AUS DEM EMBRYOLOGISCHEN INSTITUTE DER WIENER UNIVERSITÄT.
(VORSTAND: A. FISCHEL.)

ZUR ENTWICKELUNG DES ANURENAUGES.

VON

DR. ALEXANDER JOKL
ASSISTENT AM INSTITUTE.

Mit 16 Abbildungen auf den Tafeln 4/7.

Inhalt.

	Seite
1. Die Entwicklung der primären Augenblase	217
2. Die Entwicklung des Augenbeckers, die Wachstumscentren und die Differenzierung der Retina	220
3. Das Verhalten des Pigments in den Zellen der primären Augen- blase und des Augenbeckers	237
4. Die Entwicklung der Linse	241
5. Die Plastizität der Linsenanlage	252
Erklärung der Abbildungen auf den Tafeln 4/7	255

Im Anschlusse an meine Untersuchung über die bilaterale Symmetrie und das Wachstum des Urodelenauges¹⁾ zog ich auf Anregung von Prof. Fischel auch die Augenentwicklung bei Anuren in den Kreis meiner Betrachtungen. Auf die Notwendigkeit einer derartigen Untersuchung hat schon C. Rabl²⁾ hingewiesen.

Meine Untersuchungen ergaben nun, dass die am Urodelenauge festgestellte Art des Wachstums und der Formbildung im allgemeinen auch für die Anuren zutrifft, doch liessen sich in gewissen Punkten nicht unwesentliche Abweichungen feststellen. Auch konnten einige neue, bisher unbekannte oder umstrittene Tatsachen aus der Entwicklung des Anurenauges kargestellt werden. Während nämlich in den letzten Jahren zahlreiche Forscher sich mit experimentellen Studien am Auge der Anuren beschäftigten, hat seit Goette³⁾ niemand die Entwicklung des Anurenauges einer systematischen Untersuchung unterzogen. Wer sich in systematischer Weise mit dem Studium von Entwicklungsverhältnissen des Amphibienauges beschäftigte, der verwendete als Material stets die Urodelen, weil Embryonen dieser Tierklasse viel klarere Bilder liefern als jene der Anuren. So hat Kessler⁴⁾ zwar die Darstellung Goettes mehrfach angegriffen, jedoch lediglich auf Grund theoretischer Erwägungen, zu denen ihn seine Untersuchungen

¹⁾ A. Jökl, Zur Entwicklungsgeschichte des Wirbeltierauges. Anat. Anz. Bd. 51. 1918.

²⁾ C. Rabl, Über die bilaterale oder nasotemporale Symmetrie des Wirbeltierauges. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 90, Abt. 1. 1917. S. 389.

³⁾ A. Goette, Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.

⁴⁾ L. Kessler, Zur Entwicklung des Auges der Wirbeltiere. Leipzig 1877.

am Tritonauge führten. Eine Arbeit von Korányi¹⁾ geht über das Anurenauge mit der flüchtigen Beschreibung zweier Stadien hinweg, die Arbeiten von Eyclesheymer²⁾, Mall³⁾ und Inouye⁴⁾ beziehen sich ausschliesslich auf Urodelenmaterial. Bemerkenswerterweise hat auch Rabl bei seinen sich sonst auf fast alle Wirbeltierklassen erstreckenden Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Linse⁵⁾ die Anuren unberücksichtigt gelassen. Eine Arbeit von Schöbel⁶⁾, die sich zwar im wesentlichen nur auf die postembryonale Entwicklung des Anurenauges bezieht, jedoch auch auf embryonale Verhältnisse eingeht, kenne ich nur aus den in Rabls Arbeit enthaltenen Zitaten.

Das Kapitel über die Entwicklung des Auges in Goettes Werk muss also bis heute als die genaueste Darstellung der Entwicklung des Anurenauges bezeichnet werden. Wenn es auch, der mangelhaften histologischen Technik der damaligen Zeit entsprechend, zahlreiche Ungenauigkeiten aufweist, so enthält es doch gewisse, von späteren Beobachtern stets bestrittene Tatsachen, die ich bestätigen kann. So beispielsweise das Vorkommen eines soliden Stadiums in der Entwicklung der Linse, worauf ich bei der Darstellung der Linsenentwicklung noch ausführlicher eingehen werde.

Als Material zu meinen Untersuchungen dienten mir Embryonen und Larven von *Rana temporaria* von 2,5 bis 20 mm Länge. Sie wurden in der üblichen Weise mit Pikrin-

¹⁾ A. Korányi, Beiträge zur Entwicklung der Kristalllinse bei den Wirbeltieren. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Hist. Bd. 3. 1886.

²⁾ A. C. Eyclesheymer, The development of the optic vesicles in Amphibia. Journ. of Morph. Bd. 8. 1893.

³⁾ F. P. Mall, Histogenesis of the Retina. Journ. of Morph. Bd. 8. 1893.

⁴⁾ T. Inouye, Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Linse. Inaug.-Diss. München 1895.

⁵⁾ C. Rabl, Über den Bau und die Entwicklung der Linse. I. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 63. III. 1893. II. Ebendort Bd. 67. 1899.

⁶⁾ E. Schöbel, Zur postembryonalen Entwicklung des Auges der Amphibien. Inaug.-Diss. Leipzig. Jena 1896.

säure-Sublimat fixiert, mit Cochenillealaun oder Boraxkarmin in toto gefärbt, in Paraffin eingebettet und in Schnittserien von 5 bis 10 μ Dicke zerlegt. Eine genaue Beschreibung der Augenentwicklung von *Hyla arborea*, von der ich während meiner Untersuchungen einige Exemplare in die Hände bekam, soll erst erfolgen, wenn reichlicheres Material mir eine genauere Darstellung ermöglicht.

1. Die Entwicklung der primären Augenblase.

Die jüngeren Stadien der Augenentwicklung, die Ausbildung und das Wachstum der primären Augenblase bis zum Beginne der Einstülpung des Augenbechers weisen gegenüber den Urodelen keine Besonderheiten auf. Sie sollen daher hier nur insoweit Berücksichtigung finden, als sie für das Verständnis der weiteren Entwicklungsvorgänge der Retina von Bedeutung sind.

An *Rana*-Embryonen von 2,5 mm Länge — den jüngsten, welche ich untersucht habe — erscheint die Augenanlage als plumpe halbkugelige Vorwölbung an der Seitenwand des Hirnrohres, welche sich dorsal-, rostral- und caudalwärts durch eine Furche von diesem abgrenzen lässt, ventralwärts jedoch gleichmässig in den Boden des Zwischenhirns übergeht. Der Sehventrikel ist sehr eng und dabei verhältnismässig lang, die Wand der Augenblase besteht aus 6 bis 8 Zellschichten, ist also ziemlich dick. Bemerkenswert erscheint das Verhalten des Pigmentes in diesem Entwicklungsstadium. Es findet sich nämlich in Form grösserer oder kleinerer dunkelbrauner Körnchen am reichlichsten in den innersten, dem Lumen zunächst gelegenen Zellen vor, nimmt nach aussen zu an Menge ab und erscheint erst wieder in der äusseren Grenzzone der Augenblase dichter angesammelt.

Bei Embryonen von etwa 3 mm Länge ist der Sehventrikel, mit den früheren Stadien verglichen, bedeutend weiter ge-

worden. Die Furche, welche die Augenblase von der Seitenwand des Diencephalon trennt, hat sich vertieft. Ihre dorsale Wand ist viel dünner geworden, die dünnste Stelle derselben befindet sich am Übergange in das Hirnrohr. Hier beträgt ihre Dicke nur 3 bis 4 Zellreihen. Damit ist der erste Hinweis auf die späteren Differenzierungsvorgänge gegeben. Die an Dicke ständig abnehmende dorsale Wand wird zum Pigmentepithel, während der dicke laterale und der ventrale Abschnitt sich zur Retina umbilden. Das Pigment findet sich in der gleichen Verteilung wie in den früheren Stadien in den Zellen vor, ist jedoch im ganzen etwas spärlicher geworden.

Das rasche Wachstum der Augenblase führt im weiteren Verlaufe der Entwicklung zu einer wesentlichen Vergrößerung des Sehventrikels. An diesem Wachstum beteiligt sich, wie dies für andere Wirbeltierklassen schon des öfteren festgestellt wurde auch bei *Rana*, also wahrscheinlich bei den Anuren überhaupt, die ventrale Wand nur in sehr geringem Masse. Sie stellt, wie in früheren Stadien, die geradlinige Fortsetzung der Basis des Diencephalon dar. Infolge des Zurückbleibens der ventralen Wand ist die laterale Wand der Augenblase gezwungen, sich bei ihrem raschen Wachstum hauptsächlich dorsalwärts auszudehnen. Da sich ferner die Verbindungsstelle der dorsalen Wand der Augenblase mit dem Diencephalon nicht verschiebt, so wird durch das dorsalwärts gerichtete Wachstum der lateralen Wand die dorsale Wand der Augenblase derart verschoben, dass sie nicht mehr dorsal-, sondern dorsomedialwärts gerichtet ist. Ein Blick auf die Abb. 1, welche ein älteres Entwicklungsstadium darstellt und später genauer beschrieben werden soll, wird diese Verhältnisse klarmachen. Durch das rasche Wachstum der lateralen Wand vertieft sich auch die erwähnte Furche zwischen Diencephalon und Augenblase immer mehr und der Sehventrikel bekommt eine dorsalwärts gerichtete Ausbuchtung.

Bei einem Embryo von 4 mm Länge stand die laterale Wand der primären Augenblase bereits in Berührung mit der Epidermis. Die ventrale Wand ist im Wachstum so stark zurückgeblieben, dass die laterale Wand nun nicht gerade lateralwärts, sondern gleichzeitig ventralwärts gerichtet ist. Die dorso-mediale Wand wird nur mehr von einer Zellreihe gebildet. Pigment ist in Form feinsten Körnchen in viel geringerer Menge als bei den jüngeren Stadien in den Zellen der Augenblase enthalten; am reichlichsten kommt es in jenen Zellen zur Entwicklung, welche die periphere Begrenzung der lateralen und der ventralen Wand der Augenblase bilden.

