125×) eines Teiles der ventralen Wand des Augenbechers eines 11 mm langen Embryos von *Anas dom.*, von außen her gesehen. $\frac{4}{9}$ d. nat. Gr.

Abb. A₁₀²⁾: Das gleiche Rekonstruktionsmodell (*Anas dom.*, 11 mm lang), von der Innenseite her gesehen. $\frac{4}{9}$ d. nat. Gr.

hebung erweitert. Differenzierung der Retina nicht wesentlich weiter fortgeschritten, nur die Nervenfaserverzone ist ausgedehnter. Opticusstiel mit engem Lumen an der Dorsalseite und breiter Nervenfaserverzone in seiner ventralen Wand.

Das Rekonstruktionsmodell (125×) zeigt von der Außenseite (Abb. A₉) her betrachtet eine dem früheren Stadium gegenüber jetzt sehr bedeutend verlängerte

¹⁾ Letzteres tritt auf der Photographie nicht deutlich hervor.

²⁾ Erklärung der Abkürzungen am Schlusse der Arbeit (S. 342).

Opticusinsertion (S). Sie läßt sich schärfer von der Wand des Augenbechers abgrenzen, und ihre Ansatzfläche am Augenbecher bildet ein schmales, sehr langgestrecktes Oval, welches sich distalwärts immer mehr verschmälert und mit einer lang ausgezogenen Spitze bis zur proximalen Öffnung (pÖ) reicht. Diese ist dem vorigen Stadium gegenüber ebenfalls bedeutend verlängert und zu einer langen Spalte geworden. Sie soll von nun an proximale Spalte genannt werden. Zwischen proximaler Spalte und distaler Öffnung (dÖ) an der Außenseite des Augenbechers eine Furche (Fa). Der hier befindliche geschlossene Teil der Augenbecherspalte ist relativ kurz. Die distale Öffnung von ovaler Form, nahe dem Papillarrand gelegen.

An der Innenseite des Rekonstruktionsmodells (Abb. A₁₀) erkennt man proximal von der proximalen Öffnung, in derselben Richtung wie diese verlaufend, eine lange, flache Vorwölbung (Pe), welche sich aus einer sehr seichten Einsenkung erhebt. Diese Einsenkung, am Rekonstruktionsmodell nicht besonders stark hervortretend, am Schnitt jedoch bei stärkeren Vergrößerungen sehr deutlich erkennbar, entspricht in ihrer Lage und Ausdehnung vollkommen der Opticusinsertion an der Außenseite, und die flache Vorwölbung (Pe), die sich aus ihr erhebt, stellt die erste Anlage des Pecten dar. Die Pectenanlage durchsetzt die besagte Einsenkung ihrer ganzen Länge nach.

Die histologischen Schnittbilder durch die Pectenanlage zeigen folgendes:

Die Sehnervenfaser ziehen aus der sich differenzierenden Retina in zwei Portionen, einer etwas größeren nasalen und einer etwas kleineren temporalen, der langgestreckten Sehnerveneinsertion zu. In der an der Vereinigungsstelle dieser beiden Portionen am Opticuseintritt gelegenen, langgestreckten Einsenkung sehen wir, daß die Gliazellen der Opticusanlage sich in diese Einsenkung eingeschoben haben, diese ausfüllen und eine über die Umgebung leicht erhabene Vorwölbung bilden. Die Zellen liegen hier relativ locker und lassen stellenweise kleine Lücken zwischen sich frei, welche durch Fortsätze, mittels welcher sie miteinander in Verbindung stehen, überbrückt sind. Auf diese Weise kommt die Vorwölbung der Pectenanlage zustande, die wir am Rekonstruktionsmodell gesehen haben (Abb. A₁₀, Pe).

Das Pecten stellt also auch hier bei Anas in seiner ersten Anlage ein Differenzierungsprodukt der Opticusinsertionsanlage dar und besteht ausschließlich aus Gliazellen. Pectenanlage an der Innenseite und Sehnerveneinsertionsanlage an der Außenseite des Augenbechers gehen distalwärts ohne scharfe Grenze in die Ränder der proximalen Spalte über. Diese zeigen in einer der Spalte zunächst gelegenen Partie der übrigen Retina gegenüber den gleichen undifferenzierten Bau wie bei dem zuletzt beschriebenen Stadium. Diese Partie ist wie früher an der Nasalseite mächtiger als temporal und betrifft wie früher sowohl das Pigmentblatt wie das retinale Blatt. Im Bereiche des Pigmentblattes reicht diese undifferenzierte Partie zu beiden Seiten der Spalte weiter peripherwärts als im Bereiche des retinalen Blattes.

Die proximale Öffnung wird ihrer ganzen Länge nach von einer Mesoderm lamelle durchzogen, welche mit dem Mesoderm an der Ventralseite des Augenbechers in Verbindung steht und sich frei in den Glaskörperraum erhebt. (In das Rekonstruktionsmodell nicht mit aufgenommen.) Das besprochene Gefäß betritt die proximale Öffnung erst in ihrem distalen Abschnitte. Es verläuft eine Strecke weit längs der ventralen Becherwand, hebt sich aber dann von derselben ab und erreicht in gestrecktem Verlaufe die distale Öffnung, durch welche es die Becherhöhle verläßt.

Stadium 8. 12,2 mm lang, 6½^d.

Pigmentblatt überall undifferenziert. Retinales Blatt von Pigmentblatt stellenweise abgehoben. Differenzierung der Retina nicht weiter fortgeschritten als früher. Lumen des Becherstiels nun zu einer ganz schmalen, dorsal in der Opticusanlage liegenden Spalte reduziert. Linse: Zwischen Epithel und Fasern kein Spaltraum mehr.

Rekonstruktionsmodell (125×).

Außenseite: Die Sehnerveneinsertion, hier noch wesentlich länger geworden als im Stadium vorher, scheint temporalwärts durch eine deutlich markierte, ziemlich tief einschneidende Furche abgegrenzt zu sein, während sie an ihrer nasalen Seite ohne scharfe Grenze in die benachbarte Wand des Augenbechers übergeht. Wie früher reicht die Opticus-

insertion distal mit ihrer lang ausgezogenen Spitze bis an die proximale Spalte heran und die erwähnte Furche setzt sich direkt in dieselbe fort.

An der Innenseite des Modells entspricht der verlängerten Sehnerveninsertion auch eine verlängerte Pectenanlage. Diese erhebt sich wie vorher aus der beschriebenen flachen Einsenkung und nimmt in proximo-distaler Richtung an Höhe zu. In ihrem distalen Teile hat die Pectenanlage hier die Gestalt eines niederen Grates, der sich über die ventrale Wand des Augenbeckers erhebt. An seiner nasalen Seite geht dieser Grat mit sanfter Neigung in die Becherwand über, während er temporal steilwandig gegen dieselbe abfällt. Dadurch erhält die ganze Bildung eine leichte Neigung temporalwärts. Die proximale Spalte, welche nur unbedeutend länger ist als im Stadium vorher, zeigt eine deutliche Asymmetrie ihrer Ränder. Ihr nasaler Rand, welcher, als eine direkte Fortsetzung des Pectenwulstes imponiert, springt an der Innenseite des Augenbeckers deutlich stärker gegen das Augenbecherinnere vor als der temporale, welcher fast im gleichen Niveau wie die übrige Becherwand gelegen ist. An der Außenseite dagegen tritt der temporale Rand der Spalte stärker hervor. Infolge dieser Asymmetrie der Ränder durchsetzt auch die Spalte selbst die Becherwand in schiefer, von nasal außen nach temporal innen geneigter Richtung. Die Mesoderm-lamelle, welche auch hier die proximale Spalte durchzieht, wurde in der Rekonstruktion nicht mitgenommen, zeigt aber, wie das Schnittbild erkennen läßt, eine der schiefen Richtung der Spalte entsprechende Schrägstellung.

Das beschriebene Gefäß, welches die proximale Spalte in ihrem distalen Ende betritt, hebt sich nach dem Betreten der Becherhöhle sogleich von der Wand derselben ab und strebt im gestreckten Verlaufe der distalen Öffnung zu, durch welche es den Augenbecher wieder verläßt. Es spannt sich wie eine Sehne über den gewölbten Teil der Becherwand zwischen proximaler Spalte und distaler Öffnung.

Am histologischen Schnittbild zeigt das vorliegende Objekt folgende Verhältnisse: Im proximalen Teile der Pectenanlage zeigt diese ein ähnliches Bild wie vorher. Man erkennt eine aus Gliazellen bestehende Vorwölbung an der Innenseite des Augenbeckers, welche zwischen den von der temporalen und von der nasalen Seite her der Sehnervenanlage zustrebenden Nervenfasern eingebettet ist. Die Nervenfasern sind nasal in größerer Zahl vorhanden als temporal und bilden daher nasal ein mächtigeres und weiter peripherwärts reichendes Nervenfasernlager als temporal. Die Zellen im proximalen Teile der Pectenanlage liegen dichter als im vorigen Stadium, besonders an der Oberfläche des Organs, wo sie sich epithelartig anzuordnen beginnen. Weiter distalwärts geführte Schnitte zeigen ein eigentümliches Bild (Abb. A₁₁).

Abb. A₁₁¹⁾: Photographie eines Schnittes durch die Anlage von Sehnerveninsertion und Pecten eines 12,2 mm langen Embryos von *Anas dom.* Vergr. 168/1.

¹⁾ Erklärung der Abkürzungen am Schlusse der Arbeit (S. 342).

Die Sehnervenanlage (S) liegt flach ausgebreitet zum allergrößten Teile der ventralen Seite des nasalen Spaltrandes dicht an, füllt den Raum zwischen den beiden Rändern vollkommen aus und erstreckt sich nur eine ganz kurze Strecke weit über den temporalen Spaltrand. An der ventralen Seite der Sehnerveneninsertionsanlage findet sich eine Furche, welche hier die Grenze zwischen den beiden Teilen der Anlage, dem größeren nasalen und dem kleineren temporalen, markiert. Es entspricht also die Furche, welche wir am Modell an der temporalen Seite der Opticusinsertion gefunden haben, in Wirklichkeit, wie das Schnittbild zeigt, nicht ihrer temporalen Grenze. Sie erstreckt sich vielmehr mit einem schmalen Stücke über dieselbe hinaus auf den temporalen Rand, ist jedoch hier so schwach entwickelt, daß sie am Modell nicht als Wulst hervortritt. An ihrer Innenseite trägt die Sehnerveneninsertion eine Pectenanlage (Pe), welche temporalwärts geneigt ist.

Es scheint also Sehnerveneninsertion an der Außen- und Pectenanlage

Abb. A₁₂¹⁾: Photographie eines Schnittes durch die proximale Spalte mit ihren undifferenzierten Randteilen von demselben Embryo (*Anas dom.*, 12,2 mm). Vergr. 118/1.

an der Innenseite des Augenbechers, welche beide Gebilde wir in Übereinstimmung mit dem Verhalten bei *Podiceps* (s. dort S. 246) als Neuropecten zusammenfassen, in proximo-distaler Richtung in das Gebiet der proximalen Spalte ein Stück weit hineingewachsen zu sein. Im Bereiche dieser Zone sehen wir nichts mehr von den undifferenzierten Randteilen, welche früher durchwegs die Spalte beiderseits begrenzten und von welchen der nasale mächtiger entwickelt war als der temporale, sondern es grenzt hier das Neuropecten direkt an die differenzierten Retinaränder (vgl. Abb. A₁₁). Es scheinen also diese

undifferenzierten Randteile als Bahn für die vorwachsende Opticusanlage zu dienen, wobei sich offenbar die

Spalte durch Aneinanderlagerung und Verschmelzung der Ränder geschlossen hat.

Weiter distal geht das Neuropecten ohne scharfe Grenze in die Ränder der offenstehenden Spalte über. Hier finden wir allmählich die gleichen Zellverhältnisse wie bei den früher beschriebenen Stadien im Bereiche der offenstehenden Spalte vor, nämlich eine undifferenzierte Beschaffenheit ihrer Ränder (Abb. A₁₂). Auffallend ist die außerordentlich schiefe Richtung der proximalen Spalte durch die Becherwand, welche dadurch bedingt ist, daß der temporale Rand an der Außenseite ein gutes Stück über den eingebogenen nasalen Rand hinwegreicht.

Die Spalte läßt reichlich Mesodermzellen durchtreten, welche eine Lamelle bilden, die entsprechend der Richtung der Spalte sich schief in die Becherhöhle hineinschiebt (Me). Entsprechend dieser schiefen Richtung der Spalte hat auch das in derselben vorgewachsene Neuropecten eine schiefe Stellung erhalten.

¹⁾ Erklärung der Abkürzungen am Schlusse der Arbeit (S. 342).

Ein Stadium von 12,5 mm Länge, welches ebenfalls rekonstruiert und in der Schnittserie untersucht wurde, ergab den zuletzt beschriebenen gegenüber keine wesentlichen Verschiedenheiten, sondern bestätigte die dort erhobenen Befunde vollkommen.

Stadium 9. 13 mm lang, 197^b.

Die Ausbildung der Nervenfaserschicht hat sich nun über den größeren Teil der Retina ausgebreitet, sonst ist ihre Differenzierung aber nicht weiter fortgeschritten. Nervenfaserschicht nasalwärts von dem langgestreckten Sehnerveneintritt mächtiger entwickelt als temporal. Zwischen Pigmentblatt und Retinablatt ein offenbar sekundär entstandener Spaltraum. Stiellumen proximal noch offen, im distalen Teile geschlossen, mit Ausnahme eines kleinen Restes am Übergange des Stiels in den Augenbecher. Linse vollkommen ohne Lumen.

Rekonstruktionsmodell (125 ×).

Außenseite: Sehnerveninsertion von im allgemeinen gleichem Aussehen wie bei dem unmittelbar vorhergehenden Stadium. Ihr distales Ende trägt jedoch hier an seiner Temporalseite eine in der Längsrichtung der proximalen Spalte verlaufende und sich direkt in sie fortsetzende kurze Furche, welche den distalsten Teil der Opticusinsertion in zwei Teile teilt. Diese beiden Teile, von denen der nasale mächtiger entwickelt ist als der temporale, gehen ohne scharfe Grenze in die Begrenzungsränder der proximalen Spalte über. Diese ist dem früheren Stadium gegenüber noch mehr verlängert. Ihre Ränder sind etwas nach innen zu eingebogen, wodurch die Spalte selbst in die Tiefe einer Einsenkung zu liegen kommt. Ihr nasaler Begrenzungsrand ist breiter und tritt stärker hervor als der temporale. Die proximale Spalte setzt sich distalwärts in eine zur distalen Öffnung ziehende Furche fort, deren nasaler Rand ebenfalls höher ist als der temporale. Distale Öffnung ein kleines, rundes Loch, unweit vom Papillarrande gelegen.

An der Innenseite (Abb. A₁₃) zeigt das Modell eine in Lage und Ausdehnung der Opticusinsertion außen entsprechende Pectenanlage (Pe), welche sich aus einer hier deutlich markierten Einsenkung erhebt. Sie reicht distalwärts bis zur proximalen Spalte und setzt sich hier ohne scharfe Grenze in die beiden, zu niedrigen Wülsten erhobenen Ränder fort, welche die proximale Spalte an der Innenseite begrenzen. Dieselbe durchsetzt

Abb. A₁₃¹⁾: Rekonstruktionsmodell (125 ×) eines Teiles der ventralen Wand des Augenbechers eines 13,5 mm langen Embryos von *Anas dom.*, von der Innenseite her gesehen. $\frac{1}{3}$ d. nat. Gr.

¹⁾ Erklärung der Abkürzungen am Schlusse der Arbeit (S. 342).

auch hier wie beim früheren Stadium in schräger Richtung von nasal außen nach temporal innen die Becherwand und dieser schiefen Richtung entspricht auch die Stellung der Mesodermmlamelle (Me), welche die Spalte ihrer ganzen Länge nach durchzieht und sich frei in den Glaskörperraum erhebt. Das Gefäß (GG) betritt die proximale Öffnung an ihrem distalen Ende und zieht, von Mesodermzellen begleitet, zur distalen Öffnung, durch welches es die Becherhöhle wieder verläßt.

Histologisch zeigt weder die Sehnerveninsertion noch die Pectenanlage dem zuletzt beschriebenen Stadium gegenüber wesentliche Verschiedenheiten. Beide gehen wie früher ohne scharfe Grenze in die undifferenzierten Randteile der proximalen Spalte über.

Stadium 10. 16,5 mm lang, 209^h.

Die Nervenfaserschicht der Retina hat an Breite zugenommen und sich über den größten Teil derselben ausgebreitet. Die innere reticuläre Schicht beginnt als schmaler, heller Streifen im Bereiche der proximalen Retinawand aufzutreten. Opticusanlage enthält nur in ihrem proximalsten und distalsten Teil ein Lumen.

Das Rekonstruktionsmodell (65 ×) zeigt an seiner Außenseite wie bei dem früheren Stadium eine Sehnervenanlage mit längsovaler, distalwärts gegen die proximale Spalte zu sich verschmälender Ansatzfläche. Wie bei dem zuletzt beschriebenen Stadium ist der distalste Teil der Opticusinsertion, der hier sehr flach ist und sich nur wenig über das Niveau des Augenbechers erhebt, durch eine

Furche geteilt, welche sich in die proximale Spalte fortsetzt. Diese Furche teilt das distale Stück der Opticusinsertion in zwei Hälften, welche ohne scharfe Grenze in die Begrenzungsänder der proximalen Spalte übergehen. Von diesen ist der nasale kräftiger entwickelt als der temporale. Die proximale Spalte, die dem vorigen Stadium gegenüber etwas an Länge reduziert ist, liegt wie dort in der Tiefe einer Einsenkung, welche durch ihre eingebogenen Ränder gebildet wird. Die Furche zwischen proximaler und distaler Öffnung ist wesentlich flacher geworden.

An der Innenseite des Modells (Abb. A₁₄) erhebt sich aus einer flachen Einsenkung

Abb. A₁₄¹⁾: Rekonstruktionsmodell (65 ×) eines Teiles der ventralen Wand des Augenbechers eines 16,5 mm langen Embryos von *Anas dom.*, von der Innenseite her gesehen. $\frac{4}{9}$ d. nat. Gr.

die Anlage des Pecten (Pe). Diese nimmt in proximo-distaler Richtung an Höhe zu und erreicht ihren höchsten Punkt unmittelbar proximal von der proximalen Spalte. Hier geht sie, in zwei Teile geteilt, ohne scharfe Abgrenzung in die Seitenränder derselben über, welche, an Höhe allmählich abnehmend, im distalen Teil der Spalte fast vollkommen verflacht sind. Zwischen den Rändern der Öffnung erhebt sich auch hier die bereits mehrfach beschriebene Mesodermmlamelle (Me), welche eine leichte Neigung nach der temporalen Seite aufweist.

Schon die Betrachtung des Rekonstruktionsmodells läßt vermuten, worum es sich hier handelt: Es scheint das Neuropecten in seinem distalen Teile in zwei Hälften geteilt zu sein,

¹⁾ Erklärung der Abkürzungen am Schlusse der Arbeit (S. 342).

welche zu beiden Seiten der Mesoderm-lamelle den Rändern der proximalen Spalte aufliegen. Der histologische Befund bestätigt diese Vermutung vollkommen.

Es soll der Bau der Pectenregion in diesem Stadium an drei Schnittbildern klargelegt werden (Abb. A₁₅, A₁₆, A₁₇). Im proximalen Teile der Pectenanlage, Abb. A₁₅, sehen wir dieselbe (Pe) zwischen den von nasal und temporal her dem Opticus zustrebenden Nervenfasern eingesenkt liegen. Sie besteht aus relativ locker liegenden Gliazellen von dem früher beschriebenen Bau, welche an der Oberfläche relativ dicht stehen und epithelartig angeordnet sind. Weiter distalwärts, Abb. A₁₆, ist das Neuropecten so tief zwischen die

Abb. A₁₅¹⁾: Photographie eines Schnittes durch die Anlage von Pecten und Sehnerveninsertion in ihrem proximalen Teile von einem 16,5 mm langen Embryo von *Anas dom.* Vergr. 168/1.

Ränder der proximalen Öffnung verlagert, das die Sehnerveninsertion (S) an der Außenseite am Modell hier nur als ein sehr flacher Wulst hervortritt.

Wie die distalwärts folgenden Schnitte zeigen, entspricht jedoch das am Modell hervortretende scheinbare distale Ende der Opticusinsertionsfläche keineswegs dem wirklichen Ende der Sehnervenanlage. Diese setzt sich nämlich in der Tiefe zwischen den eingebogenen Rändern der proximalen Spalte distalwärts fort. Damit gelangen wir in den Bereich des geteilten Neuropectens (Abb. A₁₇). Wir erkennen hier, daß die ganze Anlage so tief zwischen die Ränder der proximalen Spalte eingeschoben ist, daß die Sehnervenanlage (S) den Seiten dieser Ränder angelagert erscheint, während das Pecten (Pe) denselben innen gleichsam aufruhrt und sich etwas über dieselben ausgebreitet hat. Der Sehnerv trägt an seiner Außenseite eine tiefe Furche, welche von Mesodermzellen ausgefüllt ist. Diese setzen sich in Form einer Lamelle durch die ganze distale Anlage des Neuropecten bis in den Glaskörperraum hinein fort und teilen dadurch das Neuropecten in seinem distalen Teile in eine nasale und eine temporale Hälfte, welche den differenzierten Teilen der entsprechenden Spaltränder, diese teil-

¹⁾ Erklärung der Abkürzungen am Schlusse der Arbeit (S. 342).

Abb. A₁₆¹⁾: Photographie eines Schnittes durch dieselben Gebilde bei demselben Embryo (*Anas dom.*, 16,5 mm lang) weiter distal. Vergr. 168/1.

Abb. A₁₇¹⁾: Photographie eines Schnittes durch die geteilte Sehnerveninsertion- und Pectenanlage desselben Embryos, 10 Schnitte distal von A₁₆ (bei 12 μ Schnittdicke). Vergr. 168/1.

¹⁾ Erklärung der Abkürzungen am Schlusse der Arbeit (S. 342).

weise umfassend, aufsitzten. Die beiden Hälften des distalen Neuropectens sind nicht gleich stark entwickelt, es ist vielmehr die dem nasalen Rande aufsitzende mächtigere als die temporale. Die nasale Portion des Neuropectens erstreckt sich auch weiter distalwärts als die temporale. Beide gehen distal ohne scharfe Grenze in die Randteile der proximalen Spalte über, welche hier wie früher in einer gewissen, der Spalte zunächst gelegenen Partie einen undifferenzierten Bau haben.

Die das Neuropecten durchziehende Mesodermilamelle enthält ein Gefäß, welches, wie die Verfolgung der Schnittserie zeigt, mit dem von uns mehrfach beschriebenen, das distale Ende der proximalen Spalte passierenden Gefäße (Abb. A₁₄, S. 270) nicht in Zusammenhang steht, sondern von einem der zahlreichen Gefäße stammt, die sich ventral von der Augenanlage ausbreiten. Dieses Gefäß wird später wahrscheinlich zur Arteria basalis pectinis und es zeigt uns daher dieses Stadium vielleicht auch, wie diese Arterie möglicherweise zum Pecten gelangt.

Vergleichen wir die hier erhobenen Befunde mit denen bei jüngeren Stadien von *Anas* und mit der Art des Neuropectenwachstums bei *Podiceps*, so glauben wir dieselben in folgender Weise deuten zu dürfen: Das Neuropecten schiebt sich bei *Anas* zunächst in gleicher Weise wie bei *Podiceps* ungeteilt in den Rändern der proximalen Spalte distalwärts vor. Dabei stößt es aber hier auf die die proximale Spalte durchziehende Mesodermilamelle, welche bei *Podiceps* fehlt, hier dagegen besonders kräftig entwickelt ist. Diese Lamelle bewirkt es nun, daß das weitere Vorwachsen des Neuropectens in den Rändern der proximalen Spalte nicht mehr ungeteilt, sondern in zwei Portionen, einer größeren nasalen und einer kleineren temporalen, geteilt erfolgt. Dabei ist das Neuropecten so tief zwischen die eingebogenen Ränder der proximalen Spalte eingesenkt, daß nicht nur die Sehnerveninsertion an der Außenseite nicht als Wulst hervortritt, sondern daß hier das Neuropecten gleichsam auf die Spaltränder hinaufgeschoben erscheint, wobei jede seiner beiden Portionen einen Spalttrand teilweise umgreift. Wir haben es also in diesem Stadium mit einer in ihrem distalen Anteile geteilten Neuropectenanlage zu tun.

Stadium 11. 16,4 mm lang, $7\frac{1}{2}^d$.

Retinadifferenzierung nicht weiter fortgeschritten als im Falle vorher; innere retikuläre Schicht nur undeutlich zu erkennen. Bindegewebiger Teil der Irisanlage bis zum Papillarrand reichend. Opticusanlage enthält nur im proximalen Teile und distal an einer sehr kurzen, dem Augenbecher zunächst gelegenen Strecke an ihrer Dorsalseite ein Lumen.

Rekonstruktionsmodell (40×).

Außenseite (Abb. A₁₈). Lange, durch seitliche Furchen von der Becherwand abgegrenzte Sehnerveninsertion (S), die peripherwärts allmählich schmaler und flacher wird. Sie scheint nicht bis an die proximale Spalte heranzureichen, sondern ein Stück proximal von dieser zu endigen. Ihr Endstück wird durch eine Furche in zwei Teile geteilt, welche wie bei den früheren Stadien, in die Seitenwände jener Einsenkung übergehen, die durch die eingebogenen Ränder der proximalen Spalte gebildet werden. Die Spalte ist im proximalen Teil dieser Einsenkung bereits geschlossen und öffnet sich erst weiter distal. Ihre Länge ist demnach bedeutend geringer als vorher. Sie läßt Mesodermzellen und das erwähnte, in die Becherhöhle eintretende Gefäß passieren (im Rekonstruktionsmodell nicht mitgenommen).

An der Innenseite des Modells (Abb. A₁₉) erkennen wir, der verlängerten Sehnerveninsertion an der Außenseite entsprechend, ein sehr langes Pecten (Pe), welches sich aus einer, wenn auch sehr seichten Einsenkung erhebt und sich über einen großen Teil der ventralen Wand erstreckt. Es ist in seiner Mitte am höchsten und nimmt von hier aus nach beiden Richtungen hin an Höhe ab, wobei es proximalwärts an Breite etwas zunimmt, während sein distaler, proximal von der proximalen Spalte gelegener Teil durch eine, von dorsal her einschneidende Furche in zwei Teile unvollständig geteilt erscheint, von denen der nasale (in der Abb. links) höher und kräftiger entwickelt ist als der temporale. Die Furche setzt sich direkt in die proximale Spalte fort, während die durch diese Furche getrennten Pectenteile ohne scharfe Grenze in die wulstigen Seitenränder der proximalen Spalte über-

gehen. Die ganze Pectenanlage steht entsprechend der früher beschriebenen schiefen Richtung der proximalen Spalte, in deren Rändern sie vorgewachsen ist, ein wenig temporalwärts geneigt.

Die mikroskopische Untersuchung der Schnittserie zeigt im proximalen Teile der Pectenanlage keine Veränderungen dem früheren Stadium gegenüber. Weiter distalwärts haben sich die beiden früher getrennten Neuropectenportionen aneinander gelegt, während die zwischen ihnen gelegene Mesoderm lamelle verschwunden ist. Zurückgeblieben ist von ihr nur ein Mesodermrest in der bei der Beschreibung des Modells erwähnten Furche im distalen Teile der Pectenanlage und die Arteria basalis pectinis, welche an der Grenze zwischen dem Pecten und den zur Opticusanlage ziehenden Nervenfasern gelegen ist. Das Studium der Schnittserie zeigt, daß die Sehnerveninsertion nicht, wie aus dem Modell hervorzugehen scheint, proximal von der proximalen Spalte endigt, sondern dieselbe setzt sich an den Seitenwänden und am Grunde der am Modell beschriebenen, zur proximalen Spalte ziehenden Furche fort und geht allmählich ohne scharfe Grenze in die Ränder derselben über.

Abb. A₁₃¹⁾: Rekonstruktionsmodell (40×) eines Teiles der ventralen Wand des Augenbechers eines 16,4 mm langen Embryos von *Anas dom.* 8/15 d. nat. Gr.

Abb. A₁₉¹⁾: Dasselbe Rekonstruktionsmodell (*Anas dom.*, 16,4 mm lang), von der Innenseite her gesehen. 8/15 d. nat. Gr.

Das erwähnte, die Becherhöhle durchsetzende Gefäß ist in seinem mittleren Abschnitt, welcher frei durch die Becherhöhle zog, atrophiert und größtenteils verschwunden. Zurückgeblieben ist nur sein Anfangsstück, welches die frühere Eintrittsstelle in den Augenbecher am distalen Ende der proximalen Spalte markiert und ein kurzes Stück vor ihrer Austrittsöffnung, welche letztere in Form eines kurzen Kanals retinales und Pigmentblatt durchsetzt.

Stadium 12. 20 mm lang.

Nervenfaserschicht der Retina breiter als vorher. Innere plexiforme Schicht, nun deutlich ausgebildet, trennt die Ganglienzellschicht von dem noch undifferenzierten Teile der Retina. Opticusanlage ohne Lumen.

Rekonstruktionsmodell (40×).

Außenseite: Sehnerveninsertion sehr langgestreckt, von der Augenbecherwand scharf abgegrenzt. Mit ihrem größeren distalen Anteil liegt sie wieder in der früher beschriebenen Einsenkung, welche offenbar den eingebogenen Rändern der früheren proximalen Spalte entspricht. Die ganze Sehnerveninsertion erscheint nasalwärts gegen diesen

¹⁾ Erklärung der Abkürzungen am Schlusse der Arbeit (S. 342).

Rand geneigt. Eine Furche in ihrem distalen Teile ist angedeutet. Die proximale Spalte ist zu einem kleinen, ovalen Loche geworden.

An der Innenseite des Modells erkennt man auch hier, wie beim früheren Stadium, der langen Sehnerveninsertion entsprechend, ein langes, in seinem frei gegen die Becherhöhle zu vorragenden Teile plattenförmiges Pecten, welches ungefähr in seinem mittleren Teile am höchsten ist und von hier aus nach beiden Seiten hin an Höhe abnimmt. Die Einsenkung, von deren Boden sich das Pecten bei den früheren Stadien erhob, ist hier nicht mehr vorhanden. Das ganze Pecten weist eine leichte Neigung nach der temporalen Seite hin auf. Der distalste Pectenanteil ist auch hier, wie die Schnitte noch deutlicher als das Modell erkennen lassen, durch eine von dorsal her einschneidende Furche unvollständig in zwei Teile geteilt. Die

Abb. A₂₀¹⁾: Photographie eines Schnittes durch den mittleren Teil der Anlage von Sehnerveninsertion und Pecten eines 20 mm langen Embryos von *Anas dom.* Vergr. 106/1.

Furche liegt in der Pectenanlage ein wenig nach der temporalen Seite hin verschoben, entsprechend der früher beschriebenen stärkeren nasalen und der schwächeren temporalen Portion, welche hier miteinander verwachsen sind.

Die mikroskopische Durchsicht zeigt im proximalen Teile der Pectenanlage im wesentlichen ein ähnliches Bild wie früher. Das Pecten hat jedoch an Höhe zugenommen und besitzt nun am Querschnitte die Form eines spitzen Kegels, dessen temporale Wand steiler abfällt als die nasale, wodurch die ganze Bildung eine temporalwärts geneigte Lage erhält. Die Pectenanlage grenzt sich deutlich gegen den Sehnerven hin ab und besteht aus den beschriebenen, locker gefügten Gliazellen, welche an der Oberfläche dichter liegen und epithelartig angeordnet sind. Die Sehnerveninsertion ist in Übereinstimmung mit den früher beschriebenen Stadien an die nasale Wand jener Einsenkung angelagert, welche durch die Einbiegung der Ränder der früheren Spalte entstanden ist. Weiter distalwärts nimmt

¹⁾ Erklärung der Abkürzungen am Schlusse der Arbeit (S. 342).

das Pecten an Höhe immer mehr zu und wird dabei in seinem frei in die Becherhöhle vorragenden Teile immer mehr abgeplattet. Hier (Abb. A₂₀) lassen sich an der Pectenanlage (Pe) schon in diesem Stadium zwei Abteilungen unterscheiden: eine der Opticusinsertion zunächst gelegene von im Querschnitte dreieckiger Gestalt, mit den locker gefügten Zellen im Innern und epithelartig angeordneten Zellen an der Oberfläche. An diese ventrale Abteilung schließt sich eine schmale, abgeplattete dorsale Partie, welche ausschließlich aus diesen dichter liegenden Wandzellen besteht. Gehen wir noch weiter distal, so gelangen wir in eine Region, die eine vollständig geteilte Opticusinsertion aufweist. Der Opticus trägt an seiner ventralen Seite eine Furche, die mit Mesoderm ausgefüllt ist, und aus dieser erhebt sich wie früher eine Mesodermmlamelle, die jedoch nur bis an die Pectenbasis reicht. Es besteht also in diesem Teile des Neuropectens eine geteilte Opticusinsertion, aber ein einheitliches Pecten. Im Bereiche desselben ist die früher dort vorhanden gewesene Mesodermmlamelle hier offenbar schon spurlos verschwunden mit Hinterlassung der Art. basal. pect. an der Grenze zwischen Sehnerveninsertion und Pecten. Noch weiter distalwärts, nahe der proximalen Öffnung, ist wieder wie im früheren Stadium das ganze Neuropecten durch die Mesodermmlamelle geteilt. Es zerfällt hier wieder in zwei asymmetrische Hälften, indem der nasale Teil mächtiger entwickelt und höher ist als der temporale. Am distalen Ende der proximalen Öffnung findet sich ein in die Becherhöhle hineinragender, atrophischer Gefäßrest. Die Stelle der distalen Öffnung ist noch deutlicher erkennbar. Ein offener Kanal ist zwar nicht mehr vorhanden, doch schlägt sich an der entsprechenden Stelle das retinale Blatt in das Pigmentblatt um und die Ränder des früheren Loches liegen nun aneinander. (Vgl. Abb. A₂₂, S. 277.)

