

Entwicklungsphysiologische Studien.

Von

Gustav Wolff.

Eingegangen am 11. December 1894.

Mit Tafel XVI.

I. Die Regeneration der Urodelenlinse.

Einleitung.

Im Folgenden sollen zunächst Versuche mitgeteilt werden, welche ich über die Regeneration der Linse des Amphibienauges angestellt habe, und deren Hauptresultate im »Biologischen Centralblatt«¹⁾ schon kurz mitgeteilt worden sind. Wie dort schon dargelegt, bin ich zu diesen Versuchen durch theoretische Erwägungen geführt worden, welche mir die Frage nahe legten, ob es möglich ist, einen Entwicklungsvorgang zu zwingen, sich in principiell anderer Art, als es normaler Weise geschieht, zu vollziehen und doch zum gleichen Ergebnis zu führen. Zur Lösung dieser Frage mussten Versuche über Regeneration der Linse von Wirbelthieren, unter denen natürlich nur die Amphibien in Frage kommen konnten, als ganz besonders geeignet erscheinen.

Das Wirbelthierauge entsteht bekanntlich aus zwei Haupttheilen, welche von getrennten Gewebspartien herrühren und erst sekundär zu einander in Beziehung treten. Diese Haupttheile sind der Augenbecher und die Linse. Der Augenbecher entwickelt sich als Theil des Großhirns, mit welchem er dauernd durch den Sehnerven in Verbindung bleibt, während die Linse aus dem ektodermalen Theil der Haut entsteht, sich von diesem vollständig, ohne irgend eine Verbindung

¹⁾ Bemerkungen zum Darwinismus, Biol. Centralbl. Band XIV, pag. 609 ff.

zu bewahren, loslöst, und in den vom Hirn gelieferten Augenbecher sich einsenkt, bezw. von demselben dadurch, dass der Rand des Bechers zum Irisepithel auswächst, umfasst wird. Denkt man sich nun aus dem fertigen Auge die Linse herausgenommen, so liegen für die eventuelle Regeneration völlig andere Verhältnisse vor, als sie für die embryonale Entwicklung sich darbieten. Entsteht die neue Linse außerhalb des Augenbechers? Wie soll sie dann in den Becher hineinkommen? Embryonal kommt sie ganz bequem hinein, weil in demselben Maße, in welchem die Linse sich nach abwärts senkt, der vorgeschobene Hirntheil, d. h. die primäre Augenblase, sich zum Becher einstülpt und dann durch Vorwachsen des Randes die Linse umgreift. Eigentlich kommt also nicht die Linse in den Becher, sondern der Becher wächst um sie herum. Diese Formverhältnisse sind aber nun bereits gegeben, der Augenbecher ist fertig, er hat nur noch die enge Pupillaröffnung und von der Haut ist er getrennt durch die mit Flüssigkeit gefüllte vordere Kammer. Zwischen den Ort, an den die Linse zu gelangen hätte und ihren embryonalen Mutterboden hat sich nicht nur die erhebliche mesodermale Schicht der Cornea und das ganze Irisgewebe, sondern auch eine breite Flüssigkeitsschicht geschoben. Hier müsste überall die neue Linse, wenn sie außerhalb des Bechers entsteht, durchpassiren. Dass Zellen durch Gewebsschichten hindurchwandern, ist ja etwas, was oft beobachtet werden kann, es ist aber schwer, sich vorzustellen, wie durch eine Flüssigkeit hindurch eine aktive Zellwanderung stattfinden soll.

Oder entsteht die neue Linse innerhalb des Augenbechers? also aus einem Gewebe, aus welchem sie embryonal nicht entsteht? Wie wäre das überhaupt denkbar? Würde es nicht Allem, was bisher über Regeneration für bekannt gehalten wurde, geradezu Hohn sprechen? Und angenommen, der Augenbecher könnte die Linse liefern, was in aller Welt sollte ihn selbst dann auch nur veranlassen, es zu thun, ihn, der ja bei der Entfernung der Linse gar keiner Verletzung ausgesetzt ist, der keine Wunde hat, welche doch nach allem bisher Bekannten der Ausgangspunkt aller Regenerationsvorgänge ist?