Ich habe die Entwicklung der primären Augenblase auch an Sagittalschnittserien untersucht. Diese sind bei jungen Stadien bis zu 3 mm Länge, solange die Augennachse rein lateralwärts gerichtet ist, leicht zu gewinnen. Später (bei Embryonen von 3 bis 4 mm Länge) bilden die Achsen beider Augenanlagen einen nach vorne offenen Winkel und schliesslich verlaufen sie in der Richtung von medial-dorsal-cranial nach lateral-ventral-caudal. Dazu kommt noch die oben erwähnte schiefe Stellung der lateralen Augenblasenwand, wodurch naturgemäss die Anlegung von reinen Sagittalschnitten, d. h. von Schnitten, welche genau parallel dem Äquator des Auges verlaufen, sehr erschwert wird. Andererseits lässt sich nur mit Hilfe solcher an genau orientierten Objekten hergestellter Schnitte durch die Augenanlage ein richtiges Bild von ihrem Bau gewinnen.

Die beim Studium dieser Sagittalschnittserien erhobenen Befunde stimmen im wesentlichen mit den bei Urodelen festgestellten Tatsachen überein. Auch das Anurenauge ist ein bilateral-symmetrisch angelegtes Organ und wird durch eine im vertikalen Meridian durch das Auge gelegte Ebene in zwei spiegelbildlich gleiche Hälften geteilt, eine rostrale (nasale) und eine caudale (temporale). An Längsschnitten durch die Augenanlage von $2\frac{1}{2}$ bis 3 mm langen Embryonen erscheint diese

queroval (nicht wie bei Urodelen dreiseitig begrenzt) mit einem, wie bereits erwähnt wurde, sehr engen Lumen. Alle Wände sind in diesem Stadium von gleicher Dicke. Im weiteren Verlaufe der Entwicklung wird jedoch bald ein Unterschied zwischen ventraler und dorsaler Wand bemerkbar. Während jene ihren Dickendurchmesser annähernd beibehält, verdünnt sich die dorsale Wand, wie wir dies schon an den Querschnitten feststellen konnten, so rasch, dass sie schon bei Embryonen von 4 mm Länge nur mehr eine Zellschicht stark ist. Etwas früher — bei 3,5 mm langen Embryonen — erscheint an der basalen Wand der Augenblase eine in der Symmetrieebene gelegene Vorwölbung, die hier zwar weniger hoch aber ausgedehnter ist als bei den Urodelen und fast die ganze Breite der basalen Wand einnimmt. Auf der Höhe ihrer Ausbildung (bei Embryonen von 4,2 mm Länge) wird sie durch eine in der Symmetrieebene von dorsal her einschneidende seichte Furche in zwei spiegelbildlich gleiche Hälften geteilt, ein Beweis dafür, dass auch die Augenblase der Anuren als ein bilateral symmetrisches Organ angelegt wird, jedoch dem von den übrigen Wirbeltieren etwas abweichenden Entwicklungstypus folgt, wie er von mir bereits für das Urodelenauge festgestellt wurde¹⁾.

2. Die Entwicklung des Augenbechers, die Wachstumszentren und die Differenzierung der Retina.

Betrachten wir nunmehr ein frühes Stadium der Ausbildung des Augenbechers, wie es in Abb. 1 im Querschnitte dargestellt ist. Es entstammt einem Embryo von 4,4 mm Länge, bei dem die Entwicklung der Linse eben begonnen hat. Diese

¹⁾ Es gelang mir erst nach langem Suchen ein Stadium zu finden, welches diese dorsale Furche des basalen Wulstes aufwies, obwohl zahlreiche Embryonen ähnlichen Alters in Schnittserien zerlegt wurden. Es handelt sich wohl um eine nur ganz kurze Zeit bestehende Bildung. Offenbar sind die aus grossen, dotterreichen Zellen bestehenden Lamellen des Anurenkeimes zu Faltungen noch weniger geeignet als jene der Urodelen.

kann hier unberücksichtigt bleiben, da sie später im Zusammenhang behandelt werden soll. Es sei aber schon jetzt darauf hingewiesen, dass die Einstülpung der primären Augenblase zum Augenbecher früher beginnt als die Entwicklung der Linse. Ich besitze zwei Schnittserien durch Ranaembryonen (beide etwas über 4 mm lang), welche bereits eine deutliche Einstülpung der lateralen Augenblasenwand aufweisen, während die Linsenbildung noch nicht eingesetzt hat.

An dem nunmehr zu beschreibenden Stadium (Abb. 1) ist diese Einstülpung schon deutlich ausgebildet. Es ist dadurch die laterale Wand der Augenanlage, welche früher mit einer wesentlich grösseren Fläche mit der Epidermis in Berührung stand, von dieser grösstenteils abgerückt und sie berührt die Epidermis nur im Bereiche einer schmalen Zone an jener Stelle, an welcher die laterale in die dorsomediale Wand der Augenanlage übergeht. Diese letztere, die schmäteste von den drei Wänden des Augenbeckers, besteht aus einer einfachen Lage kubischer Zellen und zieht von ihrer Berührungsstelle mit der Epidermis in einem dorsalwärts konvexen Bogen zur Seitenwand des Diencephalon, von der sie sich scharf absetzt. Diese dorsomediale Wand, welche in diesem Stadium nur spärliches Pigment, hauptsächlich in ihren beiden Grenzflächen enthält, lässt später den grössten Teil des Pigmentepithels der Retina aus sich hervorgehen.

Die laterale Wand der Augenanlage setzt sich von der dorsomedialen und von der ventralen Wand scharf ab. Entsprechend dem eben erwähnten langsamen Wachstum der ventralen Wand des Augenbeckers verläuft diese laterale Wand in lateral-dorsaler Richtung. Die Achse der Einstülpung steht auf dieser Wand senkrecht. Diese laterale Wand, welche später zur Retina sich umbildet, hat jenen Dickendurchmesser beibehalten, welchen in den Frühstadien der Entwicklung der primären Augenblase alle Wände derselben besaßen. Sie besteht also

immer noch aus etwa 8 Zellschichten. In auffallender Weise hat sich dagegen das Verhalten des Pigmentes in den Zellen dieser Wand geändert. Während sich das Pigment in früheren Entwicklungsstadien besonders in den inneren, dem Lumen zugewendeten Zellschichten vorfindet und nach aussen zu an Dichte ständig abnimmt, findet sich jetzt das umgekehrte Verhalten vor: Das meiste Pigment ist in den äusseren, der Linsen-anlage zugewendeten Zellschichten der lateralen Wand enthalten, in den mehr nach innen zu gelegenen Zellschichten dagegen nimmt es ständig ab, so dass die medialen Zellagen fast vollständig pigmentfrei sind. Die Pigmentkörnchen finden sich vorwiegend an den Seitenflächen der Zellen vor und da die Retinazellen radiär angeordnet sind, erscheint der äussere Abschnitt des retinalen Blattes der Augenanlage von radiären Pigmentstreifen durchzogen. Erst an der dem Sehventrikel zugewendeten Fläche tritt wieder Pigment in etwas reichlicherer Menge auf. Auf die Bedeutung dieses Wechsels in der Verteilung des Pigments soll später näher eingegangen werden.

Die ventrale Wand der Augenanlage stellt die geradlinige Fortsetzung der basalen Wand des Diencephalon dar. Auf ihrer dorsalen Fläche erscheint sie ihrer ganzen Länge nach leicht gehöhlt. Histologisch unterscheiden sich ihre Zellen von denen der benachbarten Hirnwand nur durch ihren grösseren Pigmentgehalt.

Ein Augenblasenstiel ist in dem beschriebenen Entwicklungsstadium nicht vorhanden, da der Augenbecher direkt vom Diencephalon abgeht. Durch die Einstülpung der lateralen Wand wird der im Stadium der primären Augenblase sehr geräumige Sehventrikel so stark eingeeengt, dass er nur mehr eine schmale Spalte darstellt (Sv.).

Noch viel weitgehender ist diese Einengung bei einem 4,6 mm langen Embryo, dessen rechtes Auge in der Abb. 2 im Querschnitte dargestellt ist. Die dorsomediale Wand der

Augenblase (das spätere Pigmentepithel) ist längs ihrer ganzen dorsalen Hälfte dem retinalen Blatte angelagert, so dass in diesem Bereiche der Sehventrikel verschwunden ist. Gleichzeitig mit der Anlagerung an das retinale Blatt nehmen die Zellen der dorsomedialen Wand die für das Pigmentepithel charakteristische Gestalt an. Sie werden flach und lassen infolge des in ihnen angehäuften, sehr reichlichen Pigmentes ihre Kerne nicht mehr durchschimmern. Der Charakter der Zellen des Pigmentblattes ändert sich an jener Stelle, an der es nicht mehr mit dem retinalen Blatte in Berührung steht. Seine Zellen werden ventralwärts immer höher und enthalten hier, ebenso wie in den früher beschriebenen Stadien, nur an den Grenzflächen spärliches Pigment. Ventralwärts setzt sich das Pigmentblatt mit leichter Biegung ohne scharfe Grenze in die dorsale Wand des Augenblasenstieles fort, der in diesem Stadium bereits zur Ausbildung gekommen ist. Er verläuft in der Richtung von medial-hinten nach lateral-vorne und kann daher an Querschnitten durch die Augenanlage, so auch in der Abb. 2, nur in seinem vorderen Anteile getroffen sein. Sein Lumen ist an der Übergangsstelle in das Gehirn am engsten und erweitert sich allmählich gegen die Augenanlage zu. Auf Sagittalschnitten erscheint der Augenblasenstiel dreiseitig begrenzt und ähnelt der in Abbildung 1 meiner Urodelenarbeit dargestellten Augenanlage von *Siredon pisciformis*. Auch am Sehnerven von Rana-Embryonen kann man eine basale, eine nasale und eine temporale Wand unterscheiden. Die beiden letzteren treffen sich in einer dorsalwärts gerichteten Spitze. Wie bei Urodelen, so ist auch bei Anuren der Augenblasenstiel bilateral symmetrisch gebaut. Die Symmetrieebene verläuft durch die Spitze und durch die Mitte der Basis der dreieckigen Sagittalschnittfigur.

Die innige Anlagerung des retinalen an das Pigmentblatt schreitet vom dorsalen Umschlagsrande des Augenbechers

immer weiter ventralwärts fort. Diese Anlagerung geht gleichzeitig mit der Entwicklung des Augenblasenstieles vor sich. So kommt es medial von der Retina zur Ausbildung eines Raumes, welcher entsprechend der oben gegebenen Beschreibung des Augenblasenstieles die Form einer dreiseitigen Pyramide haben muss. Die Spitze dieser Pyramide ist hirnwärts, die Basis gegen den Augenbecher zu gerichtet. Dieser Raum setzt sich aus dem Reste des Sehventrikels und dem Lumen des Anfangsteiles des Augenblasenstieles zusammen. Er ist für junge Entwicklungsstadien des Augenbechers (Ranaembryonen von 4,5 bis 5,2 mm Länge) sehr charakteristisch. An Querschnitt wie an Längsschnitten durch die Augenanlage weist er stets die Form eines Dreieckes auf, weshalb er als *Ventriculus retroretinalis triangularis* bezeichnet werden könnte (v in Abb. 2 und 3).

