

Aus dem anatomisch-biologischen Institut und der I. Königl.
Universitäts-Augenklinik zu Berlin.

Ueber die Entwicklung der Binnen- muskulatur des Auges.

Von

Dr. med. **H. Herzog**, Berlin.

Hierzu Tafel XXVI—XXIX und 6 Textfiguren.

Bekanntlich ist die Frage betreffend die Entwicklung der Muskulatur des Kopfes auch gegenwärtig noch Gegenstand lebhafter Controverse.

Nachdem van Wijhe (1) an Selachiern den Nachweis geliefert hatte, dass entsprechend der Myotomie des Körpers auch am Kopfe eine Segmentierung der die Fortsetzung der Leibessäcke darstellenden Kopfhöhle erfolgt, so dass der Kopf in Kopfsomite und Branchiomeren gegliedert ist, und dass sich aus den Kopfsomiten bei Selachiern die äusseren Augenmuskeln entwickeln, hat sich die Frage nach der Histogenese der Kopfmuskulatur dahin zugespitzt, ob die quergestreifte Muskulatur des Kopfes sich von den Epithelzellen des die Kopfhöhlensegmente auskleidenden Epithelialüberzuges, oder ob sie sich unabhängig von epithelialen Zellkomplexen aus an bestimmten Stellen angehäuften Mesenchymzellen entwickelt. Letztere Ansicht wird bekanntlich besonders von C. Rabl (2), wie von Reuter (3), der die Entwicklung der äusseren Augenmuskulatur excl. Lidmuskulatur beim Schweine verfolgte, vertreten.

Die ganze Frage hat ein weit über den morphologisch-histogenetischen Standpunkt hinausgehendes Interesse. Es handelt sich dabei um nichts weniger, wie darum, welche Bedeutung der Mesenchymzelle Hertwigs überhaupt zukommt.

Ist dieselbe nach und durch ihr Ausscheiden aus dem festen Zellverbände der epithelialen Bewandung der Leibeshöhlen zu einem Element geworden, das als ein von den zelligen Elementen

der Epithelzellenlager grundverschiedenes anzusehen ist, dem im Gegensatz zu den Epithelzellen die Eigenschaft, als universeller Gewebsbildner aufzutreten, abhanden gekommen, und welches dementsprechend als ein minderwertiges anzusehen ist? Diese Frage ist für die Entzündungslehre — in dem die sog. epitheloiden Zellen mit den embryonalen Mesenchymzellen absolut identisch sind — wie für die Geschwulstlehre, insbesondere für die Verwandtschaftsfrage der verschiedenen Geschwulstarten von fundamentaler Bedeutung.

Gerade nach dieser Richtung hin, ist es bei der vorliegenden Untersuchung möglich gewesen, einige Aufschlüsse zu gewinnen.

In ein ganz neues Stadium ist die Frage nach der Histogenese der Kopf- bzw. Augenmuskeln getreten durch die gar nicht genug zu würdigende Entdeckung von M. Nussbaum (4), dass der Muscul. Sphincter pupillae ein Produkt des ectodermalen Keimblattes im engeren Sinne ist, eine Entdeckung, die um so auffallender ist, als man doch bei der jahrzehntelangen Controverse über den Muscul. Dilator pupillae oft genug Gelegenheit genommen hatte, die Irismuskulatur zu studieren. Bestätigte es sich auf Grund dieser Entdeckung, dass, wie es z. B. noch Szili (5) möglich erscheint, auch die übrige Innenmuskulatur des Auges vom Epithelialgewebe abstammt, so würde die Annahme eines Ursprunges der Muskelzellen ausschliesslich und direkt aus Epithelzellen, und damit indirekt auch die Kopfmotomtheorie bzw. eine weitere Ausdehnung derselben, ganz wesentlich an Sicherheit gewonnen haben.

Es erschien deshalb Verfasser vom ophthalmologischen, wie vom allgemeinen anatomisch-medizinischen Standpunkte aus ausserordentlich wichtig, die Entwicklung der Binnenmuskulatur des Auges einer eingehenden Untersuchung zu unterziehen.

Dieselbe wurde im Frühjahr vorigen Jahres (1901) begonnen und sind die Resultate derselben bereits in einer vorläufigen Mitteilung in der Zeitschrift für Augenheilkunde, redig. von H. Kuhnt und J. v. Michel (Bd. VII, Heft 1 und 2), niederlegt. Inzwischen ist im Oktoberheft des Anatomischen Anzeigers von A. Szili aus dem anatomischen Institut zu Budapest eine Mitteilung über die Entwicklung des Musk. Sphincter pupillae beim Menschen erschienen. Die Arbeit von Heer-

fordt (6) ist mir erst in letzter Zeit zugänglich geworden.

Meine Auffassung über die Entwicklung des Dilatator hat sich vollständig unabhängig auf Grund meiner Präparate vom Kaninchen und menschlicher Embryonen entwickelt. Die Veröffentlichung meiner bezüglich des Sphincter und des Dilatator bereits im August v. Js. feststehenden Resultate hat sich verzögert, weil mich in dem Bestreben, die Entwicklung sämtlicher Binnenmuskeln des Auges klarzustellen, der Nachweis der Entwicklung des Musculus ciliaris aus besonderen Gründen (s. u.) unverhältnismässig aufgehalten hat.

Das Ungewöhnliche an der Nussbaum'schen Entdeckung ist ja natürlich nicht darin zu sehen, dass die Muskelzellen des Sphincter aus Epithelzellen hervorgehen.

Aus der Histogenese der quergestreiften Muskulatur des Rumpfes wissen wir ja schon lange, dass sich das sog. Myotom aus den Epithelzellen der proximalen Wand der von den Coelomsäcken sich abschnürenden Ursegmente entwickelt, wie das a. v. A. bekanntlich von C. Rabl (7) eingehend bei Embryonen von *Pristiurus* beschrieben und dargestellt ist. Wir wissen ferner auf Grund einer Mitteilung von M. Heidenhain (8), dass die glatte Muskulatur der Hautdrüsen gewisser Amphibien sich direkt aus dem Epithel des Drüsenhalses entwickelt.

Das Ueberraschende an der Entdeckung von M. Nussbaum dürfte vielmehr wohl darin bestehen, dass **Epithelzellen des cerebro-spinalen Nervensystems**, die schon eine weitgehende Differenzierung in die Zellen einer in diesem Stadium bereits hoch entwickelten Netzhaut eingegangen sind, das Material darstellen, aus welchem die Muskelzellen des Sphincter pupillae hervorgehen. Es reiht sich deshalb dieser Vorgang in gewissem Sinne den Erscheinungen der Heteromorphose an, wie sie am Auge in der Form der Linsenregeneration vom Retinalepithel aus (Colluci [10] Fischel ([11]) beobachtet sind.

Das Neuartige war naturgemäss das zunächst Anziehende, und erstreckten sich daher die ersten Untersuchungen auf das Studium der Entwicklungsverhältnisse des Sphincter, und zwar zunächst an Nussbaum's Objekt, an der weissen Maus. Zu

Control- und Vergleichszwecken wurde alsbald zur Untersuchung von Augen neugeborener, weisser Ratten übergegangen.

Es ergab sich hierbei, dass die Ratte, Dank vorteilhafterer Grössenverhältnisse, ein noch weit günstigeres Objekt für die Ermittlung der fraglichen Verhältnisse abgibt; die Muskelanlage lässt sich hier mit ausserordentlicher Deutlichkeit erkennen. Es wurden deshalb in der Folge weisse Mäuse und Ratten gleichlaufend weiter untersucht. In späteren Stadien (etwa vom sechsten Tage ab) verwischt sich der Unterschied in der Brauchbarkeit der beiden Objekte.

Die Untersuchung erstreckte sich im Ganzen auf folgendes Material:

1. Mäuse (Albinos): a. Embryo, unbestimmten Alters; b. junge Mäuse, aufsteigend vom ersten bis zum 19. Tage mit eintägiger Altersdifferenz; c. ausgewachsene Mäuse.
2. Ratten (Albinos): a. junge Ratten vom ersten Tage bis zum 25.; b. fünf Wochen alte Ratte; c. ausgewachsene Ratten.
3. Forellen von 10, 12, 22 und 50 mm Länge.
4. Tritonen: Tritonen von 10,24 mm Länge.
5. Salamandra maculata, 25 mm lang.
6. Axolotl. 23 mm lang.
7. Froschlurche von 11 und 30 mm Länge; b. ausgewachsener Frosch (*R. esculenta*).
8. Coluber natrix, neugeboren. Ungenügend konserviert.
9. Pelias berus, Embryo, Alter unbestimmt.
10. Hühnerembryonen (20tägige Bebrütung).
11. Augen vom Waldkauz.
12. Augen vom Edelpapagai (Halmahera).
13. Kaninchen: a. vom ersten Tage; b. vom zehnten Tage bis 15. Tage; c. vom 30. Tage; d. ausgewachsen.
14. Augen einer ausgewachsenen Katze.
15. Augen von Affen (*Macacus nemestrinus*).
16. Menschliche Embryonen (12 cm, 16 cm, 18 cm, 24 cm Länge, 6.—7., 7.—8., 9. Monat).

Kleine Embryonen wurden in toto in die Fixationsflüssigkeit gebracht (Forellen, Tritonen, Froschlurche). Grössere (junge Mäuse und Ratten) dekapitiert, und die Köpfe nach Spaltung in der Medianlinie und Entfernung des Gehirns fixiert, entkalkt, und dann die Augen mit samt ihrer bindegewebigen, knorpeligen

bezw. knöchernen Umgebung geschnitten. Bei noch grösseren Tieren wurden direkt die Augen untersucht.

Als Fixationsmedien wurden verwandt:

1. Carnoy's Gemisch ($C_2 H_6 O$ 60 T, $CH Cl_3$ 30 T, $C_2 H_4 O_2$ 10 T.). Dasselbe bewährte sich bei kleinen, embryonalen Augen mit einem relativ wenig entwickelten, zell- und gefässreichen Glaskörper. Die Fixierung (eine Viertelstunde lang) erfolgte fast augenblicklich, ohne Verkrümmung. Bei grösseren Augen jedoch, beispielsweise von einer fünf Wochen alten Ratte, erfolgte bei Anwendung von C.'s. Gemisch infolge seines bedeutenden Alkoholgehaltes eine ganz beträchtliche Schrumpfung und Faltung der Bulbuswandungen.
2. Flemmings und Hermanns Gemisch (Mäuse und Rattenaugen), Resultate nach jeder Richtung ausserordentlich befriedigend.
3. Fixation nach Johnson (Kaninchenaugen).
 - a. Räucherung des unaufgeschnittenen, in einem Reagensglas aufgehängten Bulbus in erhitzter 2%iger Osmiumsäure bis zur Schwärzung des Bulbus;
 - b. Einlegen in Johnson's Gemisch, auf zwei Stunden: $2\frac{1}{2}\%$ Kal. bichromat. 70, 2% Os. O_4 10, 1% Platinchlorid 15, Eisessig 5 Teile;
 - c. Einlegen in $2\frac{1}{2}\%$ Kal. bichromat. 2—3 Tage.
4. C. Rabl's Sublimatplatinchlorid (Augen von *Boa constrictor*). 24 Stunden: Platinchlorid (1%), gesättigte Sublimatlösung 1, Aq. dest. 2 Volumina.
5. Pikrinsublimatessig (Ratten-Mäuseaugen, Kaninchenaugen), — Linse fast stets aufgeplatzt.
6. Formol (*Coluber natrix*, Augen vom Waldkauz, Edelpapagei, menschliche Embryonen). Resultate nach jeder Richtung hin zufriedenstellend.

Letzteres gelangte auch bei den Augen einer ausgewachsenen, von der Aorta aus mit warmflüssiger Berlinenblaumasse injizierten Ratte zur Anwendung.

Die Einbettung erfolgte in Celloidin und Paraffin, bezw. kombiniert in Celloidin und Paraffin. Augen von Embryonen mit geringer Entwicklung von kollagenem Gewebe liessen sich in Paraffin sehr gut verarbeiten, u. a. Augen von vier Monate alten menschlichen Embryonen mit der Linse in lückenlose Paraffin-

serienschnitte von 7 μ Dicke zerlegen. Präparate, deren Schnittfähigkeit in Paraffin zweifelhaft war, wurden kombiniert eingebettet und dieserhalb vor dem Einbringen in Chloroform mit sehr dünner Celloidinlösung durchtränkt. — Um jede Läsion und Verlagerung der Iris, die in Paraffin geschnitten werden sollte, bei der Herausnahme aus einem Auge, dessen derbe, event. mit Knorpel oder Knocheneinlagerungen versehene Sclera in keinem Fall ein Schneiden in Paraffin erlaubt hätte, zu vermeiden, wurde von mir in der Weise vorgegangen, dass das Auge im Ganzen bezw. der vordere Abschnitt zuerst einmal vorläufig in Paraffin eingebettet wurde, darauf das Paraffin von der Oberfläche des Bulbus abgeschabt, dann die Sclera und Cornea abpräpariert, bezw. — was sehr leicht zu machen ist — mit der Pincette in Lamellen abgezogen wurde, die derart isolierte Iris mit dem an ihrer Hinterfläche haftenden Paraffin auf einer Platte in den Paraffinofen zurückgebracht und so lange erwärmt wurde, bis das Paraffin wieder oberflächlich zu schmelzen anfangt, dann Einbettungsrahmen herumgelegt, und nun das Präparat von neuem mit flüssigem Paraffin überzogen wurde. In gleicher Weise gelingt es, die Retina in ihrer natürlichen Ausbreitung, faltenlos ohne Sclera, mit oder ohne Chorioidea in Paraffin einzubetten. — Von der sogenannten Schnelleinbettungsmethode nach Gilson (13), von der Härtung in Chloroform, dem trockenen Schneiden der Celloidinblöcke nach Durchtränkung mit verdicktem Cedernöl habe ich keine Vorteile gesehen.

Zur Bleichung des Augenpigmentes, die soweit es sich nicht um Augen albinotischer Tiere handelte, fast überall erforderlich war, wurden die Celloidin- und Paraffinschnitte — selten die fixierten, in Schnitte noch nicht zerlegten Präparate — der Einwirkung verschiedener Reagentien (Natriumhypochlorit, Wasserstoffperoxyd, schweflige Säure, allein oder mit Zusatz von Oxalsäure) ausgesetzt. Die Resultate mit den angeführten Chemikalien waren im allgemeinen recht wenig befriedigend. Entweder nahm die Bleichung unverhältnismässig viel Zeit in Anspruch, oder die Schnitte unterlagen einer mehr oder weniger hochgradigen Maceration, sodass im Anfang der Verlust zahlreicher, wertvoller Schnittserien zu beklagen war. Verfasser wandte sich deshalb in der Folge ausschliesslich der Anwendung des Alfierischen Verfahrens zu, wie es in höchst verdienstvoller Weise von Grunert (14) in die ophthalmohistologische Technik gelegentlich seiner Unter-

suchungen über das Vorhandensein eines Dilatator pupillae beim erwachsenen Menschen eingeführt ist. Das Neue des Verfahrens liegt ja nicht in den verwendeten Reagentien (Kal. permang., Oxalsäure), die ja bei der Pal'schen Modifikation der Weigert'schen Markscheidenfärbung, ferner bei der Entfärbung von durch Os. O₄ zu stark geschwärzten Objekten etc. schon lange im Gebrauch sind; die Neuerung besteht vielmehr in ihrer Anwendung auf die natürlichen Pigmente des Auges und ist nach dieser Richtung hin allerdings als eine sehr wertvolle zu bezeichnen.