Bei dem hier beschriebenen Stadium ist also das Neuropecten in proximo-distaler Richtung so weit distalwärts vorgewachsen, daß die proximale Spalte bis auf eine kleine, ovale Öffnung verschlossen ist, welche ihrem früheren, distalsten Anteil entspricht. Das Vorwachsen erfolgte in zwei durch die Mesodermmlamelle getrennten etwas ungleich stark entwickelten Portionen. Als Bahn dienten dabei offenbar die undifferenzierten, der proximalen Spalte zunächst gelegenen Teile ihrer Ränder, denn die beiden Neuropectenportionen grenzen überall direkt an die differenzierte Retina, dort, wo das innere Blatt sich in das dünne, stark pigmentierte Pigmentblatt umschlägt. Dabei verschwindet die Mesodermmlamelle im proximalen Teile des Neuropectens, jedoch etwas früher im Pectenanteile als im Opticus. Der Aneinanderlagerungsstelle entspricht im distalen Teile der Pectenanlage eine von dorsal her einschneidende Furche, welche entsprechend der ungleichen Mächtigkeit der zur Vereinigung gekommenen Teile ein wenig nach der temporalen Seite hin verschoben erscheint. Entsprechend der schiefen Richtung, in welcher die ursprüngliche proximale Spaltöffnung die Wand durchsetzt, hat auch das Neuropecten eine schiefe, von nasal außen nach temporal innen gerichtete Stellung.

Stadium 13. 30,4 mm lang.

Retina mit breiter äußerer retikulärer Schicht. Die innere retikuläre Schicht beginnt als schmale, helle Zone nicht weit von äußerem Rande der Retina sichtbar zu werden. Die Oraserrata scharf markiert. Ciliarkörper angelegt.

Rekonstruktionsmodell (40 ×).

Außenseite: Lange, von der Becherwand scharf abgegrenzte Sehnerveninsertion, welche auch hier wiederum in einer offenbar durch die eingebogenen Ränder der früheren proximalen Spalte gebildete Einsenkung gelegen ist. Die ganze Sehnerveninsertion ist etwas gegen die nasale Wand dieser Einsenkung angelehnt, entsprechend der ursprünglichen schiefen Richtung der Spalte. Die proximale Spaltöffnung ist nun völlig geschlossen.

An der Innenseite des Modells (Abb. A₂₁) erkennen wir ein langes Pecten (Pe), dessen Ansatzfläche, was Lage und Ausdehnung anbelangt, der Sehnerveninsertion völlig entspricht. Es stellt eine hohe, schmale Platte dar, welche in distaler Richtung allmählich an Höhe zunimmt, um in ihrem distalsten Teile noch an Höhe abzunehmen. Die ganze Pectenanlage ist etwas temporalwärts geneigt. Wie die Schnitte erkennen lassen, ist ein deutlicher Rest der distalen Öffnung im Ciliarkörpergebiet vorhanden. An dieser Stelle liegen die Ränder des früheren Loches einander an und sind gegen die Außenseite des Augenbeckers zu umgebogen, so daß die Stelle im Schnitt sich als zwei einander

anliegende Lippen präsentiert, an deren nach außen gewendeten Rändern das Pigmentblatt in das retinale Blatt übergeht (Abb. A₂₂).

Histologisch bietet das beschriebene Stadium sonst dem früheren beschriebenen gegenüber keine Besonderheiten, abgesehen davon, daß der frei in den Glaskörperraum vorragende Teil der Pecten-anlage wesentlich höher geworden ist. Die Mesoderm-lamelle, welche früher den distalen Teil des Neuropecten in zwei Hälften teilte, ist mit Hinterlassung der Art. basal. pect. vollkommen verschwunden.

Wir kommen also auch hier zu einem Entwicklungsstadium, welches mit dem beschriebenen ältesten Stadium von *Podiceps* vollkommen übereinstimmt.

Abb. A₂₁¹⁾: Rekonstruktionsmodell (40x) eines Teiles der ventralen Wand des Augenbechers eines 30,4 mm langen Embryos, von innen her gesehen. $\frac{4}{9}$ d. nat. Gr.

Abb. A₂₂¹⁾: Zeichnung eines Schnittes durch den Rest der distalen Öffnung im Ciliarkörpergebiet von einem 30,4 mm langen Embryo von *Anas dom.* Vergr. 268/1.

Zusammenfassung.

Die besonders dichte Reihe von jungen Stadien, die uns bei *Anas* zur Verfügung stand, ermöglichte uns hier ein ganz genaues Verfolgen der Vorgänge beim Verschlusse der Augenbecherspalte. Wir sehen im jüngsten Stadium (Abb. A₁, S. 260), daß sie (AS) ihrer ganzen Länge nach offen ist; proximal reicht sie bis an die Insertion des Becherstiels (S), distal gehen ihre Ränder divergierend ohne scharfe Grenze in den Pupillarrand über. In ihren mittleren Partien nähern sich die Spaltränder etwas und verursachen dadurch eine leichte Verengung der Spalte daselbst. Der nasale Rand der Spalte tritt etwas stärker hervor und ist etwas breiter als der temporale.

Wie die Schnittbilder zeigen, wird die Becherspalte ihrer ganzen Länge nach von einem Gefäß durchzogen, welches aus der ventralen Umgebung des Augenbechers stammt und von Mesodermzellen begleitet ist.

Die Becherspalte schließt sich, wie das nächste Stadium zeigt (Abb. A₂, S. 260), zunächst in ihrem mittleren Teile durch Aneinanderlagerung ihrer Ränder. Als ihre Reste bleiben offen ihr proximaler Teil, der eine ovale, mit einer Spitze gegen die Verschlußstelle weisende Öffnung darstellt (Abb. A₂, pö) und ihr distalster Abschnitt, welcher

¹⁾ Erklärung der Abkürzungen am Schlusse der Arbeit (S. 342).

eine spitzwinkelige Einkerbung (EK) des Pupillarrandes präsentiert, welche mit abgerundeten Ecken ohne scharfe Grenze in den Pupillarrand (PR) übergeht. Proximale Öffnung und distale Einkerbung stehen an der Außenseite des Augenbechers durch eine Furche (Fa) miteinander in Verbindung, welche der Aneinanderlagerungszone der etwas eingebogenen Spaltränder entspricht.

Das früher erwähnte Gefäß wird beim Verschuß der Spalte zusammen mit den Mesodermzellen, welche es begleiten, zum Teile in das Innere des Augenbechers aufgenommen, so daß es denselben nunmehr durch die proximale Öffnung betritt, im Innern desselben entsprechend der Verschußstelle der Spaltränder die ventrale Wand entlang in gerader Richtung zur distalen Einkerbung verläuft und die Becherhöhle durch dieselbe wieder verläßt. Auf diesem ganzen Verlaufe ist es von Mesodermzellen begleitet.

Die durch Aneinanderlagerung der Spaltränder zustande gekommene Verschußstelle der Becherspalte in ihrem mittleren Teile nimmt in den nächstfolgenden Stadien (Abb. A₃, S. 261, A₅, S. 262) an Länge zu. Der proximale Rest der Spalte, die proximale Öffnung, wird schmaler (pÖ in Abb. A₃ und A₅) und schließlich spaltförmig (Abb. A₆, S. 263, pÖ). Gleichzeitig wird der Winkel, den die distale Einkerbung im Pupillarrand bildet, immer spitziger (EK in Abb. A₃, S. 261), seine Ränder nähern sich einander im distalsten Teile (Abb. A₅, EK) und legen sich schließlich aneinander, auf diese Weise die Einkerbung zu einem Loche abschließend (Abb. A₆, S. 263, dÖ), durch welches nunmehr das erwähnte Gefäß die Becherhöhle verläßt.

Die proximale, spaltförmige Öffnung wächst nun bei den folgenden Stadien rasch und bedeutend in die Länge (pÖ in A₉, S. 265, A₁₀, S. 265, A₁₃, S. 269). Ihre Ränder sind nach innen zu etwas eingebogen, wodurch die Spalte an der Außenseite des Augenbechers in eine Einsenkung zu liegen kommt, welche durch diese eingebogenen Ränder gebildet wird (Abb. A₉, S. 265, A₁₂, S. 268). Da der nasale Rand stärker eingebogen ist als der temporale und sich außerdem über den nasalen etwas hinüberschiebt (Abb. A₁₂), bekommt die Spalte eine schiefe Richtung: sie durchsetzt den Augenbecher von nasal außen nach temporal innen. Entsprechend der Verschiedenheit hinsichtlich der Einbiegung der Becherränder gegen die Augenbecherhöhle tritt an der Innenseite des Augenbechers der nasale Begrenzungsrand der Spalte als ein deutlicher Wulst hervor, während der temporale sich nicht über das Niveau der Augenbecherinnenfläche erhebt.

Die der proximalen Spalte zunächst gelegenen Abschnitte ihrer Ränder zeigen in ihrem histologischen Bau ein von der übrigen Retina verschiedenes Verhalten, welches sowohl äußeres wie inneres Retinalblatt betrifft (Abb. A₁₂, S. 268). Während die Zellen des Pigmentblattes im Bereiche der übrigen Retina allmählich abgeplattet worden sind und sich reichliches Pigment in ihnen entwickelt hat, bleiben sie im Bereiche dieser Randteile hoch zylindrisch und frei von Pigment¹⁾, ein Verhalten, welches bei jungen Stadien die Zellen des ganzen Pigmentblattes betrifft. In gleicher Weise bleiben auch die Zellen des inneren Blattes innerhalb dieser Zone der beiden Ränder auf einer frühen Entwicklungsstufe stehen, indem sie hier ihre ursprüng-

¹⁾ Letzteres tritt auf der Photographie nicht deutlich hervor.

liche unregelmäßige Anordnung beibehalten, während die Zellen des ganzen übrigen Retinalblattes eine deutliche radiäre Anordnung bekommen. Dieser undifferenzierte Bau beider Spaltränder betrifft den nasalen in einem viel größeren Gebiete als den temporalen (Abb. A₁₂).

Die proximale Spalte wird ihrer ganzen Länge nach von einer Mesoderm-lamelle durchzogen (Me in Abb. A₁₂, S. 268; A₁₃, S. 269 und A₁₄, S. 270), welche mit dem Mesoderm an der Ventralseite des Augenbeckers zusammenhängt, die Spalte durchsetzt und sich frei in den Glaskörperraum erhebt. Entsprechend der schiefen Richtung der Spalte erhält auch die Mesoderm-lamelle eine schräge, von nasal außen nach temporal innen geneigte Lage. Das früher erwähnte Gefäß betritt die Becherhöhle am distalen Ende der prox. Spalte und behält diese Durchtrittsstelle auch bei der Verlängerung der Spalte bei (GG in Abb. A₁₃, S. 269, und A₁₄, S. 270). Im Innern des Augenbeckers verläuft es anfangs entlang der ventralen Wand. In späteren Stadien hebt es sich nach dem Betreten der Becherhöhle alsbald von der ventralen Wand ab und zieht, die gewölbte Wandstelle zwischen proximaler Spalte und distaler Öffnung wie eine Sehne überbrückend (Abb. A₁₃, GG), zur distalen Öffnung, durch welche es die Becherhöhle verläßt.

Die weiteren Schicksale der proximalen Spalte hängen mit der Entwicklung von Sehnerv und Pecten unmittelbar zusammen und so soll daher zunächst auf die Anlage dieser Gebilde eingegangen werden.

Der kurze, hohle Augenbecherstiel (S) setzt sich bei den jüngsten Stadien (Abb. A₁, S. 260, A₂, S. 260) mit annähernd querovaler, später (Abb. A₃, S. 261, A₅, S. 262) mit annähernd kreisrunder Ansatzfläche am Augenbecher an. Der Ansatzstelle entspricht an der Innenseite des Augenbeckers eine grubenförmige Einsenkung, welche dadurch zustande kommt, daß der spitze Winkel, den die in diesem Stadium gradlinig verlaufende ventrale Wand (Abb. A₄, S. 261, vW) mit dem ebenfalls gradlinig aufsteigenden ventralen Teile der proximalen Wand an der Innenseite des Augenbeckers bildet, im Gebiet der Ansatzstelle des Becherstiels erhalten bleibt (Abb. A₄, Ei), während er seitlich davon abgerundet wird. Diese Einsenkung liegt unmittelbar proximal und dorsal von der proximalen Spalte (vgl. Abb. 7, S. 263, Ei) und setzt sich direkt in dieselbe fort. Längs der Wand dieser Einsenkung wachsen die ersten sich entwickelnden Nervenfasern (Abb. A₄, S. 261, NF) aus der sich differenzierenden proximalen Wand des Augenbeckers (Abb. A₄, pW), in die ventrale Wand des Sehnerven hinein. Sie bilden hier an der Ventralseite der ventralen Wand des Stieles ein mit fortschreitender Entwicklung an Dicke immer mehr zunehmendes Lager von Nervenfasern. Bei dieser Dickenzunahme der ventralen Wand wird das Becherstiellumen dorsalwärts verschoben, immer mehr eingengt und verschwindet schließlich völlig in distoproximaler Richtung unter Zurücklassung eines kleinen, taschenförmigen Restes am Übergange der Becherwand in die dorsale Wand der Opticusanlage. Auf diese Weise wird das Gebiet des Becherstiels allmählich durch Opticusfasern substituiert und auch der genannte Rest des Lumens verschwindet schließlich vollständig.

Im weiteren Verlaufe der Entwicklung wächst die Opticusinsertion in die Länge und ihre Ansatzfläche bekommt die Form eines mit zunehmender Entwicklung immer länger werdenden

Ovals, welches mit einer Spitze an der proximalen Öffnung endigt. Entsprechend der Längenzunahme der Opticusinsertion an der Außenseite des Augenbeckers nimmt auch die ihr entsprechende Einsenkung an der Innenseite desselben an Länge zu, wobei sie allmählich seichter wird. Bald erhebt sich aus dieser langgestreckten, seichten Einsenkung ein flacher Wulst (Abb. A₁₀, S. 265, Pe), welcher hinsichtlich seiner Lage, Richtung und Längenausdehnung an der Innenseite des Augenbeckers vollkommen der Sehnerveninsertion an der Außenseite entspricht. Wie später genauer beschrieben werden wird, besteht diese Vorwölbung aus einer Anhäufung von Gliazellen und stellt die erste Anlage des Pecten dar. Wir haben demnach das Pecten als ein Differenzierungsprodukt der Opticusinsertion zu betrachten und fassen in Übereinstimmung mit unserer Darstellung der Entwicklungsverhältnisse bei Podiceps Sehnerveninsertion und Pectenanlage als „Neuropecten“ zusammen.

Die Sehnerveninsertion und das Pecten wachsen nun in den früher beschriebenen undifferenzierten Randteilen (Abb. A₁₂, S. 268) distalwärts vor. Man kann dies bei Verfolgung der Schnittserien daran erkennen, daß dort, wo das Neuropecten zwischen den Spalträndern vorgewachsen ist, eine undifferenzierte Randzone nicht länger vorhanden ist; hier grenzt vielmehr das Neuropecten direkt an die differenzierte Retina, dort, wo sich das Pigmentblatt in das retinale Blatt umschlägt (vgl. Abb. A₁₁, S. 267, A₁₅, S. 271, A₁₆, S. 272, A₁₇, S. 272). Dabei kommt die Sehnerveninsertion in jene Einsenkung zu liegen, welche an der Außenseite des Augenbeckers durch die eingebogenen Ränder der proximalen Spalte gebildet wird, und zwar lagert sie sich hauptsächlich an die nasale Wand dieser Einsenkung an (Abb. A₁₁, S. 267 und A₁₆, S. 272), während die Pectenanlage hauptsächlich in den Bereich des temporalen Randes zu liegen kommt. Diese schiefe Stellung des Neuropectens ist eine Folge der schiefen Richtung der proximalen Spalte (Abb. A₁₂, S. 268), in deren undifferenzierten Randteilen das Neuropecten vorgewachsen ist.

In der beschriebenen Weise wächst also das Neuropecten durch den proximalen Teil der proximalen Öffnung vor, wobei diese im Bereiche des vorgewachsenen Neuropecten zum Verschluß kommt. Dem weiteren ungeteilten Vorwachsen des Neuropectens in distaler Richtung scheint jedoch die die proximale Spalte durchziehende Mesodermmlamelle (Me in Abb. A₁₂, S. 268, A₁₃, S. 269 und A₁₄, S. 270) Widerstand entgegenzusetzen. Wir sehen nämlich, daß das weitere Vorwachsen des Neuropecten nicht mehr wie bisher ungeteilt, sondern in zwei Portionen zu beiden Seiten der Mesodermmlamelle vor sich geht (Abb. A₁₇, S. 272). Dabei ist die ganze Anlage von außen her so tief in die Spalte hinein eingesenkt, daß die Sehnerveninsertion an der Außenseite der Modelle nicht mehr als Vorwölbung hervortritt, sondern der Innenseite der (differenzierten) Spaltränder anliegt, während die Pectenanlage jederseits der Sehnerveninsertion und den der Becherhöhle zugewendeten Kanten der Spaltränder aufrucht. Ähnliche Lageverhältnisse zeigt das Neuropecten in diesem Stadium übrigens schon im distalen Teile der ungeteilten Anlage (Abb. A₁₆, S. 272). Auch hier liegt die Sehnerveninsertion (S) tief zwischen den differenzierten Spalträndern eingebettet, so daß sie an der Außenseite kaum mehr als

Wulst hervortritt, und die Pectenanlage (Pe) liegt der Sehnerveninsertion innen auf und breitet sich seitlich beiderseits ein Stück weit über die differenzierten Spaltränder aus.

Wir haben also in diesem Stadium (16.5 mm lang) ein Neuropecten vor uns, welches in seinem proximalen Teile einheitlich, im distalen dagegen durch eine Mesodermmlamelle geteilt ist.

Es mag vielleicht auffallend erscheinen, daß das Neuropecten bei seinem Vorwachsen distalwärts durch die im Verhältnis zu demselben relativ schwache Mesodermmlamelle „geteilt“ werden kann. Zur Erklärung dieser Tatsache könnte man anführen, daß es sich in Wirklichkeit ja nicht um ein „Vorwachsen“ des Neuropectens, sondern um ein appositionelles Wachstum der Opticusinsertion in proximodistaler Richtung handelt, welches durch ein Einwachsen von Opticusfasern aus immer weiter distalwärts gelegenen Retinaabschnitten in die undifferenzierten Ränder der proximalen Spalte bedingt ist. Diese in zwei Portionen von nasal und von temporal her dem Sehnerven zustrebenden Nervenfasern werden möglicherweise distal durch die Mesodermmlamelle zunächst an ihrer Vereinigung gehindert, und auf diese Weise kommt vielleicht die Teilung des distalen Teiles der Opticusinsertion zustande. Und da wir andererseits das Pecten als ein Differenzierungsprodukt der Opticuseintrittsstelle erkannt haben, so ergibt sich daraus, daß mit einer Teilung dieser auch eine Teilung der Pectenanlage in ihrem distalen Anteile Hand in Hand geht.

Bei der Betrachtung eines Schnittes, der die Region des geteilten Neuropecten senkrecht auf die Richtung der proximalen Spalte durchsetzt (Abb. A₁₇, S. 272) — das Rekonstruktionsmodell zeigt, daß die Schnitte tatsächlich so fallen — bemerkt man, daß die Neuropectenportion des nasalen Randes (in der Abb. rechts) mächtiger ausgebildet ist als die temporale. Diese Verschiedenheit erklärt sich in der Weise, daß von den von nasal und von temporal her aus der Retina in den Sehnerven einwachsenden Nervenfasern das nasale Bündel kräftiger entwickelt ist als das temporale. Vereinigen sich diese beiden Bündel in der Sehnerveninsertion nicht, sondern ist auch sie noch ein Stück weit geteilt, so muß natürlich ihr nasaler Teil kräftiger sein als der temporale. Andererseits differenziert sich natürlich aus einem größeren Teile der Sehnerveninsertion auch ein größeres Pecten, womit im gegebenen Falle der nasale Teil das geteilten Neuropecten kräftiger sein muß als der temporale.

Die Tatsache, daß der Sehnerveninsertion von nasal her mehr Nervenfasern zugeführt werden als von temporal, steht in Übereinstimmung damit, daß die undifferenzierte Partie des nasalen Spaltrandes, die eine größere Anzahl von Nervenfasern aufnehmen soll, ein größeres Gebiet umfaßt als die undifferenzierte Partie des temporalen Randes (vgl. Abb. A₁₂, S. 268), der nur von einer geringeren Anzahl Fasern durchsetzt wird.

Mit der distalwärts fortschreitenden Entwicklung des Neuropectens gelangt die Mesodermmlamelle in proximodistaler Richtung zum Verschwinden. In älteren Stadien enthält sie neben dem mehrfach erwähnten, die proximale Spalte in ihrem distalsten Teile passierenden Gefäße noch ein zweites, mehr proximal gelegenes. Beide Gefäße stehen miteinander, soweit wir feststellen konnten, nicht in Zusammenhang. Wenn die Mesoderm-

lamelle in der angedeuteten Weise in proximodistaler Richtung verschwindet, bleibt das proximale Gefäß zurück und wird zur Arteria basalis pectinis. Die Mesoderm-lamelle verschwindet nicht in der ganzen Anlage gleichzeitig, sondern zuerst im Pectenteile, später im Opticusteile derselben. In einer gewissen Periode der Entwicklung treffen wir dem entsprechend eine distal geteilte Opticusanlage, aber eine im entsprechenden Gebiete ungeteilte Pectenanlage. Bloß eine von dorsal her einschneidende, ein wenig temporalwärts verschobene Furche markiert nun die distal früher vorhanden gewesene Teilung der Pectenanlage. Noch später verschwindet auch im distalen Teile der Opticusinsertion die trennende Mesoderm-lamelle sowie die erwähnte Furche an der Dorsalseite der Pectenanlage, so daß schließlich die ganze Neuropectenanlage durchwegs einheitlich geworden ist.

Mit dem Vorwachsen des Neuropecten bis zum distalen Ende der proximalen Spalte gelangt auch das hier eintretende Gefäß zur Atrophie. Ebenso verschwindet der frei durch den Glaskörperaum ziehende Teil des Gefäßes. Dagegen bleibt ein Rest der distalen Öffnung hier auffallend lange bestehen und ist auch an dem ältesten untersuchten Stadium deutlich markiert in Form zweier aneinanderliegender, nach auswärts gewendeter Lippen, an deren Rändern das Pigmentblatt in das Retinablatt sich umschlägt (Abb. A₂₂, S. 277).

Die histologische Differenzierung und die spätere Formentwicklung der Pectenanlage verläuft bei Anas in völlig gleicher Weise wie bei Podiceps und soll daher hier nur in ihren Hauptzügen geschildert werden; im übrigen sei auf die bei Podiceps gegebene Beschreibung verwiesen.

Wir haben im vorhergehenden mehrfach jene Einsenkung an der Innenseite des Augenbeckers erwähnt, welche der Ansatzstelle des Becherstiels an der Außenseite entspricht. (Ei in Abb. A₄, S. 261, A₇, S. 263). Bei jenen Stadien, wo die ersten Nervenfasern sich in der proximalen Wand der Retina entwickeln, bekommen die Retinazellen in dem Bereiche dieser Einsenkung einen eigentümlichen Charakter (Abb. A₄, S. 261. Ei); das Gewebe erscheint aufgelockert, weist Lücken und Spalten zwischen den Zellen auf, die durch Zellfortsätze überbrückt sind. An der Membr. lim. int. endigen diese Zellen mit deutlichen Radiärfaserkegeln. Sie stimmen in allen ihren Charakteren mit den Müllerschen Stützzellen der Retina überein, und es scheinen nur solche innerhalb dieser Einsenkung vorzukommen. Diese Differenzierung der Retina dürfte den Zweck haben, für die später hier einwachsenden Nervenfasern den Boden zu bereiten, denn wir sehen, daß die ersten in der proximalen Wand der Retina zur Ausbildung kommenden Nervenfasern ihren Weg durch diese Einsenkung zur ventralen Wand des Becherstiels nehmen. Wir können demnach die Gewebsdifferenzierung der Retina in dieser Einsenkung als ein funktionelles Homologon einer Randschleierbildung betrachten, wenn sie auch in ihrem histologischen Bau von einer solchen abweicht.

Mit dem Vorwachsen der Opticusinsertionsanlage distalwärts verlängert sich auch, wie wir gesehen haben, die ihr entsprechende Einsenkung an der Innenseite, wobei mit der Vermehrung der einwachsenden Opticusfasern die eigentümliche Zellbeschaffenheit daselbst verschwindet. Die Sehnervenfasern werden,

wie beschrieben, der langgestreckten Opticusinsertion in Form zweier Portionen zugeführt, von denen die größere von der Nasalseite, die kleinere von der Temporalseite herkommt. An ihrer Vereinigungsstelle befindet sich zwischen diesen beiden Portionen eine langgestreckte Einsenkung, welche nun der beschriebenen Einsenkung an der Innenseite des Augenbeckers entspricht und sich direkt in die proximale Spalte fortsetzt. In diese Einsenkung schieben sich nun aus der Opticusinsertion Gliazellen vor, füllen sie aus und bilden eine leichte Vorwölbung von langgestreckter Gestalt, die sich nun aus der besagten Einsenkung erhebt (Abb. A₁₀, S. 265). Die Zellen dieser Vorwölbung entsprechen in allen ihren Qualitäten den Gliazellen des Opticus, und es kann bei Verfolgung der Ausbildung dieser Vorwölbung kein Zweifel darüber herrschen, daß das Pecten sich in seiner ersten Anlage aus den Gliazellen der Sehnerveninsertion differenziert.

Im Anfange läßt sich die Pectenanlage von der benachbarten, kernhaltigen Opticusinsertion nur unscharf abgrenzen (Abb. A₁₁, S. 267). Mit dem Einwachsen von immer zahlreicheren kernfreien Fasern wird die Abgrenzung der Pectenanlage von der Sehnerveninsertion immer schärfer (Abb. A₁₅, S. 271. A₁₆ und A₁₇, S. 272). Dabei wächst die Pectenanlage in allen Dimensionen, und aus der anfangs flachen Vorwölbung wird allmählich ein immer höher werdender Grat (Pe in Abb. A₁₁, S. 267, A₁₅, S. 271, A₁₆, S. 272, A₂₀, S. 275). Entsprechend der schiefen Richtung der Spalte, in deren Rändern das Neuropecten vorwächst, bekommt dieser Grat eine temporalwärts geneigte Lage und kommt dabei mit seiner Basis teilweise auf den temporalen Spaltrand zu liegen (Abb. A₁₁).

Innerhalb der Pectenanlage kommt es zu einer Differenzierung der Zellen insofern, als die Zellen an der Oberfläche sich epithelartig anzuordnen beginnen und eine dichtere Lage bilden, während die Zellen im Innern der Anlage eine mehr unregelmäßige Form haben und locker liegen (Abb. A₁₁, S. 267, A₁₅, S. 271). Zu einer zentralen Hohlraumbildung wie bei Podiceps kommt es indessen bei Anas nicht.

Im Bereiche des geteilten Neuropecten haben wir histologisch im wesentlichen die gleichen Verhältnisse vor uns wie in der ungeteilten Anlage.

Mit der weiteren Höhenzunahme des Pecten kommt es innerhalb desselben zu einer weiteren Differenzierung (Abb. A₂₀, S. 275): die dorsale, frei in den Glaskörperraum hineinragende Partie desselben besteht nahezu ausschließlich aus den epithelialen Wandzellen. Diese dorsale Partie sitzt einer basalen, der Opticusinsertion aufgelagerten Partie auf, die am Querschnitt eine etwa dreieckige Form hat und sich keilförmig zwischen die von nasal und von temporal her kommenden Opticusfasern einschiebt. Auch diese Partie enthält epitheliale Zellen an ihrer Oberfläche, im Innern dagegen relativ locker liegende Zellen von unregelmäßiger Form, wie sie in früheren Stadien die ganze Anlage erfüllten. Mit dem Verschwinden der Mesodermalamelle, welche in einem gewissen Stadium sich zwischen die beiden Portionen des Neuropecten einschiebt, vereinigen sich die beiden Portionen, und wir haben es zum Schlusse mit einer einheitlichen Anlage zu tun, die ihrer ganzen Ausdehnung nach den gleichen oben beschriebenen histologischen Bau aufweist.

Als Endausgang der beschriebenen Differenzierungsvorgänge

resultiert demnach bei Anas ein Stadium, welches mit dem beschriebenen ältesten Entwicklungsstadium von Podiceps vollkommen übereinstimmt. Ein einheitliches Neuropecten, welches in den Rändern der früheren proximalen Spalte bis an ihre Ende distalwärts vorgewachsen ist, wodurch sich diese offenbar so verdickt haben, daß sie zur Aneinanderlagerung und Verschmelzung kamen und die Spalte verschlossen wurde. Entsprechend der schiefen Richtung in welcher die proximale Spalte die Becherwand durchsetzt, hat auch das vorgewachsene Neuropecten eine schräge, von nasal außen nach temporal innen geneigte Stellung, so daß sein innerer Teil, die Pectenanlage, ein wenig temporalwärts geneigt ist, während sein äußerer Teil, die Sehnerveninsertion, der nasalen Wand der Furche zwischen den früheren Rändern der proximalen Spalte anliegt. Das Neuropecten nimmt also bei Anas aus den gleichen Gründen wie bei Podiceps die gleiche schiefe Stellung ein.

Passer domesticus.

Stadium 1. 3,3 mm lang.

Augenbecher ausgebildet. Pigmentblatt aus hohen, zylindrischen, völlig unpigmentierten Zellen bestehend, welche gegen den Becherstiel zu an Höhe zunehmen. Schvatrikel größtenteils verschwunden, bis auf einen kleinen Rest im dorsalen Pupillarrand und einem größeren in der Umgebung der Becherstielinserktion. Auflockerung der Zellen an der proximalen Retinalwand (beginnende Randschleierbildung). Linse ein Bläschen mit einer dickeren hinteren und einer dünneren vorderen Wand. Becherstiel mit weit offenem Lumen.

Rekonstruktionsmodell (125 $\times$): Augenbecher mit weit offener Becherspalte, welche sich gegen die Pupillaröffnung erweitert und ohne scharfe Grenze mit divergierenden Rändern in dieselbe übergeht. Ventrale Wand ganz kurz, gestreckt zur Pupillaröffnung verlaufend. Dorsale Wand gegen die Pupillaröffnung hin umgebogen, wodurch diese ventralwärts dezentriert erscheint. Becherstiel kurz, plump und völlig hohl, an der Grenze zwischen ventraler und proximaler Wand mit etwa querovaler Ansatzfläche am Augenbecher inserierend. In der Spalte ein kurzes Gefäß, welches mit dem Gefäßplexus zusammenhängt, der sich ventral von Augenbecher und Becherstiel ausbreitet. Dem Gefäße folgen, wie die Schnittbilder zeigen, Mesodermzellen in den Augenbecher hinein.

Stadium 2. 5.1 mm lang.

Zellen des Pigmentblattes im allgemeinen wesentlich flacher als vorher. Sie enthalten spärliches Pigment. In der Gegend der früheren Spalte ist jedoch die Differenzierung des Pigmentblattes nicht weiter fortgeschritten. Hier sind die Zellen desselben noch hoch wie früher und frei von Pigment. Retina mit Randschleier im ventralsten Teile der proximalen Wand, sonst noch undifferenziert. Linse: Linsenfasern entwickelt. Sie bilden einen in das Linsenlumen vorspringenden Wulst, der das Lumen bedeutend einengt. Becherstiel noch völlig hohl.

Rekonstruktionsmodell (125 $\times$): Ventrale Wand gewölbt und etwas gegen die Pupillaröffnung hin eingebogen, ebenso wie die beiden Seitenwände. Die Einbiegung der dorsalen Wand ist aber immer noch am stärksten, wodurch die Pupillenöffnung auch hier noch ventralwärts dezentriert ist. Die Becherspalte ist in ihrem mittleren und in ihrem distalen Anteile verschlossen. Als ihre Reste zurückgeblieben sind zwei Öffnungen: eine proximale, die unmittelbar vor der Insertionsstelle des Becherstiels liegt und die Form einer ganz kurzen Spalte hat, und eine distale, unweit des Pupillarrandes gelegene, die ein kleines Loch darstellt. Zwischen beiden Öffnungen verläuft an der Außen- und an der Innenseite des Augenbeckers je eine Furche, welche der Aneinanderlagerungszone der ursprünglichen Becherspaltränder entsprechen. Der nasale Rand der äußeren Furche ist breiter und stärker vorgewölbt als der

temporale. Becherstiel länger und schlanker als vorher, noch völlig hohl. Seine Ansatzstelle am Augenbecher ungefähr von rundlicher Form, jedoch nicht scharf vom Augenbecher abgrenzbar. Ihr entspricht an der Innenseite des Augenbechers eine Einsenkung, die ebenfalls rundliche Form hat. Bei dem Verschluß der Becherspalte wird das Gefäß zum Teile in die Augenbecherhöhle aufgenommen, so daß es nunmehr, von Mesodermzellen begleitet, den Augenbecher durch die proximale Öffnung betritt, innen in der der Verschlußstrecke der Becherspaltränder entsprechenden Furche verläuft und den Augenbecher durch die distale Öffnung verläßt.

Stadium 3. 7 mm lang.

Zellen des Pigmentblatts von kubischer Gestalt und stärker pigmentiert als vorher. Sehvatrikel größtenteils eine enge Spalte. Etwas weiter ist derselbe nur in der ventralen Wand

Abb. Pa¹⁾: Photographie eines quer auf die Längsrichtung der unmittelbar proximal von der proximalen Spaltöffnung gelegenen Einsenkung fallenden Schnittes von einem 8,7 mm langen Embryo von *Passer dom.* Vergr. 168/1.

nahe den früheren Spalträndern und an der Insertionsstelle des Becherstiels, wo er sich direkt in das Lumen des Becherstiels fortsetzt. Randschleierzone mit noch spärlichen Nervenfasern im ventralen Teile der proximalen Retinalwand und an der ventralen Wand des Becherstiels, der noch völlig hohl ist. Die ventrale Wand des Becherstiels ist dadurch der dorsalen gegenüber relativ verdickt und sein Lumen dorsalwärts verlagert. Linse mit hohen Linsenfasern und einem Lumen in Form einer noch ziemlich weiten Spalte.