In dem Masse, als sich das retinale und das Pigmentblatt in immer grösser werdender Ausdehnung innig aneinanderlegen, wird dieser Ventrikel ständig eingeengt, doch bleibt an der Übergangsstelle des Augenblasenstieles in den Augenbecher noch lange Zeit ein kleiner Raum ausgespart (v in Abb. 3).

Der Augenbecher, dem der in Abb. 2 dargestellte Schnitt entstammt, ist von der Epidermis vollständig abgerückt und steht mit ihr an keiner Stelle mehr in Berührung. Der ventrale Umschlagsrand des Augenbechers, welcher bei dem in Abb. 1 dargestellten Stadium flach und abgerundet erscheint, ist hier viel schärfer markiert und springt lateralwärts ein wenig vor. Das retinale Blatt des Augenbechers enthält noch ziemlich viel Pigment, jedoch nicht mehr in der für frühere Stadien (Abb. 1) charakteristischen Anordnung. Die radiären Pigmentzüge lassen sich, wenn auch weit weniger deutlich als bei dem früher beschriebenen Stadium, auch hier stellenweise noch erkennen, doch liegen auch Zellen mit grossem Pigmentreichtum in unregelmässiger Verteilung zwischen den wenig oder gar nicht pigmentierten Zellen des retinalen Blattes.

Einen weiteren Fortschritt in der Entwicklung des Auges weist das in der Abb. 3 dargestellte Stadium auf, welches einer Querschnittserie durch einen 6 mm langen Embryo entnommen ist. Das Pigmentblatt hat sich fast vollständig an das retinale Blatt angelagert, nur bei v ist der schon erwähnte kleine Rest des *Ventriculus retroretinalis triangularis* noch erkennbar. Der ventrale Umschlagsrand des Augenbechers ist weiter lateralwärts vorgewachsen. Durch dieses Vorwachsen bildet sich allmählich die ventrale Wand des Augenbechers aus. Ihr lateralwärts gerichtetes Wachstum wird durch den Vergleich der Abb. 1, 2 und 3 deutlich veranschaulicht. Genetisch besteht diese ventrale Wand des Augenbechers aus zwei Teilen, einer äusseren, schmäleren Zone, welche der ursprünglich ventralen Wand der primären Augenblase entspricht, und einer inneren, viel dickeren Schicht, welche aus einem Teile des retinalen Blattes — also aus der ursprünglich lateralen Wand der primären Augenblase — hervorgegangen ist. Bei der Ausbildung des Augenbechers legen sich diese beiden Bestandteile so dicht aneinander, dass man keine sichere Grenze mehr zwischen ihnen feststellen kann und dass daher die ventrale Wand des Augenbechers als ein histologisch einheitliches Gewebe erscheint (Abb. 2). Später jedoch, wie in Abb. 3, lassen sich diese beiden Bestandteile der ventralen Wand deutlich voneinander sondern, da das äussere Blatt pigmentärmer als das innere ist und aus hohen Zellen besteht, während der dem retinalen Blatte entstammende Anteil aus vielen kleinen, dicht aneinander gedrängten und pigmentreichen Zellen zusammengesetzt ist. Die prospektiven Potenzen dieser beiden Schichten sind völlig verschiedene. Aus der inneren Zone entsteht Retinagewebe. Die Zellen des äusseren Blattes dagegen ordnen sich später zu einem einreihigen Epithel an, weisen anfangs cylindrische Gestalt auf, werden aber allmählich zu niedrigen, platten Zellen umgebildet, in deren Inneren zahlreiche Pigmentkörnchen auftreten. Sie

werden also in die Zellen des Pigmentblattes der Retina umgewandelt. Diese Differenzierung erfolgt jedoch erst bei Embryonen von 6,5 bis 7 mm Länge, also in einem Zeitpunkte, in welchem die übrigen Zellen des Pigmentepithels bereits voll differenziert sind. Es entsteht also das Pigmentepithel der Retina aus zwei entwicklungsgeschichtlich völlig verschiedenen Teilen. Der weitaus grössere Teil, der die mediale und die dorsale Wand sowie die beiden lateralen Wände des Augenbeckers bildet, verdankt der ursprünglich dorsalen, später dorsomedialen Wand der primären Augenblase seinen Ursprung. Ein kleinerer Teil des Pigmentblattes jedoch, nämlich jener, welcher die ventrale Wand des Augenbeckers überzieht, geht aus der ventralen Wand der primären Augenblase hervor. Es verdient Beachtung, dass gerade dieser in der Nachbarschaft der fetalen Augenspalte gelegene Teil des Pigmentblattes viel später in den Differenzierungsvorgang eingeht, als der restliche Teil des äusseren Blattes des Augenbeckers. Denn die Umgebung der fetalen Augenspalte stellt, wie bei der Entwicklung der Retina noch genauer ausgeführt werden wird, eines der Wachstumscentren dar, in welchem noch längere Zeit hindurch eine lebhafte Vermehrung von histologisch indifferenten Zellen stattfindet, während die übrigen Retinaschichten bereits früher in den Differenzierungsvorgang eingetreten sind. Diese beiden Abschnitte des Pigmentblattes lassen sich jedoch nicht scharf voneinander sondern, vielmehr gehen sie im ventralen Bereiche der Seitenwände des Augenbeckers ohne scharfe Grenze ineinander über. Sobald die Differenzierung im ventralen Abschnitte des Augenbeckers vollendet ist, lassen sie sich überhaupt nicht mehr voneinander unterscheiden.

Im übrigen wäre zu dem in der Abb. 3 dargestellten Stadium noch zu bemerken, dass das retinale Blatt bedeutend an

Zellreichtum zugenommen hat und dass sein Pigmentgehalt spärlicher geworden ist. An der inneren, dem Glaskörperraum zugewendeten Seite des Augenbeckers erkennt man eine schmale kernlose Zone. Sie stellt die erste Anlage der Nervenfaserschichte dar, welche als erste von den Schichten der Retina und zwar zuerst am medialen Augenpol zur Ausbildung kommt. Sonst ist das mediale Blatt noch nicht differenziert.

Die weiteren Wachstums- und Differenzierungsvorgänge im Bereiche der Retina lassen sich an Sagittalschnitten durch die Augenanlage viel deutlicher verfolgen als an Querschnitten. Dabei kann festgestellt werden, dass auch die Retina der Anuren entsprechend der von C. Rabl ermittelten Regel in bilateral-symmetrischer Weise sich anlegt. Die schon erwähnte, im sagittalen Meridian des Auges senkrecht zur Optikeintrittsstelle errichtete Ebene teilt den Augenbecher in zwei spiegelbildlich gleiche Hälften, deren Ausbildung, Wachstum und Differenzierung in spiegelbildlich gleicher Weise erfolgt. Es weist jedoch das Auge der Anuren ebenso wie jenes der Urodelen gewisse Besonderheiten des Entwicklungsmodus auf. C. Rabl beschreibt am lateralen Umschlagsrande des Augenbeckers von Säugetieren und Selachiern, den beiden Tierklassen, welche er am genauesten untersucht hat, 4 Randkerben, welche in genau bilateral-symmetrischer Weise an der nasalen und an der temporalen Seite des Augenbeckers angeordnet sind. Zusammen mit der in der Symmetrieebene gelegenen fetalen Augenspalte weist also der Augenbecherrand bei diesen Tierklassen fünf Unterbrechungen auf. Aus der Tatsache, dass diese Randkerben bei so verschiedenen Tieren, wie Selachier und Mammalier es sind, in ganz ähnlicher Weise zur Ausbildung kommen, schloss Rabl, dass diese Gestaltung des Augenbecherrandes für alle Wirbeltierklassen dieselbe sei¹⁾. Schon

¹⁾ Es ist Rabl entgangen, dass bereits 5 Jahre vor ihm C. Lindahl diese eigenartige Gestaltung des Augenbeckers beim Menschen, bei einigen

bei meinen Untersuchungen über die Augenentwicklung der Urodelen konnte ich am Augenbecher dieser Tiere keine Randkerben vorfinden. Es stand mir jedoch zu wenig Material von Embryonen entsprechenden Alters zur Verfügung, als dass ich mich mit Sicherheit über die Gestaltung des Umschlagsrandes des Augenbechers bei den Urodelen hätte äussern können. Von Anurenembryonen habe ich jedoch eine grosse Anzahl daraufhin untersucht, und konnte daher mit Sicherheit feststellen, dass am Augenbecherrande dieser Tiere Kerben nicht zur Ausbildung kommen. Es verläuft vielmehr der Rand des Augenbechers in den Frühstadien seiner Entwicklung vollkommen geradlinig und er ist nur an seiner Ventralseite durch die in der Symmetrieebene gelegene fetale Augenspalte unterbrochen. Sehr bald erheben sich jedoch an seiner nasalen und temporalen Seite die beiden von mir bei Urodelen beschriebenen „Randlappen“. Sie stellen zwei lateralwärts gerichtete Vorrugungen der äusseren Fläche des Augenbechers dar, welche an der dorsalen Seite durch eine tief einschneidende Furche, an der ventralen Seite durch die fetale Augenspalte voneinander geschieden werden.