Das Verfahren nach Grunert besteht bekanntlich darin, dass Celloidinschnitte zuerst in eine Lösung von Kal. permang. (1 : 3000) gebracht werden, bis sie intensiv braun werden, und dann in $\frac{1}{2}$ — $\frac{1}{3}$ prozentige Oxalsäurelösung übertragen werden, woselbst sich das im Kal. permang. gebildete unlösliche, braune Oxydationsprodukt in eine lösliche, ausspülbare Leucoverbindung verwandelt. Die Oxalsäurelösung selbst entfärbt garnicht; es hat daher keinen Zweck, die Schnitte darin länger liegen zu lassen, wie bis zu dem Zeitpunkt, an dem das normaliter pigmentfreie Gewebe wieder farblos geworden ist. Sind dann an den pigmenthaltigen Stellen noch Pigmentreste vorhanden, so müssen die Schnitte ohne längeres Zuwarten in der Oxalsäurelösung wieder in die Kal. permang. Lösung zurückwandern. Haben die Schnitte längere Zeit (mehrere Tage) in der Kal. permang. Lösung gelegen, so dauert es häufig recht lange, bis sie in der Oxalsäurelösung farblos werden. Diesen Prozess kann man in sehr vorteilhafter Weise dadurch beschleunigen, dass man der Oxalsäurelösung, wie bei der Pal'schen Methode, Natr. bez. Kal. sulfurosum ($\frac{1}{2}$ 0/0) zusetzt. Die Schnitte werden hierin sehr rasch blass, und kann man sich auf diese Weise in kürzester Zeit überzeugen, ob noch ein weiterer Aufenthalt in Kal. perm. erforderlich ist, oder nicht. Es ist so, indem ein häufiger Turnus in kurzer Zeit ermöglicht ist, ohne dass die Schnitte mehr wie sonst leiden, ein relativ rasches Arbeiten gestattet. — Paraffinschnitte können in derselben Weise behandelt werden, nur dass die für gewöhnlich gebrauchten Lösungen auf $\frac{1}{5}$ bis $\frac{1}{10}$ verdünnt werden müssen und dass ganz besonders darauf geachtet werden muss, dass jeder unnütze Aufenthalt in der Säurelösung vermieden wird. Wenn die Schnitte gut aufgeklebt sind, ist ein Ablösen nicht zu befürchten. —

Entsprechend der vorwiegenden Verwendung von OsO_4 -Gemischen bei Mäusen und Rattenaugen wurden die Paraffinschnitte meistens mit Saffranin gefärbt, als Gegenfärbung der saure Anilinfarbstoff „Lichtgrün“ benutzt. Bei einiger Einübung erhält man mit dieser Färbung (Saffranin-Lichtgrün nach Benda) ausserordentlich präzise und elegante Bilder. Eine Differenzierung zwischen Collagen und Protoplasma findet hierbei nicht statt, es wurde deshalb daneben von der Färbung nach van Gieson, bezw., von der als geradezu ideal zu bezeichnenden Färbung mit Eisenhämatoxylin (Benda)-Pikrofuchsin der ausgedehnteste Gebrauch gemacht. In den Fällen, in denen die Gefässe mit Berlinerblau Masse injiziert sind, färbt sich bisweilen auch der Gefässinhalt mit Eisenhämatoxylin schwarz. Um diesen Uebelstand zu vermeiden, wurden die Schnitte von Injektionspräparaten mit Alaunkarmin vor- und mit Pikrofuchsin nachgefärbt, das Ziegelrot des Collagens hebt sich mit absoluter Deutlichkeit von dem Violettbraun der Kerne ab. Doppelfärbungen nach Calleja (Alaunkarmin. — Pikrinsäureindigkarmin), ferner mit Lithionkarmin — Pikrinsäure-Blau II. (Grübler), zwecks Differenzierung zwischen kollagener und protoplasmatischer Substanz ergaben kein befriedigendes Resultat.

A. Entwicklung des M. Sphincter pupillae.

1. Die Untersuchung eines Mäuse-Embryo. (Figur 1a) zeigte noch keine Andeutung der Muskelanlage. Da mir von diesem Embryo, den ich der Liebenswürdigkeit des Herrn Prosektor Krause verdanke, nur der bereits in Paraffin eingebettete Kopf zur Verfügung stand, seien zur Orientierung über das Entwicklungsstadium folgende Maasse des Auges angegeben: Aequatorialdurchmesser der sec. Agbl. 0,75 mm; Durchmesser des Auges vom vorderen Linsenpol bis zur Hinter- (proximalen) Fläche der sec. Augenbl. in der Gegend des Sehnerveneintritts 0,69 mm; Aequatorialdurchmesser der Linse 0,525 mm, Dickendurchmesser 0,428 mm, Länge des Sehnerven, gemessen vom Austritt aus der sec. Augenblase bis an die knorplige Anlage des Foramen opticum, 1,53 mm.

Die Anlage des Muscul. rectus lateralis hat das die Sclera liefernde Mesenchymgewebe erreicht und verliert sich in demselben; die Muskelanlage des R. internus bleibt dagegen, abge-

rundet endend, noch ca. 0,37 mm weit von der Bulbuswand entfernt.

Von der Anlage des M. R. externus hat sich diejenige des Musc. retractor bulbi abgespalten; die feinsten Ausläufer derselben erreichen, den Raum zwischen Opticus und Musc. rect. externus halbierend, die hintere Bulbuswand.

Unmittelbar an der Ursprungsstelle des Rectus lateralis und des Retractor wird die Muskelanlage von einem auf dem Schnitte schräg getroffenen Nerven durchsetzt (Zweig des Ramus opth. des Trigeminus?) Die Zellschichten der Retina, deren Dicke maximal 0,15 mm beträgt, sind noch nicht differenziert, weder eine Ganglienzellschicht, noch verschiedene Körnerschichten sind zu unterscheiden. Nichtsdestoweniger ist bereits eine 0,03 mm dicke Nervenfaserschicht vorhanden.

Der Nervenfaserschicht liegen Capillargefäße **direkt** auf (vergl. unten). — Die Linse ist vollständig abgeschnürt, ohne Hohlraum, die Hauptmasse der Fasern besteht aber anscheinend noch aus Zentralfasern. — Ein subcutaner Muskel ist unter der nach dem Ohr zu gelegenen Haut deutlich nachweisbar; derselbe setzt sich jedoch noch nicht unter die Haut des Lides fort.

Die Harder'sche Drüse ist noch nicht angelegt. Der 0,105 mm lange Tubus, der sich im inneren Winkel einstülpt, stellt, wie sich aus späteren Stadien ergibt, nur eine Vertiefung des Conjunctivalsackes dar.

Das Epithel des Conjunctivalsackes und der Hornhautoberfläche ist überall zweischichtig; dasselbe besteht aus einer oberflächlichen Lage flacher, fast endothelartig abgeplatteter Zellen und einer basalen Schicht kubischer Zellen; nur an der Verwachungsstelle der freien Lidränder und in deren Umgebung wird die basale Lage mehrschichtig.

An diesem Auge, dessen Entwicklungsstadium durch obige Angaben gekennzeichnet sein möge, ist das äussere Blatt der sec. Agbl. überall einschichtig, nur werden seine Zellen in der Gegend der Pars iridica retinae höher. Am Pupillarrande, wo beide Blätter einander übergehen, befindet sich zwischen beiden Blättern ein kreisförmiger oder ovaler Spalt (Ringspalt), der als Rest der primären Augenblasenhöhle anzusehen ist; ein zweiter halbmondförmiger oder sichelförmiger Spaltraum befindet

sich mehr nach hinten, in der Gegend der Ora serrata. — Derartige Spaltbildungen sind bereits von Nussbaum (vgl. Gräfe-Samisch, II. Aufl. 1. T., II. Bd., VIII. Kap., S. 30) bei einem Embryo von *Vespertilio murinus* abgebildet, dieselben finden sich beim Frosch und bei menschlichen Embryonen wieder.

Die sekundäre Augenblase ist überall von Mesenchymgewebe umgeben. Dabei macht sich ein Unterschied bemerkbar, je nach der Lage der Zellen. In der weiteren Umgebung sind die Zellen sternförmig, durch von vielen Ecken ausgehende Ausläufer verbunden, zwischen denen sich relativ weite Maschen befinden; die Kerne sind rundlich, hell, blaschenförmig; — reticuläre Formation des Mesenchymgewebes — Je näher der sekundären Augenbl., desto mehr verdichtet sich das Mesenchymgewebe; man gewinnt den Eindruck, dass die wachsende sec. Augenblase das umgebende, lockere Gewebe zusammendrängt; die Maschen werden immer enger, erhalten eine längliche Form und werden zur Oberfläche der sec. Agbl. konzentrisch orientiert. Ebenso erhalten die Zellen eine längliche, spindlige Form und auch ihre Kerne werden abgeplattet, stäbchenförmig. Es erhält auf diese Weise das die sekundäre Augenblase unmittelbar umgebende Mesenchymgewebe eine lamelläre Formation.

Letztere setzt sich — wahrscheinlich aus rein physikalischen Gründen, da die Mesenchymzellen miteinander durch Ausläufer zusammenhängen, auch nach vorn zu fort, wo das Mesenchymgewebe einem direkten Zusammendrängen durch die wachsende Augenblase nicht ausgesetzt ist: in das mesenchymatöse Stroma der Iris und der Hornhaut. Dabei macht sich — sehr instructiv den Uebergang veranschaulichend — ein Unterschied bemerkbar insofern, als die Kerne in der Hornhautsubstanz in diesem Stadium (Fig. 1b) noch zu einem grossen Teil ihre ovalrunden (epitheloide) Form beibehalten haben, während sie in der Gegend der späteren Uvea und Sclera fast durchweg ein längliches stäbchenförmiges Aussehen gewonnen haben, Fig. 1c. — In dem vorderen Abschnitt hat sich innerhalb des Mesenchymgewebes eine Spaltung vollzogen, in dem ein Teil in einzelliger Schicht sich von beiden Seiten her unmittelbar der Linse vor — bzw. auflagert. (Membrana pupillaris Fig. 1a), während der Rest, durch die Vorderkammer getrennt, das Stroma der Hornhaut bildet.

Die Kerne des der Linse aufliegenden Anteils sind stäbchenförmig. Durch eine gewisse Anspannung desselben wird das Maschenwerk in der Gegend des späteren Liq. pectinatum aufgelockert, der Kammerwinkel abgerundet. — Das embryonale Mesenchymgewebe des Glaskörpers zeigt folgende Zellarten:

1. Langgestreckte Zellen mit stäbchenförmigen (wurstförmigen) Kernen, welche hauptsächlich die Wandungen der unmittelbar der Nervenfaserschicht (s. Fig. 1a) und der Linsenhinterfläche aufliegenden Capillaren bilden (Fig. 1 d bei a).
2. Rundliche, mit 1—2 Ausläufern, und polyedrische, sternförmige Zellen mit zahlreichen Ausläufern, frei im Glaskörperraum (Fig. 1 d bei d).
3. Siegelringzellen, teils den Wandungen der Capillaren anliegend, teils frei im Glaskörperraum. Ob der Hohlraum in ihnen durch Vacuolisierung des Protoplasma entsteht, worauf manche Bilder hinzuweisen scheinen, oder dadurch, dass die Zellen sich zusammenrollen und mit den Rändern verwachsen, etwa wie ein von einer sich einspinnenden Raupe in Beschlag genommenes Blatt, oder wie — nach Ranvier — die die dünnen Balken des Reticulum des lymphadenoiden Gewebes röhrenförmig umgebenden Endothelzellen, vermag ich an dem vorliegenden Präparat nicht zu entscheiden. — Dem äusseren (Pigmentepithel-) Blatt der sec. Augenbl. liegen mässig zahlreiche Capillaren an. Die Capillarlumina enthalten neben kernlosen auch zahlreiche kernhaltige Blutkörperchen. Die kernhaltigen Blutkörperchen übertreffen die kernlosen um das Doppelte und Dreifache an Grösse.

2. Weisse Maus vom ersten Tage:

Der Sehnerv hat im orbitalen Verlaufe eine S-förmige Krümmung erfahren; das centrale Ende mit der Concavität nach unten ventralwärts, das bulbäre Ende mit der Concavität nach oben (dorsalwärts); ferner ist die Strecke von dem Canalis opticus (Anlage noch knorpelig) bis zur Sehnerveneintrittsstelle (Niveau der äusseren Fläche der sec. Augenbl.) gegen den embryonalen Zustand verkürzt, dieselbe misst jetzt nur 0,93 mm (gegen 1,53 mm beim Embryo). Es dürften sich deshalb die äusseren Augenmuskeln dem Bulbus nicht nur durch

ihr eigenes Wachstum, sondern auch durch Verringerung der zwischen Ursprung und Ansatz gelegenen Entfernung nähern. Die Ursache der Krümmung des Nerves opticus, wie der Annäherung zwischen Foramen optc. und Bulbus liegt wohl in dem Fortschreiten des Hemisphärenwachstums und einer dadurch bedingten temporalwärts gerichteten Verlagerung der knorpligen Gehirnkapsel in der Umgebung der Spitze der Orbitalpyramide. Die äusseren Augenmuskeln, die eine deutliche Querstreifung erkennen lassen, sind bis zu ihren Insertionsstellen in der Nähe der Hornhautbasis vorgerückt. Die Entwicklung der Schliessmuskulatur der Lider ist bis zu den (verklebten) Lidrändern vorgeschritten.

Von der Harder'schen Drüse sind zahlreiche Drüsenlumina nachweisbar. Zu beiden Seiten der bei Fall 1 (Fig. 1a) beschriebenen Einstülpung im inneren Augenwinkel befinden sich zwei neue Einstülpungen; die eine lateralwärts, welche die Nickhaut (Plica semilunaris) nach aussen zu abgrenzt; die zweite medialwärts; dieselbe setzt sich in einen langgestreckten Drüsenkörper fort, dessen epithelialer Zellbelag mit den Epithelien der Harder'schen Drüsentubuli identisch ist. In der Retina (i. e. S.) sind drei Zellschichten nachweisbar:

1. die Gesamtanlage der beiden Körnerschichten mit relativ kleinen, stärker tingiblen Kernen, zahlreichen Mitosen an der äusseren Fläche,
2. die aus mehreren Lagen grosser, blasser (chromatinarmer) Körner bestehende Ganglienzellenschicht. Die beiden genannten Zellschichten sind durch eine innere plexiforme Schicht getrennt.
3. eine der Nervenfaserschicht nach innen zu aufgelagerte Schicht teils ovaler, teils stäbchenförmiger Zellen, die in diesem Stadium von Nussbaum (4), weder beschrieben noch abgebildet, dagegen bereits von R. Virchow in einer Notiz (16) über den Glaskörper beschrieben ist.

In diesem Stadium (Fig. 2) ist bereits eine deutliche Membrana hyaloidea vorhanden; die vorher beim Embryo als unmittelbar der Nervenfaserschicht aufliegend beschriebenen Capillaren liegen jetzt nach einwärts

von der Hyaloidea, entweder dieser aufliegend, oder, was weit häufiger der Fall ist, von dieser durch einen deutlichen mehr weniger breiten Zwischenraum getrennt. Der Raum zwischen Hyaloiden und Nervenfaserschicht ist jetzt absolut frei von Gefässen. In diesem Raum, also nach aussen von der Hyaloidea, liegen die jetzt von mir näher zu beschreibenden Zellen, cf. oben ad. 3. In der von ihnen gebildeten Schicht findet eine sehr lebhaftere Zellwucherung statt, man findet hier zahlreiche Mitosen, ferner mehrere kleinere dunkel gefärbte Kerne in einer Zelle; die Kerne sind im Gegensatze zu den streng radiär gestellten Kernen der nervösen Körner theils concentrisch, theils radiär, theils unregelmässig angeordnet. Wenn die Zellen von ihrer Unterlage, der Nervenfaserschicht, abgehoben sind, sieht man an diesen Zellen ein Gewirr, einen Bart von sehr feinen Fäden hängen, die die Nervenfaserschicht senkrecht durchsetzen sich mehrfach verästeln und bis über die Ganglienzellenschicht hinaus (bei einer gewöhnlichen Uebersichtsfärbung) zu verfolgen sind. Eine genauere Untersuchung ergibt, dass diese Fäden mit den fraglichen Zellen nichts zu thun haben. Man findet dieselben, die Nervenfaserschicht senkrecht durchsetzenden Fäden auch an den Stellen, wo keine praeretinalen Zellen liegen, und sieht man hier dieselben, da wo die Hyaloidea nicht abgelöst ist, an diese sich ansetzen. Wenn die praeretinalen Zellen abgehoben sind, so ist der sie umgebende Faserbart mit aus der Unterlage herausgerissen. Ein anatomischer Zusammenhang zwischen den Zellen und dem Fasergewirr ist nicht vorhanden. Dagegen erkennt man an Flachschnitten (durch die Peripherie des Bulbus), dass die praeretinalen Zellen auf der Innenfläche der Retina breite, gradlinige, protoplasmatische Ausläufer treiben, die ein unregelmässig geformtes plexusartiges Maschenwerk (R. Virchows Zellnetz) bilden. Woher stammen nun diese Zellen? Von der ursprünglich der Nervenfaserschicht beim Embryo aufliegenden Capillarschicht stammen dieselben nicht ab; sie sind von dieser mit absoluter Deutlichkeit überall durch die Hyaloidea getrennt, und ist auch nicht gut anzunehmen, dass die Capillarschicht bei ihrer Einwärtswanderung auf der Nervenfaserschicht einige Zellen zurücklässt, von denen sie später durch die Hyaloidea getrennt wird. Sicherer Aufschluss über diese Frage erhält man bei Be-

trachtung von Figur 3. Hier erkennt man mit absoluter Bestimmtheit

1. dass in der Gegend der Ora serrata die Schicht der praeretinalen Zellen noch absolut fehlt, dass sich in der Gegend des Aequators vereinzelte Zellen einfinden, und dass sie nach der Papille zu immer zahlreicher werden.
2. an der Papille selbst sieht man eine enorme Zellwucherung, einen Zellpropf, der die Art hyaloidea umgiebt. Einen Teil dieses Zellpropfs hat die Art hyaloidea in den Glaskörper mitgeschleppt. (Fig. 3 bei a.)