Rekonstruktionsmodell (125 $\times$): Pupillaröffnung ventralwärts dezentriert wie bei den früheren Stadien. Die Insertion der Sehnervenanlage, welche dem vorigen Stadium gegenüber in proximodistaler Richtung verlängert ist, wird durch eine in der Fortsetzung der proximalen Spalte proximalwärts verlaufende Furche distal in zwei Teile geteilt, von denen der nasale ganz bedeutend größer ist als der temporale. Diese beiden Teile gehen ohne scharfe Grenze in die Ränder der proximalen Öffnung über, welche hier dem vorhergehenden Stadium gegenüber bedeutend verlängert und zu

¹⁾ Erklärung der Abkürzungen am Schlusse der Arbeit (S. 342).

einer langen, schmalen Spalte geworden ist. Wir werden sie daher im folgenden als „proximale Spalte“ bezeichnen. Der nasale Rand tritt als deutlich ausgesprochener Wulst hervor, in den sich, wie gesagt, die stärkere nasale Hälfte der Opticusinsertion ohne scharfe Grenze fortsetzt. Der temporale Rand ist mehr flach. Entsprechend der Formation ihrer Ränder erhält die proximale Spalte eine schiefe Richtung durch die Becherwand: sie durchsetzt dieselbe von nasal außen nach temporal innen. Zwischen proximaler Spalte und distaler Öffnung verläuft eine Furche. Distale Öffnung wie früher ein kleines Loch, unweit des Pupillarrandes gelegen, welcher hier zu beiden Seiten desselben etwas verdickt erscheint.

Der Ansatzfläche der Sehnervenanlage an der Außenseite entsprechend eine etwas langgestreckte Einsenkung an der Innenseite, die sich direkt in die proximale Spalte fortsetzt. Der nasale Spaltrand auch an der Innenseite etwas stärker vortretend als der temporale. Eine deutliche Furche zwischen proximaler Spalte und distaler Öffnung auch in diesem Stadium.

Das erwähnte Gefäß (in die Rekonstruktion nicht mit aufgenommen) kommt zunächst in die beschriebene, das distale Ende des Sehnerven teilende Furche zu liegen und verläuft in dieser zur proximalen Spalte, durchsetzt diese, von Mesodermzellen begleitet, in schiefer Richtung und gelangt auf diese Weise in die Becherhöhle. Hier lagert es sich der beschriebenen Furche an der Innenseite des Augenbechers zwischen proximaler Spalte und distaler Öffnung ein, zieht in derselben zur distalen Öffnung und verläßt daselbst die Becherhöhle.

Sonst zeigt das histologische Studium dieses Objekts eine sehr deutliche Auflockerung der Zellen im proximalen Teile der genannten Einsenkung (Abb. Pa₁, Ei). Es finden sich hier nur spärliche Zellen. Diese lassen weite Lücken zwischen sich frei und endigen an der Membr. lim. int. mit deutlichen Radiärfaserkegeln. Im Gebiete der Becherspalte sind die Zellen des Pigmentblattes innerhalb einer der Spalte zunächst gelegenen Zone besonders hoch. Diese Zone betrifft den nasalen Rand in größerer Ausdehnung als den temporalen.

Stadium 4. 7,6 mm lang.

Pigmentblatt flach, stark pigmentiert, mit Ausnahme der Gegend der proximalen Spalte (s. später). Differenzierung der Retina auf die Ausbildung der Opticusfaserschicht in der Umgebung der Sehnerveninsertion beschränkt. Die Nervenfasern ziehen zur ventralen Wand des Becherstiels, die dadurch verdickt wird. Dabei wird das Becherstiellumen, welches noch seiner ganzen Länge nach vorhanden ist, dorsalwärts verlagert. Ventrale Wand relativ dicker und ihr Lumen relativ enger als im vorigen Stadium. Linse mit im Querschnitt schmal-sichelförmigem Lumen.

Rekonstruktionsmodell (125×).

Außenseite: Das in die Rekonstruktion mit aufgenommene Endstück des Opticus ist stark nasalwärts umgebogen. Die Insertionsfläche des Sehnerven dem früheren Stadium gegenüber bedeutend verlängert. Sie bildet ein langgestrecktes Oval, dessen distales, sich verschmälerndes Ende ohne scharfe Grenze in den nasalen Rand der proximalen Spalte übergeht. An ihrer temporalen Seite trägt die Sehnerveninsertion eine tiefe Furche, welche sie von der benachbarten Augenbecherwand trennt und die sich distalwärts unmittelbar in die in gleicher Richtung verlaufende proximale Spalte fortsetzt. Auch an der nasalen Seite der Sehnerveninsertion befindet sich eine derartige, die Sehnerveninsertion von der Becherwand abscheidende Furche, doch ist dieselbe bedeutend seichter und verflacht distalwärts. Von der dem früheren Modell gegenüber ebenfalls verlängerten proximalen Spalte springt der temporale Rand etwas stärker vor als der nasale. Dies beruht darauf, daß die der Spalte zunächst gelegenen Partien des nasalen Randes stärker gegen das Augenbecherinnere zu eingebogen sind als die entsprechenden Randpartien an der temporalen Seite. Durch diese Formation der Ränder bekommt die proximale Spalte wie früher eine schiefe Richtung von nasal außen nach temporal innen. Sie setzt sich an der Außenseite distalwärts in eine Furche fort, welche in derselben Richtung weiter distalwärts bis zur distalen Öffnung verläuft und sich über diese hinaus bis zum Pupillarrand fortsetzt. Der letztere ist ein wenig eingekerbt und zu beiden Seiten dieses Endstückes der Furche wulstig verdickt. Die erwähnte Furche entspricht offenbar dem distalsten, verschlossenen Teile der Augenbecherspalte. Die distale Öffnung liegt wie früher unweit des Pupillarrandes und stellt ein kleines Loch dar.

Innenseite: (Abb. Pa₂). Eine der langen Sehnerveninsertion an der Außenseite entsprechende, ebenfalls in proximodistaler Richtung stark verlängerte Einsenkung (Ei), die in der gleichen Richtung verläuft wie die Sehnerveninsertion. Sie endigt eine Strecke weit proximal von der proximalen Spalte und gibt einer Erhöhung Raum, welche unmittelbar in den nasalen Rand der proximalen Spalte übergeht, welcher entsprechend seiner stärkeren Einbiegung gegen die Augenbecherhöhle zu stärker vorspringt als der temporale (nW).

Auch an der Innenseite eine die proximale Spalte (pÖ) und die distale Öffnung verbindende Furche. (An der Abbildung von dem Gefäße [GG] eingenommen.) Dieses Gefäß zieht zunächst an der Außenseite des Augenbeckers in der erwähnten Furche an der temporalen Seite der Sehnerveninsertion und verläuft auf diesem Wege zur proximalen Spalte. Es tritt aber nicht sofort in dieselbe ein, sondern verläuft weiterhin an der Außenseite des Augenbeckers in der gleichen Richtung weiter und betritt die Becherhöhle erst durch das distale Ende der proximalen Spalte. Dann lagert es sich an der Innenseite des Augenbeckers in die erwähnte Furche zwischen proximaler Spalte und distaler Öffnung ein (Abb. Pa₂, GG) und verläßt durch die letztere wieder die Becherhöhle.

Ein histologisches Schnittstudium des vorliegenden Objektes lehrt folgendes:

Die bei der Modellbeschreibung erwähnte, der Sehnerveninsertion außen entsprechende Einsenkung an der Innenseite des Augenbeckers liegt an der Vereinigungsstelle zweier Nervenfaserbündel, welche von nasal und temporal her aus der Retina sich sammeln und zum Sehnerven ziehen. Bei ihrem Verlaufe zum Sehnerven benutzen diese Fasern als Passage die Ränder der proximalen Spalte, welche dabei offenbar verdickt werden und zur Verschmelzung kommen. Wir finden nämlich die proximale Spalte hier in ihrem proximalen Teile geschlossen. Entsprechend dem Zuwachsen neuer Nervenfasern, welche aus immer weiter distal gelegenen Teilen der Retina kommen und sich auf die schon gebildeten auflagern, ist auch der an der Außenseite des Augenbeckers wulstförmig hervortretende Teil der Sehnerveninsertion distalwärts in das Spaltgebiet vorgewachsen. Vergleicht man das Rekonstruktionsmodell des vorliegenden Stadiums mit dem des zuletzt beschriebenen, so finden wir, daß von den beiden durch eine Furche unvollständig getrennten Portionen des distalen Teiles des Sehnerven hier nur die nasale vorhanden zu sein scheint, so daß jene Furche, die früher die Sehnerveninsertion distal unvollständig in zwei Teile teilte, hier dieselbe temporalwärts zu begrenzen scheint. Wie die Schnittbilder zeigen, ist jedoch die Opticusinsertion auch hier in ihrem distalen Teile durch jene Furche in zwei Teile geteilt; der temporale ist jedoch so schwach, daß er am Modell nicht als Wulst hervortritt.

Wir müssen also diesbezüglich unseren am Modell erhobenen Befund auf Grund des Schnittbildes dahingehend modifizieren, daß diese Furche distal im Opticus selbst liegt und in demselben eine weitaus größere nasale Partie von einer kleineren temporalen scheidet. Was uns am Modell als Wulst der Opticusinsertion entgegentritt, ist in der Tat nur ihr größerer nasaler Abschnitt. Im distalen Teile hat die Sehnerveninsertion auch einen kleineren temporalen Abschnitt, welcher aber so unbedeutend ist und der Becherwand so dicht anliegt, daß er sich am Modell nicht abhebt. Die Verwölbung, die wir am Modell an der Innenseite un-

Abb. Pa₂¹⁾: Rekonstruktionsmodell (125 ×) eines Teiles der ventralen Wand des Augenbeckers eines 7,6 mm langen Embryos von *Passer dom.*, von innen her gesehen.
4/9 d. nat. Gr.

¹⁾ Erklärung der Abkürzungen am Schlusse der Arbeit (S. 342).

mittelbar proximal von der proximalen Spaltöffnung gefunden haben, entsteht dadurch, daß der nasale Rand stark nach innen zu eingebogen ist. Wachsen nun Sehnervfasern in die Spaltränder ein und verschließt sich dabei die Spalte, so bleibt eine Vorwölbung zurück, welche sich, wie das Modell zeigt, direkt in den eingebogenen, die Spalte nasalwärts begrenzenden Rand fortsetzt.

Schnittbilder durch den offenen Teil der proximalen Spalte lassen ihre auch am Modell hervortretende schiefe Richtung von nasal außen nach temporal innen deutlich erkennen. Der nasale Rand der proximalen Spalte ist bedeutend stärker nach innen zu eingebogen als der temporale. Der temporale Rand schiebt sich ein Stück weit über den eingebogenen Teil des nasalen Randes hinüber. Diese Formation ihrer Ränder bedingt im wesentlichen die schiefe Stellung der Spalte. Das Pigmentepithel in der unmittelbaren Nähe des nasalen Spalt-randes zeigt in der nächsten Nähe der Spalte auffallend hohe Zellen. Auf diese Erscheinung soll später zurückgekommen werden.

Ein Stadium von 8,2 mm Länge, welches ebenfalls rekonstruiert und im Schnitt untersucht wurde, zeigte mit dem beschriebenen Stadium vollkommen übereinstimmende Verhältnisse, und es soll daher auf dasselbe nicht näher eingegangen werden.

Stadium 5. 10,2 mm lang.

Zellen des Pigmentblattes flach und reich an Pigment (über ihre besondere Beschaffenheit im Gebiet der Ränder der proximalen Spalte s. später). Sehventrikel größtenteils verschwunden. Nur ein kleiner Rest noch in der

Umgebung der Becherstieleintrittsstelle vorhanden, der direkt in das Lumen des Becherstiels übergeht. Dieses ist hier im distalen Teile des Becherstiels relativ weit, verengt sich dann in seinem mittleren Teile sehr bedeutend und wird proximalwärts gegen das Gehirn zu wieder weiter. Der Becherstiel enthält die Nervenfasern zu einem mächtigen Bündel gesammelt in seiner ventralen Wand, welche dadurch bedeutend verdickt wird, so daß das Stiellumen dorsalwärts verlagert ist. Im Bereiche der Retina hat sich die Nervenfaserschicht weiter über die proximale Wand ausgebreitet. Die übrige Retina ist noch undifferenziert, die Zellen im Bereiche derselben zeigen eine radiäre Anordnung.

Abb. Pa₃¹⁾: Photographie eines Schnittes durch den proximalsten Teil der Anlage des Sehnerven und des Pecten von einem 10,2 mm langen Embryo von *Passer dom.* Vergr. 168/1.

Über die Beschaffenheit der Retina an den Spalträndern s. später.

Rekonstruktionsmodell (125 ×).

Außenseite: Das in die Rekonstruktion mitaufgenommene Stück des Sehnerven ist nasalwärts umgebogen. Sehnervinsertion in ihrem distalen Teile durch eine Furche unvoll-

¹⁾ Erklärung der Abkürzungen am Schlusse der Arbeit (S. 342).

ständig in zwei Hälften geteilt, von denen die nasale bedeutend kräftiger ist als die temporale. Die besagte Furche setzt sich direkt in die proximale Spalte fort, welche dem zuletzt beschriebenen Stadium gegenüber verlängert erscheint, während die beiden Teile des Opticus in die entsprechenden, eingebogenen Spaltränder ohne scharfe Grenze übergehen. Zwischen proximaler Spalte und distaler Öffnung eine Furche, die sich über die distale Öffnung hinaus bis zum Pupillarrand fortsetzt.

Innenseite: Der Sehnerveninsertion entsprechend eine langgestreckte, seichte Einsenkung. Aus derselben erhebt sich eine gratartige Vorwölbung, welche in proximodistaler Richtung an Höhe bis zur proximalen Spalte zunimmt. Hier geht sie ohne Grenze in die wulstförmig verdickten Ränder der proximalen Spalte über. Dieser Grat stellt, wie die histologische Untersuchung des Objekts zeigt, die erste Anlage des Pecten dar. Näheres über den histologischen Bau dieser Bildung s. später.

Zwischen proximaler Spalte und distaler Öffnung eine seichte Furche. Distale Öffnung ein kleines Loch nahe dem Pupillarrand. Über sie hinaus setzt sich die erwähnte Furche bis zum Pupillarrand fort. Die proximale Spalte ist von einer schwachen Mesoderm-lamelle durchzogen, welche sich jedoch nur stellenweise ein ganz kurzes Stück weit frei in den Glaskörperraum erstreckt und im allgemeinen auf den unmittelbaren Spaltbereich beschränkt bleibt. Das erwähnte Gefäß lagert sich zunächst in die Furche zwischen den beiden Portionen der Sehnerveninsertion ein und zieht so zur proximalen Spalte. Es betritt dieselbe jedoch nicht sofort, sondern zieht

Abb. Pa₄¹⁾: Photographie eines Schnittes durch die gleichen Gebilde desselben Stadiums (Passer 10,2 mm). 8 Schnitte weiter distal als P₃. Vergr. 168/1.

in der Furche zwischen ihren etwas eingebogenen Rändern weiter. Erst nahe ihrem distalen Ende passiert es die proximale Spalte in schiefer Richtung, gelangt so an die Innenseite des Augenbeckers, lagert sich hier der Furche zwischen proximaler Spalte und distaler Öffnung ein und verläßt durch die letztere den Augenbecher wieder.

Das histologische Schnittbild des vorliegenden Objektes ergibt folgende Verhältnisse:

Die Sehnervenfasern der Retina ziehen wie früher in Form zweier Bündel von nasal und von temporal her zum Sehnerven. Die kernlose Nervenfaserschicht der Retina wird dadurch gegen den Opticus zu immer breiter. Wo die beiden Nervenfaserbündel bei ihrem Einstrahlen in die Opticusanlage sich vereinigen, da entsteht zwischen ihnen eine Einsenkung, die entsprechend der langen Einstrahlungszone in die langgestreckte Sehnerveninsertion ebenfalls langgestreckt ist. Auf diese Weise entsteht die früher beschriebene, an der Innen-

¹⁾ Erklärung der Abkürzungen am Schlusse der Arbeit (S. 342).

seite des Modells der Sehnerveninsertion außen entsprechende Einsenkung. Während die Nervenfaserbündel im Bereiche der Retina vollkommen kernfrei sind (Abb. Pa₃, NF), befinden sich im Bereiche der Opticusanlage (S) zahlreiche Kerne zwischen den Nervenfasern, die offenbar Gliazellen angehören. Diese Gliazellen der Opticusanlage haben sich proximal entsprechend der Ansatzstelle der Sehnervenanlage zwischen den kernlosen Nervenfasern gegen die erwähnte Einsenkung (Ei) hin vorgeschoben. Weiter distal erreichen sie den Grund dieser Einsenkung und wölben derselben vor, so daß sich nun mehr aus der Einsenkung eine leichte Vorwölbung erhebt (Abb. Pa₄, Pe). Diese Vorwölbung wird anfangs von Nervenfasern gebildet, welche durch die aus der Sehnerveninsertion sich vorschiebenden Zellen gegen das Becherlumen zu hügelartig vorgewölbt sind. Noch weiter distal haben sich die Gliazellen selbst bis zur Oberfläche vorgeschoben und bilden einen kleinen Hügel, welcher in die Becherhöhle zu hineinragt (Abb. Pa₄, Pe). Es besteht also die Pectenanlage bei Passer wie bei den anderen Arten aus einem von der Sehnerveninsertion sich gegen die Becherhöhle vorschiebenden Wulste von Gliazellen. Dieser liegt proximal noch innerhalb der Opticusinsertion und wölbt die Innenfläche der Retina etwas vor, während er weiter distal frei in den Glaskörperraum hineinragt. Entsprechend der Tatsache, daß sich auch bei Passer die Pectenanlage aus der Sehnerveninsertion herausdifferenziert, fassen wir in Über-

Abb. Pa₅¹⁾: Zeichnung eines Schnittes durch die proximale Spalte mit ihren undifferenzierten Randteilen von einem 10,2 mm langen Embryo von Passer dom. Vergr. 200/1; auf $\frac{9}{10}$ verkleinert.

Eintritt mit den vorher beschriebenen Arten auch hier Sehnerveninsertion und Pecten zu einem einheitlichen morphologischen Begriffe zusammen und nennen sie mit einem gemeinsamen Namen „Neuropecten“.

Unser Modell zeigt, daß die beiden Portionen der Sehnervenanlage außen und die Pectenanlage innen distalwärts ohne scharfe Grenze in die Ränder der proximalen Spalte übergehen. Wie aus den Schnittbildern hervorgeht, erfolgt dieser Übergang in eine der Spalte zunächst gelegene Zone ihrer eingebogenen Ränder, welche sich der übrigen Retina gegenüber durch eine besondere histologische Beschaffenheit auszeichnet (Abb. Pa₅). Die Zellen des Pigmentblattes sind hier, ebenso wie wir dies schon bei den früher beschriebenen Stadien hervorgehoben haben, im Gegensatz zu den flachen, stark pigmentierten Zellen des übrigen Pigmentblattes von hoch zylindrischer Form und völlig frei von Pigment. Die Zellen des retinalen Blattes in dieser Zone zeigen eine unregelmäßige Anordnung gegenüber den radiär angeordneten Zellen der übrigen Retina und etwas hellere Kerne. Es sind also die Zellen dieser Randzone ihrer histologischen Beschaffenheit nach auf einem jungen Entwicklungsstadium stehen geblieben und mit zunehmendem Alter nicht in denselben Differenzierungsprozeß wie die Zellen des Pigment- und des Retinablattes eingegangen. Diese undifferenzierte Randzone umfaßt am nasalen Rande ein größeres Gebiet als am temporalen, wie auch die Retina selbst nasal dicker ist als temporal.

Es ist diese undifferenzierte Randzone, in welche das Neuropecten distalwärts ohne scharfe Grenze übergeht. Diese Randzone dient offenbar als Bahn für die distalwärts vorwachsende Opticusanlage und das sich aus ihr differenzierende Pecten. Denn in dem Bereiche jener Zone, wo das Neuropecten in den Spaltbereich distalwärts vorgewachsen ist und die Spalte sich geschlossen hat, finden wir dasselbe direkt an die differenzierte Retina grenzen. Eine undifferenzierte Randzone ist hier nicht mehr vorhanden, sie ist offenbar in das vorwachsende Neuropecten aufgegangen.

¹⁾ Erklärung der Abkürzungen am Schlusse der Arbeit (S. 342).

Stadium 6. 13 mm lang.

Pigmentblatt überall mit flachen, reichlich Pigment enthaltenden Zellen (über den Bereich der Spaltränder s. später). Zwischen Retinalblatt und Pigmentblatt ein offenbar sekundär durch Abhebung entstandener schmaler Spaltraum. In der Retina hat sich die Nervenfaserschicht weiter ausgebreitet, sonst aber ist ihre Differenzierung nicht weiter fortgeschritten. Sehnervolumen bis auf eine kleine taschenförmige Ausstülpung, welche sich als Fortsetzung des Spaltraumes zwischen Pigmentblatt und Retinalblatt in das distale Sehnervende hinein erstreckt, vollkommen verschwunden. Mit Ausnahme der Wand dieser Tasche, welche noch von epithelialen Zellen gebildet wird, besteht die ganze Opticusanlage nunmehr ausschließlich aus Neurofibrillen mit zwischen diesen liegenden Gliazellen.

Rekonstruktionsmodell
(125 $\times$).

Außenseite: Das distale, in die Rekonstruktion mitaufgenommene Endstück des Opticus stark nasalwärts abgebogen. Sehnerveninsertion dem früheren Stadium gegenüber sehr bedeutend verlängert; die Insertionsfläche stellt ein langgestrecktes, distal mit einer sehr lang ausgezogenen Spitze endigendes Oval dar. Der distale Teil der Sehnerveninsertion liegt in einer Einsenkung, welche offenbar durch die stark eingebogenen Ränder der proximalen Spalte gebildet wird. Sie liegt hauptsächlich der nasalen Wand dieser Einsenkung an. Nasal und temporal begrenzt sie je eine Furche, von welchen die temporale bedeutend tiefer ist und sich direkt in die proximale Spalte fortsetzt, welche in derselben Richtung verläuft wie diese. Die Sehnerveninsertion reicht mit ihrer distalwärts ausgezogenen Spitze bis an die proximale Spalte heran. Letztere ist dem früheren Stadium gegenüber ebenfalls verlängert und liegt in der Tiefe einer Einsenkung, welche durch ihre eingebogenen Ränder gebildet wird. Zwischen proximaler Spalte und distaler Öffnung entsprechend dem hier geschlossenen Teile der früheren Becherspalte eine Furche.

Distale Öffnung nicht weit vom Pupillarrande gelegen. In der Fortsetzung der erwähnten Furche verläuft von der distalen Öffnung bis in die Nähe des Pupillarrandes ein flacher Wulst.

Innenseite: (Abb. Pa₆): Langgestreckte Pectenanlage, sich wie früher in ihrem proximalen Teile aus einer langgestreckten, seichten Einsenkung erhebend. Die Pectenanlage nimmt in proximodistaler Richtung kontinuierlich etwas an Höhe und auch an Breite zu und geht ohne scharfe Grenze in die eingebogenen Ränder der proximalen Spalte über. Die Einbiegung des nasalen und temporalen Randes ist hier ungefähr gleich stark. Die Spalte

Abb. Pa₆¹⁾: Rekonstruktionsmodell (125 $\times$) eines Teiles der ventralen Wand des Augenbeckens eines 13,0 mm langen Embryos von *Passer dom.*, von innen her gesehen. $\frac{1}{3}$ d. nat. Gr.

¹⁾ Erklärung der Abkürzungen am Schlusse der Arbeit (S. 342).

setzt sich distalwärts in eine Furche fort, welche zur distalen Öffnung und über sie hinaus bis unweit vom Pupillarrand reicht.

Die histologischen Schnittbilder dieses Stadiums zeigen folgende Details:

Die am Modell beschriebene Einsenkung liegt wie bei den früheren Stadien zwischen den von nasal und von temporal aus der Retina sich sammelnden und zur Sehnerveninsertion ziehenden Nervenfasern, wo diese von beiden Seiten kommend sich vereinigen. Die aus dieser Einsenkung sich erhebende Vorwölbung der Pectenanlage ist in ihrem proximalen Teile nicht mehr wie früher von Nervenfasern überkleidet, sondern hat sich auch hier vollständig aus der Sehnerveninsertion erhoben (Abb. Pa₇, Pe). Sie besteht wie früher aus Zellen, die den Charakter von Gliazellen haben; es ist jedoch in diesem Stadium zu einer gewissen Differenzierung innerhalb der Pectenanlage gekommen: die Zellen an der Oberfläche des Pecten

Abb. Pa₇¹⁾: Photographie eines Schnittes durch den proximalen Teil von Sehnerveninsertion und Pectenanlage eines 13,5 mm langen Embryos von *Passer dom.* Vergr. 168/1.

zeigen eine gewisse Tendenz, sich epithelartig anzuordnen, während die Zellen in der Tiefe unregelmäßige Anordnung zeigen und kleine Lücken zwischen sich freilassen, so daß das Gewebe hier eine etwas lockere Beschaffenheit bekommt.

Entsprechend dem am Modell erhobenen Befund, daß die Pectenanlage in ihrem distalen Teile, wo sie sich nicht mehr aus einer Einsenkung erhebt, breiter und höher ist als proximal, finden wir im Schnittbilde, daß die Pectenanlage distal auf die hier eingebogenen Ränder der früheren Spalte aufgelagert ist. Sie grenzt dabei direkt an die differenzierte Retina. Noch weiter distal geht sie in die wie früher undifferenzierten, innersten Teile der aufgebogenen Ränder der hier noch offenen proximalen Spalte über, welche hier durch eine dünne Mesoderm lamelle voneinander getrennt werden.

Betreffs der Sehnervenanlage zeigt das Schnittbild, daß diese distal wie früher durch eine Furche unvollständig in eine bedeutend mächtigere nasale und eine bedeutend schwächere temporale Portion geteilt ist. Diese Furche entspricht jener, welche am Modell den distalen Teil der Sehnerveninsertion temporalwärts zu begrenzen schien und welche sich distal direkt

¹⁾ Erklärung der Abkürzungen am Schlusse der Arbeit (S. 342).

in die proximale Spalte fortsetzt. Dieser temporale Teil der Sehnerveninsertion ist indessen so schwach, daß er an unserem Modell nicht besonders hervortritt. Die besagte Furche begrenzt also, wie die Schnittbilder zeigen, in Wirklichkeit nicht die ganze Sehnerveninsertion an ihrer temporalen Seite, sondern nur ihren mächtigen nasalen Teil. Die am Modell hervortretende Furche an der Nasalseite des Sehnerven entspricht jedoch in Wirklichkeit, wie die Schnittbilder zeigen, der nasalen Grenze der Sehnerveninsertion. Distal gehen die beiden Portionen der Sehnerveninsertion ebenso wie die Pectenanlage an der Innenseite ohne scharfe Grenze in die undifferenzierten Randteile der offen stehenden Spalte über.

Sehnerveninsertion an der Außen- und Pectenanlage an der Innenseite, die wir, wie gesagt, als Neuropecten zusammenfassen, grenzen überall an die differenzierte Retina an, dort wo das Pigmentblatt sich ins retinale Blatt umschlägt. Es hat sich also das Neuropecten bei seinem Vorwachen distalwärts der undifferenzierten Randzone am nasalen und temporalen Spaltrande als Bahn bedient, wobei die Spalte selbst im entsprechenden Teile zum Verschluß gekommen ist. Die undifferenzierten Randteile sind dabei im Neuropecten aufgegangen.

Die proximale Spalte zeigt eine, wenn auch wenig ausgesprochene, so doch deutliche schiefe Richtung, indem sie die Wand von nasal außen nach temporal innen durchsetzt. Dementsprechend hat auch das in die undifferenzierte Randportion vorgewachsene Neuropecten eine etwas schiefe Richtung, so daß an der Außenseite die Sehnerveninsertion hier hauptsächlich an die nasale Wand der Einsenkung angelagert ist, in der sie liegt, während das Pecten ein wenig temporalwärts geneigt ist. Die proximale Spalte wird ihrer ganzen Länge nach von einer sehr schmalen, sich nur an gewissen Stellen in den Glaskörperraum vorschleibenden Mesoderm lamelle durchzogen, welche mit dem Mesoderm ventral vom Augenbecher zusammenhängt. Das Glaskörpergefäß liegt zuerst in der Furche, welche die nasale und die temporale Portion des Sehnerven scheidet und gelangt so zur proximalen Spalte, betritt dieselbe jedoch nicht sofort, sondern verläuft weiter an der Außenseite in der Furche zwischen ihren eingebogenen Rändern bis zu ihrem distalen Ende, wo es in die Becherhöhle eintritt und in der Furche zwischen proximaler Spalte und distaler Öffnung zur letzteren zieht und durch sie die Becherhöhle wieder verläßt.

Stadium 7. 13,5 mm lang.

Im Bereiche der Retina beginnt sich unter der Nervenfaserschicht, welche sich noch weiter ausgebreitet hat als früher, in der proximalen Retinalwand eine Ganglienzellenschicht vom übrigen, undifferenzierten Teile der Retina zu differenzieren. Opticus vollkommen solide, seine epitheliale Anlage gänzlich verschwunden. Ciliarkörperanlage gefaltet.

Rekonstruktionsmodell (125 ×).

Außenseite: Das in die Rekonstruktion mitaufgenommene Endstück der Sehnervenanlage stark nasalwärts umgebogen. Kräftige, langgestreckte Sehnerveninsertion, welche distal sich verschmälert und sich von der Augenbecherwand scharf abgrenzen läßt. An ihrer Temporalseite scheint sie in ihrem distalen Teile von einer Furche begrenzt zu sein, welche distalwärts an Tiefe immer mehr zunimmt und in die proximale Spalte übergeht. Die ganze Opticusinsertion ist etwas nasalwärts gewendet, die proximale Spalte dem früheren Stadium gegenüber bedeutend verkürzt. Sie öffnet sich wie früher in der Tiefe einer Einsenkung, die durch ihre eingebogenen Ränder gebildet wird.

Innenseite: Langgestreckte, kräftige etwas temporalwärts geneigte Pectenanlage, proximal in gleicher Höhe wie die Sehnerveninsertion beginnend und distalwärts an Höhe und auch an Breite zunehmend. Ihr proximaler Teil erhebt sich wie früher aus einer seichten Einsenkung. Distalwärts geht sie ohne scharfe Grenze in die Begrenzungsänder der proximalen Spalte über. Von diesen tritt der nasale kräftiger hervor als der temporale und beide sind ebenso wie die Pectenanlage ein wenig temporalwärts geneigt, wodurch die Spalte eine schiefe Richtung bekommt, so daß sie die Augenbecherwand von nasal außen nach temporal innen durchsetzt. Sie wird ihrer ganzen Länge nach von einer dünnen Mesoderm lamelle durchzogen. Nahe ihrem distalen Ende passiert sie das früher erwähnte Gefäß, welches dann, der ventralen Becherwand dicht anliegend, zur distalen, unweit des Pupillarrandes gelegenen Öffnung zieht und durch dieselbe die Becherhöhle verläßt.

Histologische Beschreibung. Die Pectenanlage erscheint im proximalen Anteil auf Schnitten, die quer zu ihrer Längsrichtung fallen, in Form eines Hügels, welcher sich aus der Einsenkung zwischen den von der Nasal- und der Temporalseite von der Retina zur Sehnerveninsertion ziehenden Nervenfasern erhebt (vgl. Abb. Pa₇, S. 292). Die Zellen dieses Hügels sind wie früher an der Oberfläche epithelartig angeordnet, während sie im Innern unregelmäßig liegen und ein lockeres Gefüge zeigen.

Weiter distal, wo die genannte Einsenkung nicht mehr vorhanden ist, hat die Pectenanlage an quer zu ihrer Längsrichtung verlaufender Schnitten die Gestalt eines Dreiecks, dessen Basis der Opticusinsertion aufsitzt und von dessen Seiten die temporale steiler gegen die Becherwand abfällt als die nasale. Die Zellen zeigen hier die gleiche Anordnung wie im

Abb. Pa₈¹⁾: Photographie eines Schnittes durch den distalen Teil der gleichen Gebilde bei demselben Embryo (*Passer dom.*, 13,5 mm lang). Vergr. 168/1.

proximalen Teile der Pectenanlage. Was die Anlage der Sehnerveninsertion betrifft, so finden wir dieselbe wie früher durch eine Furche unvollständig in 2 Portionen geteilt, von denen die temporale ganz unbedeutend ist. Weiter distal ist nur die kräftigere nasale Portion vorhanden, während der temporale Rand eine undifferenzierte Zone aufweist (Abb. Pa₈). Noch weiter distal geht diese nasale Portion ohne scharfe Grenze in die undifferenzierte Zone des nasalen Randes über, so daß hier beide Spaltränder eine undifferenzierte, innere Zone besitzen, von denen die nasale kräftiger ist als die temporale. — Soweit der Sehnerveninsertion distalwärts gefolgt werden kann, so weit finden wir auch an ihrer Innenseite ein Pecten. Das Neuropecten ist also in der undifferenzierten Zone der Spaltränder weiter distalwärts vorgewachsen. Dieses Vorwachsen erfolgte zum weitaus überwiegenden Teile im Bereiche des nasalen Randes und distal sogar ausschließlich in diesem. Bei diesem Vorwachsen ist die undifferenzierte Randzone in das Neuropecten aufgegangen, so daß dieses direkt an die differenzierte Retina grenzt.

¹⁾ Erklärung der Abkürzungen am Schlusse der Arbeit (S. 342).

Im distalen Teile, wo das Vorwachsen ausschließlich entsprechend dem nasalen Rande erfolgte, ist diesem gegenüber am temporalen noch die undifferenzierte Randzone erhalten geblieben.