Da sich diese beiden Lappen bei Urodelen und Anuren in ganz analoger Weise anlegen, können sie als eine für das Amphibienauge charakteristische Bildung angesehen werden, welche den bilateral-symmetrischen Bau des Augenbechers deutlich hervortreten lässt. Ihre Ausbildung lässt sich sehr gut an dem in der Abb. 4 dargestellten Wachsmo-
dell studieren, welches nach einer Sagittalschnittserie durch das Auge eines 10,7 mm

Säugetieren, sowie bei Vögeln und Eidechsen genau beschrieben und ihre Bedeutung für die Entstehungsart der Iriskolobome erörtert hat. (Über die Pupillaröffnung des Augenbechers in früheren Entwicklungsstadien usw., Arch. f. Augenheilk. 72, 1912.)

langen Embryo angefertigt wurde. Es stellt den lateralen Abschnitt des Augenbeckers und die Linse bei seitlicher Ansicht dar. Unverkennbar ist die bilaterale Symmetrie der ganzen Augenanlage. Man erkennt deutlich, dass die beiden Randlappen, der nasale (nas. L.) und der temporale (temp. L.), über die äussere Fläche des Augenbeckers weit vorragen. An ihrer dorsalen Seite werden diese beiden Lappen durch eine tiefe Einkerbung (d. K.) voneinander geschieden, welche sich medialwärts in eine an der Dorsalseite des Augenbeckers in der Symmetrieebene verlaufende Furche (d. F.) fortsetzt. Diese Furche lässt sich, an Tiefe ständig abnehmend, bis an den Äquator des Augenbeckers verfolgen. An der ventralen Seite des Augenbeckers ist die fetale Augenspalte erkennbar (fet. A.), welche in ihrem Anfangsteile der eben beschriebenen dorsalen Einkerbung (d. K.) und in ihrer Fortsetzung der dorsalen Furche (d. F.) gegenüberliegt. Die fetale Augenspalte ist in ihrem lateralen Anteile sehr breit, verengt sich aber medialwärts rasch zu einer ganz engen Furche, deren Ränder sich medial vom Äquator des Augenbeckers aneinanderlegen. Zwischen den beiden Randlappen ragt der laterale Pol der Linse (L.) vor, welcher letztere sich in den bilateral symmetrischen Aufbau des Augenbeckers vollkommen einfügt.

Betrachten wir nunmehr die beiden Randlappen an einigen Sagittalschnittserien genauer. Die Abb. 5 stellt den 4. Schnitt durch denselben Augenbecher dar, dessen Rekonstruktionsmodell eben beschrieben wurde. Im Schnitte sind die beiden Randlappen und die zwischen ihnen gelegene Linse getroffen. Als Teile des Augenbeckers bestehen diese Randlappen aus dem Pigment- und aus dem retinalen Blatte, von welchem das erstere eine Umhüllung für die Zellen des letzteren bildet. Das Pigmentblatt scheint an der inneren, der Linse zugewendeten Fläche der Randlappen dicker zu sein als an der äusseren Fläche, doch erklärt sich diese scheinbar grössere Dicke da-

mit, dass bei Sagittalschnitten dieser Teil des Pigmentblattes flach getroffen wird. Tatsächlich ist das Pigmentblatt an der inneren Seite der Lappen nicht dicker als an ihrer Aussenseite. Innerhalb dieses Pigmentzellenmantels enthalten die Randlappen die dem retinalen Blatte des Augenbeckers entstammende Zellmasse. Es fällt nun sofort auf, dass ungewöhnlich viele von diesen Zellen in Teilung begriffen sind. Die Lebhaftigkeit der Zellvermehrung in diesem Retinaabschnitte kommt in der Abb. 5 nicht deutlich genug zum Ausdruck, da die angewendete schwache Vergrösserung nicht hinreicht, um sämtliche Teilungsfiguren zur Anschauung zu bringen. Diese beiden Randlappen bilden, wie ich bereits für das Urodelenauge festgestellt habe, Wachstumscentren für die Retina, und zwar von jenem Zeitpunkte an, in welchem die Differenzierung des centralen Retinaabschnittes bereits eingesetzt hat. Schon Mall¹⁾ wies darauf hin, dass der laterale Teil der Retina zu gewissen Zeiten ihrer Entwicklung ein Wachstumscentrum für sie bildet und Schaper²⁾ zeigte, dass innerhalb des Augenbeckers anfangs eine gleichmässige Vermehrung der Zellen, also ein intussusceptionelles Wachstum stattfindet bis zu jenem Zeitpunkte, in welchem die Differenzierung der Retina beginnt. Von da ab wächst diese appositionell, von ihrem lateralen Abschnitte aus, welcher vom Differenzierungsvorgange zuletzt ergriffen wird. Da jedoch Mall und Schaper ausschliesslich Querschnittserien zu ihren Untersuchungen verwendeten, so entging ihnen das Auftreten der beiden von mir beschriebenen Randlappen am Augenbecher.

¹⁾ F. P. Mall, *Histogenesis of the Retina in Amblyostoma and Necturus*. Journ. of Morph. Vol. 8. 1893.

²⁾ A. Schaper, *Über proliferative Wachstumscentren und deren Beziehungen zur Regeneration und Geschwulstbildung*. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 19. Heft 3. 1905. Diese Angaben Malls und Schapers waren mir bei der Abfassung meiner früher zitierten Arbeit über die Entwicklung des Urodelenauges nicht bekannt.

rande, und eben diese Randlappen sind es, welche später durch die lebhaft Vermehrung ihrer Zellen das Wachstum der Retina fortsetzen. Nur in diesen Randlappen vermehren sich die Zellen lebhaft, nicht in den übrigen Abschnitten der Augenanlage.

Die Abb. 6 zeigt einen Schnitt, welcher 4 Schnitte medialwärts von dem in der Abb. 5 dargestellten durch den Augenbecher hindurchgeht. Die beiden Lappen, deren symmetrische Ausbildung hier aufs deutlichste hervortritt, werden an ihrer ventralen Seite durch die schmale, im Längsschnitte keilförmig gestaltete fetale Augenspalte voneinander geschieden, während sie an der Dorsalseite durch eine vom Pigmentepithel gebildete Brücke miteinander in Verbindung stehen. Obwohl auch hier die Retinazellen völlig undifferenziert sind, lässt sich doch keine einzige in Teilung begriffene Zelle mehr auffinden. Nur der freie, äussere Abschnitt der Randlappen ist also der Ort lebhafter Zellvermehrung. — Die Linse füllt den Glaskörperraum fast vollständig aus. In vivo lag sie wohl der Retina noch dichter an, denn geringe Pigmentreste, die sich stellenweise an ihrer Oberfläche vorfinden und die sicherlich von der Retina stammen, weisen darauf hin, dass die Linse sich durch Schrumpfung von der Retina abgelöst hat.

Die fetale Augenspalte und die Furche an der Dorsalseite des Augenbechers werden von einer Reihe von Mesodermzellen überbrückt.

Betrachtet man nun einen hinter dem Äquator geführten Längsschnitt durch einen Augenbecher des gleichen Entwicklungsstadiums, so tritt uns ein ganz anderes Bild entgegen (Abb. 7). Zu dessen Verständnis ist es notwendig, vorher den Verlauf der Differenzierung der Retina zu besprechen. Bei der Beschreibung der Abb. 3 wurde bereits erwähnt, dass die Differenzierung der Retina in ihre besonderen Schichten am medialen

Augenpol ihren Ausgang nimmt, und zwar mit der Ausbildung einer kernfreien Zone an der inneren, dem Glaskörperraum zugewendeten Fläche der Retina, welche Zone die erste Anlage der Nervenfaserschicht darstellt. Vom medialen Augenpol schreitet nun die Differenzierung lateralwärts fort. Dies erfolgt jedoch nicht an allen Stellen der Retina gleichmässig, vielmehr schreitet der Differenzierungsvorgang in den seitlichen Abschnitten der Retina besonders rasch vor, während die Umgebung der fetalen Augenspalte sowie ein Streifen in der Mitte der dorsalen Wand des Augenbechers von dem Differenzierungsprozesse zunächst nicht betroffen werden. Die Abb. 8 stellt einen Sagittalschnitt durch den Augenbecher eines 6,5 mm langen Embryo dar, bei dem die Nervenfaserschicht bereits deutlich ausgebildet ist. Der Schnitt trifft den Augenbecher nicht rein sagittal, sondern in seinem nasalen Anteile (in der Figur links) weiter lateral als in seinem temporalen Abschnitte (in der Figur rechts). So erklären sich die geringen Abweichungen von dem sonst deutlich bilateral-symmetrischen Bau des Augenbechers. Seine äussere Begrenzung ist annähernd kreisförmig, der Glaskörperraum gleicht einem Sechsecke mit abgerundeten Ecken. Die Nervenfaserschicht, als kernfreie Zone an der temporalen Seite bereits gut sichtbar, erscheint an der nasalen Seite viel weniger deutlich ausgebildet. Dies rührt davon her, dass infolge der schiefen Schnittführung der nasale Abschnitt des Augenbechers weiter lateral getroffen ist als der temporale. An den Rändern der fetalen Augenspalte sowie an einer ihr gegenüber liegenden Zone der dorsalen Retinafläche, dort wo die Retinazellen pigmentiert sind, fehlt die Anlage der Nervenfaserschicht noch völlig. Die ventralen, die fetale Augenspalte begrenzenden Abschnitte der Retina sind nur unmittelbar am Augenspalt dünn, sonst aber dicker als die übrige Retina. Besonders dick ist der nasal-ventrale Retinaabschnitt. Sehr auffällig ist, dass diese ventralen Abschnitte zellreicher erscheinen als die übrige Retina.

Die Retinazellen sind im allgemeinen pigmentfrei, nur in der Umgebung der fetalen Augenspalte sowie in dem schon erwähnten Streifen an der dorsalen Wand des Augenbeckers findet sich Pigment in reichlicherer Menge vor.

Bald nach der Nervenfaserschicht, und zwar zuerst an den gleichen Stellen, beginnen sich die übrigen Retinaschichten abzusondern. Als nächste differenziert sich die innere plexiforme Schicht, und zwar wiederum zuerst im Bereiche des medialen Augenpoles, sodann an den Seitenwänden des Augenbeckers, während in der Umgebung der fetalen Augenspalte und innerhalb eines grossen Teiles der dorsalen Wand des Augenbeckers zunächst noch keine Differenzierung statthat. In der gleichen Reihenfolge bildet sich kurze Zeit später die äussere plexiforme Schicht innerhalb der Retina aus und dann erst wird die äussere Körnerschicht abgrenzbar.