Solche Erwägungen waren es, die mich zur Anstellung meiner Versuche veranlassten, von denen in dieser Abhandlung zunächst nur die am Tritonenaugc angestellten mitgetheilt werden sollen. Eine zweite Abhandlung soll sich mit der Regeneration der Anurenlinse beschäftigen, und in einem dritten theoretischen Theile

beabsichtige ich, die allgemein biologische Ausbeute dieser Versuche eingehender darzulegen.

Untersuchungsmethode.

Die Entfernung der Linse aus dem Auge ist eine Operation, die bekanntlich beim Menschen sehr häufig ausgeführt wird.

Bei der Kataraktextraktion wird jedoch die Kapsel mit dem Linsenepithel im Auge zurückgelassen, also gerade dasjenige, auf dessen Entfernung es uns hier ganz besonders ankommt. Weit entfernt daher, wie der Staaroperateur die Kapsel absichtlich zu verletzen, richten wir unser Hauptaugenmerk darauf, dies nicht etwa aus Versehen zu thun. Da uns das optische Resultat der Operation in keiner Weise kümmert, so wählen wir denjenigen Schnitt, welcher dem Austritt der Linse die günstigsten Verhältnisse bietet, nämlich den Linearschnitt mitten durch die Cornea. Bei der Kleinheit der anatomischen Verhältnisse würde es uns nicht gelingen, etwa mit einem auch noch so sehr verkleinerten GRAEFE'schen Linearmesser den Durchstich und den Gegendurchstich auszuführen. Die Cornea würde sofort durchschnitten sein, das Kammerwasser würde abfließen, Iris und Linse mit Sicherheit verletzt werden. Wir verwenden deshalb zur Anlegung des Schnittes eine Kombination von Messer und Nadel, d. h. ein Messer, welches in eine spitzige Nadel ausläuft. Von der Spitze ca. 3 mm rückwärts ist das Instrument eine einfache drehrunde Nadel, dann verbreitert es sich zu einem nur auf einer Seite geschärften schmalen Messer. Das Thier wird so gehalten, dass der Kopf zwischen Daumen und Zeigefinger der linken Hand gefasst ist, während mit der rechten Hand die Operation ausgeführt wird. Mit der Spitze des Instrumentes macht man einen möglichst excentrisch liegenden Einstich in die Cornea, führt die Nadel parallel der Iris durch die vordere Kammer quer über die Pupille und sticht an dem der Einstichstelle entgegengesetzten Punkte wieder heraus. Bis jetzt ist nur die Nadel in Anwendung gekommen. Aus den kleinen Stichöffnungen ist noch so gut wie kein Kammerwasser abgeflossen. Nun führt man das Instrument in der nämlichen Richtung einfach weiter, so dass das Messer in die vordere Kammer kommt, wobei die Schneide gegen die Cornea, der Rücken gegen die Iris bzw. Linse gerichtet ist. Die Cornea wird auf diese Art ganz leicht durchschnitten, ohne dass Iris und Linse auch nur im mindesten verletzt werden, denn es ist hierdurch mit Sicherheit er-

reicht, dass derjenige Schnitt, welcher die Durchtrennung der Cornea und damit den Abfluss des Kammerwassers bewirkt, sofort auch das Messer aus dem Auge herausführt. Unter vorsichtigem Druck auf den Bulbus gleitet die Linse jetzt langsam heraus.

Es ist uns natürlich von ganz besonderer Wichtigkeit, zu wissen, ob nach dieser Methode auch die ganze Linse entfernt wird, ob nicht etwa Reste derselben, insbesondere Teile des Linsenepithels im Auge zurückgeblieben sind. Wir finden, dass die herausgenommene Linse vollkommen regelmäßige Kugelgestalt hat, dass sie elastisch ist, dass sie diese Elasticität aber sofort verliert, sobald auch nur der leiseste Einstich in dieselbe gemacht ist. Es ergibt sich daraus mit großer Wahrscheinlichkeit, dass wir die vollständige unverletzte Linse vor uns haben. Wir konserviren nun die Linse, betten sie in Paraffin ein und zerlegen dieselbe in lückenlose Schnittserien. Wir finden nirgends auch nur den geringsten Defekt. Wir betten auch das operirte Auge ein und schneiden es; nirgends finden wir einen Rest der Linse. Wir machen diese Manipulationen natürlich nicht etwa einmal, sondern zehn-, zwanzig-, dreißigmal, immer mit dem nämlichen Resultat. Wenn auch danach die allergrößte Wahrscheinlichkeit dafür spricht, dass es uns nach dieser Methode gelungen ist, die Linse völlig unversehrt aus dem Auge zu bekommen, so sind wir doch weit entfernt, dies schon als absolut feststehend anzunehmen.