Stadium 8. 22,5 mm lang.

Die Differenzierung der Retina ist so weit fortgeschritten, daß alle ihre Schichten ausgebildet sind. Ciliarkörperanlage stark gefaltet. Mesenchymale Irisanlage reicht bis zum Pupillarrand.

Das Neuropecten füllt die proximale Spalte ihrer ganzen Länge nach aus, so daß diese bis an ihr distales Ende geschlossen ist. Die undifferenzierte Randzone ist dabei ins Neuropecten aufgegangen, so daß dieses überall, auch in seinem distalen Teile, an die differenzierte Retina grenzt. In seinem proximalen Teile (Abb. Pa₉) liegt das Pecten zwischen den von nasal und von temporal zur Sehnerveninsertion ziehenden Nervenfasern, von denen die nasale Portion wesentlich mächtiger entwickelt ist als die temporale. Es grenzt sich scharf gegen die Nervenfasern ab. An der Pectenanlage selbst lassen sich 2 Anteile unter-

Abb. Pa₉¹⁾: Photographie eines Schnittes durch den proximalen Teil der Anlage von Sehnerveninsertion und Pecten eines 22,5 mm langen Embryos von *Passer dom.* Vergr. 52/1.

Abb. Pa₁₀¹⁾: Photographie eines Schnittes durch das Gebiet des Corpus ciliare mit dem Reste der distalen Öffnung von einem 22,5 mm langen Embryo von *Passer dom.* Vergr. 168/1; auf $\frac{3}{4}$ verkleinert.

¹⁾ Erklärung der Abkürzungen am Schlusse der Arbeit (S. 342).

scheiden (Abb. Pa₉), ein basaler, breiterer, welcher sich in die Einsenkung zwischen den Nervenfasern hin einschiebt und aus unregelmäßig angeordneten Zellen in seinem Inneren und epithelartig angeordneten an seiner Oberfläche besteht, und ein oberer, schmalerer, weit in den Glaskörperraum hineinragender Anteil, welcher wesentlich aus diesen epithelialen Wandzellen besteht, welche einen Hohlraum zwischen sich fassen (möglicherweise im Kunstprodukt). An der Grenze des erstgenannten Teiles, zwischen diesem und den Opticusfasern, verläuft ein größeres Gefäß (Arteria basalis pectinis). Das besprochene Glaskörpergefäß, welches bei früheren Stadien die Becherhöhle passierte, ist hier verschwunden. Von der distalen Öffnung ist ein in der Region des Corpus ciliare gelegener Rest zurückgeblieben. Dieser hat die Form von zwei dicht aneinander gepreßten, nach außen gewendeten Lippen, an deren Rändern das Pigmenblatt sich in das Retinablatt umschlägt (Abb. Pa₁₀).

Zusammenfassung.

An unserem jüngsten Stadium (3,3 mm) finden wir die fötale Augenspalte ihrer ganzen Länge nach offen und distal mit divergierenden Rändern ohne scharfe Grenze in die Pupillaröffnung übergehend. In dieselbe schiebt sich ein von Mesenchymzellen begleitetes Gefäß ein, welches ebenso wie diese Zellen aus dem Mesoderm der Umgebung des Augenbechers stammt.

Im nächsten Stadium (5,1 mm) ist die proximale Spalte in ihrem mittleren und ihren distalsten Anteile geschlossen. Als ihre Reste zurückgeblieben sind zwei Öffnungen: eine proximale, unmittelbar vor der Stielinsertion gelegene, welche die Form einer kurzen Spalte hat, und eine distale, welche unweit vom Pupillarrand gelegen ist und ein kleines Loch darstellt. Zwischen diesen beiden Öffnungen verläuft an der Außen- und an der Innenseite der Augenbecherwand je eine Furche, welche den etwas eingebogenen Rändern der früheren Becherspalte entsprechen, die hier zur Aneinanderlagerung gekommen sind. An der Außenseite ist der nasale Begrenzungsrand der Furche stärker hervortretend als der temporale.

Das von Mesodermzellen begleitete Gefäß ist nun teilweise in die Becherhöhle aufgenommen worden, so daß es nun durch die proximale Öffnung in dieselbe eintritt, der ventralen Wand entlang in der genannten Furche distalwärts verläuft und die Becherhöhle durch die distale Öffnung verläßt. Auf diesem ganzen Verlaufe ist das Gefäß von Mesodermzellen begleitet.

Im nächsten Stadium (7 mm) ist die proximale Öffnung zu einer langgestreckten Spalte verlängert. Ihre Ränder, besonders der nasale, sind etwas gegen die Becherhöhle zu eingebogen, wodurch die Spalte selbst in die Tiefe einer Furche an der Außenseite des Augenbechers zu liegen kommt. Der nasale Rand dieser Furche springt als breiter, mächtiger Wulst vor, während der temporale relativ flach ist.

Der Formation ihrer Ränder entsprechend bekommt die proximale Spalte eine schiefe Richtung: sie durchsetzt die Augenbecherwand in der Richtung von nasal außen nach temporal innen.

Die erwähnte Einsenkung, in deren Tiefe die proximale Spalte sich öffnet, setzt sich in Form einer Furche über sie hinaus distalwärts bis zur distalen Öffnung fort, welche unweit des hier wulstig verdickten Pupillarrandes gelegen ist.

Gefäß und Mesodermzellen verhalten sich wie bei dem vorigen Stadium.

Beim nächsten Stadium (7,6 mm) ist die proximale Spalte noch weiter verlängert (vgl. Abb. Pa₂ S. 287, pÖ). Entsprechend der Tatsache, daß der nasale Rand

der proximalen Spalte stärker gegen das Becherinnere zu eingebogen ist als der temporale, finden wir an der Innenseite der proximalen Spalte ihren nasalen Rand (Abb. Pa₂, rechts von der Spalte) stärker hervortretend als den temporalen, während umgekehrt außen sich der temporale Rand stärker markiert als der nasale. Zwischen proximaler Spalte und distaler Öffnung wie früher an der Außen- und der Innenseite des Augenbeckers je eine Furche. Die Furche an der Außenseite setzt sich über die distale Öffnung hinaus bis zum Pupillarrand fort, welcher an der Stelle, wo die Furche endigt, wulstig verdickt ist. Offenbar entspricht diese Furche zwischen distaler Öffnung und Pupillarrand der Verschlußstelle des distalsten Teiles der Becherspalte.

In den folgenden Stadien (8,2, 10,2, 13,0 und 13,5 mm lang) nimmt die proximale Spalte distalwärts kontinuierlich an Länge zu, während sie von proximal her gleichzeitig in proximodistaler Richtung verschlossen wird in einer Weise, die später geschildert werden wird. Da dieser Verschluß mit der Ausbildung der Sehnerveninsertion und des Pecten innig zusammenhängt, so soll zunächst auf die Entwicklung dieser Gebilde eingegangen werden.

Bei unseren jüngsten Stadien (3,3 mm) inseriert der sehr kurze und plumpe, ein weites Lumen enthaltende Becherstiel mit annähernd querovaler Ansatzfläche an der Grenze zwischen ventraler und proximaler Wand des Augenbeckers. Die Ansatzfläche ist im nächsten Stadium (5,1 mm), wo der Stiel selbst bedeutend schmaler und länger ist, von ungefähr rundlicher Form. Sie wird bei den folgenden Stadien in proximodistaler Richtung immer mehr verlängert, und der am Augenbecher inserierende Teil der Sehnervsanlage erscheint an den Rekonstruktionsmodellen mit zunehmender Entwicklung als ein langgestreckter Wulst, welcher proximal am höchsten und breitesten ist und distalwärts sich verflacht und verschmälert.

Bei den Stadien von 7,0 und 10,2 mm Länge ist dieser Wulst distal durch eine sich distalwärts direkt in die proximale Spalte fortsetzende Furche in eine mächtigere nasale und eine schwächere temporale Portion geteilt. Im weiteren Verlaufe der Entwicklung nimmt dieser Wulst, mit dem die Sehnervenanlage an der Becherwand inseriert, distalwärts immer mehr an Länge zu. Dabei überwiegt die nasale Portion immer mehr über die temporale an Mächtigkeit, während die temporale so unbedeutend wird und der Becherrand so dicht anliegt, daß sie an unseren Modellen nur undeutlich oder überhaupt nicht hervortritt. (Im Schnittbild bleibt sie jedoch nachweisbar.) Die erwähnte Furche, welche in früheren Entwicklungsstadien das distale Opticusende in zwei Hälften teilte, scheint nunmehr an den Modellen den Wulst der ganzen Anlage der Opticusinsertion temporalwärts zu begrenzen, während sie in Wirklichkeit, wie die Schnittbilder zeigen, auch hier innerhalb des Opticus gelegen ist. In einem späteren Stadium (13,5 mm) eilt die nasale Portion der Anlage der Opticusinsertion der temporalen bei ihrem Vorwachsen distalwärts voraus, so daß hier die erwähnte Furche in diesem Teile tatsächlich, wie die Schnittbilder zeigen, die Sehnerveninsertion temporal begrenzt (vgl. Abb. Pa₈, S. 294).

Die Anlage der Sehnerveninsertion liegt mit ihrem lang ausgezogenen, distalen Anteile in einer Einsenkung, welche von den eingebogenen Rändern der in diesem

Bereich geschlossen proximalen Spalte gebildet zu werden scheint (vgl. Abb. Pa₇, S. 292), und reicht wenigstens in den jüngeren Stadien mit ihrer distalen Spitze bis an des proximale Ende der offenstehenden Spalte heran. Da mit fortschreitender Entwicklung der Wulst der Sehnerveninsertionsanlage sich distalwärts immer mehr verlängert, während die offene Spalte gleichzeitig immer kürzer wird, so gelangt man bei der Betrachtung der Modelle zur Auffassung, daß die Spalte von proximal her durch die einwachsende Sehnerveninsertion verschlossen wird. Für diese Auffassung scheint auch der Umstand zu sprechen, daß wir an den Modellen den langgestreckten distalen Teil der Sehnerveninsertion an die nasale Wand der besagten Einsenkung angelehnt finden, entsprechend der Tatsache, daß die proximale Spalte die Becherwand in schiefer Richtung von nasal außen nach temporal innen durchsetzt.

Die Betrachtung der histologischen Schnittbilder bestätigt diese Auffassung nicht nur, sondern ergänzt sie auch insofern, als sie über die Art dieses Vorwachsens der Sehnerveninsertion und den Verschluß der Spalte näheren Aufschluß gibt. Es soll nunmehr dem früher an den Modellen beschriebenen Verschluß der proximalen Spalte, dem Schicksal der Becherstiels und der Entwicklung von Sehnerveninsertion und Pecten an der Hand der histologischen Schnittbilder gefolgt werden.

An unserem Modell des Stadiums von 7,6 mm Länge finden wir der Sehnerveninsertionsanlage entsprechend an der Innenseite des Augenbechers eine etwas langgestreckte Einsenkung (Abb. Pa₁, S. 285 und Pa₂, S. 287, Ei). Die Retinazellen zeigen im Bereiche derselben ein eigentümliches Verhalten. Die Zellen sind hier deutlich aufgelockert und lassen weite Lücken zwischen sich frei. Ihrer histologischen Beschaffenheit nach unterscheiden sich die hier befindlichen Zellen deutlich von den meisten Zellen der übrigen Retina durch ihre unregelmäßige Form und ihre helleren Kerne. An der Membrana lim. int. endigen sie mit Radiärfaserkegeln.

Durch die Wand dieser Einsenkung nehmen die ersten sich in der proximalen Retinalwand differenzierenden Nervenfasern ihren Weg zur ventralen Wand des Becherstiels, in einem hier vorhandenen schmalen Randschleier. Mit dem Fortschreiten der Differenzierung in der Retina nehmen die Nervenfasern ständig an Menge zu, wodurch der epitheliale Anteil der ventralen Wand und das Lumen des Becherstiels dorsalwärts verlagert werden. Schließlich kommt das Lumen des Becherstiels zum Verschluß. Dieser Verschluß erfolgt in der Richtung von distal nach proximal, jedoch bleibt an der Übergangsstelle des Becherstiels in den Augenbecher ein taschenförmiger Rest des Lumens ziemlich lange Zeit bestehen, um endlich ebenfalls zu verschwinden. Von dem ursprünglichen Epithelrohr des Becherstiels kann man schließlich keine Spur mehr finden. Es scheint damit der frühere Becherstiel vollkommen durch Nervenfasern (und zwischen diesen liegenden Gliazellen) substituiert.

Wir können demnach in einem Stadium der Entwicklung des Sehnerven an demselben zwei Anteile unterscheiden: einen epithelialen, den Becherstiel, welcher eine Verbindung des Diencephalon mit dem Augenbecher darstellt, und einen neurofibrillär-gliösen Anteil, welcher sich anfangs als schwaches Lager der ventralen

Wand des epithelialen Anteils einlagert, allmählich an Umfang zunimmt, den epithelialen Anteil immer mehr verdrängt und schließlich vollkommen substituiert, so daß endlich keine Spur von diesem zurückbleibt.

Das in unsere Rekonstruktionsmodelle mit aufgenommene Endstück der Sehnervanlage ist stets nasalwärts umgebogen.

Die früher erwähnte, der Sehnerveninsertionsfläche an der Innenseite des Augenbechers entsprechende Einsenkung nimmt distalwärts an Länge immer mehr zu; diese Verlängerung kommt dadurch zustande, daß die Sehnervenfasern in zwei Portionen, von nasal und von temporal her zur Sehnervanlage ziehen und an ihrer Vereinigungsstelle eine Furche zwischen sich freilassen, welche dieser Einsenkung entspricht. Im Bereiche der Sehnerveninsertion kommen die neu einwachsenden Nervenfasern immer distal und ventral auf die schon ausgebildeten zu liegen, und dadurch wächst die Sehnerveninsertion, wie wir an den Modellen gesehen haben, in proximodistaler Richtung in die Länge.

Das Vorwachsen der Sehnerveninsertion erfolgt innerhalb einer ganz bestimmten histologisch von der übrigen Retina scharf geschiedenen Zone der Ränder der proximalen Spalte, welche auf Grund des Verhaltens der Zellen hier a priori dazu bestimmt zu sein scheint, als Durchgangsbahn für die aus der Retina zum Opticus ziehenden Nervenfasern zu dienen (Abb. Pa₅, S. 290). Diese Zone umfaßt sowohl das retinale wie das Pigmentblatt. Während die Zellen des Pigmentblattes in der übrigen Retina mit zunehmender Entwicklung immer flacher werden und sich in ihnen Pigment ansammelt, behalten sie in dieser Zone ihre ursprüngliche hohe zylindrische Form bei und verbleiben hier unpigmentiert. Die Zellen des retinalen Blattes, welche sich mit fortschreitender Entwicklung im Bereiche der übrigen Retina in radiären Reihen anordnen, behalten innerhalb dieser Randzone die unregelmäßige Anordnung bei, welche die jungen Entwicklungsstadien innerhalb der ganzen Retina aufweisen. Diese Zone umfaßt am nasalen Rande ein größeres Gebiet als am temporalen.

Es ist diese undifferenzierte Zone der Ränder der proximalen Spalte, welche den von der Retina zum Sehnerven verlaufenden Nervenfasern als Durchgangsstelle und damit der Sehnerveninsertion als Bahn bei ihrem Vorwachsen distalwärts dient. Mit dem Einwachsen der Nervenfasern verdicken sich die Ränder hier offenbar so, daß sie zur Aneinanderlagerung und Verschmelzung kommen, wodurch die Spalte sich in diesem Gebiete in proximodistaler Richtung schließt. Daß diese undifferenzierte Randzone tatsächlich als Bahn für die vorwachsende Sehnerveninsertion dient, ergibt sich daraus, daß dort, wo die Sehnerveninsertion in den Spaltbereich vorgewachsen ist, dieselbe direkt an differenzierte Retina grenzt: die undifferenzierte Randzone ist offenbar in die Sehnerveninsertion aufgegangen. Möglicherweise werden die Zellen dieser undifferenzierten Zone ganz oder teilweise zu Gliazellen des Opticus umgewandelt.

Die Tatsache, daß die undifferenzierte Zone auf der nasalen Seite kräftiger entwickelt ist als auf der temporalen, entspricht dem Faktum, daß von nasal her aus der Retina dem Sehnerven wesentlich mehr Nervenfasern zugeführt werden (vgl. Abb. Pa₉, S. 295) als von temporal. Dieses Verhalten kommt an den

Rekonstruktionsmodellen in jüngeren Stadien (7,0, 10,2 mm) dadurch zum Ausdruck, daß die Sehnerveninsertion distal durch eine Furche unvollständig in eine kräftige nasale und eine schwache temporale Portion geteilt ist. An späteren Stadien (13,0 mm) ist dieser Unterschied in der Menge der von nasal und von temporal kommenden Nervenfasern so ausgesprochen, daß an unseren Modellen, wie schon erwähnt, nur die nasale Portion hervortritt, während die temporale nur im Schnittbild nachweisbar ist.

Die nasale Portion der Sehnerveninsertion ist nicht nur kräftiger, sondern in einem gewissen Entwicklungsstadium (13,5 mm) auch länger als die temporale, was sich so erklärt, daß sie bei ihrem Vorwachsen distal der temporalen Portion der Sehnerveninsertion vorausseilt. Infolgedessen finden wir hier proximal im Bereich der offenen Spalte an der nasalen Seite die an die differenzierte Retina grenzende Sehnerveninsertion, an der gegenüberliegenden temporalen Seite dagegen noch die undifferenzierte Randzone (vgl. Abb. Pa₃, S. 294). Später wächst die Sehnerveninsertion auch im Bereiche des temporalen Randes vor und vereinigt sich mit der nasalen zu einer einheitlichen Anlage.

Wir wenden uns nunmehr der Entwicklung des Pecten zu. In der mehrfach erwähnten, der Anlage der Sehnerveninsertion an der Außenseite entsprechenden Einsenkung (Ei in Abb. Pa₁, S. 285 und Pa₂, S. 287) finden wir bei dem Stadium von 10,2 mm Länge zum ersten Male eine Vorwölbung. Diese ist der Einsenkung, in welcher sie liegt, entsprechend von langgestreckter Form, nimmt distalwärts an Höhe und Breite zu und geht ohne scharfe Grenze in die eingebogenen Ränder der proximalen Spalte über. Wie die Schnittbilder zeigen, besteht diese Vorwölbung aus Gliazellen, welche sich hier aus der Sehnerveninsertion in die sonst kernfreie Nervenfaserschicht hineinschieben (Abb. Pa₃, S. 288). Im proximalen Teil wölben diese Zellen die Nervenfasern ein wenig gegen das Becherinnere zu vor; weiter distal haben sie sich in die besagte Einsenkung hineingeschoben, dieselbe teilweise ausgefüllt und bilden im Querschnitte durch die Anlage einen kleinen, gegen die Becherhöhle zu vorspringenden Hügel (Abb. Pa₄, S. 289). In späteren Stadien besteht die Pectenanlage auch proximal ausschließlich aus diesen aus der Sehnerveninsertion ausgewanderten Gliazellen. Es stellt also die Pectenanlage auch bei Passer ein reines Differenzierungsprodukt der Sehnerveninsertion dar. Anfangs läßt sie sich auch basal vom Sehnerveneintritt nicht scharf abgrenzen (vgl. Abb. Pa₄, S. 289, Pa₇, S. 292). Mit zunehmender Menge der beiderseits von der Anlage einwachsenden kernlosen Nervenfasern wird diese Grenze mit fortschreitender Entwicklung immer schärfer (vgl. Abb. Pa₉, S. 295). Die aus der Opticusinsertion zur Entwicklung gekommene Pectenanlage entspricht ihrer Länge und Richtung nach der ersteren, und wir fassen beide Gebilde wie früher zu einem einheitlichen morphologischen Begriffe zusammen und nennen sie mit einem gemeinsamen Namen Neuropecten. Sehnerveninsertion an der Außen- und Pecten an der Innenseite des Augenbechers gehen distal ohne scharfe Grenze in die undifferenzierten Randteile der proximalen Spalte über. Entsprechend der beschriebenen schiefen Richtung, in welcher die proximale Spalte die Becherwand durchsetzt, ist auch das in ihren Rändern vorgewachsene Neuropecten schief gestellt; die Sehnerveninsertion liegt, wie schon erwähnt, haupt-

sächlich an die nasale Wand jener Einsenkung angelagert, welche durch die Einbiegung der Spaltränder zustande gekommen ist, während die Pectenanlage eine leichte Neigung temporalwärts aufweist.

Die Einbiegung der Ränder der proximalen Spalte nimmt mit zunehmender Entwicklung besonders distal immer mehr zu. Das hat zur Folge, daß von dem in diesen Rändern vorgewachsenen Neuropecten die Opticusinsertion an unseren Modellen in einem gewissen Stadium (13,5 mm) nicht bis zur proximalen Spalte zu reichen scheint. Sie liegt nämlich hier distal so tief zwischen den eingebogenen Spalträndern eingebettet, daß sie am Modell nicht als Wulst hervortreten kann, während sie sich im Schnitt bis zum Beginn der Spalte und in späteren Stadien nasal über diesen hinaus distalwärts verfolgen läßt. Andererseits scheint auf den Modellen die Pectenanlage distal höher zu sein als sie in Wirklichkeit ist. Dies beruht darauf, daß das Pecten hier, wie die Schnittbilder zeigen, den eingebogenen differenzierten Spalträndern aufliegt, zwischen welche die Opticusinsertion tief eingeschoben ist, so daß Pectenanlage und diese Randteile am Modell als einheitlicher Wulst hervortreten.

In dieser Weise wächst das Neuropecten in den undifferenzierten Randteilen der proximalen Spalte immer weiter distalwärts vor, wobei diese selbst in proximodistaler Richtung zum Verschuß kommt. Abb. Pa₆ (S. 291) zeigt ein Stadium dieses Entwicklungsganges von einem 13 mm langen Embryo. Die Pectenanlage hat hier die Form eines in proximodistaler Richtung an Höhe und an Breite kontinuierlich zunehmenden Grates. Distal geht sie ohne scharfe Grenze in die Ränder der proximalen Spalte über, deren Einbiegung hier nasal und temporal etwa gleich stark ist. In dieser Weise wächst das Neuropecten bis an das distale Ende der proximalen Spalte vor und im Endstadium haben wir wieder das gleiche Bild vor uns wie bei den übrigen beschriebenen Arten: ein einheitliches Neuropecten, welches in seiner Längsausdehnung der früheren proximalen Spalte entspricht und der schiefen Richtung derselben entsprechend ebenfalls schief gestellt ist, indem die Sehnerveninsertion sich nasalwärts, das Pecten temporalwärts wendet. Das Neuropecten grenzt seitlich überall direkt an die differenzierte Retina, dort, wo sich retinales Blatt in das Pigmentblatt umschlägt.

Die in späteren Stadien verlängerte proximale Spalte wird ihrer ganzen Länge nach, soweit sie offen steht, von einer dünnen Mesoderm-lamelle durchzogen, welche mit dem Mesoderm an der Ventralseite des Augenbeckers zusammenhängt und sich nur stellenweise in den Glaskörperraum erhebt. Das erwähnte Gefäß lagert sich außen der Furche zwischen den beiden Opticusportionen ein und zieht in derselben zur proximalen Spalte, folgt dieser dann an der Außenseite des Augenbeckers bis zum distalen Spaltende und betritt hier die Becherhöhle. Im Innern des Augenbeckers (GG in Abb. Pa₃, S. 287) lagert es sich wie früher an der Innenwand der Furche zwischen proximaler Spalte und distaler Öffnung ein und verläßt durch die letztere die Becherhöhle.

Mit dem fortschreitenden Verschuß der Spalte verkürzt sich die Mesoderm-lamelle gleichzeitig in proximodistaler Richtung. Hat der Verschuß das distale Ende der proximalen Spalte erreicht, so ist auch die Mesoderm-lamelle vollkommen

verschwunden. Gleichzeitig wird auch das hier befindliche Gefäß atrophisch und verschwindet schließlich völlig, worauf die Ränder der distalen Öffnung sich aneinander legen. Ein Rest derselben bleibt jedoch auch bei den ältesten von uns untersuchten Stadien erkennbar als eine in Corpus ciliare gelegene Stelle, welche die Form zweier dicht aneinanderliegender, nach außen gewendeter Lippen hat, an deren Rändern das Pigmentblatt sich in das retinale Blatt umschlägt (Abb. Pa₁₀, S. 295).

Die näheren Details der Formentwicklung und der histologischen Differenzierung der Pectenanlage verlaufen bei Passer in übereinstimmender Weise wie bei den übrigen hier beschriebenen Arten. Es soll daher hierauf nicht näher eingegangen werden und wir verweisen diesbezüglich auf die bei Podiceps gegebene genaue Darstellung dieser Verhältnisse.

Gallus domesticus.

Stadium 1. 79^h.

Augenbecher mit Pigmentblatt aus hohen, cylindrischen, noch vollkommen pigmentfreien Zellen bestehend. Sehventrikel nur stellenweise vorhanden, hauptsächlich in der ventralen Wand des Augenbeckers. Retinales Blatt mehrschichtig, im Bereiche der proximalen Wand am dicksten. Die Differenzierung der Retina hat im ventralsten Abschnitte der proximalen Wand mit der Ausbildung eines schmalen Randschleiers begonnen, der einige wenige Nervenfasern enthält. Die Linse ohne Lumen.

Abb. G₁¹⁾: Rekonstruktionsmodell (125x) des Augenbeckers eines 79^h alten Embryos von Gallus dom., von ventral her gesehen.
2/3 d. nat. Gr.

Rekonstruktionsmodell (125x) von ventral gesehen (Abb. G₁): Ventrale Wand des Augenbeckers gestreckt zur Pupillaröffnung verlaufend, die übrigen Wände, besonders stark die dorsale, gegen die Pupillaröffnung zu eingebogen, wodurch diese eine ventralwärts decentrierte Lage bekommt. Becherstiel (S) kurz, plump, seiner ganzen Länge nach hohl, inseriert an der Grenze zwischen ventraler und proximaler Wand mit annähernd querovaler, jedoch nicht scharf von der Becherwand abgegrenzter Ansatzfläche, welche indessen gegen die Becherspalte hin distalwärts etwas verlängert erscheint. Becherspalte (AS) ganz offenstehend, in ihrem proximalen Anteile verhältnismäßig schmal, geht distalwärts mit allmählich divergierenden Rändern ohne scharfe Grenze in den Pupillarrand über.

In der Spalte liegt außer Mesodermzellen ein Gefäß²⁾, welches aus dem dichten Gefäßplexus stammt, der sich an der Ventralseite des Augenbeckers ausbreitet.

An der Innenseite des Modells erkennt man, daß die annähernd gestreckt verlaufende ventrale Wand mit dem ebenfalls gestreckt verlaufenden ventralen Stücke der proximalen Wand einen spitzen Flächenwinkel einschließt. Der Becherstielinserion entsprechend vertieft sich dieser Flächenwinkel zu einer recht tiefen Einsenkung, welche sich direkt in die Becherspalte fortsetzt. Längs der Wand dieser Einsenkung ziehen, wie das Schnittbild zeigt, die spärlichen Nervenfasern aus den sich differenzierenden Teilen der Retina zum Becherstiel.

Stadium 2. 116^h.

Pigmentblatt überall Pigment enthaltend, mit Ausnahme der Gegend der unmittelbaren Nachbarschaft der früheren Becherspalte an der ventralen Wand. Sehventrikel überall ver-

¹⁾ Erklärung der Abkürzungen am Schlusse der Arbeit (S. 342).

²⁾ In die Rekonstruktion nicht mit aufgenommen.

schwanden, mit Ausnahme eines schmalen Restes am dorsalen Pupillarrand und der ventralen Wand, wo er an beiden Seiten der früheren Becherspalte noch relativ weit offen ist. Retina mit deutlichem Randschleier an der proximalen Wand in der Umgebung der Becherstielseinsertion. Die Nervenfasern sind zahlreicher geworden. Sie sammeln sich hier aus den differenzierten Retinaabschnitten und ziehen zur ventralen Wand des Becherstiels.

Das Rekonstruktionsmodell (125 $\times$), Abb. G₂, Außenseite, und G₃, Innenseite, zeigt, daß die Becherspalte in ihrem mittleren und in ihrem distalsten Abschnitt geschlossen ist. Als ihre Reste sind zurückgeblieben zwei spaltförmige Öffnungen, eine relativ lange proximale (p Ö) und eine kürzere distale (d Ö). Die Vereinigungsstelle der Spaltränder markiert sich an der Außen- und Innenseite durch je eine kurze Furche (Außen-

Abb. G₂²⁾: Rekonstruktionsmodell¹⁾ (125 $\times$) eines Teiles der ventralen Wand des Augenbechers eines 116^h alten Embryos von Gallus dom., von außen her gesehen. ⁸/₁₅ d. nat. Gr.

Abb. G₃²⁾: Das gleiche Rekonstruktionsmodell (Gallus dom., 116^h), von innen gesehen. ⁸/₁₅ d. nat. Gr.

seite Fa), welche proximale und distale Öffnung miteinander verbinden. Die Furche an der Innenseite ist durch zwei flache Wülste begrenzt, welche den etwas eingebogenen früheren Becherändern entsprechen. Die Sehnerveninsertion (S) zeigt eine distal etwas verlängerte, längsovale Ansatzfläche. Ihr distaler Teil wird durch eine Furche, die sich unmittelbar in die proximale Öffnung fortsetzt, in zwei ungleiche Teile, einen mächtigeren nasalen (in der Abb. rechts) und einen schwächeren temporalen, geteilt. Diese Furche dient dem früher erwähnten Gefäße (GG) zur Einlagerung, welches auf diesem Wege zur proximalen Öffnung gelangt, diese in schräger Richtung ihrer ganzen Länge nach durchzieht, sich dann der erwähnten Furche an der Innenseite des Augenbechers einlagert und in derselben zur distalen Öffnung zieht, durch welche es die Becherhöhle wieder verläßt (Abb. G₃). Auf seinem ganzen Wege ist das Gefäß von Mesodermzellen begleitet.

Aus der Innenseite des Rekonstruktionsmodells (Abb. G₃) erkennt man an einer der

¹⁾ Hier und bei den folgenden Stadien wurde nicht mehr der ganze Augenbecher, sondern der mittlere Teil der ventralen Wand vom Ansätze des Stiels bis zum Pupillarrand rekonstruiert.

²⁾ Erklärung der Abkürzungen am Schlusse der Arbeit. (S. 342).

Insertionsfläche der Sehnervenanlage entsprechenden Stelle eine langgestreckte, ganz seichte Einsenkung. Unmittelbar von der proximalen Öffnung macht dieselbe jedoch einer leichten Erhöhung Platz, die allmählich ohne Grenze in die eingebogenen Ränder der proximalen Öffnung übergeht.

Wie die Schnittbilder zeigen, wird die besagte Einsenkung durch die Nervenfasern gebildet, welche von nasal und von temporal her dem Sehnerven zustreben. Diese laufen zur ventralen Wand des Becherstiels und bilden hier an der Ventralseite ein relativ mächtiges Lager, wodurch die ventrale Wand desselben bedeutend verdickt und das Stielumen dorsalwärts verschoben ist. Wie sich die erwähnte Erhöhung unmittelbar proximal von der proximalen Spalte histologisch erklärt, soll beim nächsten Stadium auseinandergesetzt werden, da die parallel mit der Spaltrichtung verlaufende Schnitttrichtung dieses Objekts dasselbe für diesbezügliche Schnittstudien weniger geeignet machte.

Stadium 3. 106^h.

Dieses Stadium ist in seinem Entwicklungszustande von dem zuletzt beschriebenen nicht sehr verschieden. Äußeres und inneres Blatt des Augenbechers durch einen offenbar künstlich entstandenen Spaltraum teilweise voneinander abgehoben. Pigmentblatt wie im Stadium vorher aus platten, pigmenthaltigen Zellen bestehend, mit Ausnahme des Gebiets der früheren Becherspalte, wo sie höher und pigmentfrei sind. Die Nervenfaserschicht hat sich auf der proximalen Wand weiter ausgebreitet und erstreckt sich nun auch auf die benachbarten Gebiete der ventralen Wand.

Das Rekonstruktionsmodell zeigt an der Außenseite eine bedeutend verlängerte Opticusinsertionsfläche von längsovaler Form, die sich von der Becherwand nicht scharf abgrenzen läßt und bis an die proximale Öffnung herantritt. Sie trägt temporal eine Furche, welche ebenfalls gegen die proximale Öffnung hinleitet und das distale Ende der Sehnerveninsertion in zwei Hälften teilt. Diese beiden Teile gehen ohne scharfe Grenze in die Ränder der proximalen Öffnung über. Dieselbe ist dem früheren Stadium gegenüber bedeutend verlängert und soll von nun an „proximale Spalte“ genannt werden. Die Ränder derselben sind nach innen zu eingebogen und bilden derart eine Einsenkung zwischen sich, in deren Tiefe die proximale Spalte zu liegen kommt. Zwischen proximaler Spalte und distaler Öffnung wie früher eine Furche. Distale Öffnung nunmehr ein rundes Loch. Der distale Teil der ventralen Augenbecherwand stark gegen die Pupillaröffnung zu eingebogen.

An der Innenseite des Modells erkennt man, entsprechend dem ungefurchten Teil der Opticusinsertion an der Außenseite des Augenbechers, eine seichte, langgestreckte Einsenkung, welche nächst der proximalen Spalte einer leichten Vorwölbung Platz läßt, die sich zu beiden Seiten ohne Grenze in die eingebogenen Ränder der proximalen Spalte fortsetzt. Der nasale Spaltrand tritt stärker gegen das Becherinnere zu vor und die ganze Spalte hat eine schiefe Richtung durch die Becherwand, indem sie dieselbe von nasal außen nach temporal innen durchsetzt.