Kehren wir nunmehr zur Betrachtung der Abb. 7 zurück, so kann man deutlich erkennen, dass hier die Differenzierung der Retina in rein bilateral-symmetrischer Weise erfolgt ist. Die differenzierten Seitenwände des Augenbeckers lassen jederseits folgende Schichten erkennen: Dem Glaskörperraum zunächst gelegen eine schmale feinfaserige Zone, die erste Anlage der Nervenfaserschicht. Dann folgt eine zwei bis drei Kernreihen enthaltende Lage, aus der sich später die Ganglienzellschicht entwickelt. Eine breite Zone kernlosen Gewebes, der sich entwickelnden inneren retikulären Schicht entsprechend, trennt die Ganglienzellschicht von der Schicht der inneren Körner, die den breitesten Raum unter den Schichten der Retina einnimmt. Es folgt abermals eine, jedoch viel schmalere Zone kernfreien Gewebes, die erste Anlage der äusseren retikulären Schicht, und dann eine Kernlage von der gleichen Dicke wie die Ganglienzellschicht, welche die äussere Körnerschicht darstellt. Keine dieser Schichten, von der Nervenfaserschicht abgesehen, reicht bis an die fetale Augenspalte

heran. In der Nachbarschaft dieser Spalte lassen sich die einzelnen Zellschichten nicht mehr voneinander unterscheiden, sondern sie bilden eine einheitliche, nicht in besondere Schichten differenzierte Zellmasse. Das gleiche gilt von dem in der Mitte der dorsalen Wand des Augenbeckers gelegenen Teile der Retina.

Schon Schaper wies darauf hin, dass, ebenso wie der laterale Umschlagsrand des Augenbeckers, so auch die Umgebung der fetalen Augenspalte ein Wachstumscentrum (eine „Indifferenzzone“) darstellt, welche von jenem Zeitpunkte ab, in welchem die übrigen Teile der Retina sich in Schichten differenzieren und damit die frühere intussusceptionelle Zellvermehrung beenden, die Aufgabe der Zellneubildung übernimmt. Diese Angaben Schapers vermag ich vollinhaltlich zu bestätigen. An den von ihm angegebenen Stellen konnte auch ich ein Zurückbleiben der Differenzierung der Retina in ihre späteren Schichten und eine Fortdauer der ursprünglich in allen Teilen der Retina erfolgenden Zellvermehrung feststellen. Es sei hier noch einmal auf den besonderen Zellreichtum im ventralen Bereiche der Retina (Abb. 8) verwiesen, der die vorausgegangene lebhaftige Zellvermehrung in diesem Retinaabschnitte erweist¹⁾.

Den Angaben Schapers über die Wachstumscentren der Retina kann ich beifügen, dass neben dem Umschlagsrande des Augenbeckers und der Umgebung der fetalen Augenspalte sich noch ein drittes Wachstumscentrum im Augenbecher vorfindet, und zwar im Bereiche einer breiten, meridionalen Zone der dorsalen Wand, gerade gegenüber der

¹⁾ In einer vor kurzem erschienenen Abhandlung (Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 46, 1920) wies Fessler nach, dass sich diese Regionen des Augenbeckers auch bei abnormer Entwicklung in besonderer Weise verhalten und ihren Charakter als Wachstumscentren deutlich kundgeben.

fetalen Augenspalte. An zahlreichen Längsschnitten durch die sich differenzierende Retina zeigte sich ihr dorsaler Abschnitt stets weniger weit entwickelt als ihre Seitenteile. Die Abb. 7 und 8 lassen das Zurückbleiben der Differenzierung im Bereiche der dorsalen Wand des Augenbeckers deutlich hervortreten. Ferner verweise ich auf die Abb. 15 meiner eingangs zitierten Arbeit über das Urodelenauge, welche einen Sagittalschnitt durch den Augenbecher einer 12 mm langen Larve von *Triton cristatus* darstellt. Die dorsale Wand springt hier in Form von zwei symmetrischen Wülsten in den Glaskörperraum und nach aussen zu vor und enthält zahlreiche in Teilung begriffene Zellen. Diese Befunde lassen mit Sicherheit darauf schliessen, dass in der Mitte der dorsalen Wand, längs einer Zone, die vom Augenbecherrand bis in die Gegend des Äquators der Augenanlage reicht, eine lebhaft Vermehrung der hier zunächst noch undifferenziert bleibenden Zellen stattfindet.

Nicht nur für das retinale, sondern auch für das Pigmentblatt scheint die ventrale Wand des Augenbeckers ein Wachstumscentrum darzustellen. Dafür spricht der Umstand, dass, wie früher auseinandergesetzt wurde, die Zellen hier viel später sich zu typischen Pigmentzellen differenzieren. So zeigt die Abb. 3, dass die Zellen des Pigmentepithels der Retina im Bereiche der dorsalen und der medialen Wand des Augenbeckers grösstenteils abgeplattet und reichlich mit Pigmentkörnchen erfüllt sind, während im Bereiche der ventralen Wand das Pigmentepithel aus relativ hohen, nur in ihrem unteren Abschnitte spärliches Pigment enthaltenden Zellen zusammengesetzt ist.

Vergleicht man die seinerzeit bei Urodelen ermittelten Tatsachen mit den nunmehr an Anurenembryonen festgestellten Befunden, so lässt sich die Wachstums- und Differenzierungsart der Amphibienretina zusammenfassend folgendermassen dar-

becher sich auszubilden beginnt, ändert sich die Verteilung des Pigmentes abermals, indem nunmehr eine auffallende Vermehrung desselben in der der Linsenanlage zugewendeten Zellschicht des retinalen Blattes der Augenblase erfolgt. Von hier aus strahlt das Pigment in radiären Zügen gegen die dem Sehventrikel zugekehrte Grenzfläche der Retina aus (Abb. 1). In den folgenden Stadien nimmt die Menge des in der Retina enthaltenen Pigmentes wieder ab und es lässt sich keine typische Verteilung desselben nachweisen (Abb. 2 u. 3). Dieser Zustand dauert bis zum Beginn der Differenzierung der Retina und erfährt nun abermals eine eingreifende Änderung. Betrachtet man den in der Abb. 9 dargestellten Längsschnitt durch den lateralen Teil des Augenbechers eines 9,2 mm langen Embryos, so fällt sofort die Menge des Pigmentes auf, welches die Retinazellen hier enthalten. Wegen der zahlreichen Pigmentkörnchen sind die Kerne dieser Zellen nur undeutlich oder gar nicht sichtbar. Durchmustert man die Schnittserie in medialer Richtung weiter, so zeigt sich, dass das Pigment in den seitlichen Abschnitten der Retina an Menge ständig abnimmt, dafür aber in der Umgebung der fetalen Augenspalte und in der Mitte des dorsalen Retinaabschnittes viel reichlicher vorhanden ist. Der in der Abb. 10 dargestellte, von demselben Augenbecher stammende Schnitt, der unmittelbar medial von der Linse durch den Augenbecher geführt ist, lässt diese Verhältnisse der Pigmentbildung deutlich hervortreten¹⁾. An dem Querschnitt der Abb. 3 erkennt man ebenfalls die reichliche Ansammlung von Pigment in der ventralen Wand des Augenbechers. Dieses Pigment erhält sich nur kurze Zeit. Schon bei einem 10,7 mm langen Embryo (Abb. 5, 6 und 7) ist es nur mehr in spärlichen

¹⁾ Ganz die gleichen Verhältnisse bezüglich der Pigmentverteilung zeigt auch die Abbildung 8. Hier findet man in der Gegend der fetalen Augenspalte und in einer ihr gegenüberliegenden Zone der dorsalen Wand reichliches Pigment vor, während die übrige Retina fast völlig frei davon ist.

Mengen vorhanden. Die geringen Reste, welche sich in den inneren Zellagen der Retina (Abb. 6) noch vorfinden, schwinden bald und ein 13 mm langer Embryo wies in den Zellen der Retina überhaupt kein Pigment mehr auf.

Fragen wir uns nunmehr, welche Bedeutung diesem bemerkenswerten Wechsel in der Pigmentverteilung der Retina zukommt, so muss es uns auffallend erscheinen, dass die Anhäufung des Pigments gerade an jenen Stellen stattfindet, welche sich durch lebhaftes Zellvermehrung auszeichnen und welche daher eine besondere Bedeutung für das Wachstum der Retina besitzen. Fuchs¹⁾ hat nun nachgewiesen, dass dem Pigment im tierischen Organismus keineswegs eine lediglich koloristische Bedeutung zukommt, dass es vielmehr auch mit dem An- und Abbau gewisser Zellstoffwechselprodukte in innigem Zusammenhang steht. Überall dort, wo Pigment in besonders reichlicher Menge auftritt, erweist sich auch der Stoffwechsel der Zellen in besonderer Weise verändert, sei es im Sinne einer Steigerung oder im Sinne einer Herabsetzung²⁾. Es kann nun wohl keinem Zweifel unterliegen, dass eine lebhaftes Vermehrung der Zellen auch eine Steigerung der Stoffwechselvorgänge innerhalb derselben bedingt und von diesem Gesichtspunkte aus betrachtet, erscheint dieser Wechsel in der Pigmentverteilung der Retina vollkommen verständlich. Denn das Pigment findet sich bei der Entwicklung der Retina stets im Bereiche der Wachstumscentren, d. h. also an jenen Stellen vor, an welchen die Zellvermehrung stattfindet. Untersucht man daraufhin die Entwicklungsart des Augenbeckers, so ergibt sich folgendes: Wie im Hirnrohr, so finden wir auch

¹⁾ R. F. Fuchs, Der Farbwechsel und die chromatische Hautfunktion der Tiere. Handb. f. vergl. Physiol. Bd. 3. 1. Hälfte. 1913.

²⁾ Für die grosse Rolle, welche das Pigment im Stoffwechsel des Körpers spielt, sprechen sehr klar die jüngsten Befunde von A. Fischel (Beiträge zur Biologie der Pigmentzelle. Anat. Hefte. H. 174, 1919).

Erfahrung berechtigt glaubte, Goettes Beschreibung anzweifeln zu können. Die nach Goette ursprünglich solide Linsenanlage bestreitet Kessler, da die Abbildungen bei Goette nach Kesslers Ansicht die Möglichkeit nicht ausschliesst, dass sich bei Bombinator, ebenso wie bei Triton, die Linse als Säckchen anlege, dessen Lumen aber durch einige grosse, im Innern der Linse befindliche Zellen eingeengt werde. Eine Entgegnung Goettes auf Kesslers Einwendungen ist nicht erfolgt. Die eingangs zitierte Arbeit Koranyis, welche hauptsächlich dem Zwecke dient, die Anteilnahme der Deckschicht und der Grundschicht der Epidermis an der Linsenbildung zu untersuchen, bringt über die Entwicklung der Anurenlinse nur ganz kurze, hier nicht in Betracht kommende Bemerkungen. In einer Dissertation vom Jahre 1890 greift Schöbel abermals die Darstellung Goettes über die Entwicklung der Linse an. Er findet, dass die Zellen der inneren Ectodermis („Sinnesschicht“) zunächst zu langen Cylinderzellen auswachsen und dass sich dann die von ihnen gebildete Platte zu einer kleinen hohlen Grube einsenke. Dieser Bildungsmodus finde sich nicht nur bei Hyla, sondern, wie Schöbel ausdrücklich gegenüber Goette betont, auch bei Bombinator. Er meint, es komme nur auf die richtige Schnittführung an, um sich zu überzeugen, dass es sich bei der Linse des Amphibiänauges stets um eine hohle Einsenkung und nicht um eine solide Wucherung handle. (Zitiert nach Rabl, Über den Bau und die Entwicklung der Linse I, Seite 542.)