Ein anderer Teil des Zellkropfs — und darauf kommt es hier an — setzt sich von dem centralen Mesenchymstrang des Sehnerven von der Papille aus kontinuierlich in die Schicht der praeretinalen Zellen fort, indem sich diese Schicht zwischen Hyaloidea und Nervenfaserschicht eindringt. Welcher Art sind nun diese Zellen und welches ist ihr Zweck? Sind es etwa aus dem Sehnerventamm eingewanderte nervöse (Glia-) Zellen wie wir solche später innerhalb der Nervenfaserschicht antreffen. Diese Annahme hatte zunächst etwas sehr Bestechendes dadurch, dass diese praeretinalen Zellen mit einem Fasergewirr zusammenzuhängen scheinen. (cf. oben.)

Sie wird aber widerlegt 1. dadurch, dass eine genauere Untersuchung ergibt, dass diese Zellen nur solide flächenhafte Ausläufer treiben, die absolut anders erscheinen, wie das die Zellen umgebende lockere Faserwerk; 2. durch die Untersuchung späterer Entwicklungsstadien. Bei der fünf Tage alten Ratte erkennt man (Fig. 4), dass diese praeretinalen Zellen Gefässwandungen bilden; zuerst erkennt man nur vereinzelte praeretinale Zellen, die sich in sog. Ringzellen umgewandelt haben, an anderen Stellen sieht man mehrere Zellen sich zusammenlegen und ein Lumen bilden. Bei der sechs Tage alten Maus erkennt man bereits deutlich, dass sämtliche praeretinalen Zellen sich in Capillarwandungen umgewandelt haben, welche die Nervenfaserschicht durchsetzen und deutliche Blutkörperchen enthalten. Es ist also bezüglich dieser praeretinalen Zellen zu sagen: 1. dass es Mesenchymzellen sind. 2. Dass sie mit dem Mesenchymgewebe der Art hyaloidea eingedrungen sind und sich nach Aussen von der Membrana hyaloidea ausbreiten. 3. Dass ihr Auftreten bei der einen Tag alten Maus vollständig unabhängig erfolgt von der

Gegenwart der beim Embryo der Nervenfaserschicht aufliegenden Capillarschicht. 4. Dass diese praeretinalen Zellen die Bildungszellen der definitiven Netzhautgefässe darstellen.

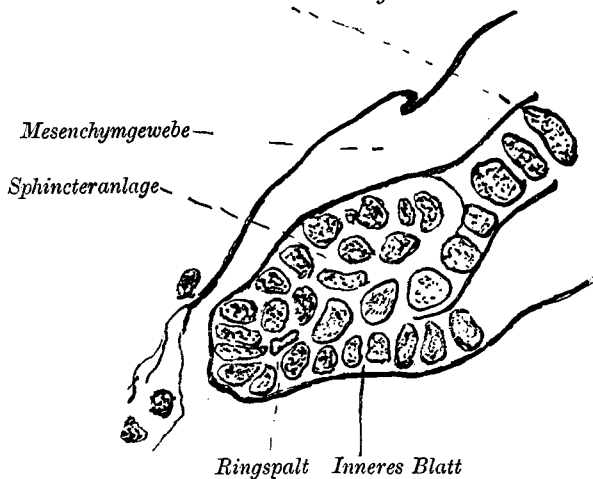
Der Glaskörper zeigt bei der einen Tag alten Maus eine wesentlich andere Structur, wie bei dem Embryo. Die sternförmigen oder rundlichen Zellen mit ihren Ausläufern sind, bis auf verschwindende Ausnahmen, verschwunden; das Faserwerk hat ein ganz anderes Aussehen, die Fasern sind unendlich feiner, die Maschen bedeutend enger geworden. Die periphere Capillarschicht liegt nicht mehr der Nervenfaserschicht auf, auch nicht auf der Hyaloidea, sondern ist von der letzteren fast überall durch einen deutlichen Zwischenraum getrennt. (Fig. 4 b, c.) In dieser Capillarschicht treffen wir ausser längs getroffenen Capillaren auch Siegelringzellen, oder Gebilde von derselben Form wie die letzteren, nur mit zwei Kernen. Die Siegelringzellen stehen offenbar mit der Gefässbildung in Zusammenhang, bzw. stellen direct Capillarwandungen dar, zumal da sich in ihrem Hohlraum mit Bestimmtheit Blutkörperchen, die in diesem Stadium überall kernlos und von gleicher Grösse sind, nachweisen lassen. — Die der Linsenkapsel anliegende Capillarschicht bietet nichts Besonderes. Die vordere Linsenkapsel hat eine Dicke von 0,002 mm. Die Linsenfasern zeigen eine sehr regelmässige Anordnung; an der hinteren Fläche lässt sich eine aus der hinteren Linsengrube hervorgegangene Kittlinie (vergl. C. Rabl 17) nachweisen, die sich vom hinteren Pol 0,1 mm weit nach vorne zu fortsetzt. (Dicke der ganzen Linse 0,825 mm). Das Epithel der Conjunctiva bulbi, wie der angrenzenden Conjunctiva fornicis zeigt ein deutliches Stieda'sches Rinnensystem (vergl. 31). Das periretinale Mesenchymgewebe zeigt keine Abweichungen gegenüber dem bei Fall 1 beschriebenen. Dagegen ist an dem Mesenchymgewebe der Hornhautgrundsubstanz wahrzunehmen, dass jetzt auch hier die Kerne sämtlich stäbchenförmig — mit abgerundeten Ecken — geworden sind (Fig. 6 und 7). Die Kerne des Irismesenchyms verhalten sich ebenso, nur dass sie entsprechend der lockeren Formation des Irisstroma kürzer und dicker sind. An der Ora serrata gehen beide Zellschichten der Netzhaut (i. e. S.) ineinander über, doch pflanzt sich nur die äussere allgemeine Körnerschicht in die innere Zelllage der Ciliarfalte fort. In dieser Uebergangsgegend nehmen die äusseren Körner offenbar in Folge der

Pressung, die sie bei der Bildung der Ciliarfalte, bedingt durch das Hineinwuchern des Mesenchymgewebes, erfahren, indem sie sich gegenseitig aneinander abplatten, die Gestalt von hohen Cylinderzellen, ihre Kerne das Aussehen von Kernen der glatten Muskelzellen an. Dass an dieser Stelle ein ganz bedeutender Druck besteht, ergibt sich auch daraus, dass, wenn zufällig eine Spaltung zwischen äusserem und innerem Blatt entstanden ist, man deutlich erkennen kann, wie das äussere Epithel vollständige Gruben und Rinnen in das innere Epithel hineingestanz hat. Die Entwicklung des Musk. sphinct. pup. anlangend, erkennen wir auf Fig. 5 bei d. den Rest des Ringspaltes. An der vorderen innern Umrandung desselben hat sich nun eine Wucherung des Epithels des äusseren Blattes (Pigmentblattes) der sec. Agbl. entwickelt, die sich ciliarwärts fortsetzt und die erste Anlage des Musk. Sphinct. pup. darstellt (Fig. 5 bei b.).

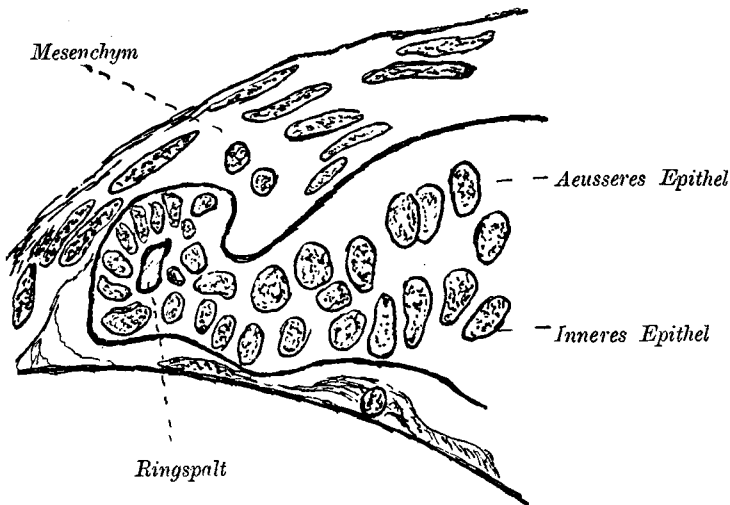
Das innere Blatt ist an der Zellwucherung absolut unbeteiligt, dieselbe findet ausschliesslich an der vorderen Kante der Umschlagstelle im Bereich des äussern Blattes statt.

Im Allgemeinen sind bei der Sphincteranlage zwei Typen zu unterscheiden, die nach ihrem Verhalten zu dem Ringspalte auseinander zu halten sind (siehe Textfig. 1 und 2).

Äusseres Blatt der sec. Augenblase.



Textfigur 1.



Textfigur 2.

3. Weisse Maus, zwei Tage alt. Fig. 6 und 7.

Der allgemeine histologische Befund am Auge der zwei Tage alten Maus weicht kaum von dem bei der einen Tag alten Maus erhobenen ab. An der Sphincteranlage ist zu erkennen, dass der Ringspalt geschwunden ist. Ein eigentümliches Verhalten zeigen die Kerne in der Muskelanlage. Während sonst überall die Kernformen (an dem absolut frisch in Hermann'schem Gemisch fixierten Objekt) ein regelmässiges Aussehen zeigen, finden sich hier alle möglichen bizarren Kerngestalten (poikilomorphes Stadium der Muskelkerne). Mitosen sind in dieser Gegend an den ausserordentlich zahlreichen untersuchten Schnitten niemals nachzuweisen gewesen. Neben den normal oder sogar etwas stärker tingierten Kernen findet man bei genauem Zusehen auch ganz blasse, schattenhafte Kerne (Fragmente?).

Bisweilen macht es den Eindruck, als wenn mehrere Kerne in einer Zelle liegen, doch lässt sich bei der Compactheit des Zellhaufens über die Zellgrenzen nichts Bestimmtes ermitteln. Stöhr (18) nimmt bekanntlich innerhalb der quergestreiften Muskelfaser in der Nähe ihrer Sehneninsertion eine amitotische Kernteilung an. Ob diese Annahme auch hier zur Erklärung des eigenartigen Verhaltens der Kerne in der Sphincteranlage heranzuziehen ist, möchte ich unentschieden lassen und bei dieser Gelegenheit nur noch darauf hinweisen, dass auch C. Rabl

(Theorie des Mesoderms, 1889, S. 215, 242) ein eigentümliches Verhalten der Kerne der medialen Urwirbellamelle vor und zur Zeit des Auftretens der Muskelfibrillen beschrieben hat. Das Descemetische Endothel ist, wie aus Fig. 6 und 7 deutlich hervorgeht, eine direkte Fortsetzung des die sec. Augenblase umgebenden Mesenchyms; von der Gegend der Ciliarfalte ab ist es durch einen sehr feinen, mit meinem Messinstrument nicht messbaren Kontur von dem übrigen Hornhautstroma deutlich abgegrenzt.

Fig. 7 zeigt ausserdem die zu dieser Zeit erfolgende starke Wucherung der Mesenchymzellen in der Gegend der Ciliarfalte, ferner bei d, (Fig. 7) die Umwandlung der Körnerzellen in hohe Cylinderzellen mit langgestreckten Kernen.

Die Untersuchung junger, gleichaltriger Ratten ergibt im Wesentlichen dieselben Verhältnisse. Der die Sphincteranlage repräsentierende Wulst ist hier ganz besonders deutlich. Auch hier zeigt der Sehnerv eine S-förmige Krümmung.

Bei der vier Tage alten Maus beginnt die innere Körnerschicht sich von der allgemeinen Körneranlage zu differenzieren, indem die der ersteren angehörigen Kerne deutlich chromatinärmer werden.

Bei um einen Tag ältern Tieren wandeln die präretinalen Mesenchymzellen (cfr. oben) sich in die Wandungen der bleibenden Netzhautgefässe um. Am sechsten Tage sind bei Maus und Ratte an der inneren Retinafläche überall plexusartig ausgebreitete, Blutkörperchen enthaltende Capillarnetze vorhanden, wovon man sich in der leichtesten Weise an Tangentialschnitten durch die Peripherie des Bulbus unterrichten kann; es gelingt hierbei unschwer sich besonders auch davon zu überzeugen, dass die präretinale Capillarschicht streng zu trennen ist von der prähyaloidalen.

Wir haben also bei Maus und Ratte in Bezug auf die Versorgung der Netzhaut mit Blutgefässen zu unterscheiden:

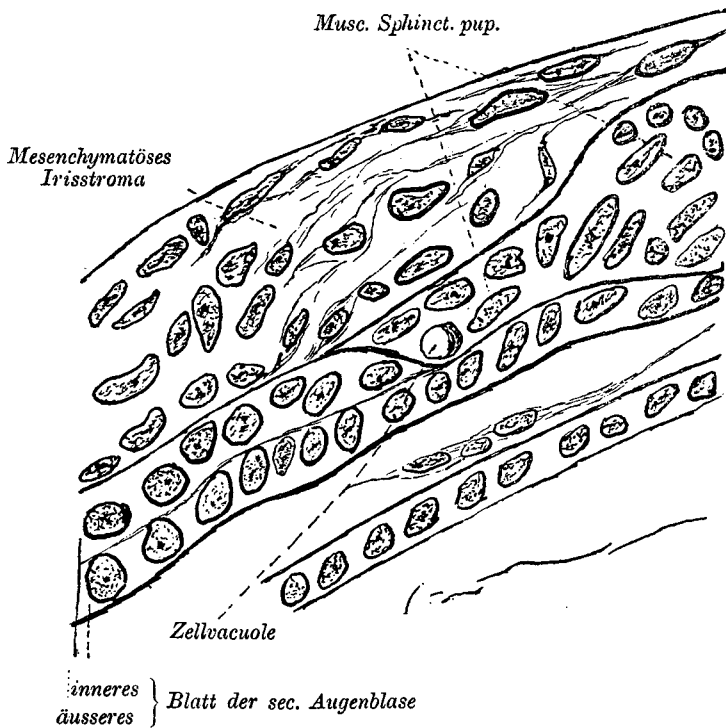
1. ein provisorisches, während der Embryonalzeit entwickeltes Capillargefässnetz, welches später glaskörpereinwärts wandert;
2. ein definitives Blutgefässsystem, welches von Mesenchymzellen abstammt, welche erst am ersten bis zweiten Tage nach der Geburt von der Papille aus an die Vorderfläche der Netzhaut, hinter die Hyaloiden ein-

dringen, und dessen Entwicklung erst am fünften Tage nach der Geburt beginnt.

Bezüglich des Sphincter erkennt man bereits bei der vier Tage alten Ratte, wie Figur 8 von einem Flachschnitt zeigt, wohl ausgebildete Muskelfasern mit den definitiven Kernformen. Die Untersuchung späterer Stadien liefert bezüglich des Sphincters sehr interessante Ergebnisse. Bei der vier Tage alten Ratte sind hinter dem Sphincter noch beide Epithelzellenlagen deutlich nachzuweisen. Hiervon weicht der Befund vom siebenten Tage ganz wesentlich ab, indem jetzt das äussere (Pigmentepithel) Blatt nur bis zur Sphincteranlage reicht.

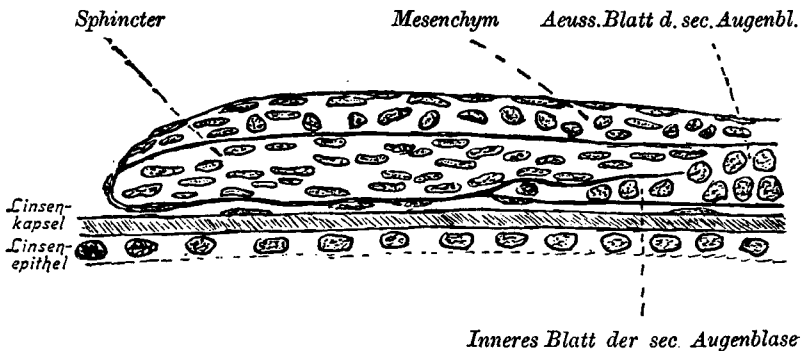
Wo die betreffenden Zellen des Pigmentblattes im Bereich der Strecke vom ciliaren bis zum pupillaren Sphincterrande geblieben sind, ist schwer zu sagen; wahrscheinlich sind auch diese Zellen die Umwandlung in Muskelzellen eingegangen.