Das erwähnte Gefäß lagert sich wie früher in die Furche im distalen Teile der Opticusinsertion ein und verläuft auf diesem Wege zur proximalen Spalte, durchzieht diese schief ihrer ganzen Länge nach und gelangt auf diese Weise in die Becherhöhle, läuft hier eine Strecke weit distalwärts an der ventralen Wand, hebt sich dann ein wenig von ihr ab, so daß es mit seinem distalsten Teile frei durch die Becherhöhle zur distalen Öffnung zieht, durch welche es den Augenbecher wieder verläßt.

Wie die Schnittbilder zeigen, kommt die bei der Beschreibung des Modells erwähnte, dem proximalen Teil der Sehnerveninsertion an der Außenseite entsprechende Einsenkung an der Innenseite des Augenbechers dadurch zustande, daß die von nasal und von temporal zur langgestreckten Sehnerveninsertion ziehenden Nervenfasern bei ihrer Vereinigung eine Furche zwischen sich entstehen lassen. Betrachten wir durch die Gegend der proximalen Spalte fallende Schnitte, so erkennen wir hier, daß die der Spalte zunächst gelegenen Teile ihrer Ränder sich in ihrem Bau von der übrigen Retina unterscheiden. (Vgl. Abb. G₆, S. 306). Die Zellen des Pigmentblattes sind hier wesentlich höher als sonst und frei von Pigment. Die Zellen des retinalen Blattes zeigen zunächst dem Umschlagsrande dieselbe unregelmäßige Anordnung, wie sie die Zellen in der ganzen Retina

bei jüngeren Stadien aufweisen, während die Zellen in der übrigen Retina hier in radiären Reihen angeordnet sind.

Die beschriebene Erhöhung unmittelbar proximal von der proximalen Spalte kommt, wie die Schnittbilder zeigen, dadurch zustande, daß hier die Nervenfasern in die eingebogenen Ränder der proximalen Spalte eingewachsen sind, so daß diese sich offenbar verdickt haben und zur Aneinanderlagerung und Verschmelzung gekommen sind, wodurch die Spalte in diesem Gebiete zum Verschluß gekommen ist. Hier trägt die Opticusinsertion ventral eine Furche und grenzt unmittelbar, ebenso wie auch weiter proximal, seitlich direkt an die differenzierte Retina. Distal geht sie ohne scharfe Grenze in das genannte undifferenzierte Gebiet der Spaltränder über.

Stadium 4. 124^h.

Zellen des Pigmentblattes ganz flach. Sie enthalten überall Pigment, mit Ausnahme der Nachbarschaft der proximalen Spalte. Pigmentblatt dem retinalen Blatt dicht anliegend,

Abb. G₄¹⁾: Rekonstruktionsmodell (125×) eines Teiles der ventralen Wand des Augenbechers eines 124^h alten Embryos von Gallus dom., von außen her gesehen. $\frac{1}{3}$ d. nat. Gr.

Abb. G₅¹⁾: Dasselbe Rekonstruktionsmodell (Gallus dom., 124^h), von innen gesehen. $\frac{1}{3}$ d. nat. Gr.

nur ein kleiner Rest des Sehventrikels in der Umgebung des Sehnerven in den Begrenzungsrändern der proximalen Spalte und am Pupillarrande des Augenbechers vorhanden. Differenzierung der Retina auf ein Nervenfasernlager in der Umgebung des Sehnerveneintritts beschränkt. Die Nervenfasern ziehen zur ventralen Wand des Becherstiels, wodurch diese bedeutend verdickt wird und sein überall noch offenes Lumen dorsalwärts verlagert wird.

Rekonstruktionsmodell (125×).

Außenseite (Abb. G₄): Schmale, langgestreckte Sehnerveninsertion (S), mit einer lang ausgezogenen Spitze distalwärts bis zur proximalen Spalte reichend. Sie ist temporal (in der Abb. links) durch eine ziemlich tief einschneidende Furche abgegrenzt. An ihrer nasalen Seite finden wir eine solche, die Sehnerveninsertion gegen die Becherwand abgrenzende Furche nur in ihrem proximalen Teile, während sie in ihrem distalen Teile

¹⁾ Erklärung der Abkürzungen am Schlusse der Arbeit (S. 342).

nasalwärts ohne scharfe Grenze in die benachbarte Becherwand übergeht. Die temporale Furche geht distalwärts in die proximale Spalte (pÖ) über, welche in der direkten Fortsetzung derselben gelegen ist. Dieselbe ist etwas länger als im Stadium vorher und hat eine lange, spaltförmige Gestalt. Der zwischen proximaler Spalte und distaler Öffnung liegende geschlossene Teil der früheren Augenbecherspalte ist relativ kurz und an der Außenseite durch eine Furche (Fa) markiert. Die distale Öffnung (Abb. G₅, dÖ) von langgestreckt ovaler Form. Man gewinnt bei der Betrachtung der Außenseite des Rekonstruktionsmodells den Eindruck, als wäre die Sehnerveninsertion distalwärts in die proximale Spalte hinein vorgewachsen und hätte diese dabei zum Verschuß gebracht. Dabei käme die Sehnerveninsertion mit ihrem distalen Teile in die Einsenkung zwischen den eingebogenen Spalträndern zu liegen, jedoch so, daß sie sich vornehmlich an die nasale Wand dieser Einsenkung anlehnt.

Abb. G₆¹⁾: Photographie eines Schnittes durch die Region der proximalen Spalte mit ihren undifferenzierten Randteilen und dem in die Becherhöhle eintretenden Gefäße bei einem 124^h alten Embryo von Gallus dom. Vergr. 110/1.

Weiteres hierüber siehe bei der Beschreibung der histologischen Schnittbilder.

Innenseite des Modells (Abb. G₅): Entsprechend dem überwiegenden proximalen Teile der langgestreckten Sehnerveninsertion sieht man eine ganz niedrige, langgestreckte Erhöhung, die Pectenanlage (Pe). Diese ist an der Nasalseite von der Umgebung etwas schärfer abgegrenzt als an der Temporalseite und wird distalwärts allmählich flacher. Unmittelbar proximal von der proximalen Spalte finden wir wieder die auch bei den beiden früher beschriebenen Stadien beobachtete Erhöhung, welche sich ohne Grenze in die beiden, nach innen zu eingebogenen Ränder der proximalen Spalte (pÖ) fortsetzt. Von diesen ist der nasale (in der Abb. links) etwas stärker eingebogen als der temporale und setzt sich distalwärts in einen Wulst fort, welche eine die proximale und distale Öffnung an der Innenseite verbindende Furche nasalwärts begrenzt. Ent-

sprechend der Formation ihrer Ränder hat die Spalte eine schiefe Richtung und durchsetzt die Becherwand von nasal außen nach temporal innen.

Das von Mesodermzellen begleitete Gefäß (in die Rekonstruktion nicht mitgenommen) lagert sich der beschriebenen Furche an der temporalen Seite der Sehnerveninsertion an und zieht in dieser distalwärts zur proximalen Spalte, durchsetzt diese in schiefer Richtung, überbrückt den zwischen proximaler Spalte und distaler Öffnung gelegenen Teil der Wand der Augenbecherhöhle sehnenförmig und verläßt die Becherhöhle durch die distale Öffnung.

Ein histologisches Studium der Schnittserie dieses Stadiums lehrt uns folgendes: Im Gebiete des am Rekonstruktionsmodell hervortretenden Pectenwulstes sehen wir die Sehnervenfasern in zwei Portionen, einer bedeutend größeren nasalen und einer kleineren temporalen, zum Opticus ziehen. Zwischen diesen von beiden Seiten her in den Opticus einwachsenden, kernlosen Nervenfaserbündeln haben sich die Gliazellen des Opticus gegen die Becherhöhle hin vorgeschoben und bilden die am Modell beschriebene flache Vorwölbung (Pe). Sie stellt eine direkte Fortsetzung des Gliazellagers des Seh-

¹⁾ Erklärung der Abkürzungen am Schlusse der Arbeit (S. 342).

nerven dar und ihre Zellen stimmen in allen ihren Qualitäten mit den Gliazellen des Opticus überein. Auch beim Huhn stellt also die Pectenanlage ein Differenzierungsprodukt der Sehnerveninsertionsanlage dar und besteht aus den gleichen Gliazellen, wie sie im Opticus vorkommen. Wir wollen daher in der Folge auch hier Sehnerveninsertion und Pecten zu einem einheitlichen morphologischen Begriffe („Neuropecten“) zusammenfassen.

Wir haben bei der Beschreibung des Modells hervorgehoben, daß die Sehnerveninsertion distalwärts zwischen die Ränder der proximalen Spalte vorgewachsen zu sein scheint. Das Studium der Schnitte bestätigt diese Auffassung insofern, daß wir konstatieren können, daß durch das Einwachsen von Nervenfasern aus weiter distal gelegenen Retinaabschnitten in die undifferenzierten Randabschnitte der proximalen Spalte (siehe vorhergehendes Stadium) diese offenbar auch hier an Umfang zugenommen haben und zur Verschmelzung gekommen sind. Dabei lagern sich die neugebildeten Nervenfasern im Bereiche der Sehnerveninsertion immer distal auf die schon gebildeten auf und auf diese Weise hat sich die Sehnerveninsertion distalwärts verlängert. Das Vorwachsen der Sehnerveninsertion erfolgt hauptsächlich entsprechend dem nasalen Rande, der Tatsache gemäß, daß hier der der Spalte zunächst gelegene, undifferenzierte Randteil, der ja als Bahn für die eingewachsenen Opticusfasern dient, kräftiger entwickelt ist als an der temporalen Seite, was sich im Gebiete der offenen proximalen Spalte deutlich konstatieren läßt (Abb. G₆, S. 306 und Abb. G₁₀, S. 310). Ein wenn auch bedeutend schwächerer Teil der Sehnerveninsertion befindet sich indessen, wie die Schnittbilder zeigen, auch an der temporalen Seite jener Einsenkung, die uns am Modell als temporale Begrenzung der Sehnerveninsertion imponierte. Diese Portion ist aber so schmal, daß sie an den Modellen nicht zum Ausdruck kommen kann. Es entspricht also diese Furche, wie aus den Schnittbildern hervorgeht, in der Tat nicht dem temporalen Begrenzungsrande der Sehnerveninsertion, sondern einer Furche im Sehnerven selbst, welche innerhalb desselben eine viel größere nasale von einer bedeutend kleineren temporalen Portion scheidet.

Stadium 5. 130^h.

Pigmentblatt dem retinalen Blatte zum größten Teile anliegend, stellenweise von diesem leicht abgehoben. Die Zellen des Pigmentblattes überall platt und reichlich Pigment enthaltend, mit Ausnahme der Ränder der proximalen Spalte. Differenzierung der Retina nicht wesentlich weiter fortgeschritten als früher, doch haben die Nervenfasern an Zahl zugenommen. Vom Becherstiellumen ist noch ein taschenförmiger Rest dorsal zunächst dem Augenbecher und ein ebenfalls enger Rest im proximalen Ende zurückgeblieben.

Rekonstruktionsmodell (125 $\times$),

Außenseite (Abb. G₇): Sehnerveninsertion mit bedeutend verlängerter Ansatzfläche, die ein langes und relativ schmales, distal zu einer langen Spitze ausgezogenes Oval darstellt. Der Wulst der Sehnerveninsertion wird distalwärts immer flacher und verschwindet schließlich eine Strecke weit proximal von der proximalen Spalte. Der distale Teil der Sehnerveninsertion liegt in einer Einsenkung, welche offenbar durch die eingebogenen Ränder der hier geschlossenen proximalen Spalte gebildet wurde. Er kommt dabei größtenteils an die nasale Seitenwand dieser Einsenkung zu liegen und geht hier ohne scharfe Grenze in die benachbarte Becherwand über. An der temporalen Seite wird er anscheinend von der Becherwand durch eine distalwärts sich immer mehr vertiefende Furche abgegrenzt, welche sich über die distale Spitze der Sehnerveninsertion hinaus bis an die proximale Spalte fortsetzt. Das in die Rekonstruktion mitgenommene Endstück der Opticusanlage ist nasalwärts umgebogen. Die lange proximale Spalte liegt auch hier wieder in der Tiefe einer Einsenkung, welche von ihren eingebogenen Rändern gebildet wird. Diese Einsenkung setzt sich in Form einer Furche auch weiter distalwärts über die proximale Spalte hinaus bis zur distalen Öffnung fort. Diese ist von längsovaler Form, unweit vom Papillarrande gelegen.

An der Innenseite des Modells (Abb. G₈) sehen wir eine der verlängerten Sehnerveninsertion entsprechende, ebenfalls bedeutend verlängerte seichte Einsenkung, aus der sich die Vorwölbung der Pectenanlage (Pe) erhebt. Diese ist in ihrem proximalsten Teile am flachsten, nimmt dann distalwärts an Höhe und an Breite zu und ist unmittelbar proximal

von der proximalen Spalte am mächtigsten entwickelt. Die Anlage geht dann ohne scharfe Grenze in die Ränder der proximalen Spalte (pÖ) über, von denen der nasale (in der Abb. rechts) wesentlich stärker hervortritt als der temporale. Die Spalte ist dem früheren Stadium gegenüber stark verlängert. Wie dort hat sie auch hier die beschriebene schiefe Richtung durch die Becherwand von nasal außen nach temporal innen und ist ungefähr ebenso lang wie die Vorwölbung der Pectenanlage. Ihrer ganzen Länge nach wird die Spalte von einer Mesoderm-lamelle durchzogen (in die Rekonstruktion nicht mit aufgenommen), welche mit dem Mesoderm in der Umgebung der ventralen Augenbecherwand zusammenhängt. Diese Mesoderm-lamelle reicht ein Stück weit in die Becherhöhle hinein und ist hier entsprechend der schiefen Richtung der Spalte temporalwärts geneigt (vgl. Abb. G₁₀, S. 310).

Abb. G₇¹⁾: Rekonstruktionsmodell (125x) eines Teiles der ventralen Wand des Augenbechers eines 130^h alten Embryos von Gallus dom., von außen her gesehen.
1/3 d. nat. Gr.

Abb. G₈¹⁾: Dasselbe Rekonstruktionsmodell (Gallus dom., 130^h), von innen her gesehen.
1/3 d. nat. Gr.

Das mehrfach beschriebene Gefäß (GG) folgt der erwähnten Rinne an der temporalen Seite des Sehnerven, verläuft dann in derselben weiter distalwärts bis zur proximalen Spalte (Abb. G₇), dringt aber in diese nicht sofort ein, sondern verläuft weiter an der Außenseite in jener beschriebenen Furche, in deren Tiefe die proximale Spalte jetzt liegt, bis zu ihrem distalen Ende. Erst hier betritt das Gefäß die Becherhöhle durch den distalsten Teil der Spalte, verläuft sodann an der Innenseite des Augenbechers nahe der ventralen Wand und verläßt die Augenbecherhöhle durch die distale Öffnung.

¹⁾ Erklärungen der Abkürzungen am Schlusse der Arbeit (S. 342).

Es zeigt dieses Modell zwei Eigentümlichkeiten: erstens fällt die große Länge der proximalen Spalte auf, die sich sehr weit distalwärts erstreckt und im Verhältnis zu welcher die Wandstrecke zwischen proximaler Spalte und distaler Öffnung relativ sehr kurz ist; Zweitens muß es eigentümlich erscheinen, daß wir unmittelbar proximal von der proximalen Spalte, wo die Pectenanlage an der Innenseite des Augenbechers so mächtig entwickelt ist, an der Außenseite keine vortretende Sehnervanlage finden. Wir haben das Pecten als Differenzierungsprodukt der Sehnerveninsertion erkannt und gesehen, wie beide Gebilde in gleicher Weise distalwärts vorwachsen. Wenn dies der Fall ist, wie kann dann an einer Stelle, wo man am Modell keinen Sehnerven findet, ein Pecten zustande kommen? Die Erklärung für diesen Sachverhalt ergibt das histologische Schnittbild (s. u.).

Abb. G₉¹⁾: Photographie eines Schnittes durch die Anlage von Sehnerveninsertion und Pecten bei einem 130^h alten Embryo von Gallus dom. Vergr. 168/1.

Betrachten wir die Schnitte im proximalen Teile des Neuropecten, so finden wir im wesentlichen die gleichen Verhältnisse wie früher. Aus der Einsenkung, welche durch die in größerer Menge von nasal, in geringerer von temporal dem Sehnerven zustrebenden kernlosen Nervenfasern gebildet wird, erhebt sich die Pectenanlage im direkten Anschlusse an die kernhaltige Opticusinsertion. Die Zellen der Pectenanlage stimmen auch hier wieder in allen ihren Qualitäten mit den Gliazellen des Opticus überein. Die Furche, die uns am Modell den distalen Teil der Opticusinsertion von der Augenbecherwand temporalwärts abzugrenzen schien, entspricht, wie die Schnittbilder zeigen, auch hier wieder einer temporal in der distalen Opticusanlage gelegenen Furche, wodurch dieselbe in eine bedeutend größere nasale und eine wesentlich kleinere temporale Portion unvollständig geteilt wird (Abb. G₉, S). Diese letztere ist so unbedeutend, daß sie am Modell nicht hervortritt. Das Neuropecten grenzte seitlich direkt an die differenzierte Retina, dort, wo Pigmentblatt und retinales Blatt sich in einander umschlagen (Abb. G₉). Es sind also offenbar die der Spalte zunächst gelegen

¹⁾ Erklärung der Abkürzungen am Schlusse der Arbeit (S. 342).

undifferenzierten Randteile beim Vorwachsen des Neuropecten distalwärts in dasselbe aufgegangen. Je weiter distalwärts wir kommen, desto mehr eingebogen werden die Spaltränder und das Neuropecten kommt dabei mit seinem distalen Teil tief zwischen die Spaltränder zu liegen. Dies hat zur Folge, daß hier die Sehnerveninsertion am Modell nicht als Wulst hervortritt. Die Schnittbilder zeigen jedoch, daß die Sehnerveninsertion in Wirklichkeit ebenso weit distal reicht, als eine Pectenanlage vorhanden ist. Distal geht das Neuropecten ohne scharfe Grenze in die Ränder der offenstehenden Spalte über, und zwar, wie früher, in die der Spalte zunächst gelegenen undifferenzierten Partien derselben, von welchen die nasale mächtigter ist als die temporale. Es fällt uns der asymmetrische Bau der Spaltränder auf (Abb. G₁₀). Der nasale Rand (in der Abb. rechts) ist schmaler und zugespitzt und ragt ein bedeutendes Stück weiter in die Becherhöhle vor als der temporale, welcher breit, plump und weniger gegen die Becherhöhle eingebogen ist. Der Formation und Stellung ihrer Ränder entsprechend, hat die

Abb. G₁₀¹⁾: Photographie eines Schnittes durch das Gebiet der proximalen Spalte mit ihren undifferenzierten Randteilen von einem 130^h alten Embryo von Gallus dom. Verg. 162/1.

Spalte die beschriebene schiefe, von nasal außen nach temporal innen geneigte Stellung. Sie wird von der beschriebenen Mesoderm lamelle (Me) durchzogen, welche, wie man sieht, mit dem Mesoderm ventral von Augenbecher zusammenhängt, die proximale Spalte durchzieht und sich dann in der gleichen Richtung wie die Spalte, schräg nach temporal und dorsal, frei in dem Glaskörperraum erhebt.

Wie also das Studium der histologischen Details lehrt, haben wir es auch in diesem Falle mit einem Neuropecten zu tun, welches sich von proximal her in den undifferenzierten Randteilen der proximalen Spalte distalwärts vorgeschoben hat, wobei diese im Bereich des vorgewachsenen Neuropectens zum Verschuß gekommen ist. In seinem distalsten Teile liegt das Neuropecten aber so tief zwischen die aufgebogenen Spaltränder eingeschoben, daß wir, wie bereits hervorgehoben, die Sehnerveninsertion hier nicht

mehr als Wulst am Modelle sehen können. Mit dem Einwachsen des distalen Teils der Sehnerveninsertion in die undifferenzierten Teile der hier stark eingebogenen Ränder erklärt sich teilweise auch eine andere Erscheinung, die wir bei diesem und auch bei den folgenden Modellen beobachten können: Die Sehnerveninsertion ist in ihrem proximalen Anteile am höchsten und nimmt distalwärts an Höhe ab, während die Pectenanlage sich umgekehrt verhält. Sie ist in ihrem proximalen Teile am niedrigsten und nimmt distalwärts bis zur proximalen Spalte hin an Höhe zu. Außerdem finden wir am Modell noch eine scheinbare Inkongruenz zwischen Pecten- und Sehnervenanlage. Das Pecten wird distalwärts nicht nur höher, sondern auch breiter, während die Sehnerveninsertion sich umgekehrt distalwärts verschmälert. Auch diese Verhältnisse lassen sich durch das Stadium der Schnittserie klären. Doch soll hierauf erst in einem späteren Stadium eingegangen werden, wo sie deutlicher hervortreten, und wir verweisen diesbezüglich auf die Beschreibung des Stadiums 8 (154^h, S. 314).

¹⁾ Erklärung der Abkürzungen am Schlusse der Arbeit (S. 342).

Stadium 6. 138^h.

Retinadifferenzierung so weit fortgeschritten, daß sich nunmehr im ventralen Teile der proximalen Retinalwand die innere retikuläre Schicht in Form eines feinen Streifens zu differenzieren beginnt, auf diese Weise die Ganglienzellenschicht von dem äußeren, noch undifferenzierten Teile der Retina abgrenzend. Die Nervenfaserschicht hat sich weiter ausgebreitet. Vom Becherstiellumen ist an der Dorsalseite der Opticusanlage ein proximaler und ein distaler Rest zurückgeblieben, von denen der erstere etwas länger ist als der letztere, der nur eine seichte Tasche an der Übergangsstelle zwischen Opticusanlage und Augenbecher darstellt.

Das Rekonstruktionsmodell (85×) stimmt der Hauptsache nach mit dem unmittelbar vorher beschriebenen überein. An der Außenseite ist die Sehnerveninsertion jedoch hier schärfer von der Umgebung abgegrenzt. Ihre Ansatzfläche bildet ein sehr schmales Oval, welches distalwärts in eine lang ausgezogene Spitze ausläuft. Die Furche, in welcher der distale Teil der Opticusanlage liegt, setzt sich über die Spitze der Sehnerveninsertion distalwärts fort bis zur proximalen Spalte, welche auch hier sehr lang ist, die Becherwand von nasal außen nach temporal innen durchsetzt und relativ weit distalwärts reicht. Ihre Ränder sind stark eingebogen und bilden eine Fortsetzung der eben genannten Furche, in deren Grunde die Spalte liegt. Die Furche zwischen proximaler Spalte und distaler Öffnung nur angedeutet.

Innenseite des Modells: Sehr lange Pectenanlage, proximal in gleicher Höhe mit der Sehnerveninsertion an der Außenseite beginnend, distalwärts bis zur proximalen Spalte reichend, wo sie ohne scharfe Grenze in die beiden eingebogenen Spaltränder übergeht. Der proximale Teil der Pectenanlage erhebt sich wie früher aus einer langgestreckten, flachen Einsenkung. Die Pectenanlage nimmt in proximal-distaler Richtung kontinuierlich an Höhe und auch an Breite zu und hat im distalen Teile die Gestalt eines Grates. Da die temporale Wand derselben steiler gegen die Augenbecherwand zu abfällt als die nasale, so bekommt die ganze Bildung eine leichte Neigung temporalwärts. Die proximale Spalte durchsetzt wie früher die Augenbecherwand in schiefer, von nasal außen nach temporal innen geneigter Richtung. Beide Ränder sind im distalen Teile der Spalte stark eingebogen, der nasale stärker als der temporale, weshalb dieser Rand auch stärker gegen die Augenbecherhöhle vorspringt. Distalwärts verflachen beide Ränder. Die Entfernung zwischen proximaler und distaler Öffnung ist ganz kurz, was darauf zurückzuführen ist, daß die proximale Öffnung so auffallend weit distalwärts reicht. Die distale Öffnung ist ein kleines Loch unweit vom Pupillarrande.

Wir finden hier wieder eine die ganze Spalte durchsetzende und sich in schiefer Richtung in die Becherhöhle hineinschiebende Mesoderm-lamelle (in die Rekonstruktion nicht mitgenommen). Das Gefäß betritt die proximale Spalte an ihren distalem Ende, zieht das kurze Stück zwischen proximaler Spalte und distaler Öffnung nahe der Becherwand, hebt sich am weitesten distal etwas mehr von derselben ab und verläßt die Becherhöhle durch die distale Öffnung.

Die histologischen Verhältnisse des Neuropecten und der Spaltregion sind der Hauptsache nach hier die gleichen wie im Falle vorher.

Stadium 7. 150^h.

Differenzierung der Retina nicht wesentlich weiter fortgeschritten als im Stadium vorher.

Rekonstruktionsmodell (85×).

Außenseite (Abb. G₁₁): Lange, schmale, distalwärts abflachende und zugespitzt endigende Sehnerveninsertion (S). Dieselbe ist gegen die Wand des Augenbeckers scharf abgegrenzt und liegt mit ihrer größeren distalen Hälfte in einer Einsenkung, welche offenbar durch die eingebogenen Ränder der hier zum Verschuß gekommenen proximalen Spalte gebildet wird. Dabei lehnt sich die Insertion ein wenig an die nasale Wand dieser Einsenkung an und das in die Rekonstruktion mitgenommene Endstück des Opticus ist nasalwärts umgebogen. Diese durch die eingebogenen Ränder gebildete Einsenkung setzt sich über das zugespitzte Ende der Sehnerveninsertion hinaus distalwärts fort bis zur proximalen Spalte (pÖ), welche wie früher in den Grund dieser Einsenkung zu liegen kommt. Der Abstand zwischen der distalen Spitze der Sehnerveninsertion und der proximalen Spalte ist hier länger als im vorhergehenden Stadium, die Spalte selbst dagegen kürzer. Distale Öff-

nung ein kleines Loch nahe dem Pupillarrande; die Furche zwischen proximaler und distaler Öffnung verschwunden.

Innenseite des Modells (Abb. G₁₂): Die Pectenanlage (Pe) ist dem früheren Stadium gegenüber verlängert. Sie nimmt distalwärts bis zur proximalen Spalte an Höhe und Breite zu und entspricht proximal in ihrer Lage und Richtung vollkommen der Sehnerveninsertion an der Außenseite, erstreckt sich aber distalwärts über dieselbe hinaus

Abb. G₁₁¹⁾: Rekonstruktionsmodell (85 $\times$) eines Teiles der ventralen Wand des Augenbechers von einem 150^h alten Embryo von Gallus dom., von außen her gesehen. $\frac{1}{3}$ d. nat. Gr.

Abb. G₁₂¹⁾: Dasselbe Rekonstruktionsmodell (Gallus dom., 150^h), von innen her gesehen. $\frac{1}{3}$ d. nat. Gr.

und reicht bis zur proximalen Spalte (pÖ). Während wir früher einen allmählichen Übergang des Pecten in beide eingebogenen Spaltränder konstatieren konnten, sehen wir hier, daß sich die Vorwölbung des Pecten hauptsächlich in dem nasalen Rand (in der Abb. links) fortzusetzen scheint, welcher bedeutend höher ist als der temporale. Wir werden auf diesen Übergang der Pecten vorwölbung in den nasalen Spaltrand später zurückkommen. Die Richtung der proximalen Spalte durch die Augenbecherwand ist dieselbe wie vorher. Sie ist hier nur etwa halb so lang wie die Pectenanlage.

Die Spalte wird wie früher von einer Mesoderm lamelle durchzogen (nicht mitrekonstruiert), welche in die Augenbecherhöhle frei hineinragt und wie früher temporalwärts geneigt ist. Das beschriebene Gefäß (Abb. G₁₁, GG) verläuft zuerst an der Außenseite des Augen-

¹⁾ Erklärung der Abkürzungen am Schlusse der Arbeit (S. 342).

beckers in der erwähnten Einsenkung zwischen den eingebogenen Spalträndern bis zum distalen Ende der proximalen Spalte, wo es dieselbe in schiefer Richtung durchzieht, um sich dann sofort von der Becherwand abzuheben (Abb. G₁₂, GG) und sehnenförmig über den gewölbten Teil der Wand der Augenbecherhöhle zwischen proximaler und distaler Öffnung zu letzteren zu verlaufen.

Das Verhältnis zwischen der Länge der proximalen Spalte und der des Pecten hat sich hier zu ungunsten der proximalen Spalte so verschoben, daß diese etwa die Hälfte der Pectenlänge ausmacht.

Das histologische Schnittbild lehrt im übrigen folgendes:

Die Pectenanlage läßt sich, wenigstens in ihrem proximalen Teile, besser als früher von der Sehnervenanlage abgrenzen (Abb. G₁₃, Pe). Sie besteht aus distal gelagerten Gliazellen, welche sich oberflächlich epithelartig anzuordnen beginnen. Weiter distalwärts liegen die Zellen im Inneren der Anlage etwas lockerer. Noch besser als am Rekonstruktionsmodell sieht man an den Schnitten die schiefe, gegen den nasalen Spaltrand angelehnte Stellung der Opticusinsertion entsprechend der schiefen Richtung der Spalte, in deren Rändern sie vorgewachsen ist.

Die Furche, welche früher eine kleinere temporale Portion des distalen Teiles der Opticusinsertion von einer bedeutend größeren nasalen abgrenzte (vgl. die histol. Beschreibung bei Stadium 5 (S. 306), ist jetzt nahezu vollkommen ausgeglichen, womit die Opticusinsertion fast vollständig an den nasalen Spaltrand zu liegen kommt.

Die bei der Beschreibung des Modells erwähnte Tatsache, daß die proximale Spalte im Verhältnis zum Neuropecten so bedeutend kürzer geworden ist, erklärt sich, wie die Schnittbilder zeigen, daraus, daß das Neuropecten noch weiter in den undifferenzierten Randteilen der proximalen Spalte distalwärts vorgewachsen ist und diese sich dabei geschlossen hat. Distal sind die Ränder der proximalen Spalte so stark nach innen zu eingebogen, daß ihre undifferenzierten innersten Teile in die Augenbecherhöhle verlagert sind, was offenbar zur Folge hat, daß die in ihnen vorgewachsene Sehnerveninsertion an der Außenseite des Modells hier nicht mehr als Wulst hervortreten kann. Wenn diese Innenteile der Ränder sich durch das Einwachsen von Nervenfasern wie früher verdicken und zum Verschmelzen kommen, so kann nur eine Einsenkung an der Außenseite entstehen, welche auch am Modell zwischen der Spitze, in welcher die Sehnerveninsertion distal zu endigen scheint, und dem proximalen Beginn der proximalen Spalte vorhanden ist. Das Schnittbild zeigt, daß sich die Opticusinsertion ebenso weit distalwärts verfolgen läßt wie das Pecten.

Abb. G₁₃¹⁾: Photographie eines Schnittes durch die Anlage von Sehnerveninsertion und Pecten bei einem 150^h alten Embryo von Gallus dom. Vergr. 154/1.

¹⁾ Erklärung der Abkürzungen am Schlusse der Arbeit (S. 342).

Stadium S. 154^h.

Differenzierung der Retina nicht weiter fortgeschritten.

Rekonstruktionsmodell (85×).

Außenseite: Wie in dem zuletzt beschriebenen Stadium zeigt auch dieses Modell eine langgestreckte Sehnervinsertion mit einem distalwärts sich abflachenden und verschmälernden und schließlich spitz auslaufenden Ende, welches distal nicht bis zur proximalen Spalte reicht. Distaler Teil in der Einsenkung zwischen den früheren eingebogenen Spalträndern gelegen, an die nasale Wand angelehnt. Das in die Rekonstruktion mitgenommene Endstück des Opticus ist wie früher nasalwärts umgebogen. Die ganze Sehnervinsertion breiter und kräftiger als vorher. Die erwähnte Einsenkung reicht bis zur proximalen Spalte und diese öffnet sich in ihrem Grunde. Die Strecke zwischen proximaler Spalte und distaler Öffnung ganz kurz. Distale Öffnung ein kleines Loch nahe dem Pupillarrand.

Innenseite des Modells (Abb. G₁₄): Die Pectenanlage (Pe) ist zu einem mächtigen, breiten Grate geworden, der in proximodistaler Richtung bis zur proximalen Spalte hin kontinuierlich an Breite und Höhe zunimmt. Er setzt sich ohne scharfe Grenze in den nasalen Spaltrand fort (in der Abb. rechts), welcher ganz bedeutend höher ist als der temporale. Beide Ränder verflachen sich distalwärts. Die Spalte (pÖ) ist wieder bedeutend kürzer als beim Stadium vorher (etwa ein Drittel der Pectenanlage) und ihre

Abb. G₁₄¹): Rekonstruktionsmodell (85×) eines Teiles der ventralen Wand des Augenbechers von einem 154^h alten Embryo von Gallus dom., von innen her gesehen. $\frac{1}{3}$ d. nat. Gr.

Abb. G₁₅¹): Zeichnung eines Schnittes durch den mittleren Teil der Anlage von Sehnervinsertion und Pecten bei einem 154^h alten Embryo von Gallus dom. Vergr. 195/1.

Ränder liegen im proximalen Teile einander dicht an. Das erwähnte Gefäß ist atrophisch geworden. Nahe der distalen Öffnung noch ein kleiner Rest desselben (GG) vorhanden.

Im Schnittbild²⁾ sehen wir im mittleren Teile des Neuropectens die Pectenanlage in Form eines Hügels gegen den Glaskörperraum hin vorspringen (Abb. G₁₅, Pe).

¹⁾ Erklärung der Abkürzungen am Schlusse der Arbeit (S. 342).

²⁾ Die große Schnittdicke (18 μ) dieser und der folgenden Serien von Gallus ließ eine photographische Wiedergabe der Schnitte nicht zu, weshalb statt dessen Zeichnungen vorgelegt werden.