C. Rabl hat bei seinen Untersuchungen über die Linsenentwicklung die Anuren nicht berücksichtigt. Alle späteren Arbeiten über die Entwicklung des Anurenauges erfolgten lediglich zur Prüfung entwicklungsmechanischer Fragen und gingen daher auf die formale Linsen- und Augenentwicklung nicht genauer ein.

Bei der Darstellung der Entwicklung der primären Augen-

blase wurde erwähnt, dass die laterale Wand derselben bei Embryonen von 4,0 mm Länge mit der Epidermis in Berührung steht. Bei nur um wenig älteren Embryonen beginnt der Einstülpungsprozess der lateralen Wand der primären Augenblase zum Augenbecher, so dass sie ihren Kontakt mit der Epidermis grösstenteils verliert. Weder zur Zeit der Anlagerung der lateralen Augenblasenwand an die Epidermis noch unmittelbar nach dem Abrücken von ihr lässt sich die geringste Veränderung an den Zellen der Berührungsstelle nachweisen. Der Vorgang der Linsenbildung setzt vielmehr erst nach der Einstülpung der Augenblase zum Augenbecher ein. Zum Verständnis der Vorgänge an der sich bildenden Linse erscheint es notwendig, auf die Histologie ihres Mutterbodens, der Epidermis, etwas genauer einzugehen. Wie schon Goette beschrieben hat, besteht die Epidermis von Anurenembryonen aus zwei Schichten, der oberflächlichen Deckschicht und der tieferen Grundsicht. Nach Cornings Darstellung¹⁾ ist es bei ganz jungen Ranaembryonen noch nicht möglich, die beiden Epidermisschichten voneinander abzugrenzen. Anfangs enthält nur die Deckschicht, später auch die Grundsicht reichliches Pigment. In der Deckschicht ist das Pigment am reichlichsten in der äusseren Grenzzone der Zellen enthalten. Ich kann Cornings Darstellung bestätigen, will jedoch für das uns interessierende Stadium, bei dem die Linsenbildung einsetzt, noch einige Einzelheiten hinzufügen. Betrachtet man die Epidermis in diesem Entwicklungsstadium ausserhalb der Linsenbildungszone (Abb. 1 oben, an der Berührungsstelle des Augenbechers und Abb. 11), so erkennt man, dass sie aus zwei Schichten besteht. Die äussere Deckschicht enthält reichliches Pigment, nicht nur in ihrer äusseren Grenzzone, sondern die Pigmentierung betrifft die ganzen Randabschnitte jeder Zelle,

¹⁾ H. K. Corning, Über einige Entwicklungsvorgänge am Kopfe der Anuren. *Morpholog. Jahrb.* Bd. 27. 2. Teil. 1899.

während in ihrer Mitte, um den Kern herum, nur wenige Pigmentkörnchen sich vorfinden. Die Abbildung, welche Maurer¹⁾ in seiner Darstellung über die Entwicklung der Epidermis von *Rana temporaria* gibt, entspricht den tatsächlichen Verhältnissen in keiner Weise. Er stellt die Zellen der Deckschicht bei Larven von 4,5 mm Länge teils ganz pigmentfrei, teils zur Hälfte, teils überall stark pigmentiert dar. Auch die Verteilung des Pigments kommt in Maurers Abbildungen nicht richtig zum Ausdruck. In der Peripherie der Zellen lassen sich so distinkte Pigmentkörnchen auch an dünnen Schnitten nicht erkennen, wie Maurer sie zeichnet, da hier die Pigmentkörnchen zu dicht gedrängt nebeneinander liegen. Das Pigment bildet hier vielmehr eine geschlossene Lage.

Im Gegensatz zu der aus kubischen Zellen bestehenden Deckschicht setzt sich die Grund- oder Sinnesschicht aus viel flacheren Zellen zusammen, welche Pigment in wesentlich geringerer Menge enthalten als die Zellen der Deckschicht. Auch hier findet es sich hauptsächlich in den peripheren Teilen und namentlich in der der Deckschicht zugewendeten Zellzone vor. Maurer erklärt ausdrücklich, dass die Grundsicht kein Pigment enthalte und bildet sie auch demgemäss ab, was aber den Tatsachen nicht entspricht.

Von der in der beschriebenen Weise gestalteten Epidermis nimmt die Linsenbildung ihren Ausgang. Wie die Abb. 1, welche einer Querschnittserie durch einen 4,4 mm langen Embryo entstammt, erkennen lässt, heben sich die Zellen der Grundsicht an einer umschriebenen Stelle von der Deckschicht ab. Die abgehobenen Zellen sind im Gegensatze zu den flachen Zellen der Grundsicht von cylindrischer Gestalt. Es muss betont werden, dass dieses Längenwachstum der Zellen unmittelbar vor, vielleicht sogar erst gleichzeitig mit der Ab-

¹⁾ F. Maurer, Die Epidermis und ihre Abkömmlinge. Leipzig 1895.

hebung der Deckschicht einsetzt; denn ich habe an jüngeren Stadien, die die beiden Epidermisschichten noch in Berührung zeigten, niemals eine entsprechende Gestaltänderung an den Zellen der Grundsicht feststellen können. Die abgehobenen Zellen enthalten Pigment, namentlich in der der Deckschicht zugewendeten Zellseite. Auch die Deckschicht erscheint im Bereiche der Linsenanlage deutlich verdickt und stärker pigmentiert. Es liegt jedoch das Maximum dieser Verdickung, wie Abb. 1 zeigt, ventral und wie die Vergleichung weiterer Schnitte derselben Serie lehrt, auch rostral von der Linsenanlage. Diese Verdickung steht mit der Linsenbildung nicht in Zusammenhang. Wie die Untersuchungen von Goette, Corning, Schöbel u. a. übereinstimmend gelehrt haben, beteiligt sich die Deckschicht in keiner Weise an der Bildung der Linse. Es handelt sich bei der beschriebenen Bildung der Deckschicht um eine eigentümliche, von Corning¹⁾ und Hinsberg²⁾ beschriebene, und als „Stirnstreifen“ (Corning) bezeichnete Bildung am Kopfe der Anuren, welche als schmaler Streifen den ganzen Vorderkopf umgreift und jederseits in der Gegend der Linsenanlage endet. Die Bedeutung dieser Verdickung der Epidermis, welche nur die Deckschicht betrifft, war lange Zeit unbekannt. Aus den Angaben von Bles³⁾ geht jedoch hervor, dass es sich hier um die Anlage einer Drüse — „Stirndrüse“ — handelt, deren Aufgabe es ist, die Eihüllen zu erweichen und es so der Larve zu ermöglichen, diese Hüllen mit dem Kopfe durchzustossen.

Wie man aus einem Vergleiche der Abb. 1 mit der Abb. 11, welche einem etwas älteren Stadium der Linsenbildung entspricht, entnehmen kann, wachsen die abgehobenen Zellen der

¹⁾ l. c. S. 192.

²⁾ V. Hinsberg, Die Entwicklung der Nasenhöhle bei Amphibien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 58. 1901.

³⁾ E. J. Bles, The life-history of *Xenopus laevis*. Transact. R. soc. Edinb. 41, 1905.

Grundschrift sehr rasch in die Länge und bilden alsbald eine der Innenfläche der Deckschrift aufsitzende Falte, deren Gipfel dem Augenbecher zugekehrt ist. Dorsal setzen sich die Zellen dieser Linsenanlage von den Zellen der Grundschrift scharf ab, während ventral ein allmählicher Übergang der Linsenzellen in die Zellen der Grundschrift stattfindet. Der Winkel, den die Vorwölbung der Linsenanlage mit der Epidermis bildet, ist dorsal nur wenig grösser als 90 Grad, während er ventral etwa 140 Grad beträgt. Dieses verschiedene Verhalten der Linsenanlage zur Epidermis ist, wie wir sehen werden, für die Ablösung der Linse von der Epidermis bedeutungsvoll.

Die Linsenanlage enthält ein enges Lumen, welches sich in den bereits zum Teile obliterierten Spaltraum, der durch die Abhebung der Grundschrift von der Deckschrift entstanden ist, fortsetzt. Auch bei Anuren gibt es demnach ein Stadium der Linsengrube. Es weicht jedoch diese Grube infolge ihres sehr engen Lumens von der sonst vorkommenden Form dieses Entwicklungsstadiums der Linse ab. Der Angabe Schöbels, dass das Lumen dieses Linsensäckchens wegen seiner Enge nur schwer und nur bei bestimmter Schnittführung auffindbar sei, stimme ich vollkommen zu. Man muss bei der Orientierung des Objektes die lateral-ventral-rostralwärts gerichtete Achse des Augenbeckers berücksichtigen. Inwieweit die Darstellung Goettes, der von einer anfangs soliden Linsenanlage spricht, trotzdem ihre Berechtigung hat, soll später gezeigt werden.

Die Zellen dieser Linsenanlage enthalten nur wenig Pigment und dieses besonders in der der Deckschrift zugewendeten Zellzone.

Was die Zellen der Deckschrift anbelangt, so lassen sie die früher beschriebene Anordnung des Pigments deutlich erkennen, ebenso die dem „Stirnstreifen“ angehörende Verdickung im Bereiche der Linsenanlage. Die gleichfalls sichtbare leichte

Eindellung an ihrer Aussenseite, an der Stelle der Linsenanlage, wurde schon von Goette beschrieben und mit der Linsenbildung in Zusammenhang gebracht. Ob mit Recht, vermag ich nicht zu bestimmen.