Da wo die äussere Epithelzellen-Lage am ciliaren Sphincterrand aufhört, sind hin und wieder vacuolisierte Zellen zu finden (Textfig. 3).



Textfigur 3.

— Noch interessanter gestaltet sich das Verhalten in noch späteren Stadien. Bei der 13 Tage alten Maus sehen wir, dass der Sphincter auch über die innere Epithelzellenlage hinaus pupillarwärts gerückt ist, der zentrale Teil desselben ruht direkt, nur durch eine dünne Mesenchymschicht begrenzt, der vorderen Linsenkapsel auf (Textfigur 4). Das ganze Verhalten, das nicht



Textfigur 4.

etwa nur auf wenigen Schnitten vereinzelt, sondern bei älteren Tieren konstant anzutreffen ist, macht ganz den Eindruck einer herniösen Ausstülpung, bezw. Herausquellens der Muskelmasse über die pupillare Grenze des inneren Blattes der pars. iridica ret. hinaus. — Dagegen habe ich im Gegensatz zu Nussbaum innerhalb des Sphincters niemals bindegewebige Septen unterscheiden können, die Sphincterschicht bildet bei Mäusen und Ratten jederzeit ein ununterbrochenes Ganzes. — Die Lage der Muskelkerne mit ihren Zellen wechselt an den verschiedenen Schnitten, doch ist die Schräglagerung derselben lediglich als Folge von mechanischen Einwirkungen bezw. Schrumpfungsvorgängen bei der Fixierung zu erachten.

4. Fische.

Als embryonales Material standen mir junge Forellen von 10, 13, 22 und 50 mm Länge zur Verfügung, die mir in liebenswürdigster Weise von der biologischen Station am Müggelsee überlassen waren.

Eine der Spincteranlage bei den bisher beschriebenen Säugetieren entsprechende Bildung ist in keinem Falle nachzuweisen gewesen. Wir sehen hier am Pupillarrand Pigmentblatt

und Sinnesblatt (wenn ich so der Kürze halber die beiden Blätter der sekundären Augenblase bezeichnen darf) unmittelbar einander übergehen. Bei der 13 mm langen Forelle liegen dem Pigmentblatt in der Iris grosse, protoplasmareiche, in lebhafter Vermehrung begriffene, zum Teil pigmentierte Mesenchymzellen auf. Nach der Ciliargegend zu nimmt das Mesenchymgewebe retikuläre Formation an, und finden sich hier zahlreiche Mitosen.

Höchst interessant werden die Verhältnisse im Irisstroma bei 22 mm langen Forellen, indem sich hier eine Sonderung der Mesenchymzellen in ~~schmale~~ spindlige Zellen mit schlanken, stäbchenförmigen Kernen, und in grosse, ovale, mit epitheloiden Kernen versehene Pigmentzellen vollzogen hat. Diese Pigmentzellen sind als auf dem embryonalen Zustand stehen gebliebene Mesenchymzellen anzusehen, während die erstgenannten Zellen sich zu den definitiven Bindegewebszellen weiter entwickelt haben. Indem sich diese Pigmentzellen der Umschlagstelle der beiden Retinalblätter anlegen, entsteht ein Bild, welches ausserordentlich leicht zu der Annahme verführen könnte, als sei auch bei den Fischen ein der Sphincteranlage bei den übrigen Wirbeltieren entsprechendes Gebilde vorhanden, nur mit dem Unterschiede, dass die Metamorphose in Muskelzellen unterbleibt. Dem ist jedoch wie die eingehendste Untersuchung ergeben hat, nicht so. Denn einmal werden die grossen Pigmentzellen von der Umschlagstelle der beiden Blätter bei genauerem Zusehen ausnahmslos durch Bindegewebszellen getrennt, sodann behalten die genannten Pigmentzellen überhaupt auch an anderen Stellen den epitheloiden Typus der embryonalen Mesenchymzellen bei, ohne deshalb Abkömmlinge des Ectoderms im engeren Sinne zu sein. Wer darüber im Zweifel sein sollte, dem ist die Untersuchung der grossen Pigmentzellen, die sich in diesem Stadium im Chlorioidealstroma an der Hinterfläche des Bulbus befinden, zu empfehlen. Man wird sich dann mit absoluter Sicherheit überzeugen, dass auch in dieser Gegend, in welcher die Anwesenheit von Epithelzellen absolut ausgeschlossen ist, die grossen protoplasmareichen Pigmentzellen einen grossen, hellen, oval, stäbchenförmigen oder rundlichen Kern besitzen.

Wie gross bisweilen die Verführung zur Annahme einer rudimentären Sphincteranlage bei den Fischen sein kann, möge Fig. 9 zeigen.

Ueber die eigenartigen Veränderungen, die um diese Zeit die Epithelzellen des Pigmentblattes der sec. Augenblase im Bereich der pars. iridica retinae erfahren, werde ich mir an anderer Stelle erlauben zu berichten.

5. Amphibien.

Während somit bei den Fischen eine Sphincteranlage als absolut fehlend nachgewiesen werden konnte, stellte die Untersuchung verschiedener Amphibien das Vorhandensein und die Entwicklung einer solchen aus dem Epithel am Umschlagsrande der sec. Augenblase ausser allen Zweifel. Das erste Auftreten derselben bei Froschlurchen ist bei ca. 30 mm langen Tieren zu finden. Die Netzhaut ist in diesem Stadium bereits in Ganglienzellen-, innere und äussere und Stäbchenzapfenschicht differenziert. Wie Fig. 10 zeigt, wird die Sphincteranlage durch eine Wucherung der Epithelzellen in der Gegend der Uebergangsstelle beider Blätter repräsentiert.

Von Wichtigkeit ist, dass sich am peripheren (ciliarwärts) gelegenen Ende der Wucherung Mitosen nachweisen lassen (Fig. 10 bei e), ein Befund, der bisher bei Mäusen und Ratten in dieser Gegend nicht anzutreffen war.

Die die Sphincteranlage darstellende Wucherung ist nur auf verhältnismässig wenigen Schnitten zu finden. Ebenso ist der Sphincter beim erwachsenen Frosch nicht überall am Pupillarrande anzutreffen, derselbe misst bei einem grossen Exemplar 0,104 mm der Breite und 0,013 mm der Höhe nach.

Relativ ansehnlich ist die Sphincteranlage bei 23 mm langen Tritonen, wenn gleich dieselbe nicht auf allen Schnitten vorhanden ist (Fig. 11). Die Diagnosticierung der epithelialen Elemente ist hier um so leichter, weil hier im Irisstroma die bei der Forelleniris die Beurteilung so sehr erschwerenden grossen protoplasmareichen Pigmentzellen mit grossem rundlichen blassen Kernen vollständig fehlen.

Ueber das Verhalten beim Axolotl ist infolge ungenügender Konservierung des Präparates ein sicheres Urteil nicht zu gewinnen gewesen.

Ausserordentlich umfangreich ist die vom Pigmentblatt im Bereich des pupillaren Irisrandes beim Erdsalamander (*Salamandra macul.*) ausgehende Wucherung; doch ist sie auch hier recht

lange zu suchen, bis man eine mit den Epithelzelllagen am Pupillarrande kontinuierlich zusammenhängende Anhäufung von Epithelzellen im Irisstroma findet (Fig. 12). Beim Salamander erstreckt sich diese Wucherung bis nahe an die Iriswurzel heran und dehnt sich auf der Fläche der Iris nicht nur radiär, sondern auch nach den Seiten (konzentrisch) zur Pupille aus, sodass man auf Schnitten, die aus der Nachbarschaft des Wulstes stammen, vor dem Pigmentblatt Epithelzellgruppen findet, die mit dem Epithel am Pupillarrande nicht in Zusammenhang stehen.

6. Reptilien.

Zur Untersuchung standen mir nur einige neugeborene Exemplare von *Pelias berus*, bereits in Celloidin eingebettet, zur Verfügung. Es erwies sich, dass die Konservierung zur Ermittlung der fraglichen Verhältnisse unzureichend war, so dass hier einstweilen eine Lücke in meinen Untersuchungen besteht.

7. Vögel.

Die meisten Präparate von einer Hühnerembryonenserie sind durch die Bleichung mit H_2O_2 ruiniert (vergl. oben). Verfasser ist deshalb bisher nur einen Hühnerembryo von 20 Tagen zu untersuchen in der Lage gewesen, doch bringt der auf Figur 13 abgebildete Schnitt die Verhältnisse wohl in dem Grade genügend zur Anschauung, dass über die Entstehung auch der quergestreiften Sphinctermuskulatur aus dem Epithellager der sec. Augenblase kein Zweifel bestehen kann. Wir sehen, dass die Sphincteranlage sich hier ausserordentlich weit ciliarwärts erstreckt; es wird fast genau die innere (pupillare) Hälfte der Irisfläche (vom Pupillarrande bis zum Kammerwinkel gerechnet) von der Wucherung durchzogen. Letztere endigt peripher in der Regel mit einer keulenförmigen Anschwellung. Die Muskelanlage ist fast durchweg pigmentfrei, während die beiden Blätter der Pars iridica retinae überall pigmenthaltig sind; es ist also in diesem Stadium aus dem Verhalten des Pigments kein Criterium für die Provenienz der Anlagezellen aus einem der beiden Blätter zu gewinnen. Die Zellen der Muskelanlage sind im allgemeinen dunkler, wie die umgebenden Mesenchymzellen, so dass hierdurch eine deutliche Abgrenzung gegeben ist. Bei dem 20tägigen Hühnerembryo sind die Epithelzellen der Sphincteranlage bereits vielfach durch dazwischen

geschobenes zum Teil gefässhaltiges Mesenchymgewebe getrennt. Die Epithelzellen haben sich zu teils drüsenartigen, teils compacten Zellschläuchen gruppiert. In keinem Falle sind Anhäufungen von Epithelzellen bis in die Gegend des Kammerwinkels oder bis zu der in diesem Stadium bereits deutlich von ihrer Umgebung differenzierten Ciliarmuskulatur zu verfolgen. Das Mesenchymgewebe zeigt in der Umgebung der Kammerbucht besonders an zwei Stellen eine dichtere Anhäufung, einmal in der Umgebung eines Ringgefässes (wahrscheinlich *Circulus iridis major*), welches sich unmittelbar über der Uebergangsstelle der *Process ciliares* in die Iris befindet. Von dieser verdichteten Stelle aus setzt sich das Mesenchymgewebe, gleichfalls in dichten Zügen, die Sphincteranlage vorne und hinten umgreifend, nach dem Pupillarrande zu fort. Durch ausserordentlich aufgelockertes mit grossem rundlichen Maschenwerk vom ersten Konzentrationspunkt getrennt, befindet sich nach vorne und peripherwärts die Anlage der Ciliarmuskulatur.

Hier machen die Zellen bereits vollständig den Eindruck von glatten Muskelzellen (lange, spindelförmige Zellen mit langen, stäbchenförmigen Kernen mit abgerundeten Ecken). Innerhalb der Ciliarmuskulatur ist am vorderen Ende derselben als das einzige konstante von mehreren in verschiedener Anzahl und an verschiedenen Stellen vorhandenen Gefässquerschnitten ein einziges Ringgefäss, bisweilen Blutkörperchen enthaltend, anzutreffen; die Wandung desselben wird von einer einfachen Lage platter Mesenchymzellen gebildet. Allem Anscheine nach handelt es sich um eine dem Leber'schen Venenplexus analoge Bildung. Auf einigen Meridionalschnitten ist eine Anastomosierung des beschriebenen Ringgefässes mit Gefässzweigen nachzuweisen, die vor und hinter dem noch knorpligen Skleralknochen verlaufen. Ein arterielles Gefäss, das nach Lauber (21) häufig zwischen zwei grösseren Venenstämmen des Plexus venos. gelegen ist, habe ich hier in diesem Stadium noch nicht bemerken können. Nach aussen von dem Ciliarmuskel befindet sich eine Mesenchymschicht in der es bereits zu einer reichlichen Bildung collagener Fibrillen gekommen ist. Wieder nach aussen von dieser Bindegewebsschicht ist der knorplig präformierte Skleralknochen anzutreffen,

der nach vorne zu unweit des Plex. venos. endigt. Auffallend an demselben ist die ausserordentlich geringe Anzahl von Knorpelzellen im Innern desselben, während das Perichondrium desselben sehr zellreich ist. Der Skleralknochen endigt nach hinten zu an der Aussenfläche des bleibenden Skleralknorpels, sich im Perichondrium des letzteren verlierend. Im Gegensatz zu der knorpeligen Vorstufe des Skleralknochens ist der bleibende Skleralknorpel ausserordentlich zellreich. — Der Glaskörper, die Linsenkapsel, der praehyaloideale Raum sind frei von Gefässen und Mesenchymzellen. An einzelnen Stellen haften der abgelösten Glaskörperhaut Zellen an, die sich durch ihren sehr grossen, rundlichen, blassen Kern als abgerissene Ganglienzellen der Netzhaut erkennen lassen.

Die Nervenfaserschicht der letzteren ist so dünn, dass man über ihr Vorhandensein in Zweifel sein kann. Alle übrigen Schichten, mit Ausnahme des Sehepithels, das eben angedeutet ist, sind deutlich entwickelt.

8. Von Säugetieren sind, abgesehen von Mäusen und Ratten in Bezug auf die Sphincterbildung nur noch Kaninchen untersucht.

Die ersten Anfänge der Anlage sind bereits beim 1 Tag alten Kaninchen zu erkennen; beim 14 Tage alten Kaninchen ist sie vollendet (Fig. 14). Dieselbe stellt in diesem Stadium eine solide, von Unterbrechungen durch dazwischen gelagertes Mesenchymgewebe freie Epithelzellenplatte dar, die mit den Retinalepithelzellen am Pupillarrande in ununterbrochenem Zusammenhange steht. Am peripheren (ciliarwärts gelegenen) Rande verbinden sich die Fasern der Sphincter, in eine radiäre Anordnung übergehend, direkt ohne Vermittelung von Mesenchymgewebe mit dem Dilatator, indem die Muskelfasern des Sphincter ihre Fortsätze ciliarwärts und nach hinten richten, und sich zwischen die Fortsätze der Dilatatorfasern direkt einlagern.

Es entsteht an dieser Stelle eine Einziehung der hinteren Irisfläche (v. Michel's Pigmentsporn), die jedoch in diesem Stadium noch sehr unbedeutend ist. Speichenbündel des Sphincters sind nicht wahrzunehmen, wenn man nicht die am ciliaren Rande des Sphincter radiär gestellten, der Verbindung mit dem Dilatator dienenden Faserzüge desselben als solche ansehen will. Mit Rücksicht auf die physiologische Funktion

dieser Faserzüge, den Effekt der Kontraktion des einen Muskels auf den anderen zu übertragen, würde ich es vorziehen, dieselben als „Transmissionsbündel“ zu bezeichnen.

Beim 18 Tage alten Kaninchen ist ein wesentlicher Unterschied nicht zu bemerken. Nur sind die Züge der Muskelfaserung straffer, und sind die Kerne mehr länglich, stäbchenförmig geworden. Ein Eindringen von Mesenchymgewebe in die Muskellage ist nicht wahrnehmbar. Dasselbe ist beim 30 Tage alten Kaninchen der Fall. Die Abwesenheit von Mesenchym zwischen und hinter dem Sphincter hat zur Folge, dass im Bereich des letzteren Sphincter und Dilatatorfasern unmittelbar sich aneinander lagern. Es entsteht auf diese Weise in der Gegend des Sphincters vor dem Epithel des inneren Blattes der secund. Augenblase eine homogene Muskelmasse, bzw. es wird das Epithel an der Hinterfläche des letzteren in sehr bemerkbarer Weise einschichtig. Es erinnert dieses Verhalten an das bei Mäusen und Ratten beschriebene. Dieser Zustand ist jedoch, trotzdem er sich um ein bereits ein Monat altes Kaninchen handelt, nicht als ein dauernder zu betrachten. Bei dem vollkommen ausgewachsenen Kaninchen ist an der Hinterfläche des Sphincters eine ganz ansehnliche Bindegewebsschicht zu bemerken, die jenen vom Dilatator in grosser Ausdehnung trennt. Ob der Sphincter selbst von Mesenchymsträngen durchsetzt wird, erscheint zweifelhaft, im höchsten Falle handelt es sich um sehr spärliche, feine Züge, die nur auf wenigen Schnitten vermutungsweise zu sehen sind. Es ist anzunehmen, dass das Mesenchym von der Seite und von hinten her durch Lücken, die sich zwischen der Verbindung des Sphincters mit dem Dilatator befinden, zwischen Sphincter und Dilatator eindringt. Dafür spricht, dass im innersten (pupillaren Teil des Muskellagers trennende Mesenchymzüge fehlen, der Sphincter dem Dilatator, ebenso wie beim 30 Tage alten Kaninchen unmittelbar aufliegt und beide nicht voneinander abzugrenzen zind. Am Pupillarrande selbst grenzen die Muskelfasern unmittelbar an das einschichtige Epithel. Eine freie Endigung des Sphincters in der Peripherie (ciliarwärts) ist auch beim ausgewachsenen Kaninchen nirgends zu konstatieren. Ueberall verflochten sich die letzten Ausläufer desselben — aus

der konzentrischen in die radiäre Anordnung übergehend — mit den Fortsätzen der Dilatatormuskulatur.