Die temporale Wand des Pecten (in der Abb. rechts) fällt steiler gegen die Becherwand ab als die nasale. Durch die aus der Retina in den Opticus einwachsenden Nervenfasern ist das Pecten von diesen beiden Gebilden recht scharf abgegrenzt. Es besteht aus locker liegenden, mit verästelten Fortsätzen versehenen Zellen, welche mit einander anastomosieren und auf diese Weise ein Netzwerk bilden, in dessen Knotenpunkten die von spärlichem Protoplasma umgebenen Zellkerne liegen. Die ganze Bildung erhält auf die Weise einen porös-schwammigen Charakter. Die Verdichtung der Zellen an der Oberfläche ist hier nur angedeutet. Die ganze Anlage (Pe) ist wesentlich breiter als die Sehnerveninsertion (S)¹⁾ wie dies auch am Modell hervortritt. Es beruht dies darauf, daß die Pectenanlage nicht nur den ganzen Raum zwischen den von nasal und temporal in den Sehnerven verlaufenden Nervenfasern ausfüllt, sondern mit ihren seitlichen Partien auch auf die benachbarte Retina zu liegen kommt. Die undifferenzierten Teile der stark eingebogenen Ränder sind nunmehr in die Sehnerveninsertion aufgenommen worden. Dadurch haben die Ränder, wie früher erwähnt wurde, so an Umfang zugenommen, daß sie zur Aneinanderlagerung gekommen sind, so daß sich die Spalte hier geschlossen hat. Die Sehnerveninsertion kommt dabei so tief eingebettet zwischen die differenzierten Teile der eingebogenen Ränder der früheren Spalte zu liegen, daß sie an der Außenseite des Modells in dieser Gegend kaum als Wulst hervortritt. Sie grenzt direkt an die differenzierte Retina, dort, wo äußeres und inneres Blatt derselben

Abb. G₁₆²⁾: Zeichnung eines Schnittes durch die gleichen Gebilde desselben Embryos (Gallus dom., 154^h), 9 Schnitte distal von G₁₅. Vergr. 195/1; auf $\frac{3}{5}$ verkleinert.

Abb. G₁₇²⁾: Zeichnung eines Schnittes durch die gleichen Gebilde desselben Embryos (Gallus dom., 154^h), 3 Schnitte distal von G₂₂. Vergr. 195/1; auf $\frac{3}{5}$ verkleinert.

in einander übergehen, ein Beweis dafür, daß die undifferenzierten Ränder in die Sehnerveninsertion aufgenommen wurden. Gehen wir weiter distalwärts, so erhalten wir folgendes Bild (Abb. G₁₆). Die Sehnerveninsertion (S) ist zwischen die hier noch mehr eingebogenen Spaltränder so weit nach innen verlagert, daß die Spaltränder sich außerhalb derselben aneinander gelegt haben, so daß sie vollkommen in die Becherwand aufgenommen erscheint. Die Pectenanlage (Pe) aber liegt ausgebreitet wie eine Kappe auf der Sehnerveninsertion und den benachbarten differenzierten Spalträndern. Schon an diesem Bilde sieht man, daß der Sehnerv mehr den nasalen Spaltrand interessiert. Noch deutlicher wird dieses weiter distal (Abb. G₁₇). Hier liegt die Sehnerveninsertion (S) ausschließlich dem differenzierten Teile des nasalen Spaltrandes aufgelagert, während der temporale (in der Abb. links) hier noch seine undifferenzierte Zone besitzt. Die Pectenanlage (Pe) breitet sich kappenförmig über die Sehnerveninsertion und den differenzierten Teil des nasalen Spaltrandes aus und grenzt nur längs eines schmalen Stückes an den undifferenzierten temporalen Rand. Entsprechend der Tatsache, daß der nasale Rand früher stärker gegen die Becherhöhle eingebogen war als der temporale, finden wir auch hier, daß dieser Rand mit dem in seiner

¹⁾ Die Bündel in der Sehnerveninsertion sind zum größten Teile nicht quer, sondern schief geschnitten, entsprechend der Tatsache, daß sie aus der Retina von beiden Seiten her in schiefem Verlaufe von distal-nasal resp. distal-temporal her in die Sehnerveninsertion eintreten.

²⁾ Erklärung der Abkürzungen am Schlusse der Arbeit (S. 342).

undifferenzierten Randportion vorgewachsenen Neuropecten stärker gegen die Becherhöhle zu vortritt als der temporale. Die Grenze beider Ränder markiert sich durch eine seichte Furche dort, wo die Pectenanlage an den undifferenzierten temporalen Spaltrand grenzt. Am weitesten distal in der offenen Spalte zeigt auch der nasale Rand eine undifferenzierte Zone, welche hier kräftiger ist als die entsprechende temporale.

Stadium 9. 168^h.

Nervenfaserschicht, Ganglienzellschicht und innere retikuläre Schicht in der proximalen Wand der Retina ausgebildet. Beginnende Anlage des Corpus ciliare.

Rekonstruktionsmodell (85 $\times$).

Abb. G₁₈¹): Rekonstruktionsmodell (85 $\times$) eines Teiles der ventralen Wand des Augenbechers eines 168^h alten Embryos von Gallus dom., von innen her gesehen.

Außenseite: Kräftige Sehnerveninsertion von der gleichen Form und Lage wie im Stadium vorher, sich noch etwas weiter distalwärts erstreckend als dort. Ihr distalster Teil liegt wie früher in einer Einsenkung, welche sich distalwärts über die Spitze der Sehnerveninsertion hinaus fortsetzt. Im distalen Teile dieser Einsenkung liegt die proximale Spalte, welche hier abermals viel kürzer geworden ist als im Falle vorher.

Innenseite (Abb. G₁₃): Breite, kräftige Pecten-anlage (Pe), in proximo-distaler Richtung an Breite und allmählich auch an Höhe zunehmend, um unmittelbar vor der proximalen Spalte (pÖ) ganz plötzlich wieder abzufallen und in die bedeutend niedrigeren Begrenzungsränder der Spalte überzugehen; von diesen ist wie früher der nasale etwas höher als der temporale. Die Pectenanlage trägt an ihrer temporalen Seite, etwa im distalen Viertel, eine seichte Furche, welche eine höhere nasale (in der Abb. links) und eine niedrigere temporale

Abb. G₁₉¹): Schnitt durch den distalen Teil der Anlage von Sehnerveninsertion und Pecten bei einem 168^h alten Embryo von Gallus dom. Vergr. 195/1; auf $\frac{3}{5}$ verkleinert.

Portion des Pecten unvollständig scheidet und distal in die proximale Spalte (pÖ) ausläuft. Die Länge der proximalen Spalte beträgt hier ungefähr ein Viertel der Pectenlänge. Im proximalen Teil der Spalte eine schwache Mesenchymlamelle (in die Rekonstruktion nicht mit aufgenommen), und distal betritt dieselbe ein atrophisches Gefäßrest (GG), der in schwachen Bogen zur Stelle der distalen Öffnung zieht. Die Öffnung selbst ist bereits verschlossen.

¹) Erklärung der Abkürzungen am Schlusse der Arbeit (S. 342).

Betrachten wir die Schnittbilder dieses Objekts, so finden wir im proximalen Teile desselben im wesentlichen gleiche Verhältnisse wie beim Stadium vorher. Wir sehen die nasalwärts gerichtete Sehnerveninsertion, welche die Retina durchsetzt und der innen ein hügelförmiges Pecten aufsitzt von gleicher histologischer Struktur als vorher, welches die ganze Einsenkung zwischen den von nasal und temporal kommenden und sich hier vereinigenden Nervenfasern ausfüllt und mit seinen seitlichen Teilen auf der benachbarten Retina liegt. Weiter distal, ungefähr in der Mitte der Pectenanlage sehen wir die Opticusinsertion tief eingeschoben zwischen den etwas eingebogenen Spalträndern liegen. Diese zeigen hier nicht mehr die früher beobachtete undifferenzierte Randzone zunächst der Spalte, sondern dieselbe scheint in den Sehnerven und das Pecten aufgegangen zu sein und diese beiden Gebilde grenzen direkt an die differenzierte Retina (vgl. Abb. G₁₅). Die Sehnerveninsertion ist etwas nasalwärts gerichtet und bildet an der Außenseite nur eine leichte Vorwölbung. Das Pecten ist höher als proximal und über die Innenseite der etwas eingebogenen Spaltränder wie eine Kappe ausgebreitet. Noch weiter distal (Abb. G₁₉), im Bereiche des gefurchten Pecten (vgl. Modellbild G₁₈) sehen wir die Sehnerveninsertion (S) noch mehr zwischen die eingebogenen differenzierten Ränder eingeschoben, so daß sie an die Innenseite derselben zu liegen kommt und diesen beiden größtenteils aufliegt, dem nasalen aber stärker als dem temporalen. Nach außen von ihr haben sich die seitlichen Teile der Ränder aneinander gelegt. Über die Sehnerveninsertion und über die Spaltränder breitet sich die Pectenanlage (Pe) aus, welche demgemäß auch mit einer größeren und höheren Portion auf dem nasalen Spaltrand und mit einer kleineren und niedrigeren auf dem temporalen Rand liegt, zwischen welchem eine seichte Furche verläuft, welche der Furche entspricht, die wir am Modell im distalsten Viertel der Pectenanlage beobachtet haben.

Im distalsten Teile der noch offenen Spalte sehen wir die Ränder mit ihrem innersten Anteile so stark zurückgebogen, daß sie teilweise auf die benachbarte Retina zu liegen kommen. Die Wülste, welche die stark gegen die Becherhöhle eingebogenen Ränder bei früheren Stadien bildeten, sind dadurch hier (am weitesten distal) relativ niedriger. Doch ist auch hier der nasale etwas höher als der temporale. Ihre Zellen haben die gleiche undifferenzierte Beschaffenheit beibehalten wie in den früheren Stadien und das Neuropecten geht ohne scharfe Grenze in diese undifferenzierten Teile über.

Die am Modell im distalen Teile der Pectenanlage sichtbare Furche, welche dieselbe hier in einen höheren nasalen und einen niedrigeren temporalen Abschnitt unvollständig teilt, kommt, wie die Schnittbilder zeigen, dadurch zustande, daß das Neuropecten hier in zwei Portionen distalwärts vorgewachsen ist, von denen die nasale kräftiger entwickelt ist, entsprechend der mächtigeren undifferenzierten Randzone, in der sie vorwuchs. Ihr stärkeres Vortreten gegen die Becherhöhle zu wird auch dadurch bedingt, daß der nasale Rand stärker eingebogen war als der temporale. Wir können diesen Sachverhalt auch in der Weise auffassen, daß wir es hier mit einem im distalen Anteil in zwei ungleich starke Portionen geteilten Neuropecten zu tun haben, die jedoch sich gleichzeitig mit ihrem Vorwachsen distalwärts sogleich aneinander legen. Ihrer Aneinanderlagerungsstelle entspricht die am Modell sichtbare Furche im distalen Anteil der Pectenanlage.

Die Pectenanlage an dem Modell entspricht, wie das Schnittstudium lehrt, nicht nur dieser allein, sondern dem ganzen Neuropecten plus den eingebogenen differenzierten Randteilen der früheren Spalte (Abb. G₁₉).

Stadium 10. 266^h.

Die Differenzierung der Retina ist so weit fortgeschritten, daß in der proximalen Retinalwand die äußere retikuläre Schicht in Form eines schmalen Streifens sichtbar geworden ist.

Sehr hohe Pectenanlage mit epithelartig differenzierten Zellen an ihrer Oberfläche und locker angeordneten Zellen im Inneren. In ihrem distalen Teile kann man an derselben zwei Abteilungen unterscheiden: eine frei in die Becherhöhle hineinragende plattenförmige von bedeutender Höhe, welche im wesentlichen aus den epithelartigen Zellen besteht und nur einen schmalen Streifen des lockeren Gewebes enthält, und einen basalen Teil von am Querschnitt etwa dreieckiger Form, der die epitheliale Schicht an seiner Außenseite und reichliche lockere Zellen im Inneren enthält. Der basale Teil des Pecten präsentiert sich proximal auf

Schnitten, die quer zu demselben gerichtet sind, als keilförmig zwischen die von beiden Seiten zur Sehnerveninsertion ziehenden Nervenfasern eingelagert. Im distalen Teile der Anlage sehen wir nunmehr, dass das mächtiger gewordene Neuropecten den Raum zwischen den differenzierten Randteilen der früheren Spalte völlig ausfüllt, so daß diese Randteile einander nun außen von der Sehnerveninsertion nicht mehr anliegen, sondern vielmehr durch das größer gewordene Neuropecten auseinander gedrängt sind. Die frühere Einbiegung der Ränder gegen die Becherhöhle hin ist nun auch im distalsten Teile fast ganz ausgeglichen. Das Neuropecten ist in den undifferenzierten Randteilen der Spalte bis an ihr Ende vorgewachsen und hat diese vollkommen ausgefüllt, so daß von einer offenen Spalte keine Spur zurückgeblieben ist. Entsprechend der schiefen Richtung der Spalte, in deren Rändern das Neuropecten vorgewachsen ist, sehen wir die Sehnerveninsertion nasalwärts, das Pecten temporalwärts gewendet.

Das schon im vorigem Stadium atrophische Gefäß ist nun verschwunden. Dagegen ist ein deutlicher Rest der distalen Öffnung zu sehen in Form einer auf mehreren aufeinander folgenden Schnitten sichtbaren Stelle innerhalb des nunmehr stark gefalteten Corpus ciliare vorhanden, welche Stelle sich als zwei nach außen umgebogene Lippen darstellt (Abb. G₂₀). Diese liegen mit ihren Innenseiten dicht gegeneinander, und an ihren freien Rändern schlägt sich das Retinablatt der Pars ciliaris in das Pigmentblatt um.

Abb. G₂₀¹⁾: Zeichnung eines Schnittes durch den Rest der distalen Öffnung im Ciliarkörpergebiet von einem 266^b alten Embryo von Gallus dom. Vergr. 268/1; auf $\frac{9}{10}$ verkleinert.

Wir haben also in diesem Endstadium der uns vorliegenden Serie von Hühnerembryonen den gleichen Sachverhalt vor uns wie in dem Endstadium von Podiceps, Anas und Passer: Ein ungeteiltes Neuropecten, welches in den undifferenzierten Rändern der proximalen Spalte bis an ihr distales Ende vorgewachsen ist und sie dabei zum Verschuß gebracht hat. Entsprechend der schiefen Richtung der Spalte ist dieses Neuropecten wie bei den anderen Arten ebenfalls beim Huhn schief gestellt, so daß das Pecten sich temporalwärts, der Wulst der Sehnerveninsertion nasalwärts neigt.

Zusammenfassung.

Die fötale Augenspalte (AS in Abb. G₁, S. 302) ist bei unserem jüngsten Stadium (1) ihrer ganzen Länge nach offen und geht distal mit divergierenden Rändern in die Pupillaröffnung über. Sie wird von einem Gefäß durchzogen, welches von dem ventral von Augenbecher und Becherstiel sich ausbreitenden Gefäßplexus stammt. In seiner Umgebung finden sich Mesodermzellen, die ebenfalls aus dem Mesoderm der Umgebung der ventralen Augenbecherwand stammen. An unserm nächsten Stadium (2) Abb. G₂, G₃ (S. 303) ist die Spalte in ihrem mittleren und ihrem distalsten Anteile ver-

¹⁾ Erklärung der Abkürzungen am Schlusse der Arbeit (S. 342).

geschlossen; als ihre Reste sind zweispaltförmige Öffnungen zurückgeblieben, eine etwas längere proximale (pÖ) und eine etwas kürzere distale (dÖ). In der Verbindungslinie dieser beiden Öffnungen markiert sich die Verschlussstelle durch je eine Furche an der Außenseite (Fa in Abb. G₂ [auch in Abb. G₄ sichtbar]) und Innenseite Fi in Abb. G₅ (S. 305); die Furche an der Innenseite ist von zwei flachen Wülsten begrenzt (Abb. G₃ und G₅), entsprechend der Tatsache, daß die Ränder der früheren Spalte etwas gegen die Becherhöhle zu eingebogen sind. Bei dem Verschuß der Spalte wird das erwähnte Gefäß zum Teil in die Becherhöhle aufgenommen, in der Weise, daß es nunmehr die proximale Öffnung in schräger Richtung durchzieht (vgl. Abb. G₂, S. 303, GG) und auf diese Weise in das Innere des Augenbeckers gelangt. Darauf lagert es sich, auch hier von Mesodermzellen begleitet, der erwähnten Furche ein, welche die beiden Öffnungen an der Innenseite des Augenbeckers verbindet und verläßt denselben wieder durch die distale Öffnung (vgl. Abb. G₃, S. 303 GG).

Im weiteren Verlaufe der Entwicklung nimmt die proximale Öffnung in distaler Richtung bedeutend an Länge zu [pÖ Abb. G₄ (S. 305), G₅ (S. 305) G₈ (S. 308)] und wird zu einer langen Spalte. Gleichzeitig wird sie von proximal her verschlossen in einer Weise, die weiter unten geschildert werden soll. Die Ränder dieser Spalte biegen sich immer mehr gegen die Becherhöhle zu ein und zwar sind sie im distalen Teile der Spalte immer stärker eingebogen als im proximalen. Der nasale Rand übertrifft dabei stets den temporalen (vgl. Abb. G₁₀ S. 310, nasaler Rand rechts). Betrachtet man an einem Rekonstruktionsmodell die Spaltgegend von der Innenseite, so erscheinen die Spaltränder hier in Form zweier die Spalte jederseits begrenzender Wülste, von welchen der nasale stets stärker hervortritt als der temporale (Abb. G₁₂, S. 312). Diese Umbiegung der Spaltränder geht in älteren Stadien im distalsten Teile der Spalte so weit, daß die Ränder hier vollkommen nach innen zu umgelegt sind, so daß ihr äußerstes Ende auf die benachbarte Retina zu liegen kommt. Ihre Höhe wird dadurch hier geringer (Abb. G₁₈, S. 316). Die Einbiegung der Ränder hat zur Folge, daß an der Außenseite des Augenbeckers eine im Querschnitt keilförmige Einsenkung entsteht, in deren Tiefe sich die proximale Spalte öffnet (vgl. Abb. G₁₀). Die beiden Spaltränder sind, wie die Schnittbilder zeigen, nicht symmetrisch gebaut. Der nasale ist schmaler, spitz zulaufend und stärker eingebogen, während der temporale breit, plump und in seinem innersten Teile ein wenig aufgebogen ist. Durch die Formation der Ränder erhält die Spalte eine schräge Stellung: sie durchsetzt die Augenbecherwand von nasal außen nach temporal innen (Abb. G₁₀).

Die der proximalen Spalte zunächst gelegenen Partien ihrer Ränder zeigen ein eigentümliches Verhalten. Während nämlich die Zellen der übrigen Retina sich mit zunehmendem Alter immer weiter differenzieren, bleiben sie im Bereiche dieser Randpartien auf einem primitiven Entwicklungsstadium stehen (vgl. Abb. G₁₀): Die Zellen des Pigmentblattes bleiben hier hoch zylindrisch und frei von Pigment¹⁾, während sie sonst im Pigmentblatt überall platt und pigmenthaltig geworden sind. Die Zellen des inneren Blattes behalten in diesem der Spalte zunächst

¹⁾ Letzteres tritt auf der Photographie nicht hervor.

liegenden Gebiete ihre unregelmäßige Anordnung bei, welche sie in jungen Stadien in der ganzen Retina aufweisen, während sie im übrigen Retinalblatte sich bald radiär stellen und dann weiter in die Differenzierung der Schichten eingehen. Von diesen undifferenzierten Randteilen betrifft der nasale ein größeres Gebiet als der temporale. Diese undifferenzierten Randteile dienen, wie später näher ausgeführt werden soll, als Bahn für das distal vorwachsende Neuropecten.

Der Verschluß der proximalen Spalte steht in innigem Zusammenhang mit der Entwicklung der Sehnerveninsertion und des Pecten, auf welche Gebilde nun eingegangen werden soll.

Der Becherstiel setzt sich bei unserem jüngsten Stadium (Abb. G₁, S. (S. 302) an der Grenze zwischen der gestreckt zur Pupillaröffnung ziehenden ventralen und der in ihrem ventralen Teile ebenfalls gestreckt sich erhebenden proximalen Wand an den Augenbecher an. Er zeigt eine wenn auch noch nicht scharf gegen die Umgebung abgegrenzte Ansatzfläche von annähernd querovaler Form, welche ein wenig gegen die Spalte hin verlängert erscheint. Der Insertionsfläche entsprechend finden wir an der Innenseite eine Einsenkung (Stadium 2 und 3), welche sich gegen die proximale Öffnung hin erstreckt und direkt in dieselbe übergeht. In den Wänden dieser Einsenkung wachsen die ersten Nervenfasern aus den sich differenzierenden Teilen der Retina zur ventralen Wand des Becherstiels. Die Nervenfasern nehmen im weiteren Verlaufe der Entwicklung mit der fortschreitenden Differenzierung der Retina ständig an Menge zu und nehmen ihren Weg zum Becherstiel durch die früher beschriebenen undifferenzierten Randteile der proximalen Spalte. Diese nehmen durch das Einwachsen der Nervenfasern allmählich an Dicke zu und kommen in proximodistaler Richtung zur Aneinanderlagerung und Verschmelzung, wodurch die Spalte sich schließt.

Die aus der Retina sich differenzierenden Nervenfasern ziehen aus derselben zum Opticus in Form zweier Bündel, eines stärkeren nasalen und eines schwächeren temporalen (vgl. Abb. G₉, S. 309, NF). Dem entspricht auch die Tatsache, daß, wie wir früher beschrieben haben, das undifferenzierte Gebiet des nasalen Spalt-randes kräftiger entwickelt ist als das des temporalen. Bei der Passage der Nervenfasern durch die undifferenzierte Randzone wird diese Zone in die Sehnerveninsertion aufgenommen, so daß die letztere nun direkt an die differenzierte Retina grenzt, dort, wo sich das Pigmentblatt in das retinale Blatt umschlägt.

Die neuen zur Ausbildung kommenden Nervenfasern sind immer gegen das proximale Ende der noch offenen proximalen Spalte gerichtet und lagern sich daselbst den schon ausgebildeten Nervenfasern auf. Dieser Vorgang präsentiert sich auf unseren Modellen als ein Vorwachsen der distal immer mehr spitz auslaufenden Sehnerveninsertion zwischen den eingebogenen Spalträndern, und wir haben ihn daher bei unseren Stadienbeschreibungen immer so dargestellt, weil dadurch die Beschreibung, wie wir glaubten, an Deutlichkeit zu gewinnen schien. Es wird später noch genauer auf die nähere Form des Vorwachsens der Sehnerveninsertion in Verbindung mit der Pectenentwicklung eingegangen werden.

Entsprechend den beiden ungleich mächtigen Nervenfaserportionen, aus denen die Sehnerveninsertion sich zusammensetzt, sehen wir an den Modellen

unserer jungen Stadien die Insertion durch eine Furche distal unvollständig in zwei ungleiche Hälften, eine mächtigere nasale und eine schwächere temporale, geteilt (Abb. G₂, S. 303, S). In späteren Stadien sehen wir, daß die Insertion in ihrem distalsten Teile nahezu ausschließlich den nasalen Spaltrand interessiert.

Distalwärts läßt sich die Sehnerveninsertion im Schnittbilde nicht scharf von den undifferenzierten Randteilen des noch offen stehenden Spaltgebietes abgrenzen, sondern geht allmählich in dieselben über.

Mit den fortschreitend in vermehrter Menge der ventralen Wand des Becherstiels zuwachsenden Nervenfasern wird diese immer mehr verdickt, ihr epithelialer Anteil wird dorsalwärts verschoben, das Lumen des Becherstiels wird immer enger und verschwindet schließlich ganz. Sein Verschluß erfolgt entsprechend dem Einwachsen der Nervenfasern in der Richtung von distal proximalwärts. Nur ganz proximal am Übergang des Becherstiels in den Augenbecher bleibt noch eine Zeitlang ein taschenförmiger Rest des Becherstiellumens bestehen, der schließlich ebenfalls zum Verschwinden kommt. Durch die an Menge immer weiter zunehmenden Nervenfasern wird der epitheliale Anteil der ventralen Wand des Becherstiels immer mehr an die dorsale Wand angepreßt und schließlich verschwinden beide Wände. Damit ist der Becherstiel vollkommen von Nervenfasern substituiert worden und entsprechend seiner früheren Ansatzfläche ziehen nunmehr die Nervenfasern aus der Retina direkt zum Opticus.

Betrachtet man, wie wir es getan haben, die proximale Spalte mit ihrem undifferenzierten Rändern als die Durchgangsbahn für die aus der Retina zum Opticus ziehenden Nervenfasern, so kann man den beschriebenen Vorgang des Verschwindens des Becherstiels und der Einbeziehung seines Gebietes in die Sehnerveninsertion auch in der Weise auffassen, daß man sagt, die proximale Spalte habe sich in proximaler Richtung über das Gebiet des Becherstiels ausgedehnt, wobei sie aber in diesem Gebiete sofort durch die einwachsenden Nervenfasern verschlossen wurde.

Indem die Nervenfasern, wie erwähnt, ventralwärts in zwei Partien, einer nasalen und einer temporalen, der Gegend der proximalen Öffnung zuwachsen, bilden sie bei ihrer Vereinigung eine Einsenkung zwischen sich, welche sich mit fortschreitendem Wachstum der Sehnerveninsertion in proximo-distaler Richtung ebenfalls in entsprechender Weise distalwärts verlängert. Schon sehr früh sehen wir im Bereiche dieser Einsenkung eine Ansammlung von Zellen auftreten, welche in ihrem Bau vollkommen mit den Gliazellen der Opticusanlage übereinstimmen und sich offenbar aus dieser in die beschriebene Einsenkung hineingeschoben haben. Sie füllen dieselbe aus und bilden einen kleinen Hügel gegen die Becherhöhle zu. (Im Beginn nicht an den entsprechenden Modellen, aber am Präparat bei stärkerer Vergrößerung sichtbar.) Diese (bald auch an den Modellen deutlich erkennbare) Vorwölbung stellt die erste Anlage des Pecten dar, welche demnach ein ausschließlich aus Gliazellen bestehendes Produkt der Sehnerveninsertion darstellt. Im Verlaufe der ganzen weiteren Entwicklung bleibt das Pecten an die Sehnerveninsertion gebunden und wächst in vollkommen gleicher Weise wie diese in proximodistaler Richtung. Wir halten uns daher auch hier für berechtigt, Sehnerven-

insertion und Pecten zu einem morphologisch einheitlichen Gebilde zusammenzufassen, welches wir Neuropecten nennen.

Die Pectenanlage wächst der Innenseite der Sehnerveninsertion angeschlossen in proximo-distaler Richtung vor. Die am Anfang querovale Ansatzstelle der Sehnervenanlage nimmt dabei die Gestalt eines langgestreckten, in distaler Richtung sich verlängernden Ovals an. Dabei kommt die Sehnerveninsertion mit ihrem distalen Teile in die durch die Einbiegung der früheren Spaltränder entstandene Einsenkung an der Außenseite des Augenbeckers zu liegen, während die Pectenanlage an der Innenseite zu einem in proximo-distaler Richtung an Höhe zunehmenden Wulste wird. Von dem Verschlusse der proximalen Spalte durch das distal vorwachsende Neuropecten bekommt man eine Vorstellung, wenn man an den Modellen, bei den verschiedenen Stadien, die Länge des Pecten mit der Länge der Spalte vergleicht. Man findet dann, daß sich dieses Verhältnis mit fortschreitender Entwicklung ständig zu ungunsten der Spalte verschiebt. Bei dem Embryo von 130^h (Abb. G₈, S. 308) ist die Pectenanlage etwa ebenso lang als die Spalte, im nächsten Stadium (138^h) bereits ein Stück länger, bei dem Embryo von 150^h (Abb. G₁₂, S. 312), etwa doppelt, bei dem Embryo von 154^h (Abb. G₁₄, S. 314) dreimal und bei dem Embryo von 168^h (Abb. G₁₈, S. 316) viermal so lang als die Spalte.

Wir haben gehört, daß die proximale Spalte eine schiefe Richtung hat, indem sie die Augenbecherwand von nasal außen nach temporal innen durchsetzt. Hieraus ergibt sich, daß das in die undifferenzierten Randteile der Spalte einwachsende Neuropecten ebenfalls eine schiefe Richtung bekommt. Dies gibt sich in seinem äußeren Anteil, der Sehnerveninsertion, derart zu erkennen, daß diese (S) hauptsächlich an die nasale Wand der durch die eingebogenen früheren Spaltränder gebildeten Einsenkung zu liegen kommt (vgl. Abb. G₇, S. 308, Abb. G₉, S. 309, Abb. G₁₁, S. 312), während der gratförmige Wulst der Pectenanlage an seiner temporalen Seite steiler zur Wand der Augenbecherhöhle abfällt als nasal, wodurch die Pectenanlage eine leichte Neigung temporalwärts erhält.

Vergleichen wir auf unseren Modellen die Länge der Sehnerveninsertion und des Pecten, so finden wir, daß bei älteren Entwicklungsstadien diese beiden Gebilde einander in ihrer Längsausdehnung nicht vollkommen zu entsprechen scheinen. Während nämlich die Pectenanlage überall bis an die proximale Spalte heranreicht (Pe in Abb. G₈, S. 308, G₁₂, S. 312, G₁₄, S. 314) und ohne scharfe Grenze in die Ränder derselben übergeht, scheint die distale Spitze der Sehnerveninsertion bereits eine Strecke weit proximal von der Spalte zu endigen (S in Abb. G₇, S. 308, G₁₃, S. 316). Dieses Verhalten muß auffallend erscheinen, wenn wir uns vergegenwärtigen, daß das Pecten ja ein Differenzierungsprodukt der Sehnerveninsertion darstellt. Diese auf den Modellen hervortretende Inkongruenz zwischen der Länge der Sehnerveninsertion und des Pecten ist jedoch, wie die Schnittbilder zeigen, nur eine scheinbare. Die Ränder der Spalte werden, wie erwähnt, mit zunehmender Entwicklung immer mehr gegen die Becherhöhle zu eingebogen, und diese Einbiegung macht sich distal immer stärker geltend als proximal. Da nun, wie wir gehört haben, die Sehnerveninsertion in den innersten, der Spalte zunächst liegenden Teilen der eingebogenen Spaltränder vorwächst, kommt sie distal so tief in die Einsenkung zwischen den einge-

bogenen Rändern zu liegen, daß sie wohl am Schnittbild nachweisbar ist, nicht aber an den Modellen als Wulst hervortritt (Abb. G₁₅, S. 314). Schließlich legen sich die Ränder außen von der Sehnerveninsertion aneinander (vgl. G₁₆, S. 315, G₁₉, S. 316), wodurch die in das Innere des Augenbechers aufgenommen erscheint. Es ist klar, daß eine derart gelagerte Sehnerveninsertion noch weniger auf den Modellen hervortreten kann. Im Schnittbild läßt sich die Sehnerveninsertion aber entsprechend der ganzen Länge der Pectenanlage immer feststellen.

Noch in einer anderen Beziehung scheinen Sehnerveninsertion und Pectenanlage auf unseren Modellen einander nicht vollkommen zu entsprechen: die Pectenanlage wird distal allmählich immer breiter, während der Wulst der Sehnerveninsertion sich distalwärts immer mehr verschmälert. Auch diese Inkongruenz ist, wie die Schnittbilder zeigen, nur scheinbar. Das Pecten breitet sich nämlich in seinem distalen Anteile seitlich über ein Gebiet der benachbarten differenzierten Retina aus (Abb. G₁₅, S. 314, G₁₆, S. 315, G₁₉, S. 316) und wird so distal immer breiter, während die Sehnerveninsertion, soweit ihr am Modell distalwärts gefolgt werden kann, immer schmaler wird.

Mit dieser Ausbreitung der Pectenanlage über die differenzierten Teile der Spaltränder hängt auch teilweise eine andere Erscheinung an unseren Modellen zusammen, die auffallen muß: Während die Sehnerveninsertion in ihrem proximalen Anteil am höchsten ist und distalwärts immer niedriger wird, sehen wir bei der Pectenanlage gerade das entgegengesetzte Verhalten: sie nimmt in proximo-distaler Richtung kontinuierlich an Höhe zu. Zum Teil findet diese Inkongruenz ihre Erklärung in dem schon erwähnten Umstande, daß die Sehnerveninsertion distal in den innersten, undifferenzierten Randteilen der distal verhältnismäßig am stärksten eingebogenen Spaltränder vorwächst. Es hat diese Erscheinung aber noch einen anderen Grund. Was wir an unseren Modellen sehen und bisher hier immer als die Vorwölbung der Pectenanlage bezeichnet haben, das ist in seinem distalen Anteile nicht die Pectenanlage allein. Es liegt hier nämlich, wie erwähnt, die Pectenanlage distal ausgebreitet auf den hier verhältnismäßig am stärksten eingebogenen (differenzierten) Spalträndern und es lassen sich diese Gebilde im Modell nicht voneinander sondern. Und da die Einbiegung der Ränder in proximo-distaler Richtung stärker wird, so ist es klar, daß die aus Rändern und Pectenanlage bestehende, an den Modellen nur als Pectenanlage imponierende Vorwölbung ebenfalls distalwärts höher werden muß. Im übrigen erscheint uns tatsächlich die Pectenanlage im distalen Anteile im Vergleich mit dem entsprechenden Anteil der Sehnerveninsertion kräftiger entwickelt zu sein.