Einen weiteren Fortschritt in der Entwicklung der Linse bedeutet das in der Abb. 2 dargestellte Stadium, welches einem 4,6 mm langen Embryo entnommen ist. Die Linse befindet sich immer noch auf der Entwicklungsstufe des Linsensäckchens, dessen Lichtung durch einen engen Gang mit dem zwischen Grund- und Deckschicht befindlichen Spaltraum kommuniziert. Dorsal wird die Linsenanlage von der Epidermis durch eine Furche geschieden, an deren Grunde die Linsenzellen mit den Zellen der Grundsicht zusammenhängen, welche sich hier in ihrem histologischen Bau in keiner Weise von den Zellen der Grundsicht an anderen Körperstellen unterscheiden. Ganz anders verhält sich der Übergang des Linsensäckchens in die Grundsicht an seiner ventralen Seite. Die ventrale Wand der Linsenanlage bildet mit den Zellen der Grundsicht einen rechten Winkel. Dieser in die Linsenanlage übergehende Abschnitt der Grundsicht (st) unterscheidet sich wesentlich von den übrigen Teilen dieser Zellschicht. Er besteht aus Zellen mit weit grösserem Höhendurchmesser und diese Zellen bilden einen Strang, der fast überall von der Deckschicht durch einen Spalt getrennt ist, sich erst in beträchtlicher Entfernung von der Linse an die Epidermis anlegt und dann ziemlich unvermittelt in die normal gestalteten Zellen der Grundsicht übergeht.

Die weitere Entwicklung der Linse erfolgt derart, dass sich die dorsale Wand des Linsensäckchens von der Grundsicht ablöst und mit der ventralen vereinigt (Abb. 12). Dadurch wird der enge Gang, welcher das Lumen des Linsensäckchens mit dem Spaltraum zwischen den beiden Epidermisblättern verbindet, nach aussen hin abgeschlossen und so ent-

steht aus dem Linsensäckchen ein Linsenbläschen, welches ich aus später zu erörternden Gründen primäres Linsenbläschen nennen will. Nach Ablösung der dorsalen Wand des Linsenbläschens von der Grundschrift endet diese (Abb. 12) etwas unterhalb der dorsalen Kuppe der Linse mit einem scharfen Rande. Infolgedessen befindet sich vor der lateralen Wand des Linsenbläschens keine Grundschrift, sondern nur die Deckschrift der Epidermis. Sie ist von der Linse durch einen engen Spaltraum getrennt, welcher sich noch über den Bereich der Linsenanlage eine kleine Strecke weit zwischen die Schichten der Deck- und Grundschrift der Epidermis ventralwärts fortsetzt. Dieser Teil der Grundschrift stellt gleichzeitig einen Stiel dar, an welchem das Linsenbläschen ventral befestigt ist (Abb. 12, st). Es erhält sich also die früher (Abb. 2) beschriebene Beziehung zwischen der ventralen Wand der Linse und der Grundschrift noch weiter, während dorsal die Beziehung zwischen Linse und Epidermis bereits gelöst ist. Der in Abb. 12 dargestellte Stiel, mittels dessen die Linse mit der Epidermis noch in Verbindung steht, entspricht dem in der Abb. 2 dargestellten, eigenartig veränderten Abschnitte der Grundschrift, nur ist er in diesem Falle sehr kurz. Seine Länge variiert eben bei den verschiedenen Embryonen.

Eine derartige Beziehung zwischen Linse und Epidermis ist meines Wissens noch nicht beobachtet worden. Den die Linsenanlage der Anuren mit der Epidermis verbindenden Strang könnte man als ventralen Haftstiel der Linse bezeichnen.

Wie aus dieser Darstellung hervorgeht, löst sich die Linsenanlage an ihrer dorsalen Seite früher von der Grundschrift ab als an der Ventralseite. Dass es sich dabei nicht um eine lediglich bei den Anuren vorkommende Bildung handelt, beweist das Verhalten der Linsenanlage zur Grundschrift bei

den Urodelen. Wie die Abbildungen in der früher genannten Arbeit Rabls¹⁾ zeigen, trennt sich auch bei *Siredon* die Linsenanlage an der dorsalen Seite früher von der Epidermis ab als an der ventralen Seite. Zu einer Stielbildung an der ventralen Seite der Linsenanlage wie bei den Anuren kommt es allerdings bei den Urodelen nicht.

Die Ablösung der Linse von der Grundschrift und die Rückbildung des Haftstiels findet bei den Anuren stets dorsal früher als ventral, aber bei verschiedenen Embryonen zu recht verschiedenen Zeiten statt. Nachdem das Linsenbläschen gebildet ist, legen sich die den ventralen Haftstiel bildenden Zellen an die Deckschicht an und werden hierbei niedriger, so dass sie sich von den übrigen Zellen der Grundschrift nicht mehr unterscheiden lassen (Abb. 12). Der früher zwischen Deckschicht und Haftstiel vorhanden gewesene Spaltraum verschwindet. Nur in unmittelbarer Nähe des Linsenbläschens erhält sich ein Rest des Haftstiels (Abb. 13, 14). Auch dieser legt sich später an die Deckschicht an, so dass dann die Linse direkt mit der Epidermis verwachsen ist. Diese Verwachsung kann sich bis zu einem Stadium erhalten, in welchem kein Linsenbläschen mehr, sondern eine solide Linsenanlage vorhanden ist (Abb. 3). In anderen Fällen ist die Anlagerung des ventralen Haftstiels an die Epidermis zu einer Zeit noch nicht vollendet, in der sich in der soliden Linsenanlage bereits ein Lumen auszubilden beginnt (Abb. 14). Endlich kommt zwischen den lateralen Wandzellen der Linse und der Grundschrift der Epidermis ein Spalt zur Ausbildung, durch welchen die Verbindung der Linse mit der Epidermis gelöst wird. — Während dieser Vorgänge wächst die Grundschrift von der dorsalen Ablösungsstelle der Linsenanlage her nach abwärts und vereinigt sich mit den Zellen des dorsalen

¹⁾ C. Rabl, Über den Bau und die Entwicklung der Linse. I. Tafel 30. Abbildung 3 und 4.

Endes des Haftstiels, so dass dann die Grundsicht vor der freigewordenen Linse eine geschlossene Lage bildet. Gleichzeitig mit diesem Vorgange wandern Mesodermzellen in den Raum zwischen Linse und Epidermis ein (Abb. 15).

Die Zellen der Linsenanlage enthalten Pigmentkörnchen, und zwar am reichlichsten an ihrer der Lichtung des Linsenbläschens zugewendeten Seite. Für die Abb. 1, 11, 2 und 12 wurden relativ pigmentarme Linsen gewählt, weil sich an ihnen morphologische Details besser bildlich darstellen lassen. Die Zellen des in Abb. 13 dargestellten Linsenbläschens (Embryo von 5,2 mm Länge) enthalten Pigment in grösserer Menge. Es findet sich auch hier fast ausschliesslich an der inneren Seite der Zellen vor. Das Linsolumen ist in diesem Falle (Abb. 13) besonders eng und besitzt schmale seitliche Fortsätze. Auch dieses enge Lumen schwindet jedoch bald, und zwar deshalb, weil sich die Linsenzellen reichlich vermehren und dabei gegen die Lichtung des Linsenbläschens vordringen, bis sie diese vollkommen ausfüllen. Die Linse stellt dann kein Bläschen, sondern eine solide Zellmasse dar. Die Abb. 3 gibt ein solches Entwicklungsstadium wieder. Nirgends lässt sich in dieser Linsenanlage eine Lichtung nachweisen und ihr grosser Zellreichtum lässt klar erkennen, dass die Zellvermehrung im vorangegangenen Entwicklungsstadium eine ausserordentlich rege gewesen sein musste. Eine ganz ähnliche solide Linsenanlage ist von C. Rabl bei Selachiern (*Pristiurus*) abgebildet und beschrieben worden¹⁾. Allein bei Selachiern wird die Linse sofort als solide Zellmasse angelegt, während sie bei den Anuren ursprünglich als ein Bläschen zur Ausbildung kommt, das erst sekundär in ein solides Gebilde sich umwandelt.

Der von Goette erhobene, von allen späteren Autoren jedoch angezweifelte Befund einer soliden Linsenanlage bei

¹⁾ C. Rabl, l. c. I. Tafel 28. Abbildung 5 und 6.

den Anuren hat also insofern seine Richtigkeit, als es tatsächlich im Verlaufe der Entwicklung zur Ausbildung einer soliden Linsenkuugel kommt. Die erste Anlage der Linse enthält jedoch, den Angaben Schöbels entsprechend, stets ein Lumen.

Dieses Stadium der soliden Linsenanlage hat jedoch keine lange Dauer. Sehr bald lockert sich das Gefüge der Zellen im Centrum dieser soliden Anlage, wie dies schon von Goette beschrieben wurde, und es treten innerhalb derselben kleine Lücken auf, die sich vergrössern. In der Abb. 14 sind bereits zwei solche Lücken vorhanden. Diese Lücken vereinigen sich schliesslich zu einem einheitlichen, im Querschnitt halbmondförmig gestalteten Hohlraum (Abb. 15).

Die Linse dieses Embryo ist, wie man aus der Abbildung ersieht, von fast quadratischem Umrisse; ihre mediale Wand wird durch ein sehr regelmässiges, einschichtiges Epithel gebildet. An den übrigen Wänden aber sind die Zellen unregelmässig aneinander gefügt. Aus der lateral-ventralen Ecke der Linsenanlage springt eine Zellmasse vor, deren Kuppe in den halbmondförmigen Spalt der Linse hineinragt. Diese Zellmasse wird später zum Aufbau des lateralen Abschnittes der Linse verwendet. Noch vor ihrem völligen Aufbrauche beginnen sich die Zellen der medialen Wand zu verlängern und zu Linsenfasern umzuwandeln. Damit beginnt die Umbildung der Linsenanlage zur fertigen Linse, die sich bei den Anuren in keinem wesentlichen Punkte von jener bei anderen Wirbeltieren unterscheidet.

Aus der Beschreibung dieser Vorgänge geht demnach hervor, dass man bei den Anuren zwei verschiedene Linsenbläschen voneinander unterscheiden kann. Das primäre Linsenbläschen entsteht bei der Einfaltung des Ectoderms zur Linsengrube und sein Lumen entspricht jenem der Linsenbläschen anderer Wirbeltiere. Dieses Lumen verschwindet jedoch sehr bald und es tritt ein Stadium auf, bei welchem die

Linse eine solide Zellmasse darstellt (Stadium der soliden Linsenanlage). In dieser Zellmasse entwickelt sich dann später ein Lumen dadurch, dass an mehreren Stellen innerhalb der Linse kleine Spalträume auftreten, welche sich zu einem einheitlichen Hohlraum zusammenschliessen. In diesem Stadium kann von einem sekundären Linsenbläschen gesprochen werden.