9. Bei menschlichen Embryonen finde ich die ersten Anzeichen einer Sphincteranlage bei einem 12 cm langen Embryo.

Die Entwicklung erfolgt beim Menschen durchweg nach dem Typus 1 (vergl. die beiden Entwicklungstypen bei Maus und Ratte, S. 532 u. 533), wie das besonders deutlich aus Figur 15 hervorgeht, die nach einem Präparat von der Iris eines 16,5 cm langen Embryo gefertigt ist.

Die Netzhaut zeigt auf dieser Entwicklungsstufe ein von dem bei der Maus zur Zeit der Sphincteranlage zu beobachtenden, durchaus abweichendes Aussehen.

Genauer auf die Einzelheiten ihres Baues einzugehen, muss ich mir an dieser Stelle versagen. Es sei hier nur soviel erwähnt, dass 1. die Netzhaut in diesem Stadium (16,5 cm Länge) noch keine Eigengefässe besitzt. 2. dass die innerste Schicht von Zellen im Fundus oculi von der Margo limitans durch eine breite (0,6 mm) Faserschicht getrennt ist. 3. dass diese innerste Zellschicht aus regellos durcheinander gemischten Ganglienzellen und Spongioblasten besteht, woraus sich ein wesentlicher Unterschied gegenüber dem Verhalten bei der einen Tag alten Maus ergibt. 4. dass die innere Körnerschicht, aus chromatinarmen Körnern bestehend, sich eben abzugrenzen begonnen hat. 5. dass die gemeinsame Körneranlage aus auffallend langgestreckten, spindligen bezw. geradezu wetzsteinförmigen Elementen besteht, zwischen denen sich spärliche Spongioblasten und reichlich grosse, blasse Kerne befinden. 6. die letzteren sind besonders an der Limitans externa angehäuft.

Was die Sphincteranlage betrifft, so ist auf Fig. 15 zu erkennen, dass der Ringspalt noch ein ziemlich weites Lumen besitzt. An seiner vorderen-inneren Umrandung beginnt nun das Epithel mehrschichtig zu werden und in Gestalt eines auf dem Meridionalschnitt keulenförmigen Wulstes schräg nach vorne und seitwärts zu wuchern. Die Anlage steht noch vollkommen in Zusammenhang mit dem Pigmentblatt der sec. Augenblase. Ob das an die Anlage seitlich angrenzende Epithel als mehrschichtig zu bezeichnen ist, möchte ich dahingestellt sein lassen. Mitosen, die ev. darüber Aufschluss geben könnten, sind nicht aufzufinden. Es handelt sich möglicherweise auch nur um

ein sehr hohes, einschichtiges Epithel. Immerhin ist die ausserordentliche Höhe des Epithelblattes in der Umgebung der Sphincteranlage sehr auffallend. Ueber die Vorderfläche des epithelialen Iristeils zieht grösstenteils lamellär angeordnetes Mesenchymgewebe, welches sich in derselben Anordnung in das das Pigmentblatt der sec. Augenblase im ganzen Umfang umgebende Mesenchymgewebe fortsetzt. Bereits in diesem Stadium ist eine Differenzierung in Sclera und Uvca nachzuweisen (s. unten).

Bei einem nur wenig älteren menschlichen Embryo von 18 cm Länge, finden wir im Grossen und Ganzen dieselben Verhältnisse. Nur macht es sich in der Sphincteranlage bereits jetzt bemerkbar (Fig. 16), dass die Zellen derselben bereits spindlig, ihre Kerne stäbchenförmig geworden sind, wodurch sich die Anlage sehr scharf von dem angrenzenden Epithellager abhebt. —

Zu einem bereits ganz ansehnlichen Organ ist der Sphincter des 24 cm langen Embryo entwickelt. Der Ringspalt ist auf manchen Schnitten noch als oval-längliches Lumen nachzuweisen. Die ppheripwärts gerichtete Wucherung der Sphinctermusculatur geschieht deutlich (Fig. 17) auf Kosten der Höhe des Epithels der Pigmentlage (e.). Hinter dem Sphincter ist nunmehr das Epithel zweifellos einschichtig. Der Sphincter (d.) selbst ist durch eingedrungenes Mesenchymgewebe mehrfach in Bündel (auf dem der Abbildung zu Grunde liegenden Schnitt sind sieben Abteilungen zu unterscheiden) gegliedert. Die trennenden Mesenchymzüge sind auf Fig. 17 nicht sichtbar, wie überhaupt diese Abbildung sehr unvollkommen ausgefallen ist. Das **Irisstroma** (a.) ist jetzt durch das **Eindringen von Blutgefässen aufgelockert** und finden sich jetzt ausser spindelförmigen, mit länglichen Kernen versehenen Mesenchymzellen (g.) auch zahlreiche sternförmige Mesenchymzellen mit runden oder ovalen Kernen (c.).

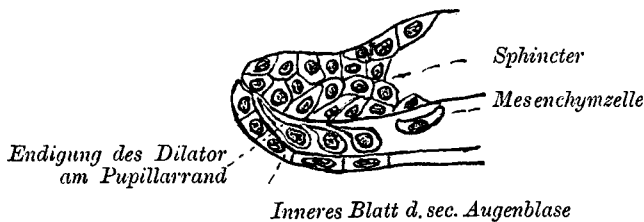
Daneben sind zahlreiche grosse, kernhaltige Blutkörperchen anzutreffen (b.).

Bei einem ein wenig älteren Embryo vom 6. bis 7. Monat ist eine Differenz nicht zu bemerken. Die Epithelzellen des äusseren Blattes der Pars iridica retinae sind am Ciliarrande der Iris hohe Cylinderzellen mit etwas nach vorn gerücktem Kern, das Epithel ist deutlich einschichtig. Pupillarwärts werden die Zellen

immer niedriger. Im Allgemeinen sind dieselben senkrecht zur Irisfläche orientiert. Es finden sich zwar auch schräg gelagerte Zellen. Doch ist dieses Verhalten in diesem Stadium ohne Bedeutung und als ein lediglich durch mechanische Einwirkungen herbeigeführter unnatürlicher Zustand anzusehen, da die Schräglagerung auf ein und demselben Präparat in Bezug auf das Pupillencentrum nach verschiedenen Richtungen erfolgt ist, so dass z. B. auf einem horizontalen Meridionalschnitt auf der nasalen Hälfte der Iris die Epithelzellen mit der vorderen Kuppe pupillarwärts, auf der temporalen ciliarwärts gerichtet sind.

Im 8. bis 9. Monat des Foetallebens ist eine Veränderung nur insofern zu verzeichnen, als der Sphincter mit dem inzwischen deutlich zur Entwicklung gelangten Dilatator in Verbindung getreten ist.

Den speciellen Modus der Vereinigung von Dilatatorfasern und Sphincterfasern am Pupillarrande erkennt man auf Textfigur 6,



Textfigur 6.

die nach einem Meridionalschnitt durch die Iris eines neun Monate alten Embryo gezeichnet ist. (Das mesenchymatöse Irisstroma ist in die Zeichnung nicht mit aufgenommen). Die dem Pupillarrande zunächst gelegenen Dilatatorzellen entsenden lange Fortsätze zwischen die Epithelien des inneren Blattes der secundären Augenblase und die pupillare Endigung des Sphincter. An schrägen Tangentialschnitten durch den Pupillarrand ist wahrzunehmen, wie die Dilatatorzellen einen förmlichen Wald stachliger, pigmentierter Fortsätze zwischen die Sphincterzellenlage entsenden. Es gehört jedoch auch am Pupillarrande zu den Ausnahmen, dass die Dilatatorfortsätze direkt mit den Sphincterzellen in Contact geraten; für gewöhnlich werden die Fortsätze der Dilatatorzellen bereits bei dem neun Monate alten menschlichen Embryo von den mit dem Pupillarrand concentrisch vorüberziehenden

Sphincterbündeln durch in der Regel gefasshaltiges Bindegewebe getrennt.

Dieses Verhalten ist an allen übrigen Stellen, an denen Dilatator und Sphincter gleichzeitig vorkommen, ausnahmslos anzutreffen. Die Fortsätze der Dilatatorzellen inserieren in jedem Fall an dem die Muskelbündel des Sphincter umkreisenden Mesenchymgewebe, wodurch ihnen naturgemäss eine weit kräftigere Wirkung auf den Gesamthalt der Muskelbündel verliehen ist, als wenn die einzelnen Dilatatorfasern direct nur mit den ihnen unmittelbar aufliegenden Sphincterzellen verbunden wären.

An dem peripheren, dem Ciliarrande der Iris zugekehrten Ende des Sphincter vermag ich beim neun Monate alten menschlichen Embryo radiär gerichtete Faserzüge des Sphincter noch nicht zu erkennen. Es hat hiernach den Anschein, als wenn die Entwicklung radiärer Transmissionsbündel des Sphincter aus den concentrischen erst unter dem Einfluss des Muskelzuges stattfindet.

B. Entwicklung des Musculus Dilatator pupillae.

Bei der Darstellung der Entwicklung des Sphincter war es vielfach unvermeidlich, auf die Beziehungen desselben zum Dilatator einzugehen. Es sei daher bezüglich mancher Einzelheiten, den letzteren betreffend, auf den obigen Abschnitt verwiesen.

In meiner vorläufigen Mitteilung: „Ueber die Entwicklung der Binnenmusculatur des Auges“ ist in dem Abschnitt, der von der Entwicklung des Dilatator handelt, gesagt, dass die Entwicklung des letzteren sich dadurch einleitet, dass die bis dahin senkrecht zur Irisfläche orientierten Epithelzellen des Pigmentblattes eine schräge Stellung einnehmen und von ihrer vorderen Kuppe einen einzigen, pupillarwärts gerichteten Fortsatz entsenden. Es liegt auch jetzt kein Anlass vor, die damalige Darstellung wesentlich zu modificieren, dieselbe bedarf jedoch noch einer weiteren Vervollständigung. Es blieb nämlich hiernach unerklärt wie es mit diesem Entwicklungsmodus zu vereinigen ist, dass auf Flachschnitten aus dem Niveau der Bruch'schen Membran glatte Muskelzellen mit langen stäbchenförmigen Kernen und mit nach beiden Seiten spindlig anlaufenden Enden angetroffen werden.

Nachdem ich mir selbst darüber klar geworden, hatte Herr Geheimrat Sattler-Leipzig, die Liebenswürdigkeit, auch von seiner Seite noch besonders darauf aufmerksam zu machen. Meine seither zur definitiven Aufklärung angestellten Untersuchungen haben nun ergeben, dass der Typus von Dilatorzellen mit nur einem pupillarwärts gerichteten Fortsatz in der Gegend des Sphincter der vorherrschende ist, dass sich aber ausserdem noch und zwar vorwiegend am Ciliarrand der Iris Dilatorzellen nachweisen lassen, deren einziger Fortsatz ciliarwärts gerichtet ist, — auf die dilatierende Wirkung bleibt ja die Richtung des Fortsatzes ohne Einfluss — und dass schliesslich auch noch eine grössere Anzahl von Dilatorzellen vorhanden ist, die Fortsätze nach beiden Richtungen aussenden. Um sich von dem Vorhandensein der letzteren zu überzeugen, ist es unumgänglich erforderlich, Flachschnitte zu Hilfe zu nehmen. Ich befinde mich damit, wie ich sehe, im Einklang mit Heerfordt, der Dilatorzellen mit einem, wie mit zwei Fortsätzen abgebildet hat.

Beim Kaninchen im Alter von 14 Tagen ist der Dilator bereits vollständig entwickelt; die diesbezüglichen Verhältnisse sind auf Figur 18 wiedergegeben; es sind auf derselben fast nur pupillarwärts gerichtete Fortsätze zu erkennen. Die Art der Verbindung mit dem Sphincter ist bereits bei der Darstellung der Entwicklung desselben beim gleichaltrigen Kaninehn beschrieben (siehe S. 541).

Figur 19 stellt die Dilatorfaserung beim acht bis neun Monate alten menschlichen Embryo an der Hinterfläche des Sphincters im äusseren (ciliaren) Drittel desselben dar. Die Isolierung der Dilatorzellen ist unbeabsichtigter Weise durch Maceration mit den Bleichungsreagentien erreicht. Wenn in meiner vorläufigen Mitteilung angegeben ist, dass eine Dilatorfaserung im Bereich des Sphincters nur im äusseren Drittel bis zur Hälfte desselben zu erkennen ist, so ist das ein Irrtum, der darauf zurückzuführen ist, dass die zarten protoplasmatischen Fortsätze der Dilatorzellen bei der Bleichung meistens zerstört und dadurch meiner Beobachtung entgangen waren. Es sind vielmehr die Epithelzellen des Pigmentblattes im ganzen Bereich des Sphincter mit gleichartigen Fortsätzen versehen, wie sie auf der ganzen übrigen Irisfläche zu finden sind. Nur findet sich im Bereich des Sphincter keine ausgesprochene Bruch'sche

Membran, und ist das folgendermassen zu erklären: Ausserhalb des Sphincters (peripher-, bezw. ciliarwärts von demselben) legen sich die Fortsätze der aus den Epithelzellen des Pigmentblattes der sekundären Augenblase hervorgegangenen Dilatatorzellen flach zusammen und entsteht dadurch eine zusammenhängende, als die bekannte Bruch'sche Haut bezeichnete Schicht. Im Bereich des Sphincter dagegen unterbleibt diese flache Zusammenlagerung der Fortsätze, dieselben ziehen vielmehr schräg nach vorn und pupillarwärts, um an den Mesenchymhüllen der Sphincterbündel zu inserieren. Es ist also im Bereich des Sphincters gar keine Möglichkeit gegeben, dass die Dilatatorfasern sich zu einer wahrnehmbaren Membran zusammenlegen können, und erklärt es sich hierdurch auf die einfachste Weise weswegen die sogen. Bruch'sche Membran im Bereich des Sphincters allmählich aufhört.

In dieser Gegend sind vorzugsweise Muskelzellen mit einem einzigen Fortsatz anzutreffen. Dass ausserdem zahlreiche Dilatatorzellen vorhanden sind, die sich genau wie andere glatte Muskelzellen verhalten, d. h. spindlig geformt und mit **zwei** Fortsätzen versehen sind, erkennt man am besten, wie bereits bemerkt, auf Flachschnitten in der Mitte der Irisbreite (siehe Figur 20). Hier erkennt man neben vereinzelt unipolaren Muskelzellen auch zahlreiche bipolare Muskelzellen mit einem mehr länglichen Kern- und langgestreckter spindelförmiger Gestalt, während die unipolaren Muskelzellen an einer keulenförmigen Gestalt und einem kugelrunden oder ovalen Kern kenntlich sind.

Dass die abgebildeten glatten Muskelzellen aus dem Pigmentblatt der sekundären Augenblase hervorgegangen sind, und es sich nicht etwa um die Mesenchymzellen des Irisstromas handelt, welche der aus den Fortsätzen der Dilatatorzellen gebildeten Schicht (sogen. Bruch'schen Membran) **vorgelagert** sind, wird durch die in diesem Stadium besonders um den Kern sehr reichlichen **Pigmentanhäufungen** mit

absoluter Sicherheit bewiesen. Auch der Einwand, dass etwa das Pigment bei dem Bleichen, bezw. durch die hierbei stattfindende Maceration in die erwähnten Mesenchymzellen hineingeschwemmt sei, ist hinfällig, da sich die Pigmentierung ausschliesslich auf die Dilatatorzellen und zwar hauptsächlich auf den basalen Teil, — während die Fortsätze allmählich pigmentfrei werden — und auf das innere Epithel der Pars iridica retinae beschränkt.

Es ist hiernach als erwiesen anzusehen, dass die Dilatator-muskelzellen umgewandelte, bezw. weiter entwickelte Formen der Zellen des Pigmentblattes der sekundären Augenblase im Bereich der Iris darstellen, und die am Eingang dieses Abschnittes angedeutete Schwierigkeit durch den auf Flachschnitten gelungenen Nachweis bipolarer, durch ihren Pigmentgehalt als Zellen des Pigmentepithelblattes gekennzeichnete Muskelzellen als endgültig beseitigt zu erachten.