Einige zurückgebliebene Epithelzellen konnten auf den Augenschnitten übersehen werden, ihr Fehlen konnte auf den Linsenschnitten unbemerkt bleiben. Volle Klarheit konnte nur die genaue systematische Untersuchung des Regenerationsvorganges bringen.

Untersuchungsergebnisse.

Die Versuche wurden an Larven und an ausgebildeten Formen von *Triton taeniatus* ausgeführt. An großen Thieren ist die Ausführung der Operation naturgemäß eine leichtere. An jüngeren Thieren ist dagegen der Regenerationsprocess ein rascherer. Am besten eignen sich zu diesen Versuchen Thiere, welche eben die Kiemen abgeworfen haben. Der Regenerationsprocess erfolgt hier einerseits noch recht rasch, andererseits ist das Thier doch schon so groß, dass die Operation bei einiger Übung mit Sicherheit gelingt. Außerdem haben lungenathmende Thiere den Vortheil vor kiemenathmenden voraus, dass man sie nach der Operation nicht in das

Wasser zu setzen braucht. Im Wasser entstehen am operirten Auge leicht Komplikationen, die zwar das definitive Resultat nicht alteriren, aber doch den Verlauf nicht unbeträchtlich verzögern können. Die Versuche wurden zum ersten Mal im Sommer 1893 ausgeführt. Ich ließ eine Anzahl operirter Thiere weiter leben, untersuchte dieselben nach einigen Monaten und fand, dass die Linse vollständig regenerirt war. Im Frühjahr 1894 begann ich die systematische Untersuchung der Regeneration. Ich operirte eine große Anzahl (im Ganzen mehr als 100) Tritonen und untersuchte successive die verschiedenen Stadien der Regeneration nach der Schnittmethode. Rasch verheilte natürlich zunächst die Corneawunde in bekannter Weise. Die vordere Kammer, deren Wasser bei der Operation abgeflossen war, wird nach und nach wieder voll, die Iris, welche im Anfang der Cornea angelegen hatte, trennt sich von dieser, es entsteht keine Einheilung der Iris, in der Regel nicht einmal eine vordere Synechie. Treten übrigens diese Erscheinungen ein, was nur bei Anuren häufiger vorkommt, so hat dies weiter nichts auf sich, es erfolgt nach und nach spontane Lösung und Rückkehr zu normalen Verhältnissen.

Im Glaskörperraum, theilweise auch in der vorderen Kammer, kommt es nach der Operation zu einer lebhaften Ansammlung von Leukocyten. Diese Anhäufung ist am dichtesten an der Innenfläche der Iris, welche manchmal den Eindruck macht, als werde sie von den Leukocyten förmlich benagt. Schon am ersten Tage kann man beobachten, dass einige von den weißen Blutkörperchen schwarz geworden sind, dass ihr Plasma dicht mit Pigment gefüllt ist. Diese pigmenthaltigen Leukocyten häufen sich im Lauf der nächsten Tage, bis schließlich fast gar keine pigmentlosen mehr zu sehen sind.

Hand in Hand mit diesen Erscheinungen gehen Veränderungen, die an der Iris wahrzunehmen sind. Die Iris zeigt bei Amphibien noch ein sehr ursprüngliches Verhalten, indem der epitheliale Theil die Hauptmasse derselben bildet, während der bindegewebige Theil nur sehr geringfügig ist. Der epitheliale Theil ist der zwischen Hornhaut und Linse vorgewachsene verdünnte Rand des Augenbechers, stammt also vom Großhirn, und besteht wie der ganze Augenbecher aus zwei epithelialen Lamellen, welche jedoch nicht mehr als gesonderte Blätter zu unterscheiden sind. Beide Lamellen liegen fest auf einander, beide sind völlig dicht von Pigment erfüllt, so dass die Iris sich darstellt als ein einfaches schmales schwarzes Blatt. Nach der Operation können nun beide Blätter von einander unterschieden werden. In demselben Maße als die herbeigeeilten

Leukocyten schwarz werden, beginnt die innere Lamelle der Iris ihr Pigment zu verlieren. Wir schließen daraus, dass das Pigment der Leukocyten aus dem inneren Blatt der Iris stammt. Ob die Iriszellen dabei ihr Pigment direkt an die Leukocyten abgeben, oder ob sie es einfach abgeben, während die Leukocyten das umherschwimmende Pigment erst sekundär aufnehmen, dürfte schwer zu entscheiden sein. Der letztere Modus würde an sich wohl der wahrscheinlichere sein, wenn nicht doch Einiges zu Gunsten des ersteren geltend zu machen wäre.