Sowohl im Centrum der soliden Linsenanlage als auch im Lumen des sekundären Linsenbläschens (Abb. 9) finden sich vielfach mit Pigmentkörnchen erfüllte Zellen oder Zellreste vor. Die Linsenzellen sind ja aus der pigmenthaltigen Grundschicht hervorgegangen und daher anfangs sämtlich pigmentiert, werden aber im Verlaufe der Entwicklung pigmentfrei. Dies erfolgt zunächst in den wandständigen Zellen und erst später allmählich in den im Centrum der Linse befindlichen Zellen. Diese gehen dabei zugrunde, die Pigmentkörnchen häufen sich in den zugrunde gehenden Zellen an, werden dann durch Diffusion nach aussen befördert und auf diese Weise wird die Linse schliesslich ganz frei von Pigment. Hierbei gewinnt man den Eindruck, dass die in das Lumen des Linsenbläschens gelangten Zellen nicht einfach nur Elemente darstellen, welche aus dem Verbande der Linsenzellen ausgestossen wurden, sondern dass es sich bei ihnen um Zellen handelt, welchen eine besondere Funktion zukommt: Sie ziehen anscheinend aus den Zellen der Linse jene Inhaltseinschlüsse — vor allem die Pigmentkörnchen — an sich, welche entfernt werden müssen, damit diese Zellen für Lichtstrahlen durchlässig werden.

5. Die Plastizität der Linsenanlage.

Sobald sich das primäre Linsenbläschen gebildet und eine gewisse Grösse erreicht hat, lässt sich eine auffallende Übereinstimmung der Gesamtform der Linse mit der Form des Hohl-

raumes des Augenbechers nachweisen. So sehen wir in der Abb. 3, dass die solide Linsenku gel den Hohlraum des Augenbechers fast vollständig ausfüllt, sich also überall der Retina dicht anlagert bis auf eine kleine Stelle, an welcher Linse und Retina durch einen mit dicht aneinander gedrängten Mesodermzellen erfüllten Spaltraum voneinander getrennt sind. Die Linse stellt hier förmlich einen genauen Ausguss des Augenbecherhohlraumes dar. Man gewinnt den Eindruck, dass die Linse sich so rasch vergrößert, dass sie in dem ihr zur Verfügung stehenden Raume kaum Platz findet. Möglich wird ihr dies nur dadurch, dass sie ihre Gesamtform diesem Raume genau anpasst, was wiederum nur dadurch möglich ist, dass sie eine hochgradige Plastizität besitzt. Zum Beweise hierfür lassen sich nun alle Entwicklungsstadien verwenden, solange der Augenbecherhohlraum noch nicht so gross geworden ist, dass die Linse bequem in ihm Platz findet. An allen diesen Entwicklungsstadien lässt sich nachweisen, dass die Gesamtform der Linse genau übereinstimmt mit der Form des Raumes, in welchem die Linse liegt. Auf den Abb. 16, 3, 9, 4 und 5 ist dies leicht erkennbar. Wären bei den übrigen, bloss die Linse wiedergebenden Abbildungen auch die Augenbecher mitgezeichnet worden — was, um Raum zu sparen, unterblieb —, so wäre gleichfalls deutlich erkennbar, dass die Linsen genaue Abgüsse der ihnen zur Verfügung stehenden Räume darstellen. Besonderes Interesse beansprucht jedoch noch die Abb. 16, welche einen Sagittalschnitt durch das Auge eines 5,9 mm langen Embryo darstellt. Wir können an ihr feststellen, dass die Linse, welche an dieser Stelle im Glaskörperraume keinen ihr genügenden Platz fand, einen ventralwärts gerichteten Fortsatz besitzt, der in die fetale Augenspalte hineinreicht. In dieser lässt er sich lateralwärts in der Schnittrreihe weiter verfolgen. Die Linse passt also in diesem Falle ihre Gesamtform nicht bloss dem Glaskörperraume, sondern auch

dem Raume der fetalen Augenspalte genau an. Es handelt sich hierbei nicht vielleicht um einen zufälligen Befund, sondern es ist dieses Verhalten der Linse für ein bestimmtes Entwicklungsstadium ganz konstant.

Der Fall der Abb. 16 ist noch aus einem anderen Grunde von Interesse. Verfolgt man die Schnittreihe in lateraler Richtung weiter, so kann man feststellen, dass die beiden Wände des in der fetalen Augenspalte befindlichen Fortsatzes der Linse sich aneinander legen, so dass also der zwischen ihnen befindliche Spalt — die Fortsetzung der Lichtung des Linsenbläschens — verschwindet. Die Zellen, aus welchen die beiden Wände dieses Fortsatzes bestanden, verschmelzen zu einem Epithelstrang, der sich über die fetale Augenspalte, also über den Augenbecher hinaus fortsetzt, um dann in die Grundschiebt der Epidermis überzugehen. Das Linsenbläschen besitzt also noch seinen ventralen Haftstiel, der hier die ventrale und laterale Fortsetzung der Linse darstellt und mit ihr in die fetale Augenspalte hineinreicht.

Die embryonale Linse besitzt also eine hochgradige Plastizität, mindestens bis zu jenem Stadium, in welchem die Differenzierung der Linsenfasern beginnt. Dass übrigens auch die fertige Linse (der Urodelen) der Plastizität nicht entbehrt, beweisen die Versuche Fischels, der derartige Linsen (von *Salamandra maculosa*) unter die Haut dieser Tiere verpflanzte und eine weitgehende Anpassungsfähigkeit der Form solcher transplantierten Linsen an ihre Umgebung feststellen konnte¹⁾.

¹⁾ A. Fischel, Über rückläufige Entwicklung. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 42. Heft 1. 1916.

Erklärung der Abbildungen auf den Tafeln 4/7.

Alle Abbildungen entstammen Schnittpräparaten von *Rana temp.*

- Abb. 1. Querschnitt durch die Augenanlage eines 4,4 mm langen Embryo. Frühes Stadium der Entwicklung des Augenbeckers. Beginn der Linsenbildung. Vergrößerung 278/1.
- Abb. 2. Querschnitt durch die Augenanlage eines 4,6 mm langen Embryo. v. = *Ventriculus retroretinalis triangularis*. Primäres Linsenbläschen mit langem ventralem Haftstiel (st). Vergrößerung 278/1.
- Abb. 3. Querschnitt durch die Augenanlage eines 6 mm langen Embryo. Solide Linse. Vergrößerung 245/1.
- Abb. 4. Plattenmodell-Rekonstruktion des lateralen Abschnittes des linken Auges einer 10,7 mm langen Larve, von der lateralen Seite her gesehen. nas. L. = nasaler Lappen, temp. L. = temporaler Lappen, fet. A. = fetale Augenspalte, dors. K. = dorsale Kerbe, dors. F. = dorsale Furche, L. = Linse. Vergrößerung des Modells 100.
- Abb. 5. Sagittalschnitt durch die Randlappen und die Linse der in Abb. 4 dargestellten Augenanlage. Vergrößerung 223/1.
- Abb. 6. Sagittalschnitt durch dasselbe Auge, 4 Schnitte medial von dem in Abb. 5 dargestellten durch das Auge geführt. Der Schnitt trifft die dorsale Vereinigungsstelle der Randlappen und die Linse in der Höhe ihres Äquators. Vergrößerung 223/1.
- Abb. 7. Sagittalschnitt durch das rechte Auge des gleichen Embryo; der mediale Pol der Linse ist angeschnitten. Differenzierung des retinalen Blattes in die einzelnen Schichten. Vergrößerung 150/1.
- Abb. 8. Sagittalschnitt durch die Augenanlage eines 6,5 mm langen Embryo, der die Linse äquatorial trifft. Ventraler Teil des retinalen Blattes verdickt und zellreich. Pigment in der Umgebung der fetalen Augenspalte und in der Mitte der dorsalen Wand. Vergrößerung 223/1.
- Abb. 9. Sagittalschnitt durch die beiden Randlappen und durch die Linse eines 9,2 mm langen Embryo. Randlappen sehr stark pigmentiert. Sekundäres Linsenbläschen mit pigmentierten Zellresten in seinem Lumen. Vergrößerung 278/1.
- Abb. 10. Sagittalschnitt durch das gleiche Auge, 5 Schnitte weiter medial. Das retinale Blatt ist frei von Pigment, mit Ausnahme der pigmentierten Ränder der fetalen Augenspalte und einer Zone in der Mitte der dorsalen Wand. Vergrößerung 278/1.

- Abb. 11. Querschnitt durch die Linsenanlage eines 4,5 mm langen Embryo. Stadium des Linsensäckchens. Vergrößerung 350/1.
- Abb. 12. Querschnitt durch die Linsenanlage eines 4,8 mm langen Embryo. Primäres Linsenbläschen an der dorsalen Seite bereits von der Grundsicht gelöst, ventral noch mit ihr zusammenhängend. st = ventraler Haftstiel. Vergrößerung 345/1.
- Abb. 13. Querschnitt durch die Linsenanlage eines 5,2 mm langen Embryo. Haftstiel stark verkürzt, Lumen eng, die Linsenzellen relativ pigmentreich. Vergrößerung 345/1.
- Abb. 14. Querschnitt durch die Linsenanlage eines 6,2 mm langen Embryo. Haftstiel vorhanden. Beginn der Ausbildung des sekundären Linsenlumens durch Auftreten kleiner Hohlräume im Innern der soliden Linsenanlage. Vergrößerung 345/1.
- Abb. 15. Querschnitt durch die Linsenanlage eines 6,3 mm langen Embryo. Sekundäres Linsenlumen gebildet. Vergrößerung 300/1.
- Abb. 16. Sagittalschnitt durch die Linsenanlage eines 5,9 mm langen Embryo. Die angrenzende Retina ist im Umriss wiedergegeben. Man beachte die Übereinstimmung des Aussenkonturs der Linse mit dem Innenkontur des retinalen Blattes des Augenbeckers. Vergrößerung 265/1.
-

Abb. 1.

Abb. 2.

Abb. 3.

Abb. 4.

Abb. 5.

Abb. 6.

Abb. 7.

Abb. 8.

Abb. 9.

Abb. 10.

Abb. 11.

Abb. 12.

Abb. 13.

Abb. 14.

Abb. 15.

Abb. 16.