Die spezielle Art der Verbindung des Dilatators mit den verschiedenen Abschnitten des Spincters ist in dem vorigen Abschnitt ausführlich erörtert.

An der Iriswurzel nehmen die Fortsätze, soweit es sich um unipolare Dilatatorzellen handelt, eine nach auswärts (ciliarwärts) gekehrte Richtung ein. Letztere verlaufen dabei in streng frontaler Richtung und inserieren entweder an dem Bindegewebe der Gefässwandungen, oder an dem dazwischen gelegenen Mesenchymgewebe. Bisweilen löst sich ein Strang pigmentierter Muskelzellen aus dem Epithellager des Pigmentblattes, jedoch mit diesem im Zusammenhang bleibend, heraus, verläuft in frontaler Richtung durch das Stroma der Iriswurzel und endigt dort in der eben beschriebenen Weise (siehe Figur 21). Es können somit die von Grunert nach dieser Richtung hin an dem Dilatator des Erwachsenen gemachten Beobachtungen im Gegensatz zu Heerfordt von mir nach meinen Befunden an der Iris des neun Monate alten menschlichen Embryos als durchaus zutreffend bezeichnet werden.

Das interessante meines Befundes wird erhöht dadurch, dass die Muskelzellen dieses sich frei in das Stroma in frontaler Richtung hineinerstreckenden Stranges hier deutlich pigmentiert sind, ihre Abkunft von dem Epithel des Pigmentblattes somit

über jeden Zweifel erhaben ist. Hinzufügen möchte ich jedoch, dass eine derartige Fortsetzung des Dilatators in Form eines isolierten Stranges nur auf relativ sehr wenigen Schnitten zu finden und dass es deshalb nicht angängig ist, nach dem Vorkommen derartig vereinzelter muskulöser Zellstränge eine freie Endigung des Dilatator im Stroma der Iriswurzel als Norm der Insertionsweise des Dilatators an seinem ciliaren Ende hinzustellen. Für gewöhnlich sistiert jede Produktion von Ausläufern seitens der Epithelzellen mit dem Ansatz des Ciliarkörpers. Diese verschiedene Endigung des Dilatators, also in der Regel unmittelbar da, wo der Ciliarkörper an der hinteren Irisfläche ansetzt, vereinzelt in Form eines frei in das Stroma der Iriswurzel sich fortsetzenden Muskelzellenstranges, ist vollkommen unabhängig von accommodationären Vorgängen, da ja doch davon bei einem neun Monate alten Embryo nicht die Rede sein kann; ausserdem trifft man die beiden Formen an ein und derselben Iris. Ein Uebergang von Dilatatorfasern in die Ciliarmuskulatur ist nirgends nachzuweisen. Beide Muskelsysteme werden überall durch breite Züge des Mesenchymstroma der Iriswurzel getrennt.

Ein ganz eigenartiger Befund war bei der Untersuchung der Iris eines Affen (*Macacus nemestrinus*) zu erheben. Das Irisstroma desselben wird, abgesehen von den Gefässen und ihren aus fibrillärem Bindegewebe bestehenden Wandungen von grossen Pigmentzellen gebildet, die mit ihren reich verzweigten Ausläufern ein dichtes Maschenwerk bilden, in deren Lücken sich Wanderzellen vorfinden. Es stellt dieses Stroma gewissermassen den Typus des reticulären Mesenchymgewebes dar, wie wir es auch in der menschlichen Iris (auch des Erwachsenen) wieder finden. Bekanntlich hat zuerst v. Michel diese elementare Struktur der Iris durch eingehende Untersuchungen, besonders auch durch Isolierung der Elemente des Stroma, festgestellt und damit die landläufige Ansicht von der Zusammensetzung der Irisstroma des Menschen aus fibrillärem Bindegewebe definitiv widerlegt. Der Uebergang zum lymphadenoiden Gewebe ist leicht gegeben, wenn wir uns vorstellen, dass sich in den reticulär angeordneten Zellen und ihren Ausläufern collagene Fibrillen bilden, wie dieses durch C. Flemming (23) bewiesen ist, und sich nun der protoplasmatische Rest der Zellen von den collagenen Fortsätzen zurück-

zieht, auf diesen einen Endothelbelag bildend. Das reticuläre Irisstroma des Menschen und des Affen stellt also gewissermassen eine Vorstufe des lymphadenoiden Gewebes dar.

Die Pigmentierung der Stromazellen ist lediglich als ein accidenteller Vorgang zu betrachten. Dieselben Verhältnisse liegen im Stroma der Aderhaut hinsichtlich der verästelten Pigmentzellen desselben vor. Es ist auf diese Weise an der Hand der Entwicklungsgeschichte sehr leicht, sich die anatomischen Verhältnisse des Iris- und Aderhautstroma klar zu machen. Das Verständnis ergibt sich sofort mit dem Moment, indem wir uns bewusst werden, dass die pigmentierten oder pigmentfreien Stromazellen der Iris, wie der Chorioidea nichts anderes, wie die Urform des Mesenchymgewebes vorstellen. Im Ligamentum petinatum hat sich bereits der Uebergang zu lymphadenoidem Gewebe vollzogen, hier finden wir ein collagenes, mit einem grossen Reichtum an elastischen Fibrillen (Lauber 21) versehenes Fasergerüstwerk, welches mit Endothelzellen besetzt ist, so dass sich hieraus zusammen mit dem Endothelbelag auf der Vorderfläche der Iris und an der Hinterfläche der M. Descemeti als Gesamtergebnis für die Vorderkammer der vollständige Charakter derselben als der eines Lymphraumes ergibt. Das Irisstroma besonders albinotischer Tiere dürfte im Gegensatz zu dem nur schwer zu traktierenden Mesenterium das dankbarste Objekt für das Studium der Bindegewebsfrage abgeben.

Der Dilator bei dem oben bezeichneten Affen ist nun sehr dürftig entwickelt. Die Fortsätze der Pigmentepithelzellen sind relativ kurz, so dass eine vielfache Uebereinanderlagerung nicht stattfinden kann, ferner stark pigmentiert; so dass auf den ersten Blick eine aus den Fortsätzen der Pigmentepithelzellen gebildete Bruch'sche Membran überhaupt zu fehlen scheint. Eine genauere Untersuchung lässt indessen erkennen, dass auch hier die bekannte Schrägstellung der Zellen, die Ausziehung einer nach vorne gelegenen Ecke in einen Fortsatz vorhanden ist, und dass die pigmentierten Fortsätze sich zu einer dünnen Bruch'schen Haut zusammenlegen, so dass auch hier das Gesetz, dass der Dilator ganz allgemein ein Attribut der Säugetiere ist, sich bestätigt findet. Das anatomisch und physiologisch ausserordentlich interessante und wichtige Moment liegt nun darin, dass die verzweigten Pigmentzellen

des Stromas Fortsätze zwischen die Dilatatorzellen entsenden und dass diese Fortsätze sich innerhalb der Dilatatorzellenschicht verzweigen (siehe Figur 22).

Ein Eindringen von Bindegewebszellfortsätzen in ein geschlossenes Epithellager wird ja wohl als auch an anderen Stellen (Haut) vorkommend bezeichnet. Am Auge und an dieser Stelle dürfte dagegen eine derartige unzweideutige Beobachtung wohl noch nicht gemacht sein. —

Nachdem von anderer Seite (Siebold) contractile Pigmentzellen im Irisstroma beschrieben sind, fragt es sich nun, ob und inwieweit die Stromazellen auch in dem vorliegenden Falle die Wirkung des mit ihm so innig verbundenen Dilatator zu unterstützen imstande sind. Daran schliesst sich die weitere Frage, ob nicht auch umgekehrt aus einer derartigen Durchflechtung der epithelialen mit den mesenchymatösen Elementen ein gesteigerter Einfluss der Action des Dilatators auf den Flüssigkeitswechsel im Irisstroma resultiert. — Es erhebt sich somit dieser Befund in seiner Bedeutung weit weit über diejenige eines anatomischen Curiosums! —

Für einen Untersucher an der Stätte, dessen Leiter die Aufdeckung der komplizierten Muskelentwicklungsvorgänge in erster Linie mit zu verdanken ist, lag es von vornherein beim ersten Auffinden der Dilatatorzellen beim 14-tägigen Kaninchen sehr nahe, die Parallele mit der Epithelmuskelzelle der Actinien zu ziehen, bzw. die Dilatatorzellen als Epithelmuskelzellen im O. Hertwig'schen Sinne aufzufassen. Auf denselben Gedanken ist, wie ich sehe, auch Heerfordt verfallen.

Indessen dürfte es, so lange es noch nicht gelungen ist, Aufschluss zu gewinnen über das Verhalten bzw. über die Anordnung der Muskelfibrillen zum übrigen Zellinhalt, noch nicht angängig sein, die Dilatatorzelle mit der Epithelmuskelzelle der Wirbellosen in direkten Vergleich zu setzen, zumal sich bezüglich der Entwicklung doch einige, nicht unwichtige Differenzen ergeben, besonders darin bestehend, dass die Umwandlung in eine Muskelzelle mit einer Veränderung der Form der ganzen Zelle einhergeht.

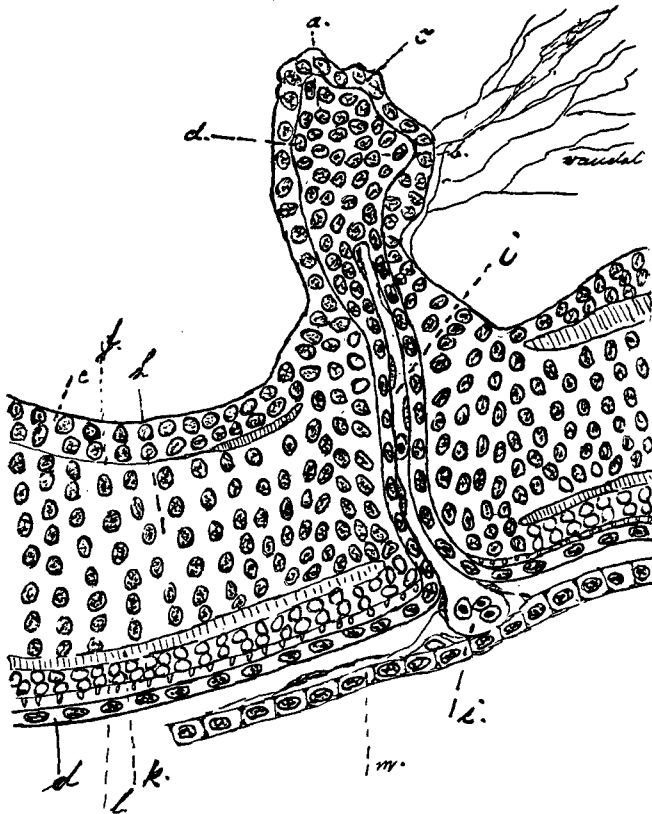
Dagegen möchte Verfasser es als ein ungewöhnliches und sonst wohl kaum zu beobachtendes Kennzeichen der Dilatator-muskulatur hervorheben, dass es in dieser zweifellose unipolare glatte Muskelzellen giebt.

C. Bezüglich der Entwicklung des *Musculus Retractor lentis* der Fische,

ist in aller Kürze Folgendes zu sagen:

An dem Aufbau der Campanula beteiligen sich folgende Schichten, bzw. Gewebsarten:

a. Das Mesenchymgewebe in Gestalt eines Blutgefäßes, welches von der ventralen Aussenfläche des Bulbus an der Wurzel der Campanula-Anlage in diese eindringt (in der Textfigur 5, welche genau nach einem — schrägen — Sagittalschnitt durch das Auge einer 13 mm langen Forelle — nur die Anordnung



Textfigur 5.

der Zellen in der Retina i. e. S. ist schematisiert wiedergegeben — angefertigt ist, bei i.) Dieses Gefäss entstammt dem sehr dürftig entwickelten Mesenchymgewebe, welches zwischen dem Pigmentblatt (d) und der Anlage des Scleralknorpels (m) eingelagert ist. Auf dem der Figur 5 entsprechenden Schnitt sieht man das Gefäss in etwa ein Drittel der Höhe des Campanula-Kolbens endigen, in seinem Lumen befinden sich ovale kernhaltige Blutkörperchen.

b. Beide Blätter der sekundären Augenblase. Wie aus Figur 5 ersichtlich, dringt das Pigmentblatt zusammen mit dem Blutgefäss, dieses umscheidend, in das Innere des Campanulakolbens vor. Da, wo das Gefäss endigt, ziehen über dasselbe grosse Zellen mit grossen, runden blassen Kernen hinweg; diese sind nicht als Mesenchymzellen anzusehen; sie sind vielmehr aus einer starken Wucherung der Zellen des Pigmentblattes hervorgegangen, die den Kern des Campanulakolbens bildet. Dieser Kern ist durch eine scharfe Linie überall deutlich von der aus den Zelllagen des inneren (Sinnes-) Blattes der sekundären Augenblase gelieferten Umhüllung getrennt und setzt sich kontinuierlich in die einschichtige Zelllage des Pigmentepithelblattes fort. Die vom Pigmentblatt gelieferten Zellen des Kernes werden pigmentfrei (wie die Zellen des Sphincter). Die Umhüllung des Kernes wird vom Sinnesblatt der sek. Augenblase geliefert.

Man sieht, wie sich sämtliche Zellschichten des letzteren (des Sinnesblattes) zu einem konischen Hohlzapfen vereinigen, der sich allmählich bis zu der einschichtigen Hülle des Kernes des Campanulakolbens verjüngt. Die Zellen dieser Hülle werden bei der weiteren Entwicklung niedrig, ihre Kerne mehr weniger abgeplattet, während ihr Protoplasma Pigmenteinlagerungen erhält (besonders an der Kuppe des Kolbens), — ebenso wie die hintere Epithellage der Pars iridica retinae. — Der Kolben selbst zeigt keine regelmässige Oberfläche, vielmehr lassen sich schon jetzt hauptsächlich zwei Fortsätze unterscheiden, ein nach oben gerichteter (a) und ein nach dem Fundus oculi nach hinten zu gekehrter (b). — An dem letzteren sind zahlreiche feine Ausläufer angeheftet, von denen ich es dahingestellt sein lassen möchte, ob es sich um glashäutige (cuticulare) Fasern, oder um protoplasmatische Mesenchymzellenausläufer handelt. — Bei der 22 mm

langen Forelle ist nun der Kolben hauptsächlich nach zwei Richtungen ganz beträchtlich weiter gewachsen, und zwar entsprechend dem Fortsatz a nach oben zu, dem Fortsatz b entsprechend nach hinten zu, sodass der ursprünglich einfache Kolben in zwei kolbige Fortsätze gegabelt ist. Die mehrschichtige, aus dem inneren Blatt der sekundären Augenblase hervorgegangene Kernhülle bleibt tief am Grunde des Kolbens zurück. Das Gefäß i hat sich bei dem 22 mm langen Fischchen in drei Aeste gegabelt, und zwar verläuft der eine Zweig im Innern des nach hinten gerichteten Fortsatzes. Der zweite Ast durchsetzt den nach oben gerichteten Fortsatz. Der dritte schliesslich verläuft nach dem Scheitelpunkt des Winkels, der von dem oberen und hinteren Fortsatz gebildet wird, und tritt hier, das Epithel durchbrechend, in Verbindung mit dem von hinten, von der Sehnerveneintrittsstelle herkommenden Gefäß, so dass die Campanula durch einen Mesenchymstrang mit dem Fundus oculi in Verbindung gesetzt ist. Die Zellen des Kernes des Campanulakolbens verwandeln sich in glatte Muskelzellen (*Musc. Retractor lentis*).

Die Verbindung des oberen Fortsatzes des Kolbens mit der Linse erfolgt bei der 22 mm langen Forelle durch feine Fasern von derselben Beschaffenheit, wie sie auf Textfigur 5 bei b abgebildet sind. In jedem Fall lässt sich von den die Campanula mit der Linse verbindenden Fasern mit Bestimmtheit sagen, dass sie in keinem Fall von Mesenchymzellen ausgehen, die in dieser Gegend vollständig fehlen und dass es sich demnach um Fasern handelt, die genetisch mit den Zonulafasern auf derselben Stufe stehen (vergl. auch 20).