Wir haben früher gehört, daß die Sehnerveninsertion bei ihrem Vorwachsen distalwärts hauptsächlich den nasalen Spaltrand interessiert. Diesem Vorwachsen folgt dementsprechend auch die Pectenanlage, so daß diese zum größeren Teile im Bereiche des nasalen Spaltrandes entwickelt erscheint. Diese Verschiedenheit in der Ausbildung des Neuropecten im Bereiche des nasalen und des temporalen Spaltrandes geht in einem gewissen Stadium (G₈, 154^h) so weit, daß wir hier distal das Neuropecten ausschließlich entsprechend dem nasalen Spaltrand entwickelt finden, während der innerste Teil des temporalen noch die früher besprochene undifferenzierte Beschaffenheit aufweist (Abb. G₁₇, S. 315). Es ist also

hier die Entwicklung des Neuropecten im Bereiche des nasalen Spaltrandes der des temporalen vorausgeeilt. Später (Stadium G₉, 168^b) wächst auch im Bereiche des letzteren das Neuropecten vor. Hier ist jedoch dasselbe entsprechend der im temporalen Rande geringer ausgebildeten undifferenzierten Randzone weniger mächtig als nasal (vgl. Abb. G₁₉, S. 316). Dazu kommt, daß, wie beschrieben, der temporale Rand schwächer eingebogen ist als der nasale. Dementsprechend finden wir hier die Opticusinsertion distal in einem kleineren Teile sich auch ins Gebiet des temporalen Randes erstreckend und am Pecten distal eine Furche, welche dasselbe in einem mächtigeren nasalen und einem schwächeren temporalen Teil unvollständig scheidet (Abb. G₁₉). Man könnte diesen Vorgang in der Weise auffassen, daß wir hier distal ein in zwei getrennten Portionen vorwachsendes Neuropecten vor uns haben, von denen die weit mächtigere nasale Portion sich früher distalwärts entwickelt als die schwächere temporale. Die beschriebene Furche im distalen Teile der Pectenanlage in den letztgenannten Stadien entspräche demnach der Vereinigungsstelle dieser beiden Portionen. An der Opticusinsertion sieht man hier kein deutliches Kennzeichen dafür, daß sie sich aus zwei getrennten Portionen zu einer einheitlichen Insertion vereinigt hat. Eine solche Teilung der distalen Opticusinsertion haben wir indessen bei unserem jungen Stadium feststellen können, indem hier, wie erwähnt, eine deutlich markierte Furche den distalen Teil derselben in eine mächtigere nasale und eine schwächere temporale Portion unvollständig teilte (Abb. G₂, S. 303).

Wir haben erwähnt, daß an unserem jüngsten Stadium die noch völlig offstehende Augenbecherspalte von einem von Mesodermzellen begleiteten Gefäß durchzogen wird, welches aus einem Gefäßplexus ventral vom Augenbecher stammt. Beim Verschuß der Augenbecherspalte wird, wie ebenfalls schon hervorgehoben wurde, dieses Gefäß zum Teile in der Weise in den Augenbecher aufgenommen, daß es nunmehr die proximale Öffnung in schiefer Richtung durchsetzt und auf diese Weise in die Becherhöhle gelangt. Dabei lagert es sich der erwähnten Furche zwischen proximaler und distaler Öffnung ein und verläßt durch letztere die Becherhöhle (Abb. G₃, S. 303, GG). Der außerhalb des Augenbechers gelegene Teil des Gefäßes liegt dabei, bevor er in die Augenbecherhöhle eintritt, in jener Furche, welche die beiden ungleichen Portionen der distalen Opticusinsertion voneinander scheidet (Abb. G₃, S. 303). Bei älteren Stadien liegt dieser äußere Teil des Gefäßes in jener Furche, die an den Modellen den distalen Teil der Sehnerveninsertion an der temporalen Seite abzugrenzen scheint und in ihrer Fortsetzung bis zur proximalen Spalte reicht (vgl. Abb. G₇, S. 308), welche Furche aber, wie die Schnittbilder zeigen, in Wirklichkeit noch im Bereiche der Sehnerveninsertion liegt (Abb. G₉, S. 309, GG). Mit zunehmender Verlängerung der proximalen Spalte ändert sich nunmehr der Verlauf des Gefäßes durch die Spalte derart, daß es dieselbe jetzt nicht mehr ihrer ganzen Länge nach schief durchsetzt, sondern es verläuft an der ventralen Seite der Spalte außerhalb von ihr bis zu ihrem distalen Ende, wo es die Augenbecherhöhle betritt (GG in Abb. G₇, S. 308, G₁₁, S. 312). In derselben liegt das Gefäß jetzt nicht mehr in jener Furche der Innenwand, die proximale und distale Öffnung verbindet, sondern zieht anfangs geradlinig wie eine Sehne

(vgl. Abb. G₁₂, S. 312 GG), später in einem Bogen zur distalen Öffnung (vgl. Abb. G₁₃, S. 316).

Die proximale Spalte wird, sobald sie eine gewisse Länge erreicht hat, ihrer ganzen Länge nach von einer Mesoderm-lamelle durchzogen, welche mit dem Mesoderm ventral vom Augenbecher zusammenhängt und ein Stück weit frei in die Becherhöhle hineinragt (Abb. G₁₀, S. 310). Entsprechend der schiefen Richtung der Spalte von nasal außen nach temporal innen hat auch die Lamelle eine Neigung temporalwärts (vgl. Abb. G₁₀, S. 310). Mit dem Vorwachsen des Neuropecten in proximo-distaler Richtung und dem im Zusammenhang damit erfolgenden Verschluß der Spalte verschwindet nach und nach die Mesoderm-lamelle ebenfalls in proximo-distaler Richtung. Sobald dieser Verschluß bis zum distalen Ende der Spalte fortgeschritten ist, ist auch die Mesoderm-lamelle vollkommen verschwunden. Auch das Gefäß wird dabei früher oder später atrophisch (vgl. Abb. G₁₄, S. 314) und verschwindet mit seinem frei durch die Becherhöhle ziehenden Teile. Im Zusammenhang damit legen sich die Ränder der distalen Öffnung aneinander. Diese Stelle bleibt jedoch auch in dem ältesten untersuchten Stadium erkennbar. Sie markiert sich als zwei, mit ihren Innenseiten dicht aneinander liegenden Lippen, an deren nach auswärts gewendeten Rändern sich das retinale Blatt in das Pigmentblatt umschlägt (Abb. G₂₀, S. 318).

Zusammenfassung der Hauptresultate.

Ausgangspunkt unserer Untersuchung bildet für jede Art ein Stadium, bei welchem die Becherspalte noch ihrer ganzen Länge nach offen steht (AS in Abb. Po₁, S. 236, Abb. A₁, S. 260, Abb. G₁, S. 302).

Diese reicht hier bei allen Arten mit ihrem proximalen Ende bis an die Insertion des Becherstiels (S) heran, die sich am Übergange der proximalen in die ventrale Wand des Augenbechers befindet. Distal gehen die Spaltränder ohne scharfe Grenze divergierend in den Pupillarrand über. Die Becherspalte wird überall von einem von Mesodermzellen begleiteten Gefäß durchzogen, welches wir Glaskörpergefäß nennen (primitive Augenbecherarterie Froriep Abb. Po₂, S. 236, GG). Es stammt aus einem Gefäßplexus, der sich im Mesenchym ventral vom Augenbecher ausbreitet. Die ventrale Wand des Augenbechers verläuft gestreckt zur Pupillaröffnung, während die Seitenwände, besonders aber die dorsale Wand, gegen die Pupillaröffnung zu umgebogen sind, wodurch diese eine nach unten dezentrierte Lage bekommt.

Später finden wir bei allen untersuchten Arten die Becherspalte in ihrem mittleren und ihrem distalsten Teile geschlossen (Abb. Po₃, S. 237, Po₄, S. 237, A₆, S. 263). Als ihre Reste bleiben von ihr zwei kleine Öffnungen übrig, eine proximale (pÖ), welche dem proximalsten Teile der Becherspalte entspricht und daher unmittelbar vor der Stielinsertion liegt, und eine distale, unweit des Pupillarrandes gelegene (d Ö). Entsprechend der Tatsache, daß sich die Ränder der Becherspalte beim Verschluß mehr oder weniger nach innen gegen die Becherhöhle zu einbiegen, finden wir die Verschlußstelle durch je eine Furche an der Außen-

seite (Fa) und an der Innenseite (Fi) des Augenbechers markiert, welche die beiden Öffnungen verbinden.

Bei den verschiedenen Arten verschieden stark ausgesprochen, finden wir im Bereiche der verschlossenen Spalte den nasalen Rand stärker nach innen zu umgebogen als den temporalen, was sich je nach der verschiedenen Formation der Ränder als ein stärkeres Hervortreten desselben an der Außen- und an der Innenseite des Augenbechers geltend macht.

Wie dieser partielle Verschuß der Becherspalte mit der Zurücklassung der genannten beiden Öffnungen in seinen einzelnen Phasen erfolgt, konnte bei *Anas* und teilweise auch bei *Podiceps* genauer verfolgt werden.

Die Ränder der Becherspalte nähern sich einander in einem mittleren Abschnitte (Abb. A₁, S. 260) und lagern sich aneinander (Abb. A₂, S. 260), wodurch die Spalte sich hier schließt. Von derselben bleiben dabei zwei Teile zurück, die genannte proximale Öffnung (p Ö) und eine winkelförmige Einkerbung des Pupillarrandes (EK). Die Ränder der letzteren nähern sich immer mehr einander (Abb. A₃, S. 261), wodurch der Winkel zwischen ihnen immer spitzer wird, und gelangen schließlich nahe dem Pupillarrand zum Verschuß (Abb. A₅, S. 262, A₆, S. 263). Dadurch entsteht die früher genannte distale Öffnung. Es bleibt noch eine kleine Einkerbung im Pupillarrand zurück, die sich später ausgleicht (EK in Abb. A₅, S. 262, Po₃, S. 237 und Po₄, S. 237). Mit fortschreitender Entwicklung krümmt sich auch die ventrale Wand immer mehr gegen die Pupillaröffnung ein, wobei die dezentrierte Lage derselben weniger ausgesprochen wird. Diese nach abwärts dezentrierte Lage scheint jedoch lange beibehalten zu werden.

Während die Augenbecherspalte in der geschilderten Weise unter Zurücklassung der beiden genannten Öffnungen zum Verschlusse kommt, wird das von Mesodermzellen begleitete Glaskörpergefäß zum Teile in die Becherhöhle aufgenommen in der Weise, daß es nunmehr den Augenbecher durch die proximale Öffnung betritt, an der Innenseite in der genannten hier befindlichen Furche zwischen proximaler und distaler Öffnung zur letzteren verläuft und durch dieselbe die Becherhöhle wieder verläßt (GG in Po₆, S. 239, G₂, S. 303, A₈, S. 266).

In der nächsten Periode der folgenden Entwicklung nimmt die proximale Öffnung kontinuierlich bedeutend an Länge zu und wird dabei zu einer in proximo-distaler Richtung verlaufenden langen Spalte umgewandelt (p Ö in Abb. A₉, S. 265, A₁₀, S. 265, G₄, S. 305, G₅, S. 305, G₈, S. 308, Pa₂, S. 287), welche wir aus später zu erörternden Gründen die embryonale Papillenöffnung nennen wollen. Die Verlängerung derselben geschieht in distaler Richtung, während sie gleichzeitig von proximal her verschlossen wird, ein Vorgang, welcher in Zusammenhang mit der Entwicklung der Sehnerveninsertion und des Pecten steht und später genauer geschildert werden wird. In gewisser Beziehung kann man von einer Verlängerung der Papillenöffnung auch in proximaler Richtung sprechen. Näheres darüber siehe später.

Die Ränder der verlängerten embryonalen Papillenöffnung werden mit zunehmender Entwicklung gegen die Augenbecherhöhle eingebogen (Abb. G₁₀,

S. 310 und Pa₅, S. 290, vgl. auch Abb. G₅, S. 305 und G₁₂, S. 312). Durch diese Einbiegung entsteht an der Außenseite des Augenbechers eine langgestreckte Einsenkung, in deren Tiefe die Öffnung zu liegen kommt. Die Einbiegung betrifft zuerst den nasalen Rand und ist in diesem stärker ausgesprochen (Abb. G₆, S. 306, Abb. G₁₀, S. 310 r und Abb. Po₁₀, S. 243 l, Abb. G₁₂, l S. 312). Mit fortschreitender Entwicklung wird die Einbiegung an beiden Rändern distal stärker ausgesprochen als proximal, was sich bei den verschiedenen Arten mit verschiedener Stärke geltend macht. Durch diese Formation ihrer Ränder bekommt die Öffnung eine schiefe Richtung, so daß sie die Becherwand von nasal außen nach temporal innen durchsetzt (Abb. A₁₂, S. 268, Abb. G₆, S. 306, Abb. G₁₀, S. 310 und Abb. Po₁₀, S. 243). (Dieselbe schiefe Richtung zeigt bei Podiceps die ganze noch offenstehende fötale Augenbecherspalte.)

Eine gewisse, zunächst der Papillenöffnung gelegene Zone ihrer beiden eingebogenen Ränder weist bei allen untersuchten Arten eine besondere histologische Beschaffenheit auf (Abb. A₁₂, S. 268, Abb. Pa₅, S. 290 und Po₁₀, S. 243). Der Unterschied dieser Zone der übrigen Retina gegenüber tritt in einem Stadium hervor, wo die beiden Retinablätter sonst einen gewissen Differenzierungsgrad erreicht haben, nämlich dann, wenn die Zellen des äußeren Blattes flach und pigmenthaltig geworden sind und die Zellen des inneren Blattes sich in radiären Reihen angeordnet haben. Wir finden nämlich, daß die Zellen in einer der Papillenöffnung zunächst gelegenen Zone ihrer beiden Ränder den Differenzierungsprozeß der übrigen Retina nicht mitmachen, sondern auf einem Entwicklungsstadium verharren, welches in frühen Stadien die Zellen in dem ganzen äußeren und inneren Retinablatt aufwiesen. Es endigt der Sehventrikel beiderseits in einer gewissen Entfernung von der Öffnung und das differenzierte äußere und innere Blatt gehen in eine Zone über, deren Zellen außen hochzylindrisch und pigmentfrei sind, während sie innen eine unregelmäßige Anordnung zeigen, Verhältnisse, wie sie in jungen Stadien innerhalb aller Zellen des Pigment- bzw. des Retinablattes der Retina vorhanden sind. Diese undifferenzierte Zone nimmt am nasalen Rande stets ein größeres Gebiet ein als am temporalen. Wie später näher gezeigt werden wird, dienen die undifferenzierten Randzonen der Papillenöffnung als Bahn für die von der Nasal- und der Temporalseite aus der Retina zur Sehnerveninsertion ziehenden Nervenfasern sowie für die sich aus der letzteren entwickelnde Pectenanlage.

Die langgestreckte embryonale Papillenöffnung wird bei allen untersuchten Arten mit Ausnahme von Podiceps von einer mehr oder weniger mächtigen Mesoderm-lamelle (Me in Abb. A₁₂, S. 268, Abb. G₁₀, S. 310, A₁₃, S. 269, und A₁₄, S. 270, durchsetzt, welche mit dem Mesoderm ventral vom Augenbecher zusammenhängt und sich mehr oder weniger weit frei in den Glaskörperraum hinein erstreckt. Entsprechend der schiefen Richtung, in der die embryonale Papillenöffnung die Wand durchsetzt, ist auch die sie durchziehende Mesoderm-lamelle mit ihrem frei in den Glaskörperraum hineinragenden Teil temporalwärts geneigt. Mit Ausnahme von Podiceps, wo das Glaskörpergefäß die

Papillenöffnung ihrer ganzen Länge nach in schiefer Richtung durchsetzt (GG in Abb. Po₇, S. 241 und Po₁₂, S. 245), betritt es bei allen untersuchten Arten den Augenbecher durch das distale Spaltende (GG in Abb. A₁₃, S. 269 und A₁₄, S. 270, G₇, S. 308, G₈, S. 308, G₁₁, S. 312, G₁₂, S. 312 und Pa₂, S. 287).

Es soll nunmehr auf die Entwicklung des Becherstiels und der Sehnerveninsertion eingegangen werden, so wie sich diese Gebilde an unseren Modellen präsentieren. Der an unseren jüngsten Stadien kurze, plumpe und vollkommen hohle Becherstiel (S in Abb. Po₁, S. 236, A₁, S. 260, A₂, S. 260 und G₁, S. 302) inseriert, wie schon erwähnt wurde, an der Grenze zwischen proximaler und ventraler Wand mit annähernd querovaler Ansatzfläche. Mit fortschreitender Entwicklung streckt sich der Becherstiel in die Länge und wird dabei relativ schmal (S in Abb. A₃, S. 261, A₅, S. 262, seine Ansatzfläche wird rundlich und bekommt später allmählich eine längsovale Form (S in Abb. A₆, S. 263). Diese Formveränderung der Ansatzfläche steht, wie später ausgeführt werden wird, im Zusammenhang mit dem Zuwachsen von Nervenfasern aus der Retina und mit einer allmählichen Substitution des Becherstiels durch die letzteren.

Die Anlage der Sehnerveninsertion wächst in den folgenden Stadien kontinuierlich distalwärts in die Länge. Sie bildet an der Außenseite des Augenbechers einen Wulst, der proximal am höchsten und breitesten ist und sich distalwärts immer mehr verschmälert und abflacht (S in Abb. Po₇, S. 241, Po₁₂, S. 245, A₉, S. 265, A₁₃, S. 274, G₁, S. 305, G₇, S. 308, G₁₁, S. 312). Bei den untersuchten Arten mit Ausnahme von *Podiceps* finden wir in einem frühen Stadium dieser Verlängerung den Wulst der Sehnerveninsertionsanlage distal durch eine Furche unvollständig in zwei Teile geteilt (vgl. Abb. G₂, S. 303), von denen der nasale immer bedeutend mächtiger ist als der temporale. Später scheint der Wulst der Sehnerveninsertionsanlage an den Modellen einheitlich zu sein (ist es aber nicht in Wirklichkeit, wie die Schnittbilder zeigen; siehe später) und endet mit einer lang ausgezogenen Spitze am proximalen Ende der Papillenöffnung.

Mit dieser Umgestaltung der Sehnerveninsertionsanlage wird ihre Ansatzfläche am Augenbecher zu einem distalwärts sich immer mehr verlängernden Oval, welches distal mit einer lang ausgezogenen Spitze endigt.

Der Wulst der Sehnerveninsertionsanlage liegt mit seinem größeren distalen Teile in einer Einsenkung, welche sich distalwärts direkt in die schon erwähnte Einsenkung fortsetzt, die durch die Einbiegung der Ränder der Papillenöffnung zustande gekommen ist und in deren Tiefe sich die letztere öffnet. Der Wulst der Sehnerveninsertionsanlage wird an seiner temporalen und an seiner nasalen Seite von je einer Furche begrenzt, von denen die temporale eine direkte Fortsetzung der genannten Einsenkung in proximaler Richtung darstellt. Diese temporale Begrenzungsfurche der Sehnerveninsertion entspricht bei den untersuchten Arten mit Ausnahme von *Podiceps* jener erwähnten Furche, welche bei diesen Arten (ausgen. *Podiceps*) in jüngeren Stadien den Wulst der Sehnerveninsertion distal in eine größere nasale und eine kleinere temporale Portion unvollständig teilt. Wie die Schnittbilder zeigen, entspricht der an den Modellen hervortretende Wulst hier in den älteren Stadien in der Tat nur seinem nasalen Abschnitte, während der temporale mit fortschreitender Entwicklung relativ so schwach

wird, daß er an den Modellen nicht hervortritt, sich jedoch im Schnittbilde nachweisen läßt (Abb. A₁₁, S. 267, Abb. G₉, S. 309). (Bei Podiceps entspricht die Furche an der temporalen Seite tatsächlich der temporalen Grenze der Sehnerveninsertionsanlage, vgl. Abb. Po₉, S. 242 und Po₁₁, S. 244, so wie dies mit der nasalen Furche auch bei den anderen Arten der Fall ist.) Da sich die Papillenöffnung mit fortschreitendem Längenwachstum der Sehnerveninsertionsanlage allmählich immer mehr verkürzt, so gewinnt man bei der Betrachtung der Modelle die Auffassung, daß die Sehnerveninsertion distal in dieser Einsenkung, in deren Grund die Papillenöffnung sich befindet, und in der Papillenöffnung selbst vorwächst, wobei gleichzeitig diese letztere sich schließt. Für die Auffassung, daß die Sehnerveninsertion tatsächlich in der Spalte vorgewachsen ist, spricht der Umstand, daß der Wulst der Sehnerveninsertionsanlage der nasalen Wand der besagten Einsenkung angelagert ist, entsprechend der Tatsache, daß die Papillenöffnung die Wand des Augenbeckers in schiefer Richtung von nasal außen nach temporal innen durchsetzt.

In späteren Stadien scheint an unseren Modellen die Sehnerveninsertionsanlage nicht bis zur proximalen Spalte zu reichen (Abb. G₇, S. 308). In Wirklichkeit reicht sie aber, wie die Schnittbilder zeigen (Abb. A₁₆, S. 272, Abb. G₁₅, S. 314), auch hier bis an diese heran, nur liegt sie distal so tief zwischen den, wie erwähnt, hier besonders stark eingebogenen Rändern der Papillenöffnung eingebettet, daß sie an den Modellen nicht als Wulst hervortreten kann.

Das in unsere Modelle mitaufgenommene Endstück der Sehnervenanlage ist bei den älteren Stadien überall mehr oder weniger nasalwärts umgebogen (Abb. Po₇, S. 241, Po₁₂, S. 245, Abb. G₇, S. 308, G₁₁, S. 312).

Es soll nun darauf eingegangen werden, wie sich die Substitution des Becherstiels durch die Sehnervfasern und die Entwicklung der Sehnerveninsertion auf den histologischen Schnittbildern verfolgen läßt.

Der Insertion des Becherstiels entspricht in frühen Stadien an der Innenseite des Augenbeckers eine auch an einem Teil der Modelle hervortretende Einsenkung (Ei in Abb. A₄, S. 261, A₇, S. 263, Pa₁, S. 285), welche sich distalwärts direkt in die Papillenöffnung fortsetzt. Die Retinazellen im Bereiche dieser Einsenkung zeigen einen eigentümlichen, von den Zellen der übrigen Retina abweichenden Charakter. Sie liegen locker und lassen Lücken und Spalten zwischen sich frei, welche durch Fortsätze überbrückt sind, mittels derer diese Zellen miteinander anastomosieren. An der Limitans interna endigen sie mitunter mit Radiärfaserkegeln.

Die ersten Nervenfasern, welche sich in der proximalen Retinawand differenzieren, nehmen ihren Weg zum Becherstiel durch die Wand dieser Einsenkung (NF in Abb. A₁, S. 261, und in Abb. Po₅, S. 238). Im Bereiche des Becherstiels gelangen sie an die ventrale Seite der ventralen Wand in einen daselbst befindlichen schmalen Randschleier. Mit fortschreitender Zunahme dieser Fasern bilden dieselben entlang der epithelialen Anlage der ventralen Stielwand ein immer dickeres Lager. Dadurch wird die ventrale Wand in ihrer Gänze verdickt und das immer enger werdende Stiellumen dorsalwärts verschoben. Entsprechend dem Einwachsen der Nervenfasern in den Becherstiel von distal her schließt sich sein Lumen in disto-proximaler Richtung unter Zurücklassung eines

taschenförmigen Restes dorsal am Übergang des Stiels in den Augenbecher; dieser Rest bleibt lange Zeit bestehen, verschwindet aber schließlich völlig. Nachdem sich das Stiellumen durch Anlagerung der ventralen Wand an die dorsale geschlossen hat, kommen auch die epithelialen Wände desselben allmählich vollkommen zum Verschwinden.

Wir können also in einer Periode der Entwicklung des Sehnerven an demselben eine epitheliale Anlage unterscheiden, welche nichts anderes darstellt als eine epitheliale Verbindung zwischen Augenbecher und Diencephalon, also den ursprünglichen Becherstiel präsentiert, und eine neurofibrillär-gliöse. Die erstere ist anfangs allein vorhanden. Später ersetzt die letztere in der eben beschriebenen Weise die erstere und nimmt dabei allmählich vollkommen ihren Platz ein, so daß also die primäre, epitheliale Anlage des Sehnerven durch eine neurofibrillär-gliöse substituiert wird.

Mit fortschreitender Ausbildung der Nervenfaserschicht der Retina über einen größeren Teil derselben verlaufen die Nervenfasern in zwei Portionen, einer nasalen und einer temporalen, zur Sehnerveninsertion (NF in Abb. Pa₃, S. 288). An der Vereinigungsstelle dieser beiden Portionen lassen sie eine Einsenkung zwischen sich frei (Ei in Abb. Pa₃), welche eine direkte Fortsetzung der früher erwähnten, der Becherstielinserion entsprechenden Einsenkung an der Innenseite des Augenbeckers in distaler Richtung darstellt. Indem sich die neugebildeten Nervenfasern bei ihrem Verlaufe zur Sehnerveninsertion immer distal an die schon ausgebildeten Fasern anschließen, wächst einerseits die genannten Einsenkung an der Innenseite, andererseits die Sehnerveninsertionsanlage an der Außenseite kontinuierlich distalwärts in die Länge (Ei in Abb. Pa₂, S. 287). Offenbar entspricht diese Einsenkung der *Excavatio physiologica papillae n. optici* bei Säugetierembryonen, welche bei Vögeln, dem langgestreckten Sehnerveneintritt bei diesen entsprechend, ebenfalls eine langgestreckte Form hat. Bei ihrem Verlaufe aus der Retina zum Opticus benützen die Nervenfasern die früher beschriebenen, undifferenzierten Partien der Ränder der embryonalen Papillenöffnung als Bahn, wobei die nasale Nervenfaserportion durch die nasale, die temporale durch die temporale Zone des betreffenden Randes ihren Weg nimmt. Bei dieser Passage der Nervenfasern werden die beiden Randzonen offenbar so verdickt, daß sie zur Aneinanderlagerung und Verschmelzung kommen, wodurch die Papillenöffnung selbst von proximal her fortschreitend längs einer immer größeren Strecke zum Verschluß kommt. Entsprechend der Tatsache, daß diese undifferenzierten Teile der Spaltränder als Bahn für die Nervenfasern dienen, finden wir im Bereiche der geschlossenen Spalte dieselben verschwunden und die Sehnerveninsertion direkt an die differenzierte Retina grenzen (vgl. Abb. A₁₅, S. 271, G₉, S. 309, G₁₃, S. 313, Pa₃, S. 288, Pa₄, S. 289 und Pa₇, S. 292). Es liegt die Annahme nahe, daß die Zellen dieser undifferenzierten Randpartien nach ihrer Aufnahme in die Sehnerveninsertionsanlage daselbst in Gliazellen umgewandelt werden.

Von den beiden aus der Retina zum Sehnerven ziehenden Nervenfaserportionen ist, bei verschiedenen Arten verschieden stark, aber überall merkbar, die nasale Portion kräftiger als die temporale (vgl. Abb. Po₁₁, S. 244, Pa₇, S. 292, Pa₉, S. 295, G₉, S. 309). Dem entspricht die schon hervorgehobene Tatsache, daß die undifferenzierte Randzone an der Nasalseite der Papillenöffnung überall kräftiger ausgebildet ist als an der Temporalseite (vgl. Abb. A₁₂, S. 268, G₁₀, S. 310, Po₁₀, S. 243, Pa₅, S. 290).

Wir haben bisher immer von einer Verlängerung der Papillenöffnung in distaler Richtung gesprochen. Denkt man jedoch an die beschriebene Substitution des unmittelbar proximal von dieser Öffnung gelegenen Becherstiels durch die Sehnervenfasern, so läßt sich dieser Vorgang auch in der Weise auffassen, daß sich die Papillenöffnung auch proximalwärts über das Gebiet des Becherstiels ausgedehnt hat, daß jedoch dieser ihr proximalster Teil sogleich von einwachsenden Nervenfasern ausgefüllt wird, so daß dieser Teil der Öffnung in der Tat nur virtuell ist. Schließt man sich dieser Auffassung an, dann benützen tatsächlich sämtliche Nervenfasern diese Öffnung als Durchgangspforte bei ihrem Verlauf aus der Retina zum Sehnerven. Aus diesem Grunde haben wir diese Öffnung „embryonale Papillenöffnung“ genannt, obgleich eine „Papilla nervi optici“ in des Wortes eigentlicher Bedeutung bei Vögeln nicht vorkommt, da der Sehnerveneintritt mit dem Niveau der Retina in seiner Umgebung in gleicher Höhe liegt.

Die Entwicklung des Pecten geht in der mehrfach erwähnten Einsenkung (Ei in Abb. A₄, S. 261, Pa₁, S. 285 und Pa₃, S. 288 vor sich, die wir als ein Homologon der embryonalen Papillenexcavation bei Säugetieren erkannt haben.

Wenn diese Einsenkung eine gewisse Länge erreicht hat — bei verschiedenen Arten früher oder später — können wir beobachten, daß sich aus der Sehnerveninsertionsanlage Gliazellen zwischen den hier einstrahlenden zellfreien Nervenfasern gegen die besagte Einsenkung hin vorschieben (Abb. Pa₃, S. 288). Sie erreichen den Grund derselben, füllen sie teilweise aus und bilden alsbald einen an den Modellen langgestreckten, im Querschnitt hügel förmigen Wulst, der sich, anfangs nur unbedeutend in die Becherhöhle erhebt (Pe in Abb. Po₈, S. 241, A₁₀, S. 265, Abb. G₅, S. 305, Po₉, S. 242, Po₁₁, S. 244, Pa₄, S. 289). Dieser Wulst stellt die erste Anlage des Pecten dar. Er besteht ausschließlich aus Gliazellen, welche aus der Sehnervenanlage in die besagte Einsenkung sich hineingeschoben haben. Das Pecten ist also in seiner ersten Anlage ein Differenzierungsprodukt der Sehnerveninsertion und läßt sich auch anfangs basal nicht scharf von derselben abgrenzen. Die Pectenanlage kommt entsprechend der ganzen Länge der Sehnerveninsertion zur Ausbildung und entspricht ihr daher in Länge und Richtung an der Innenseite des Augenbeckers vollkommen (über gewisse, nur scheinbare Abweichungen von diesem Verhältnisse s. später). Wir können demnach Sehnerveninsertion und Pecten zu einem einheitlichen morphologischen Begriff zusammenfassen, und wir nennen sie mit einem gemeinsamen Namen Neuropecten.

Das Neuropecten — also Pectenanlage und Sehnerveninsertion — wächst mit fortschreitender Entwicklung distalwärts

vor, wobei auch das Pecten ebenso wie die Sehnerveninsertion die undifferenzierten Ränder der Papillenöffnung als Leitbahn bei seinem Vorwachsen distalwärts benützt. Da die Einbiegung der Spaltränder, in deren undifferenzierten Randportionen das Vorwachsen des Neuropecten erfolgt, distal — wohl bei den verschiedenen Arten verschieden stark, aber überall merklich — stärker ausgesprochen ist als proximal, so kommt das Neuropecten mit seinem distalen Teile immer tiefer zwischen die differenzierten Ränder zu liegen. Dies hat zur Folge, daß an unseren Modellen die Sehnerveninsertion, wie erwähnt, distal nicht mehr sichtbar ist (vgl. Abb. G₇, S. 308), während die Pectenanlage distalwärts bis zu ihrem Ende an Höhe zuzunehmen scheint (vgl. Pe Abb. G₈, S. 308, G₁₂, S. 312, G₁₄, S. 314, G₁₈, S. 316 und Pa₆, S. 291, was sich so erklärt, daß der auf den Modellen hervortretende Wulst, wie die Schnittbilder zeigen, distal aus den eingebogenen differenzierten Rändern mit dem auf ihnen aufgelagerten Neuropecten besteht (vgl. Abb. A₁₅, S. 271, A₁₆, S. 272, A₁₇, S. 272, G₁₄, S. 314, G₁₅, S. 314, G₁₆, S. 315 G₁₇, S. 315). Entsprechend der schiefen Richtung von nasal außen nach temporal innen, in welcher die Papillenöffnung die Wand durchsetzt, bekommt auch das in ihren Rändern vorwachsende Neuropecten eine dementsprechende Schiefstellung, die dadurch zum Ausdruck kommt, daß sein äußerer Anteil, die Sehnerveninsertion, wie schon erwähnt, der nasalen Wand der durch die eingebogenen Ränder der Papillenöffnung entstandenen Einsenkung zu liegen kommt, während sein innerer Anteil, die Pectenanlage, mehr oder weniger stark temporalwärts geneigt ist. In dieser Weise wächst das Neuropecten in den Rändern der langgestreckten Papillenöffnung immer weiter distalwärts vor, wobei diese gleichzeitig in diesem Gebiete zum Verschuß kommt. Die undifferenzierten Randteile sind in dem Gebiete, wo das Neuropecten vorgewachsen ist verschwunden, und dieses grenzt beiderseits überall an die differenzierte Retina. Mit diesem Einwachsen des Neuropecten in die undifferenzierten Randteile wird die Einbiegung der Ränder der Papillenöffnung immer geringer und gleicht sich in späteren Entwicklungsstadien vollständig aus. Distalwärts konnten wir an unserem Material das Neuropecten nicht scharf abgrenzen, sondern es ging dieses stets ohne scharfe Grenze in die undifferenzierten Randpartien des noch offestehenden Teils der Papillenöffnung über¹⁾).

Dieses Vorwachsen des Neuropecten in den Rändern der Papillenöffnung findet bis an ihr distales Ende statt, wo es seine Grenze hat.

Während dieses Vorwachsens distalwärts macht die Pectenanlage gewisse Formveränderungen durch. Aus der anfangs flachen Vorwölbung wird mit fortschreitender Entwicklung ein an Höhe immer mehr zunehmender Grat, dessen Wände steil zur ventralen Becherwand abfallen (Pe in Abb. Po₁₃, S. 246, Po₁₅, S. 249, Pa₆, S. 291, A₁₉, S. 274, G₁₄, S. 314, G₁₈, S. 316). Später — soweit wir der Entwicklung dieses Gebildes hier gefolgt sind — wird, wie die Modelle zeigen, der innere, frei in die Becherhöhle hineinragende Teil der Pecten-

¹⁾ Vielleicht wäre eine solche schärfere Abgrenzung an einem dünner geschnittenen und mit spezifischen Nervenfärbungs- resp. Gliafärbungsmitteln behandelten Material möglich gewesen, welches uns jedoch nicht zur Verfügung stand.

anlage in einer schmalen, temporalwärts geneigten Platte umgewandelt, welche einem basalen, breiteren, gratförmigen Teile aufsitzt (Abb. A₂₁, S. 277).

Während dieser Formentwicklung der Pectenanlage macht dieselbe, was ihre Histogenese anbelangt, folgende Veränderungen durch.