Erstens sieht man nur äußerst selten freies Pigment umherliegen, und wo dies der Fall ist, konnte es ja auch von den Leukocyten wieder abgegeben worden sein. Zweitens dürfte doch wohl anzunehmen sein, dass das ausgeschiedene Pigment sich senke und im unteren Theil des Augennerns sich ansammle, so dass hier die intensivste Leukocytenanhäufung zu beobachten sein müsste. Dies ist aber keineswegs der Fall. Drittens würde das Pigment doch wohl nur nach der freien Seite hin, nicht aber nach der äußeren Epithellamelle zu abgeschieden werden. In Wirklichkeit beobachten wir aber, dass die beiden Epithellamellen nicht nur dadurch wieder von einander unterscheidbar werden, dass das innere Blatt pigmentlos wird, sondern auch dadurch, dass beide Blätter räumlich von einander getrennt werden, dass zwischen ihnen ein klaffender Spalt entsteht, in welchem ebenfalls schwarze Leukocyten sichtbar werden.

Es macht den Eindruck, als ob die Leukocyten sich zwischen die beiden Epithellamellen hineindrängten, sie aus einander pressten, um den pigmenthaltigen Zellen auch von der anderen Seite her beizukommen. Aber wir werden uns immer vergegenwärtigen: sicher ist nur die Beobachtung der beschriebenen Veränderung, über den eigentlichen causalen Zusammenhang des Vorgangs wissen wir nichts Bestimmtes, Alles was wir darüber angeben, ist weiter nichts als mehr oder weniger begründete Vermuthung.

Die äußere Lamelle verliert so gut wie nichts von ihrem Pigment. Nur die dem Pupillarrande zunächst gelegenen Zellen gehen die nämliche Veränderung ein, wie die Zellen des inneren Blattes.

Das Resultat dieser Vorgänge ist also eine auf ganz eigenartige Weise herbeigeführte Rückdifferenzirung auf einen früheren entwicklungsgeschichtlichen Zustand. Ontogenetisch erhält ja die äußere Irislamelle ihr Pigment früher als die innere, und bei jungen Larven ist auch die innere Lamelle noch weniger pigmentirt als die äußere. Die Einlagerung von Pigmentkörnchen in die Zellen der inneren

Lamelle ist, so zu sagen, der letzte Pinselstrich, welchen die Iris bei ihrer ontogenetischen Herstellung erhielt. Dieser Pinselstrich wird nun in dieser höchst auffallenden Weise wieder ausgelöscht.

Zu diesen Veränderungen gesellen sich noch weitere. Die Zellen am obern Rand der Pupille fangen an, sich zu vermehren; es bildet sich an dieser Stelle ein epitheliales Knötchen. Der Zeitpunkt des Auftretens dieses Knötchens ist nicht ganz konstant. Nicht nur erfolgt die Bildung desselben bei jungen Thieren früher als bei erwachsenen, sondern auch bei Thieren gleichen Alters schwankt die Zeit des Auftretens dieser Neubildung. Offenbar hängen diese Differenzen von Verschiedenheiten in der Ernährung ab. Im Allgemeinen ist bei Larven am etwa 11. Tage, bei Thieren, die eben die Kiemen abgeworfen haben, am 13. Tage und bei erwachsenen Thieren am 20. Tage das Knötchen mit Sicherheit zu sehen. Auf Fig. 1 ist dieses Regenerationsstadium abgebildet.