D. Entwicklung der Accommodationsmuskulatur.

Aus Analogiegründen lag es ja wohl sehr nahe, zu vermuten, dass auch die Accommodationsmuskulatur sich zum Epithel der sekundären Augenblase genetisch in Beziehung setzen lassen würde. Weist doch Nussbaum (4) nach der Darstellung der Entwicklung des Sphincter ausdrücklich darauf hin, dass nunmehr die Untersuchung auch auf den Accommodationsmuskel zwecks Feststellung seiner Abstammung zu richten sei. Auch Verfasser stand, besonders nachdem die Untersuchung der Entwicklung des Sphincter ein die Nussbaum'schen Resultate

bestätigendes Ergebnis geliefert hatte, unter dem Banne dieser Vermutung. Die letztere erhielt neue Nahrung, als Verfasser bei einer zwei Tage alten Ratte innerhalb der von der Ciliarfalte gebildeten Ausbuchtung nach aussen von dem Pigmentblatt scheinbar abgeschnürte Epithelzellenhaufen vorfand. Die weiteren Ermittlungen hatten aber nun sehr bald ein Ende. Trotzdem junge Mäuse und Ratten in kontinuierlicher, immer um einen Tag differierender Entwicklungsfolge bis zum 19., bzw. 25. Tage in Serienschnitten untersucht wurden, gelang es doch niemals festzustellen, dass die Epithelzellenhaufen, die — auf Schnitten — in der Gegend der Ciliarfalte vor dem Zellenzug des Pigmentblattes sich vorfanden, und von denen es den Anschein hatte, als seien dieselben im Begriff, sich von der Unterlage abzulösen, oder welche bereits thatsächlich von der letzteren scheinbar abgetrennt waren, eine Anlage glatter Muskulatur repräsentierten, oder dass die Zellen derselben sich in glatte Muskelzellen umwandelten. In älteren Stadien gar verschwanden allmählich die ungemein vielgestaltigen und komplizierten, unter dem Einfluss des Hineinwucherns des Mesenchymgewebes entstandenen Windungen und Ausbuchtungen des Pigmentblattes und des ihm aufliegenden inneren Blattes, die Epithelzellenzüge ebneten sich, wurden allmählich immer gradliniger, aus den Ausbuchtungen wurden langgestreckte Ciliarfortsätze, und die vorher bei der zwei Tage alten Ratte und in den darauffolgenden Stadien (etwa bis zum achten Tage) scheinbar abgeschnürten Zellhaufen waren verschwunden, ohne dass man fürs Erste wusste, wo sie geblieben waren, bzw. was aus ihnen geworden war. Das dem Pigmentblatt aufliegende Mesenchymlager als Ursprung des M. ciliaris anzusehen, lag zunächst gar keine Veranlassung vor; dasselbe erstreckte sich in gleicher Anordnung und Gestalt in das Stroma der Iris, der Hornhaut und liess sich auch um die ganze sekundäre Augenblase herum verfolgen. Dort bildete sich aber doch nach der bisherigen Anschauung überall nur Bindegewebe. Verfasser war aus diesen Gründen nahe daran anzunehmen, dass die Augen genannter Tiere überhaupt eines Ciliarmuskels entbehrten, und dieselben als ein für die Lösung der Frage ungeeignetes Material anzusehen. Erst der exakte Ausfall einer Färbung mit Eisenhaematoxylin (B e n d a)-Pikrofuchsin an Schnitten von dem Auge einer 25 Tage alten

Ratte liess erkennen, dass dieselbe nicht nur einen — allerdings dürftigen — Ciliarmuskel, sondern sogar einen mit diesem unmittelbar zusammenhängenden Aderhautmuskel, der die Hauptmasse der Aderhaut ausmacht, besitzt. Die Schwierigkeit der Aufdeckung der Entwicklungsverhältnisse der Ciliarmuskulatur bei der Ratte hatte also ihren Grund in der enormen Ausdehnung der Chorioidealmuskulatur dieses Tieres, so dass es unangänglich erschien, das Ganze, welches ursprünglich mit Sclera, Iris und Hornhaut dasselbe Aussehen teilte, von vornherein als Muskelgewebe anzusehen.

Die weitere Nachprüfung erklärte auch die Erfolglosigkeit der Suche nach einem aus umgewandelten Epithelzellen hervorgegangenen Ciliarmuskel in der Gegend der Ciliarfalte. Die an dieser Stelle anscheinend freiliegend angetroffenen Epithelzellenconglomerate erwiesen sich nicht als abgeschnürt; es handelte sich vielmehr nur um faltige, im Gebiet der Ciliarfalten kuppelförmige, in konzentrischer, bzw. tangentialer Richtung erfolgte Ausstülpungen, von denen beim Schneiden Calotten abgetragen waren; es liess sich feststellen, dass diese scheinbar freien Zellhaufen auf den nächsten Schnitten mit dem Epithellager des Pigmentblattes in unmittelbarem Zusammenhang standen und dass nirgends und in keinem Stadium auch nur eine Epithelzelle aus dem Zellverbände des Pigmentblattes frei wurde, um sich etwa in eine glatte Muskelzelle umzuwandeln. Das bei der 25 Tage alten Ratte die ganze sekundäre Augenblase von aussen unmittelbar umgebende, unzweifelhaft als glatte Muskulatur anzusprechende Gewebe musste also einen anderen Ursprung haben.

Die nach dieser Richtung hin angestellten Untersuchungen haben nun Folgendes ergeben:

Bei der einen Tag alten Maus wird die sekundäre Augenblase, wie bereits beschrieben, von Mesenchymgewebe in lamellärer Anordnung umgeben. Die Zellen desselben bestehen aus langgestreckten, spindelförmigen Zellen mit stäbchenförmigen, an den Ecken abgerundeten Kernen (Fig. 1 und 23). Dieses Mesenchymgewebe geht nach der Peripherie kontinuierlich über in das mit ihm identische Mesenchymgewebe von reticulärer Formation. Nach vorne zu setzt sich das lamellär angeordnete Mesenchymgewebe in das ihm nach jeder Richtung hin gleichartige Stroma der Hornhaut und der Iris fort (vgl. Fig. 7), wobei in der Gegend

der Ciliarfalte eine starke Zellvermehrung und Gefässneubildung wahrzunehmen ist. Die Bildung der Ciliarfalte erfolgt anscheinend unter dem Einfluss des Vordringens des gefässhaltigen Mesenchymzapfens, wie ja der Bildung der Ciliarfortsätze überhaupt die Tendenz einer Oberflächenvergrößerung zu nutritiven Zwecken zu Grunde liegt.

Bereits am dritten Tage hat sich bei der Ratte eine Differenzierung im Bereich der späteren Sclera und Aderhaut vollzogen, darin bestehend, dass sich im Gebiet der zukünftigen Lederhaut zwischen den Mesenchymzellen collagene Fibrillen abgeschieden haben, die sich mit Säurefuchsin intensiv färben. Im Bereich der Uvea ist dagegen der ursprüngliche Zustand erhalten geblieben; von kollagener Substanz ist hier nichts nachzuweisen, das ganze Gewebe hat seinen rein protoplasmatischen Charakter behalten (siehe Fig. 24).

Auch im Bereich der Cornea ist es zur Abscheidung von kollagenen Fibrillen gekommen, während das Stroma der Iris unverändert geblieben ist. Die ersten Andeutungen von kollagener Substanz sind übrigens auch schon bei der einen Tag alten Maus zu finden und auf Figur 23 bei d abgebildet.

Bei der 16 Tage alten Ratte haben Sclera und musculöse Chorioidea bereits ihren endgültigen Charakter und die bleibende Form ihrer Elemente angenommen. Figur 25. Wir sehen nach aussen von dem pflastermässig angeordneten Pigmentepithel eine aus etwa fünf Zelllagen bestehende Schicht, deren Zellen nach Form, Tinctionsvermögen und gegenseitigen Lageverhältnissen genau dieselben Merkmale darbieten, wie die schon beim Embryo (s. oben) in dieser Gegend vorhandenen Mesenchymzellen. Sie sind im Allgemeinen nur noch voluminöser, ihr Protoplasmaleib dicker und länger geworden; das letztere gilt auch besonders für ihre in stumpf-abgerundete Enden auslaufenden Kerne, wodurch ihr stäbchenförmiges Aussehen ganz exquisit hervortritt. Collagene Fasern sind nirgends zwischen zwei zusammenliegenden Zellen zu erblicken. Dagegen haben sich in dem nach aussen von der eben beschriebenen Schicht gelegenen scleralen Anteil des Mesenchyms ganz bedeutende Veränderungen vollzogen. Hier hat die Ablagerung von Collagen eine ganz erhebliche Zunahme erfahren. Handelte es sich bei der drei Tage alten Ratte nur um feine collagene Fibrillen, so sind jetzt breite, mächtige Fibrillenbündel

zwischen die Zellen eingeschoben. Letztere sind dadurch ganz erheblich auseinander gedrängt, wie das beim Vergleich von Fig. 25 mit Fig. 24 und 23 sehr deutlich zu erkennen ist. Ferner sind die Zellen stark abgeplattet, so dass ein Zellleib neben den gleichfalls abgeplatteten, spitz auslaufenden Kernen kaum zu erkennen ist.¹⁾

Es hat sich also jetzt in dem scleralen Teil des Mesenchymgewebes eine weitgehende Differenzierung gegenüber dem uvealen Teil desselben, der den ursprünglichen Zustand conserviert hat, vollzogen. Waren bei dem Embryo (Fall 1) irgend welche Unterschiede zwischen den Elementen der beiden jetzt vorhandenen Schichten noch nicht zu praecisieren, so können wir bereits bei der drei Tage alten Ratte von der äusseren Schicht des Mesenchymgewebes mit Bestimmtheit erklären, dass dieselbe jetzt aus einfachem fibrillären Bindegewebe besteht, und können wir nun auch, nachdem wir wissen, wie fibrilläres Bindegewebe in diesem Stadium aussieht, umgekehrt von der nach innen bulbärwärts gelegenen Schicht des Mesenchyms behaupten, dass dieses etwas Anderes, **kein** fibrilläres Bindegewebe ist. Sehen wir nun, dass diese von dem Scleralgewebe so wohl zu unterscheidende Schicht nach vorne in eine Zellenhäufung in einer Gegend, in der wir gewöhnlich den glatten Ciliarmuskel antreffen, sich fortsetzt, berücksichtigen wir ferner die Gestalt der Zellen und der Kerne, die unmittelbare Zusammenlagerung der Zellen, ihr färberisches Verhalten (siehe Fig. 24 und 25) so liegt es schon jetzt sehr nahe, diese ganze Schicht, einschliesslich der Zellenhäufung, die wir sonst als Ciliarmuskel bezeichnen, als glatte Muskulatur anzusehen. Diese Vermutung wird zur absoluten Gewissheit, wenn wir sehen, dass dieselbe Schicht auch bei dem ausgewachsenem Tier genau dieselben Charaktere aufweist. Und das ist thatsächlich der Fall. Wir sehen auf Fig. 26, wenn wir zunächst einmal von den Gefässen, die später beschrieben werden sollen, abstrahieren, dass hinter, bzw. auf der Figur unter den Gefässen eine Schicht sich ausbreitet, die ohne Zweifel von Jedermann sofort als eine Schicht glatter Muskulatur ausge-

¹⁾ Infolge eines Versehens des Lithographen fehlen auf Fig. 25 die Bindegewebszellen in der Scleralschicht.

sprochen werden wird. Das Präparat, welches der Abbildung zu Grunde gelegen hat, stellt die injizierte und isolierte Aderhaut einer erwachsenen Ratte von der Fläche dar. Es ist eine beliebige Stelle — eine Partie unmittelbar neben der Eintrittsstelle der Centralgefäße für die bildliche Darstellung herausgegriffen. — Wir haben also bei der Ratte — und bei der Maus liegt es genau ebenso — anstelle eines Ciliarmuskels einen den ganzen hinteren Bulbusabschnitt bis zur Hornhautbasis umfassenden, aus dem embryonalen Mesenchymgewebe hervorgegangenen Uvealmuskel. Der Ansatz an der Hornhautbasis bei dem ausgewachsenen Tier erfolgt in der Weise, dass die letzten Ausläufer der sich keilförmig zuschärfenden Muskelmasse einschieben 1. zwischen das Endothel der Membr. Descemeti, so dass dieses der Hinterfläche der terminalen Muskelzüge aufliegt und 2. die Wandung eines in dieser Gegend regelmässig anzutreffenden Ringgefäßes (Plexus venosus), so dass die letztere (die Gefäßwand) mit ihrem Endothelbelag der vorderen Fläche der Muskelendigung unmittelbar aufliegt. Die letzten Muskelzellen verlieren sich unmittelbar nach innen (auf die Hornhautmitte bezogen) von dem Querschnitt des genannten Gefäßes in Hornhautparenchym. Die Trennung von dem Stroma der Iriswurzel wird durch das sich nach hinten keilförmig zuschärfende, locker angeordnete Maschenwerk des Lig. pectinatum bewirkt.

Interessant ist nun das Verhalten der Zellen des letzteren bei der ausgewachsenen Ratte, besonders von dem Gesichtspunkt aus, dass in dem embryonalen Leben und in den ersten Tagen des postembryonalen Lebens diese Zellen mit den Zellen der Uvealmuskulatur identisch waren, und es im Gegensatz zur Sclera an dieser Stelle, im Ligamentum pectinatum, nicht zu massenhafter Abscheidung von Collagen kommt.

Vergleichen wir nun die Zellen des Ciliar- bzw. Chorioideal-muskels mit den Zellen des Ligamentum pectinatum, so ist zu bemerken:

1. Die Kerne des letzteren sind wesentlich kleiner, der Länge wie der Dicke nach. Die Form der Kerne variiert nach dem Alter des Tieres. Im jugendlichen Zustand sind die Ecken noch abgerundet, beim erwachsenen Tier sind dieselben spindelförmig ausgezogen.

2. Der Protoplasmaleib der Zellen des Lig. pectinatum ist ausserordentlich dürrig.

Während bei den Muskelzellen zu den Seiten des Kerns immer noch ein beträchtlicher Protoplasmastreifen wahrzunehmen ist, fehlt derselbe bei den Zellen des Lig. pect. fast ganz. Das Protoplasma ist hauptsächlich an den Polen der Kerne angeordnet. Da die Zahl der Zellen im Verhältnis zu dem ihnen zugewiesenen Terrain gering ist, die Zellen selbst durch Ausläufer, die den Polen der Kerne entsprechen, mit einander verbunden sind, ist der Protoplasmaleib der Zellen des Lig. pect. spindelförmig in die Länge gezogen.

Die Entwicklung von collagenen Fibrillen, ob und wann dieselbe in dem Zelleib der Ligam.-Zellen zu Stande kommt — es sei hierbei nochmals auf die Arbeit von Flemming (23) verwiesen —, können wir vorläufig bei der Gegenüberstellung der Zellen des Lig. pect. und des Musc. ciliaris ausser Acht lassen; vgl. auch Seite 551.

Jedenfalls ergibt dieser Vergleich der beiden Zellarten untereinander mit gleichzeitiger Berücksichtigung, dass eben dieselben Zellen in der Jugend absolut gleichartig waren, das Resultat, welche mir für die Auffassung des Verhältnisses der Bindegewebszelle zur glatten Muskelzelle von hoher Wichtigkeit zu sein scheint, dass wir gar nicht berechtigt sind, tiefgreifende Unterschiede zwischen diesen beiden Zellarten zu konstruieren. Eine Verschiedenheit dem Wesen nach kann überhaupt nicht aufrecht erhalten werden; die bei der Entwicklung hervortretenden Differenzen sind lediglich die Folge der Einwirkung verschiedener nutritiver und funktioneller Verhältnisse. Ob aus einer indifferenten Mesenchymzelle eine spindelförmige Bindegewebszelle oder eine glatte Muskelzelle entsteht, hängt u. A. davon ab, welche functionellen Anforderungen an die Zelle herantreten. Besteht ihre Aufgabe darin, fibrilläre Stützsubstanz zu liefern, so bleibt neben dieser Aufgabe der Zelle kein Spielraum für die weitere Entwicklung ihres Wachstums. Es ist auch nicht unwahrscheinlich, dass Teile ihres Protoplasmaleibes direkt zur Produktion von Collagen verbraucht werden.

Soll dagegen die Mesenchymzelle Bewegungszwecken dienen, so besteht die Hauptaufgabe in der Anreicherung und in Verfeinerung der Architektonik des Protoplasmaleibes. Ist doch die Fähigkeit der Kontraktilität an das lebende Protoplasma gebunden. Wir sehen bekanntlich beim Hühnchen bereits

nach 5 tägiger Bebrütung die höchst interessanten langsamen rythmischen Contractionen des Ammionsackes auftreten, welche lediglich dank der dem Zellprotoplasma immanenten Kraft, Bewegungen auszuführen, zu Stande kommen (25). Die Ausbildung von Muskelfibrillen ist lediglich eine Anpassung an höhere mechanische Prinzipien (vergl. auch Ranvier 26).