Mit fortschreitender Entwicklung grenzt sich die Pectenanlage durch das Einwachsen kernfreier Nervenfasern aus der Retina in die Sehnerveninsertion immer schärfer basal gegen diese ab (Abb. A₁₅, S. 271, G₁₃, S. 313). Die zu Beginn der Entwicklung in der ganzen Anlage ungefähr gleich dicht liegenden Gliazellen (Abb. G₉, S. 309, G₁₃, S. 313), ordnen sich später an der der Becherhöhle zugewendeten Pectenoberfläche epithelartig an (Abb. A₁₁, S. 267, A₁₅, S. 271), während sie im Innern der Anlage ein mehr lockeres Gefüge bekommen. Es entstehen hier Lücken und Spalten zwischen den Zellen (Abb. Po₁₅, S. 249), welche durch Ausläufer derselben überbrückt sind, mittels welcher sie miteinander anastomosieren. Bei der Umgestaltung des oberen Teils der Pectenanlage in eine schmale Platte wird dieselbe fast ausschließlich von den epithelialen Zellen gebildet, welche einen mehr oder weniger breiten Spaltraum zwischen sich fassen, in welchem mitunter spärliche, unregelmäßig geformte Zellen liegen [Abb. Pa₉, S. 295¹⁾]. Dieser plattenförmige Anteil sitzt, wie wir gehört haben, einem breiteren basalen auf (Abb. A₂₀, S. 275), welcher an seiner freien Oberfläche die gleichen, epithelialen Zellen trägt wie der plattenförmige Anteil, während sein Inneres von den unregelmäßig geformten ästigen Zellen erfüllt ist, aus denen früher die ganze Pectenanlage in ihrem Innern bestand.

Die Entwicklung des basalen Pectengefäßes (APe) konnte wegen der Dünne seiner Wand und der Blutarmut der Embryonen nur bei ein paar Arten und auch hier nur unvollständig gefolgt werden. Es gelangt hier (Podiceps [Abb. Po₁₇, S. 251], Anas [Abb. A₂₀, S. 275], im Anschluß an eine die Sehnerveninsertion durchsetzende Mesodermmlamelle (Me) an seinen späteren Bestimmungsort an der Pectenbasis, wo es verbleibt, während die Mesodermmlamelle sich zurückbildet und verschwindet. Soweit wir beurteilen konnten, hat dieses Gefäß zu dem früher erwähnten Glaskörpergefäß keine Beziehung.

Dem weiteren Verlaufe der Pectenentwicklung wurde, da derselbe außerhalb des Rahmens dieser Arbeit fällt, nicht gefolgt.

Bei allen untersuchten Arten gelangen wir also zu einem Endstadium von vollkommen homologer Beschaffenheit. Die Papillenöffnung ist durch das distalwärts vorwachsende Neuropecten bis an ihr distales Ende verschlossen, und das Neuropecten reicht distalwärts ebenso weit wie die proximale Spalte vorher. Sein distales Vorwachsen hat damit sein Ende erreicht. Entsprechend der schiefen Richtung von nasal außen nach temporal innen, in welcher die Papillenöffnung die Becherwand durchsetzte, bekommt auch das in ihren Rändern vorgewachsene Neuropecten die gleiche Schiefstellung: sein äußerer Teil, die Sehnerveninsertion, kommt an die nasale Wand der Einsenkung zu liegen, welche durch die Einbiegung der Ränder der früheren Papillenöffnung gegen die Augenbecherhöhle entstanden

¹⁾ Inwieweit die erwähnten Lücken und dieser Spaltraum artefizieller Natur sind, kann nicht mit Sicherheit beurteilt werden; sie finden sich jedoch bei allen untersuchten Arten in einem gewissen Entwicklungsstadium und verschwinden später.

ist, während sein innerer Anteil, die Sehnerveninsertion, mehr oder weniger stark temporalwärts geneigt ist. Das Neuropecten grenzt überall an die differenzierte Retina, und die undifferenzierte Randzone, in der sein Vorwachsen erfolgt ist, ist völlig in dasselbe aufgegangen. Der restliche differenzierte Teil der Ränder, zwischen welchen das Neuropecten gelegen ist, ist bei unseren Endstadien noch mehr oder weniger stark gegen die Becherhöhle zu eingebogen. Diese Einbiegung gleicht sich, wie wir festgestellt haben, unter der späteren Entwicklung immer mehr aus.

Wie wir gehört haben, wird die Papillenöffnung bei allen untersuchten Arten mit Ausnahme von Podiceps von einer Mesodermmlamelle durchsetzt (Me in Abb. A₁₂, S. 268, A₁₃, S. 269, G₁₀, S. 310), welche von verschiedener Stärke ist und sich verschieden weit frei in die Becherhöhle erhebt. Bei Podiceps findet sich eine solche Mesodermmlamelle nicht vor. Außerdem wird sie von dem Glaskörpergefäß GG durchzogen. Bei Podiceps passiert dieses, von Mesodermzellen begleitet, die Öffnung schief ihrer ganzen Länge nach (GG in Abb. Po₇, S. 241, Po₈, S. 241, Po₁₂, S. 245 und Po₁₃, S. 246), bei den übrigen erst an ihrem distalen Ende (GG in Abb. A₁₃, S. 269, G₈, S. 308, G₁₂, S. 312, G₁₈, S. 316). Bevor dieses Gefäß die Becherhöhle betritt, verläuft es an der Außenseite des Augenbechers in der erwähnten Furche an der temporalen Seite der Sehnerveninsertionsanlage distalwärts bis zur Papillenöffnung (GG in Abb. Po₇, S. 241, Po₁₂, S. 245, G₇, S. 308 und G₁₁, S. 312 und bei allen Arten außer bei Podiceps an der Außenseite des Augenbechers in der Einsenkung zwischen den eingebogenen Rändern der Papillenöffnung bis an ihr distales Ende weiter. Im Innern des Augenbechers nimmt das Glaskörpergefäß bei den einzelnen Arten einen etwas verschiedenen Verlauf, was dort näher beschrieben ist, zieht aber überall zur distalen Öffnung und verläßt durch dieselbe den Augenbecher.

Mit dem Vorwachsen des Neuropecten und dem gleichzeitigen Verschuß der Papillenöffnung verkürzt sich bei Passer und Gallus die Mesodermmlamelle in proximodistaler Richtung immer mehr. Etwas anders gestalten sich die Verhältnisse bei Anas, während bei Podiceps der die Papillenöffnung passierende Teil des Gefäßes immer weiter distalwärts verschoben wird. Hat das Vorwachsen das distale Ende der Papillenöffnung erreicht, so ist die Mesodermmlamelle überall vollkommen verschwunden. Gleichzeitig wird auch das hier hindurch ziehende Gefäß atrophisch und verschwindet ebenfalls mit seinem das Becherinnere passierenden Teile. Ein Rest der distalen Öffnung ließ sich jedoch bei sämtlichen Arten mit Ausnahme von Podiceps nachweisen als eine im Corpus ciliare gelegene Stelle in Form zweier dicht aneinander gepreßter, nach auswärts gewendeter Lippen, an deren Rändern sich das äußere in das innere Blatt des Augenbechers umschlägt (Abb. A₂₂, S. 277, G₂₀, S. 318 und Pa₁₀, S. 295).

Bezüglich näherer Details verweisen wir auf die bei den einzelnen Spezies gegebenen Zusammenfassungen und in letzter Hand auf die Beschreibung der Stadien.

Kritik früherer Untersuchungen.

Vergleicht man unsere hier vorgelegten Untersuchungsergebnisse mit den eingangs referierten Resultaten früherer Untersucher, und fragt man sich, wieso diese zu so unvollständigen und größtenteils unrichtigen Auffassungen über die hier in Frage kommenden Entwicklungsverhältnisse gelangten, so hat dies unserer Auffassung nach folgende Gründe.

Erstens wurden nahezu alle bisherigen Untersuchungen ausschließlich am Huhn vorgenommen, obgleich es bekannt ist, daß das Huhn ein verhältnismäßig ungünstiges Objekt für das Studium entwicklungsgeschichtlicher Vorgänge innerhalb der Vogelreihe ist — es nimmt hier eine ähnliche Stellung ein wie der Mensch unter den Säugetieren — indem sich hier oft komplizierende Abweichungen von dem allgemeinen Typus der Entwicklung bemerkbar machen, die das Verständnis erschweren. Dies gilt, wie wohl aus unserer Darstellung hervorgegangen sein dürfte, in hohem Maße auch für die uns hier interessierenden Entwicklungsvorgänge und wir glauben kaum, daß man zu einer klaren Vorstellung gelangen kann, wenn man seine Untersuchungen auf das Huhn beschränkt.

Zweitens hat sich kein einziger der Untersucher der Bornschen Plattenrekonstruktionsmethode bedient, sondern alle beschränkten sich auf das Studium von Schnittserien, meistens von solchen, die normal zur Längsrichtung der Becherspalte und des Pecten geführt waren. Ohne Rekonstruktionsmodelle ist es vollkommen unmöglich, ein klares Bild über den Verschluß der Becherspalte, über die Verlängerung der proximalen Öffnung und über die Art der Ausbildung der Sehnerveninsertion und des Pecten zu erhalten. Den Wert der Rekonstruktionsmethode Borns haben so zahlreiche Untersuchungen erwiesen, daß es überflüssig scheint, ihn hier nochmals zu betonen. Fast jede Untersuchung morphogenetischer Verhältnisse bleibt unvollständig, wenn sie sich nicht auf Rekonstruktionen stützt.

Außerdem geschah auch die Untersuchung der Schnitte vielfach nicht mit der nötigen Genauigkeit. Insbesondere wurde auf die histologische Zellstruktur des Schnittbildes zu wenig Gewicht gelegt, was daraus hervorgeht, daß Bernd nahezu ausschließlich und auch v. Hussen teilweise nur Umrisszeichnungen ihrer Schnitte abbilden.

Im speziellen wäre zu den referierten Arbeiten folgendes zu bemerken:

Das Material Bernds ist für eine eingehende Untersuchung viel zu klein. Von seinen zwölf Embryonen hat er überdies einige, welche „ungünstig“, d. h. nicht normal zur Längsrichtung der Becherspalte, bzw. des Pecten geschnitten waren, nur flüchtig in seine Untersuchungen mit einbezogen.

Dieses kleine, ausschließlich aus Hühnerembryonen bestehende und daher schon deswegen ungünstige Material hat Bernd außerdem unzureichend bearbeitet, sowohl vom morphogenetischen wie vom histogenetischen Standpunkte aus. Vom morphogenetischen deswegen, weil er, wie gesagt, nicht rekonstruiert hat. Sein „Schema der Pectenentwicklung“ (Stadium VII, S. 29) ist eine Gedankenrekonstruktion und trägt den Fehler der meisten derartigen Rekonstruktionen, daß es nämlich mit den tatsächlichen Verhältnissen nur in sehr geringem Grade übereinstimmt. Zwar vertröstet Bernd auf eine spätere, ausführlichere Darstellung, die auch Plattenrekonstruktionen hätte enthalten sollen — doch ist

er uns dieses Versprechen schuldig geblieben. Wenigstens konnten wir in der Literatur eine spätere Arbeit Bernds zu diesem Gegenstande nicht auffinden.

Auch vom histogenetischen Standpunkt aus ist Bernds Untersuchung sehr mangelhaft. Fast überall beschreibt er nur die äußeren Konturformen und bildet auch nur diese ab. Bei einem einzigen Stadium (VII) geht er auf den histologischen Bau etwas näher ein und bildet von diesem Stadium ein Schnittbild ab (Abb. 6). Auch vom Pecten des Stadiums VIII ist ein Schnittbild beigelegt (Abb. 7). Es muß jedoch die Richtigkeit dieser beiden Bilder stark in Zweifel gezogen werden.

Auf die genannten Ursachen sind wohl die zahlreichen Irrtümer Bernds zurückzuführen. Der Mangel an Rekonstruktionen bewirkte es, daß Bernd den Vorgängen bei dem Verschuß der Augenbecherspalte nicht folgen konnte und nicht erkannte, daß es nicht die noch offene Augenbecherspalte ist, durch welche sich das Mesoderm einschiebt, sondern die zu einer Spalte verlängerte proximale Öffnung. Obgleich Bernd bei seinen Stadienbeschreibungen tatsächlich auf den Verschuß der Augenbecherspalte zu sprechen kommt, erwähnt er von der distalen Öffnung kein Wort — was umso mehr verwundern muß, als Bernds Lehrer Nußbaum die Bildung derselben genau beschrieben und sie als einen Rest der Becherspalte richtig gedeutet hat.

Auf der unzureichenden histologischen Untersuchung seiner Objekte beruht die ganze unrichtige Auffassung Bernds von der Pectenbildung aus den „am Mesodermkeil emporgewachsenen und über demselben zusammengeschlossenen Augenspalträndern“. Bei genauerem Studium hätte es Bernd auffallen müssen, daß es sich im Bereiche der Ränder der noch offenen Spalte um ein anderes Gewebe handelt als im Bereiche der weiter proximal zur Entwicklung gekommenen Pectenanlage. Was Bernd (S. 32) über den histologischen Bau des neugebildeten Pecten sagt (Verlust des Pigments im äußeren, unregelmäßige Anordnung der Zellen im inneren Retinablatt) das bezieht sich in der Tat auf die innerste Zone der Ränder der proximalen Spalte, in die das Neuropecten später einwächst, wobei es sich jedoch nicht, wie Bernd glaubt, um eine sekundäre Veränderung der Retina- und Pigmentblattzellen, sondern um ein Erhaltenbleiben ursprünglicher Zustände handelt. Ferner hat Bernd die unregelmäßig angeordneten Zellen im Inneren der Pectenanlage bei älteren Stadien fälschlicherweise als Mesodermzellen gedeutet, während sie in Wirklichkeit nur besonders differenzierte Gliazellen sind. Das Mesoderm beteiligt sich, wie aus unserer Darstellung hervorgeht, am Aufbau des Pecten überhaupt nicht, und nur seine Gefäße sind mesodermaler Herkunft.

Die Abb. 6 und 7, die Bernd von seinen Schnittbildern bringt, können den tatsächlichen Verhältnissen wohl kaum entsprechen. In Abb. 6 befinden wir uns entweder noch im Gebiete der offenen Spalte — dann könnten aber die Spalt-ränder nicht so, wie Bernd sie zeichnet, verwachsen sein; oder das Neuropecten ist an dieser Stelle bereits in den Spaltbereich vorgewachsen; dann müßte aber dieser Schnitt ganz andere Strukturverhältnisse haben, als Bernd sie abbildet. Das letztere gilt bestimmt für Bernds Abb. 7, wo wir uns sicher schon im Bereiche der Pectenregion befinden, und wo Bernd die Zellen des Pecten ebenso zeichnet wie in den Rändern der offenen Spalte. Eine Opticusinsertionsanlage läßt dieser Schnitt völlig vermissen. Überhaupt läßt Bernd das Verhältnis zwischen Opticus-

stiel und Pecten völlig im unklaren. Es ist schwer begreiflich, wie wir uns eine Verlängerung des Opticusstieles distalwärts durch ein Verschmelzen des äußeren Blattes zu beiden Seiten der Spalte denken sollen, so, wie Bernd die Sache darstellt. Auf das Einwachsen der Opticusfasern geht er überhaupt nicht ein.

Wir glaubten die Arbeit Bernds so eingehend kritisieren zu sollen, da sie überall als Grundlage für die Darstellung der Pectenentwicklung angeführt wird und auch für die einzige ausführlichere Bearbeitung der Pectenentwicklung aus späterer Zeit, jene v. Husens, richtungsgebend war.

Die Arbeit v. Husens leidet teilweise unter den gleichen Mängeln wie Bernds Arbeit: auch sie untersuchte ausschließlich Hühnerembryonen und bediente sich nicht der Rekonstruktionsmethode. Doch ist ihr Material wesentlich größer (34 gegenüber Bernds 12 Stadien) und auch genauer histologisch untersucht. Trotzdem war es v. Husen nicht möglich, den Vorgängen beim Verschlusse der Augenbecherspalte richtig zu folgen. Auffallend ist es, daß v. Husen, wenn sie von den „zwei Verschlußgebieten der Augenbecherspalte“ spricht, auf den Verschuß derselben in dem Gebiete zwischen Ciliarspalte und Pupillaröffnung überhaupt nicht Rücksicht nimmt.

Was die Pectenentwicklung anbelangt, so stand v. Husen offenbar viel zu sehr unter dem Einfluß von Bernds Arbeit, als daß sie diesbezüglich auf Grund eigener Beobachtungen zu einer richtigen Auffassung hätte kommen können. Auch sie faßte daher das Pecten als ein Produkt der Verwachsung der Augenbecherränder auf und übersah vollkommen seine Beziehung zur Sehnerveninsertion. Über die Entwicklung der letzteren dagegen machte v. Husen eine Anzahl richtiger Beobachtungen. Sie erkannte, daß ihr Vorwachsen distalwärts in einem gewissen Stadium in zwei getrennten Portionen zu beiden Seiten der Spalte (v. Husen glaubt, es handle sich um die noch offene Augenbecherspalte, und weiß ebensowenig wie Bernd etwas von der verlängerten proximalen Öffnung) erfolgt, von welchen Portionen die rostrale (nasale) mächtiger ist als die caudale (temporale), und daß bei diesem Vorwachsen ein bestimmter Anteil jedes Randes, den sie „Ektoderm“ oder „Opticuslappen“ nennt, als Bahn dient. Indessen schienen uns ihre diesbezüglichen Angaben so schwer verständlich dargestellt zu sein, daß man es auch bei vollkommener Vertrautheit mit dem Stoffe schwer hat, sich zurechtzufinden.

Mann (1921) sagt über sein Material und seine Arbeitsmethode gar nichts. Er scheint nur Hühnerembryonen untersucht zu haben; Rekonstruktionsmodelle dürfte er kaum angefertigt haben. Jedenfalls erwähnt er nichts davon und legt nur in sehr gedrängter Form seine Untersuchungsergebnisse vor. Mann beschreibt richtig, wie sich die Becherspalte zuerst in ihrem mittleren Teile schließt. Daß sich ihr proximaler Rest später sekundär verlängert, dürfte er angenommen haben — es scheint uns dies aus seiner Darstellung hervorzugehen, wenn er es auch nicht ausdrücklich erwähnt. Eine eigentümliche Beschaffenheit der Spaltränder hat Mann ebenfalls gesehen und als Ektropionierung des Retinablattes nach außen gedeutet. Wir glauben jedoch nicht, daß diese seine Auffassung hinreichend gestützt ist. Der Umstand, daß die Zellen des Pigmentblattes hier nahe der Spalte hoch zylindrisch sind und kein Pigment enthalten, gibt doch keineswegs ohne weiteres das Recht, sie als Retinazellen anzusprechen.

Und weiter geht, wie wir Mann gegenüber hervorheben müssen, ihre Ähnlichkeit mit Retinazellen nicht. Stets ist hier nur eine einzige Zellreihe vorhanden, während das Retinablatt doch mehrschichtig ist. Aus allen diesen Gründen glauben wir nicht, daß eine solche von Mann angenommene Ektropionierung des Retinablattes vorliege, sondern halten unsere Auffassung für näherliegend, daß es sich hier um ein Erhaltenbleiben ursprünglicher Zustände handelt, aus einer Zeit, wo die Zellen des inneren und des äußeren Blattes des Augenbechers in ihrem histologischen Bau noch nicht stark voneinander verschieden sind.

Von einer Kritik der Darstellung, welche Mann über den Verschuß des proximalen Spaltanteils und der Bildung des äußeren Wulstes (Sehnerveninsertion) und des inneren Wulstes (Pecten) gibt, glauben wir absehen zu können und verweisen diesbezüglich auf unsere eigene Darstellung.

Die Auflockerung der Zellen im Innern der Pectenanlage, zu der es in gewissen Entwicklungsstadien kommt, beschreibt Mann deutlich. Von den epithelialen Zellen an der Oberfläche erwähnt er dagegen nichts.

Auf zwei offenbare Irrtümer Manns soll hier noch hingewiesen werden: Erstens bezeichnet Mann den malaren (temporalen) Spaltrand als den stärker eingebogenen, während wir in Übereinstimmung mit v. HUSEN beim Huhn stets den nasalen Rand stärker eingebogen gefunden haben. Auch bei den anderen untersuchten Vogelarten war der nasale Spaltrand immer stärker eingebogen als der temporale, und wir können daher nichts anders annehmen, als daß Mann den nasalen und den temporalen Spaltrand miteinander verwechselt hat.

Ferner ist es unrichtig, wenn Mann erklärt, die Einbiegung der Spaltränder sei proximal am stärksten. Das Umgekehrte ist der Fall: Die Einbiegung der Spaltränder wird distalwärts bis zum Ende der proximalen Spalte immer stärker.

Da es aus Untersuchungen am Auge erwachsener Vögel längst bekannt war, daß das Pecten an der Innenseite des Auges den gleichen Raum einnimmt wie die Sehnerveninsertion an der Außenseite und sich aus der Mulde erhebt, welche zwischen den von nasal und von temporal her zur Sehnerveninsertion ziehenden Nervenfasern bei ihrer Vereinigung entsteht, daß mit einer einzigen Ausnahme keiner der Untersucher auf die embryogenetische Beziehung dieser beiden Gebilde größeres Gewicht gelegt hat. Diese Ausnahme betrifft die Arbeit PARREIDTS. Er hat richtig erkannt, daß das Pecten in seiner ersten Anlage als im Querschnitt dreieckige Leiste über dem Opticus entsteht. Auf die näheren Vorgänge, wie diese Leistenbildung erfolgt, geht er nicht näher ein und entwertet seine Beobachtung durch die Bemerkung, die Zellen dieser Leiste glichen denen der Retina. Auf seinen Abbildungen sehen sie aber anders aus als die Retinazellen und gleichen in ihrer Anordnung viel mehr den Gliazellen des Opticus (Abb. 18 und 19). Es ist unverständlich, wieso Parreidt dies entgangen war. EUDYPTES CHRYSOCOME scheint, nach den Abbildungen zu schließen, sehr klare, übersichtliche Bilder zu liefern¹⁾. Leider stand dieses Material nicht zu unserer Verfügung.

Über die noch auf dem alten Standpunkt der mesodermalen Pectenbildung stehende Darstellung FRORIEPS (1906) in Hertwigs Handbuch der Entwicklungslehre ist nicht mehr zu sagen, als daß in einem so verbreiteten, überall

¹⁾ Abb. 19 zeigt sehr schön die epitheliale Anordnung der Pectenellen an der Oberfläche.

als Nachschlagewerk verwendeten Handbuch eine modernere Darstellung der Entwicklungsverhältnisse des Pecten dringend erforderlich wäre.

Von einer näheren Kritik der Darstellung Slonakers (1921), welcher die neueren Arbeiten über die ektodermale Entstehung des Pecten nicht kannte und dasselbe, hauptsächlich im Anschlusse an die von Froriep gegebene Darstellung in Hertwigs Handbuch, als ein Organ von mesodermaler Herkunft ansah, glauben wir absehen zu können. Betrachtet man Slonakers Abbildungen der jüngsten Stadien der Pectenentwicklung, so findet man überall, daß sich der Wulst der Pectenanlage über der Anlage des Opticus erhebt, und man fragt sich unwillkürlich, wie Mesodermzellen dorthin ihren Weg gefunden haben mögen. Dem so deutlichen Zusammenhang zwischen Opticusanlage und Pectenanlage schenkt Slonaker keine Beachtung. Seine Mikrophotographien sind übrigens in viel zu kleinem Maßstab gehalten, als daß sie histologische Details hervortreten ließen.

Was Frorieps Auffassung über die Bedeutung der Augenbecherspalte als Bahn für die von der Retina zum Sehnerven ziehenden Nervenfasern betrifft, so wäre dieselbe dahingehend zu modifizieren, daß nicht die proximale Spalte als solche, sondern die bei ihrem Verschuß entstehende und später sekundär verlängerte proximale Öffnung es ist, die den Sehnervenfasern zum Durchtritt dient, und daß diese durch eine histologisch in bestimmter Weise gebaute Randpartie ihren Weg nehmen.

Hinsichtlich der Gefäßverhältnisse im embryonalen Pecten hat auch unsere Untersuchung keine endgültige Klarheit gebracht. Wahrscheinlich kann diese Frage nur an einem für diese Zwecke besonders präparierten Materiale befriedigend gelöst werden. Mit aller Sicherheit können wir sagen, daß das Glaskörpergefäß (die Augenbecherarterie, *Art. cupulae opticae* ect., der verschiedenen Autoren) nicht in das Pecten eintritt, sondern der Atrophie verfällt. Sie kann daher unmöglich zur Arterie II des bleibenden Pecten werden, wie v. Husen annimmt. Ob dagegen eine Verbindung des Glaskörpergefäßes mit der *Art. bas. pectinis* vorhanden ist oder eine Verbindung anderer Art besteht, wie sie v. Husen annimmt — darüber können wir uns nicht entscheidend äußern. Wir haben trotz sorgfältigen Suchens eine Verbindung zwischen diesen beiden Gefäßen nirgends feststellen können; doch kann dies darauf beruhen, daß das sehr dünnwandige Gefäß blutleer war und sich deshalb der Beobachtung entzog. Damit ergibt sich die Frage, wie die *Art. basalis pectinis* an ihren Bestimmungsort, die Basis des Pecten gelangt. Wir haben bei *Podiceps* und *Anas* Andeutungen gefunden, die uns eine Vorstellung darüber geben könnten, wie dies möglicherweise geschieht. Doch sind unsere diesbezüglichen Befunde zu spärlich, um sichere Schlüsse zu ermöglichen.

Den Ausführungen Nußbaums (1901) über das Offenbleiben der Becherspalte im Ciliargebiet können wir uns vollinhaltlich anschließen und hinzufügen, daß eine solche Öffnung wenigstens bei den von uns untersuchten Embryonalstadien vorkommt, nicht nur bei Huhn und Fasan, sondern auch bei der Ente und dem Sperling. Diese Öffnung entspricht der Austrittsstelle des Glaskörpergefäßes. Während letzteres atrophiert und verschwindet, bleibt sie bestehen und hat sogar, wie Hess (1912) glaubt, physiologische Bedeutung. Hierzu können

wir uns nicht äußern. Wohl scheinen die Lippen der Spalte bei unsern Embryonen dicht aneinander zu liegen, doch ist es möglich, daß in vivo ein feiner Spaltraum zwischen ihnen bestand, durch welchen Flüssigkeit durchtreten kann. Zu der Hessschen Beobachtung, daß diese Öffnung bei (erwachsenen) Nachtvögeln fehlt, kann es in Parallele gesetzt werden, daß auch bei *Podiceps* die distale Öffnung sich nach Atrophie des Glaskörpergefäßes schließt, anscheinend ohne eine Spur zu hinterlassen. Wir konnten im Ciliargebiet dieser Tierart bei älteren Stadien nichts derartiges finden.

Zum Schlusse sollen hier nochmals die Hauptergebnisse unserer Untersuchung in gedrängtester Form zusammengefaßt werden:

Die fötale Augenbecherspalte schließt sich zuerst in ihrem mittleren, dann in ihrem distalen Teile unter Zurücklassung zweier kleiner Öffnungen, einer proximalen und einer distalen. Die proximale wächst sodann bedeutend in die Länge und wird zu einer langen Spalte. Die Randteile derselben behalten ihre undifferenzierte Beschaffenheit, während die Differenzierung in der übrigen Retina fortschreitet, bei und dienen als Bahn für die aus der Retina zum Opticus ziehenden Nervenfasern. Der Verlauf der Sehnervenfasern, welche in zwei Portionen, einer (kräftigeren) nasalen und einer (schwächeren) temporalen schief von distal und dorsal kommend die Spaltenränder im proximalsten Teile der (noch offenen) Spalte passieren, bewirkt es, daß die Sehnerveninsertion mit fortschreitender Entwicklung die Form eines der ventralen Augenbecherwand aufsitzenden Wulstes bekommt, welcher proximal am höchsten und breitesten ist, distalwärts immer schmaler und flacher wird und mit einer lang ausgezogenen Spitze an der proximalen Spalte endigt. Durch die aus immer weiter distal gelegenen Abschnitten der Retina kommenden Nervenfasern, welche sich den schon ausgebildeten auflagern, wächst dieser Wulst der Sehnerveninsertion kontinuierlich distalwärts in die Länge.

Bei der Vereinigung der nasalen und der temporalen Nervenfaserverportion entsteht eine der *Excavation physiologica papillae nervi optici* bei Säugetieren homologe, langgestreckte Einsenkung, welche die gleiche Länge wie der Sehnerveninsertionswulst hat. In sie schieben sich, sobald sie eine gewisse Länge erreicht hat, Gliazellen aus der Sehnerveninsertion hinein, füllen sie aus und bilden eine flache, langgestreckte, in die Becherhöhle hineinragende Vorwölbung. Diese ist die erste Anlage des Pecten, welches also ein aus Gliazellen bestehendes Differenzierungsprodukt der Opticusinsertion darstellt. Es kommt entsprechend ihrer ganzen Länge zur Entwicklung und wächst mit ihr gemeinsam distalwärts vor, wobei es sich ebenfalls der undifferenzierten Randteile als Bahn bedient. Die Spalte selbst gelangt dabei entsprechend dem Gebiete, in welches Pecten- und Sehnervenanlage vorgewachsen sind, zum Verschuß. Haben sie bei ihrem Wachstum das distale Spaltende erreicht, so ist die

Spalte völlig geschlossen und das distale Wachstum beider Gebilde zu Ende.

Die vorliegenden Resultate wurden erreicht durch ausgedehnte Anwendung der Bornschen Rekonstruktionsmethode und durch ständigen Vergleich zwischen Rekonstruktionsmodell und Schnittbild einerseits und zwischen gleichaltrigen Stadien verschiedener Spezies andererseits.

Herrn Professor J. A. Hammar, der uns Arbeitsplätze und das reichhaltige Material seines Institutes zur Verfügung stellte und mit nie weichendem Interesse unserer Arbeit folgte, statten wir hiermit unseren wärmsten Dank ab.

Literaturverzeichnis.

- Bauregard, H. (1876) Recherches sur les réseaux vasculaires de la chambre postérieure de l'œil des Vertébrés. Ann. Soc. nat. (6) Zool. Vol. 4. — Bernd, A. N. (1905) Die Entwicklung des Pecten im Auge des Hühnchens aus den Blättern der Augenblase. Diss. med. Bonn. — Blochmann, F. und v. Husen, (1911) Ist der Pecten des Vogelauges ein Sinnesorgan? Biol. Zentralbl. **31**. Denissenko, G. (1881), Über den Bau und die Funktion des Kammes (Pecten) im Auge der Vögel. Arch. f. mikr. Anat., **19**. — Franz, V. (1913), Sehorgan. Lehrb. d. vergl. mikr. Anat. d. Wirbelt., 7. Teil. — Froriep, A. (1906), Die Entwicklung des Auges der Wirbeltiere. Handb. d. Entwicklungslehre d. Wirbeltiere, **2**, Teil I, Kap. 7. — Hess, C. (1912), Untersuchungen zur vergleichenden Histologie und Morphologie des Ciliarrings. Festschr. f. Spengel. Zool. Jahrb. Suppl. **15**. 3. — v. Husen, E. (1913), Zur Kenntnis des Pectens im Vogelauge. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. **36**. — Huschke, (1827), Commentatio de pectinis in oculo avium potestate anatomica et physiologica. Jena. — Kessler, L. (1877), Zur Entwicklung des Auges der Wirbeltiere, Leipzig. — Lieberkühn, N. (1879), Beiträge zur Anatomie des embryonalen Auges. Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. — Mann, J. C. (1921), On the development of the fissural and associated regions in the eye of the chick, with some observations on the mammal. Journ. of Anat., **53**. — Michal-kovics, V. (1873), Untersuchungen über den Kamm des Vogelauges. Arch. mikr. Anat., **9**. — Nussbaum, M. (1899), Entwicklung des Auges. Graefe-Saemischs Handb. d. ges. Augenheilk., II. Aufl., **2**. — Nussbaum, M. (1901), Die Pars ciliaris retinae des Vogelauges. Arch. f. mikr. Anat., **57**. — Parreidt, R. (1901), Beiträge zur Anatomie des Auges bei Eudypetes chrysocome und zur Entwicklung des Pectens im Vogelauge. Diss. Leipzig. — Remak, P. (1851), Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbeltiere. Berlin. — Slonaker, J. R. (1921), The development of the eye and its accessory parts in the English sparrow (Passer dom.). Journ. of. Morph., **35**. — Virchow, H. (1900), Fächer, Zapfen, Leiste, Polster, Gefäße im Glaskörperaum von Wirbeltieren usw. Ergebn. d. Anat. u. Entw., **10**.

Bemerkung zu den Abbildungen.

Die Rekonstruktionsmodelle wurden mit Hilfe eines photogr. Apparates in ihren Konturen umrissen und dann ausgeführt. Es bestand ursprünglich die Absicht, von den Schnittbildern nur Mikrophotogramme abzubilden; doch wurde später eine kleine Anzahl derselben durch Zeichnungen ersetzt, entweder weil die betr. Schnitte ihrer Dicke wegen für die Photographierung ungeeignet waren, oder weil sich gewisse Strukturdetails nicht deutlich genug abhoben. Rekonstruktionsmodelle und Schnitte wurden von Fräulein Gerda Jungberg in mustergültiger Weise gezeichnet, wofür wir hiermit unseren Dank abstaten.

Erklärung der Abkürzungen.

- APe = Arteria basalis pectinis.
AS = Augenbecherspalte.
dÖ = distale Öffnung.
Ei = Einsenkung an der Innenseite des Augenbechers.
EK = Einkerbung des Pupillarrandes.
Fa = Furche an der Außenseite des Augenbechers.
Fi = Furche an der Innenseite des Augenbechers.
GG = Glaskörpergefäß.
Me = Mesoderm.
NF = Nervenfasern.
nW = nasaler Wulst.
Pe = Pectenanlage.
PR = Pupillarrand.
pÖ = proximale Öffnung (proximale Spalte, Papillaröffnung).
pW = proximale Augenbecherwand.
S = Stiel des Augenbechers, Sehnerveninsertionsanlage.
vW = ventrale Augenbecherwand.