Indem die Zellen dieser Neubildung sich weiter vermehren, verwandelt sich dieses Knötchen in ein Säckchen, dessen Hohlraum mit dem durch das vorhin beschriebene Auseinanderweichen der beiden Lamellen entstandenen Spalt zusammenhängt. Gerade auf diesen Punkt soll hier ganz besonderer Nachdruck gelegt werden. Wäre das Bild etwa ein derartiges, dass wir die solide Iris hätten, an ihrem freien Rande anliegend ein solides Epithelialknötchen, welches nachher einen Hohlraum bekäme, dann könnte ja vielleicht noch immer der Einwand erhoben werden, dass an dieser Stelle der Iris einige Zellen des Linsenepithels beim Durchtritt der Linse hängen geblieben seien, und nun von sich aus die Linse regenerirten. So liegen aber die Verhältnisse nicht, sondern das Bild ist ein solches, wie es in Fig. 2 mittels des Zeichenapparates wiedergegeben ist. Wir haben ein aus Epithelzellen gebildetes Säckchen, dessen Wände kontinuierlich in beide Epithellamellen der Iris übergehen, und dessen Hohlraum mit dem Spalt zwischen diesen Lamellen in Verbindung steht. Der Hohlraum des Säckchens ist nichts Anderes, als die Fortsetzung bezw. Erweiterung jenes Spaltes, die Epithelzellen des Säckchens sind nichts Anderes als die gewucherten Epithelzellen der Iris. An dieser Thatsache besteht auch nicht der leiseste Zweifel, ein Irrthum ist absolut ausgeschlossen. Wer auch nur ein einziges meiner diesbezüglichen Präparate gesehen hat, muss jeden Zweifel fallen lassen, vollends gar, wer meine zahlreichen Präparate sieht, welche alle genau das Nämliche zeigen. Dass diese Neubildung nicht auf

zufällig hängen gebliebene Zellen des Linsenepithels zurückzuführen ist, folgt auch daraus, dass nicht etwa an beliebigen Stellen, einmal hier, dann dort die Neubildung erscheint, sondern dass immer ganz genau am gleichen Punkte, am obern Irisrand, das Säckchen hervorknospt.

Die Veränderungen, welche nun weiterhin an diesem Linsensäckchen (denn ein solches haben wir vor uns) zu beobachten sind, entsprechen vollständig demjenigen Processé, durch welchen im Lauf der normalen Entwicklung das Linsensäckchen zur Linse sich umbildet. Die Zellen der vordern Seite des Linsensäckchens behalten ihren Charakter als kubische Epithelzellen und werden zum Linsenepithel, diejenigen der hintern Seite dagegen verlängern sich und bilden sich zu Linsenfasern aus. Dies geschieht aber nicht in der Weise, dass die sich verlängernden Zellen in gerader Richtung nach vorn wachsen, sondern sie nehmen einen bogenförmigen Verlauf, dergestalt, dass die Fasern concentrisch um einander herum liegen. Auf diese Weise gewinnt das Aussehen der jungen Linse große Ähnlichkeit mit einem Epithelzapfen aus einem Hautkrebs, mit dem Unterschied natürlich, dass die innern Fasern nicht verhornt sind, wie beim Epitheliom, sondern eben in die eigenthümliche lichtbrechende Linsensubstanz umgewandelt sind. Ein solches Stadium ist auf Fig. 4 abgebildet. Der durch die ausgewachsenen Linsenfasern gebildete, sich in die Höhlung des Linsensäckchens hineinwölbende Vorsprung hat hier die vordere Wand des Linsensäckchens noch nicht erreicht. Es ist also noch ein Theil der Höhlung erhalten, und dieser communicirt noch mit dem auf diesem Stadium ebenfalls noch erhaltenen Spalt-raum zwischen beiden Lamellen des Irisepithels. Die Trennung der Linse von ihrem Mutterboden, in diesem Falle dem Irisepithel, erfolgt also bei der Regeneration bedeutend später als bei der normalen embryologischen Entstehung. Dieses an und für sich auffallende und unerklärliche Verhalten findet teleologisch seine volle Erklärung. In der Ontogenie spielt sich der ganze Vorgang der Linsenabschnürung mitten in einem festen Gewebe ab. Anders dagegen bei der Regeneration. Hier sprosst die neue Linse in flüssiges Gewebe hinein; würde das Linsensäckchen gleich nach seiner Bildung abgeschnürt, so fiel es ins Bodenlose und würde im besten Falle an einer gänzlich ungeeigneten Stelle zur Entwicklung gelangen, wahrscheinlich aber würde es in irgend einem Winkel vorkommen und zu Grunde gehen. Die einzige Möglichkeit, der Linse einen festen Halt zu geben, ihr die entsprechende Lage im Auge

zu sichern, war die, sie in Verbindung mit der Iris zu lassen, so lange, bis ihr Wachsthum so weit vorgeschritten war, dass sie von den zur Zonula sich differenzirenden Bindegewebsfasern gefasst und festgehalten werden konnte. Die Loslösung von der Iris ist denn auch in der That so ziemlich die letzte Etappe der Linsenregeneration.

Die Frage nach der Herkunft der [Linsenkapsel ist bekanntlich noch keineswegs endgültig gelöst. Nach der Ansicht der Einen ist sie eine cuticulare Abscheidung des Linsenepithels, nach der Meinung Anderer stammt sie vom Bindegewebe.

Zahlreiche Bindegewebsfasern durchziehen bald nach Entfernung der Linse das Innere des Augenbechers. Es macht manchmal den Eindruck, als ob solche Fasern sich auf die Linse auflagern und die Linsenkapsel bilden. Zu einer endgültigen Ansicht über die Frage nach der Herkunft der Linsenkapsel bei Tritonen bin ich jedoch nicht gelangt. Es würde zur Lösung dieser Frage eine eingehende, eigens auf diesen Punkt gerichtete Untersuchung nöthig sein.

Principiell ist ja die Frage nach der Herkunft der Linsenkapsel beim Regenerationsprocess von besonderer Wichtigkeit, denn es ist einleuchtend, dass dieser Process eine bedeutend complicirtere Leistung ist, wenn nicht nur die Epithelzellen des Linsensäckchens sondern auch außerhalb befindliche Bindegewebszellen zur Theilnahme herangezogen werden müssen. Übrigens ist Letzteres in jedem Falle unerlässlich, einerlei, wie auch die Linsenkapsel entstehen möge, denn die Bindegewebsfasern, welche zur Zonula werden, haben sich in ganz bestimmter Weise in die neuen Verhältnisse hineinzufinden.

Damit sind die Vorgänge, welche zur Regeneration der Linse im Tritonenaugē führen, im Wesentlichen beschrieben. Unter den vielen Fragen, welche sich uns bei Betrachtung dieser Vorgänge aufdrängen, steht in erster Reihe die Frage, wie es denn kommt, dass gerade am obern Rand der Iris die Neubildung der Linse stattfindet. Die histologischen Bedingungen sind ja an der ganzen Circumferenz des Irisrandes die gleichen. Da liegt nun der Gedanke nahe, zur Erklärung die Schwerkraft heranzuziehen, deren Zug den »Reiz« zur Hervorknospung der Linse liefert. Damit wäre nun zwar nicht das Geringste erklärt, doch verdient die Frage immerhin eine Untersuchung. Ob die Schwerkraft dabei im Spiele ist, kann, so sollte man meinen, experimentell geprüft werden. Man braucht nur

das operirte Thier in Rückenlage zu fixiren. Dies ist aber keineswegs so leicht, und ich habe viele vergeblichen Versuche gemacht, ohne dass es mir gelungen wäre, das Thier in dieser Zwangslage so lange lebend zu erhalten, bis die Anfänge der Linsenregeneration sicher zu erkennen waren. Ich zweifle nicht, dass größere Geschicklichkeit, größere Geduld und größeres Interesse an dieser Frage die Aufgabe lösen wird, und da bei Vielen diese ganze Untersuchung doch keinen Glauben finden dürfte, bevor sie von Andern mehrmals wiederholt ist, so hielt ich es nicht für nöthig, wegen dieser nach meiner Ansicht wenig wichtigen Frage mich und meine Thiere lange abzuquälen. Denn wenn auch die Schwerkraft dabei im Spiele sein sollte, so fände die Sache ihre volle Erklärung doch erst vom teleologischen Gesichtspunkt.

Der obere Irisrand ist nämlich offenbar die zweckmäßigste Stelle für die Entstehung der Linse.

Die Verbindung der Linse mit der Iris ist naturgemäß keine sehr feste, sondern eine recht lockere. Die Linse hängt leicht an der Iris. Würde die Linse vom seitlichen oder gar vom untern Irisrande hervowachsen, so müsste diese Verbindung selbstverständlich eine bedeutend festere sein, denn sonst würde sie sich nach abwärts senken, und würde niemals in die richtige Lage hineinkommen, welche durch das einfache Herabwachsen von oben her mit ziemlicher Sicherheit erreicht wird, allerdings nicht mit absoluter Sicherheit. Steht nämlich der obere Irisrand der Hornhaut näher als der untere, so kann es, wie ich mehrmals beobachtet habe, dazu kommen, dass die Linse in die vordere Kammer hineinwächst. Solche abnormen Lagerungen der Linse wären aber ganz sicher viel häufiger, wenn die Linse aus einer andern Stelle des Irisrandes hervorsprossen würde, und ich bin fest überzeugt, dass solche abnormen Lagerungen der Linse künstlich hervorgebracht werden können, wenn es gelingt, einen Triton mit beginnender Linsenregeneration längere Zeit in Rückenlage fixirt zu halten.

Noch schlimmer steht es mit der mechanischen Erklärung darüber, wodurch gerade die Iris veranlasst wird, die Linse zu liefern. Hier dürfen wir selbst von der Schwerkraft nichts hoffen, hier wird jeder Versuch einer mechanischen Erklärung zu Schanden. Das Einzige, was wir einsehen können, ist auch hier die Zweckmäßigkeit. Dass die Regeneration der Linse aus der Iris die zweckmäßigste Art ihrer Wiedererzeugung ist, das wird uns insbesondere klar werden bei Betrachtung des Regenerationsprocesses der Linse

bei Anuren, wo wir gänzlich andere Verhältnisse antreffen. Die Frösche bringen keine normal regenerirte Linse zu Stande, sondern nur Missbildungen, welche, gänzlich unbrauchbar, bald durch Staarbildung zerfallen und aufgelöst werden. Diese Missbildungen, welche hauptsächlich in den mannigfachsten Auswüchsen bestehen, glaubte ich früher auf die bei der Iris der Anuren bestehenden Ciliarfalten zurückführen zu müssen, indem ich annahm, dass diese Tendenz zur Faltenbildung auch bei der neugebildeten Linse zur Geltung komme, und ich sprach diesen Gedanken in meiner vorläufigen Mittheilung aus. Ich hatte damals nur die fertige regenerirte Linse, noch nicht aber die Art ihrer Entstehung bei Fröschen untersucht, und angenommen, dass der Entstehungsmodus derselbe sei, wie bei Tritonen. Diese Annahme war unrichtig, denn es hat sich gezeigt, dass bei Anuren die Dinge völlig anders liegen, worüber der zweite Theil ausführlich berichten soll.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XVI.

- Fig. 1. Senkrechter Durchschnitt durch den oberen Irisrand des entlinsten Auges einer Larve von *Triton taeniatus* im ersten Regenerationsstadium. Starke Vergrößerung. Die äußere (*e*) und innere (*i*) Epithel lamelle der Iris sind aus einander getreten. Die innere Lamelle hat ihr Pigment verloren, am freien Irisrand ist durch Zellwucherung ein Knötchen entstanden.
- Fig. 2. Derselbe Schnitt durch die Iris einer Tritonenlarve in späterem Regenerationsstadium. Starke Vergrößerung. Das Knötchen hat sich zu einem Säckchen vergrößert, dessen Hohlraum mit dem Spaltraum zwischen den Irislamellen in Verbindung steht.
- Fig. 3. Schwache Vergrößerung desselben Präparates.
- Fig. 4. Noch späteres Regenerationsstadium bei einem erwachsenen *Triton taeniatus*. Mittlere Vergrößerung. Auswachsen des hinteren Linsenepithels zu Linsenfasern in concentrischer Schichtung. Zahlreiche Leukocyten. Bei *b* eine der Linse aufgelagerte Bindegewebszelle.
- Fig. 5. Noch späteres Regenerationsstadium bei einer Tritonenlarve. Die Linse beginnt sich von der Iris abzuschnüren. Zur Darstellung dieses Stadiums wurde ein Auge gewählt, in welchem die Linse ihre normale Lage nicht gefunden hat, sondern in die vordere Kammer gewachsen ist. Der mesodermale Theil der Iris ist durch entzündliche Wucherung vergrößert, die Hornhaut ist vorgewölbt.