Die Muskelmesenchymzelle hat daher von ihrem Protoplasmaleib, dessen Inhalt den Zwecken ihres Daseins dient, nichts abzugeben; wir sehen sie daher diesen Protoplasmaleib bei der Durchmusterung verschiedener Entwicklungsstadien, nicht nur konservieren, sondern denselben noch immer ansehnlicher ausgestalten. Welche kolossale Zunahme die Muskelzellen des Uterus unter veränderten Ernährungsverhältnissen während der Gravidität erfahren, ist ja allbekannt.

In anderen Fällen handelt es sich weniger um eine Differenz in der Funktion. Der Mesenchymzelle liegt hierbei nach ihrer anatomischen Situation weder die Produktion von collagenen Fibrillen, noch die Bethätigung kontraktile Fähigkeiten ob. In diesem Fall bleibt die Mesenchymzelle auf ihrer ursprünglichen Entwicklungsstufe stehen und wir erhalten Zellen, die weder als Bindegewebs- noch als Muskelzellen anzusehen sind.

Ueber den Fundort derartiger Zellen siehe weiter unten.

Der Unterschied zwischen Bindegewebszelle und glatter Muskelzelle ist demnach — nach meiner auf Grund meiner Untersuchungsergebnisse gewonnenen Anschauung — kein essentieller, sondern nur ein gradueller hinsichtlich der Ausbildung der Zellbestandteile.

Es darf deshalb auch kein Wunder nehmen, wenn wir beispielsweise in der Gegend des Kammerwinkels die glatten Muskelzellen der Chorioidealmuskulatur ohne jede Grenze in die Bindegewebszellen des Lig. pectinatum übergehen sehen.

Da Bindegewebszellen und glatte Muskelzellen in frühen Stadien vollkommen gleich aussehen, ist es, wenn man sich bezüglich der Annahme von glatter Muskulatur an manchen Stellen keinen Irrtümern aussetzen will, sehr wichtig, sich über das betr. Stadium zu orientieren und vor definitiver Urteilsabgabe sich über das Verhalten an späteren Stadien zu informieren. So stellt z. B. Figur 27 die Hornhaut einer 22 mm langen Forelle

dar. Jeder noch so geschulte Anatom erklärt die an der Hinterfläche des dünnen mit Säurefuchsin tingierten Streifens befindliche Zellenhäufung auch nach eingehendster Prüfung ohne Weiteres als glatte Muskulatur. Die Untersuchung der 50 mm langen Forelle zeigt dagegen, dass es sich um weiter nichts Anderes handelte, wie um die Anlage der fibrillären Hornhautgrundsubstanz. — Nur an der Hand des oben geschilderten Entwicklungsmodus dürfte es auch zu verstehen sein, dass wir an so vielen Stellen des Körpers mitten im Bindegewebe zerstreute glatte Muskelzellen antreffen, z. B. in der Adventitia der Venen. Die Annahme, dass auch hier überall aus geschlossenen Epithellagern ausgewanderte Epithelzellen nach Analogie der Sphincterentwicklung das Substrat für die Bildung der vorhandenen Muskelzellen geliefert hatten, würde unser Vorstellungsvermögen entschieden übersteigen. —

Das Verhalten der Gefäße zur Muskulatur der Uvea bei Ratten und Mäusen anlangend, so schien es zunächst, als wenn gegenüber der mächtigen Muskelentwicklung die Ausbildung des Gefäßnetzes zurückgetreten sei. Jedenfalls zeigten die Schnitte von Mäuse- (bezw. Ratten) Augen, die stark entbluteten Köpfen angehörten, nur sehr spärliche Gefäßdurchschnitte. Auch die ophthalmoskopische Untersuchung schien zunächst für ein derartiges Verhalten zu sprechen. Dieselbe wurde an drei alten, weissen Ratten und verschiedenen weissen Mäusen vorgenommen und zeigte sich hier folgender Befund.

Die Netzhaut wird von zahlreichen Gefässen versorgt, die der bereits im Sehnervstamm in ihre Aeste geteilten Zentralarterie entstammen; dieselben verlaufen annähernd radiär von der Papille ausstrahlend und zeigen nichts Besonderes.

Nur bei einer Maus gelang es auf und in unmittelbarer Nähe der Papille markhaltige Nervenfasern nachzuweisen. Die hinter den Netzhautgefässen gelegene Gefäßsschicht entstammt nun im wesentlichen zwei starken Gefässen, die im horizontalen Meridian neben der Papille sichtbar werden. Gefäße von derartigem Verlauf sind wir nun gewohnt, als den Art. ciliares longae des Menschen homologe Bildungen anzusehen und dieselben in die innersten Scleralschichten, bezw. an die Grenze zwischen Uvea und Sklera zu verlegen. Es schien also auch die ophthalmoskopische Untersuchung dafür zu sprechen, dass der

hierbei hinter dem Netzhautgefäßsystem wahrgenommene Gefäßreichtum im Wesentlichen den nach Aussen von der muskulösen Grundsubstanz der Uvëa gelegenen Schichten angehöre. Es wäre dieser Befund, bezw. die auf ihn zu basierende Schlussfolgerung, — das Vorhandensein einer Choriocapillaris vorausgesetzt, — nicht allzu befremdend gewesen, da bei der Dünnheit des Muskelagers sehr wohl die nach Aussen von demselben gelegenen Gefässe, die sonst innerhalb des Uvealstromas gelegenen Gefässe zu vertreten im Stande gewesen wären.

Immerhin erforderte ein derartiges ungewöhnliches Verhalten eine weitere Nachprüfung an Injektionspräparaten. Es gelang eine dem Anschein nach vollständige Injektion der Blutgefässe einer alten weissen Ratte mit warmflüssiger Berliner Blaumasse von der Aorta aus. Die mikroskopische Untersuchung der Injektionspräparate (Meridionalschnitte und Flächenpräparate) ergab nun wider Erwarten einen ausserordentlichen Gefäßreichtum und zwar nicht nur den bei der ophthalmoskopischen Untersuchung an der Innenfläche der Sclera wahrgenommenen, sondern auch zwischen den Muskelzelllagen; es liess sich sogar feststellen, dass die bedeutenderen Gefässe der eigentlichen Uvea nicht nach Aussen, sondern einwärts von der Muskelschicht verlaufen, und dass von der letzteren nur spärliche Züge sich zwischen die davor gelegenen Gefässe einschieben. Es ist deshalb, um das Bild nicht zu komplizieren, auf Figur 26 nur die hinter (bezw. nach Aussen von) den Gefässen gelegene Hauptmuskelschicht abgebildet und sieht man die derselben angehörenden Muskelkerne hinter den Gefässen verschwinden, bezw. durch dieselben hindurchschimmern. Das sehr regelmässige angeordnete Netz der Choriocapillaris wird dagegen von dem ihr unmittelbar anliegenden Pigmentepithelblatt der Netzhaut an keiner Stelle durch dazwischen gelagerte glatte Muskelzellen getrennt, wie ich im Einverständnis mit Herrn Geheimrat Sattler-Leipzig erkläre, dem ich meine Präparate vorzulegen die Ehre hatte. Wenigstens sind die nach innen von der Choriocapillaris sichtbaren Kerne nur sehr schwer von den Kernen der Gefässwandungen zu unterscheiden. Die gesammten Gefässe der Rattenuvea sind so fein, so dass es sehr begreiflich ist, dass sich die Mehrzahl derselben, wie es auch sonst der Fall ist, dem Nachweis durch die ophthalmoskopische Untersuchung entzogen hat. — Ausser der Chorio-

capillaris können wir in der Aderhaut der Ratte zwei in verschiedenen Schichten angeordnete Gefässnetze mit Gefässen von verschiedenem Kaliber, die gröberen in der äusseren, die feineren in der inneren Schicht unterscheiden.

Bezüglich der genaueren Maasse sei auf meine Angaben in dem Nachtrag zu meiner Mitteilung in der Zeitschrift für Augenheilkunde von Kuhn und von v. Michel verwiesen.

Die kontinuierliche, in den Ciliarmuskel sich unmittelbar fortsetzende Hauptmuskelschicht befindet sich also, wie ich nochmals hervorheben möchte, an der Aussenseite der Schicht der gröberen Gefässe. —

In welchem Umfange sich nun aus dem die sekundäre Augenblase unmittelbar umgebenden Mesenchymgewebe Accommodationszwecken dienende Muskulatur entwickelt, ist bei den verschiedenen Tierklassen ausserordentlich verschieden.

Bei der Forelle treffen wir in frühen Stadien (10—22 mm Länge) der Aussenfläche der sekundären Augenblase aufliegend genau denselben Mesenchymstrang, wie er bei der Maus (Embryo etc.) beschrieben ist. Nur handelt es sich dabei um etwa zwei bis drei Zellagen. Derselbe setzt sich in den oben beschriebenen, der Hinterfläche des bereits fertigen Teiles der Hornhaut anliegenden Zellkomplex fort (Fig. 27). Die Untersuchung der 50 mm langen Forelle ergibt, dass dieser Zellstrang sich vollständig in lockeres Bindegewebe von der Beschaffenheit des sonst in der Gegend des Liq. pectinatum zu findenden verwandelt hat. Ebenso, wie bereits bemerkt, die beschriebene Zellmasse an der Hornhaut in fibrilläres Bindegewebe. Die Fische entbehren also des Ciliarmuskels, der ja auch nach Lage, Form und Befestigung der fast kugligen Linse einen Einfluss auf eine accommodative Veränderung der Linsenkrümmung nicht würde ausüben können. Die Accommodation des Fischeauges wird vielmehr, wie dies von Th. Beer (27) eingehend dargethan ist, durch den Retractor lentis bewirkt. Gerade das Fehlen des Ciliarmuskels bei Fischen, obwohl dieselbe Grundanlage aus der sonst bei den übrigen Wirbeltierklassen der Ciliarmuskel hervorgeht, hier ebenfalls vorhanden ist, liefert den schlagendsten Beweis für die Richtigkeit obiger Ausführungen, dass für das Schicksal, bezw. die definitive Gestaltung der embryonalen

Mesenchymzelle in dem Sinne, dass sie sich entweder unter Aminotrophie (*αμεινωσις* = Comparativ von *αγαθός*) direkt in eine glatte Muskelzelle, oder in eine der mannigfachen Formen der Bindegewebszelle umwandelt, die an dieselbe herantretenden Anforderungen in funktioneller Beziehung ausschlaggebend sind. Bei Fischen wäre ein Ciliarmuskel überflüssig, andererseits liegt aber für eine Befestigung, bzw. Verbindung des Scleralknorpels mit den die Ernährung der hinteren Netzhautschichten bewirkenden hinteren Ciliargefässen zweifellos ein Bedürfnis vor: mit naturgesetzmässiger Konsequenz liefert das die sekundäre Augenblase umgebende Mesenchymgewebe ausschliesslich Bindegewebe.

Bei Fröschen finde ich mit H. Virchow und Th. Beer (27) im Gegensatz zu Lauber einen sehr deutlichen Ciliarmuskel, vergl. Figur 28. Die letzteren Ausläufer desselben sind bis in die Gegend des Aequators zu verfolgen. Ueber die Accommodation des Amphibienauges, welche nicht durch Veränderung der Krümmungsradien, sondern durch Vorrücken der Linse bewirkt sind, siehe Th. Beer (27).

Ueber das Verhalten bei Reptilien fehlt es mir an eigenen Beobachtungen.

Bei Vögeln finden wir wieder eine sehr interessante Bestätigung des oben mehrfach in Bezug auf die Accommodationsmuskulatur entwickelten genetischen Principes. Dieselben bedürfen bekanntlich bei der Schnelligkeit ihrer Bewegungen eines ausserordentlich rasch und energisch wirkenden Accommodationsapparates, wie das ja bereits von Leuckart (28) sehr eingehend beleuchtet ist.

Hier sehen wir nun, dass nicht nur die Ciliarmuskulatur an sich sehr mächtig entwickelt ist, sondern dass sich dieselbe sogar in die Hornhaut in Gestalt des Krampton'schen Muskels hineinerstreckt (g. Fig. 30). Hier hat also das für Hornhaut, Iris, Sclera und Uvea inkl. der Muskulatur der letzteren ursprünglich vollständig gleichartig angelegte Mesenchymstratum beim Abschluss der Entwicklung im Verhältnis zu den übrigen Wirbeltierklassen ein Minus an fibrillärem Bindegewebe und ein Plus an Muskelgewebe zu Gunsten der Ciliarmuskulatur, die sich weit nach vorn in die Hornhaut erstreckt, geliefert.

Wenn auch die Wirkungsweise des sog. Krampton'schen Muskels noch unbekannt, über dieselben vielmehr noch Ermitt-

lungen anzustellen sind — wobei nach meinem Dafürhalten die eigenartige Form des sog. Verbindungsteiles — sehr zu berücksichtigen sein wird, so dürfte doch wohl auf Grund des in der Natur im Grossen und Ganzen wohl überall streng durchgeführten Causalitätsprinzipes, sowie mit Rücksicht darauf, dass dieser Muskel sich gerade bei denjenigen Lebewesen vorfindet, die einer überaus kräftigen Accommodationsmuskulatur auch thatsächlich bedürfen, kaum anzunehmen sein, dass derselbe eine Luxusbildung darstellt.

Dass beim 20 tägigen Hühnerembryo in der Gegend des definitiven Ciliarmuskels bereits deutlich erkennbare Züge von glatter Muskulatur zu finden sind, ist bei der Beschreibung desselben schon erwähnt (s. S. 540 und Figur 29). Da dieser Complex glatter Muskulatur ganz demjenigen entspricht, den wir bei anderen Tieren in dieser Gegend aus dem Mesenchymgewebe hervorgegangen finden, so ist, zumal da eine andere Quelle für die Bildung der hier vorhandenen glatten Muskelzellen nicht nachzuweisen ist, auch hier anzunehmen, dass das Mesenchymgewebe das Larvenstadium der glatten Muskulatur dargestellt hat.

Die spätere Querstreifung des definitiven Ciliarmuskels ist lediglich eine accidentelle Folge der Durchführung eines in der Notwendigkeit einer rascheren Aktionsfähigkeit begründeten Formationsprinzips, die in der besonderen Anordnung der Elemente des Zellprotoplasmas zum Ausdruck kommt; ebenso wie sich aus den Epithelzellen der Sphincteranlage sowohl glatte, wie quer-gestreifte Muskulatur entwickelt.

Der Entwicklungsmodus des Ciliarmuskels der Vögel liefert also den Beweis für die Möglichkeit der Entstehung von quer-gestreifter Muskulatur aus dem Mesenchymgewebe.

Bei der Wichtigkeit, welche der verschiedenen Ausdehnung der Ciliarmuskulatur nach dem Fundus oculi zu in anatomischer physiologischer, wie auch nicht zum mindesten in pathologischer Beziehung entschieden zukommt, hat Verfasser davon Abstand genommen, von Säugetieraugen ausser denen von Maus und Ratte auch noch diejenigen der für gewöhnlich zur Verfügung stehenden Laboratoriumstiere daraufhin zu untersuchen. Eine würdige und aussichtsreiche Bearbeitung des Themas kann nur an der Hand eines umfassenden Materials von Säugetieraugen in Angriff genommen werden.

Sowohl dieses, wie die zur Untersuchung erforderliche Zeit standen Verfasser bisher nicht zur Verfügung. Auch dürfte es den Rahmen dieser Arbeit überschreiten, auf die Frage ob, in welcher Weise und in welchem Grade die Action des Ciliarmuskels beeinflusst wird, wenn derselbe nur das Endstück einer den ganzen hinteren Augapfelabschnitt bis zur Hornhautbasis umfassenden und an der letzteren inserierenden Muskelkapsel darstellt, hier an dieser Stelle näher einzugehen.

Beim Menschen sind die ersten Anfänge des Ciliarmuskels bereits beim 12 mm langen Embryo zu konstatieren. Die Anlage desselben macht sich nur durch eine etwas stärkere Anhäufung von Mesenchymzellen in der Gegend der Ciliarfalte kenntlich, etwa wie bei der zwei Tage alten Maus. Im Uebrigen unterscheiden sich die in dieser Anlage befindlichen Mesenchymzellen in Nichts von den umgebenden Zellen des Iristroma des Lig. pectinatum und des Chorioidealstroma. Scleralwärts ist jedoch bereits in diesem Stadium eine Abgrenzung zu Stande gekommen, insofern, als im Gebiete der letzteren die ersten Anfänge der Bildung von collagenen Fibrillen unverkennbar sind. — An einigen Stellen kann man erkennen, dass dieselben zwischen den Zellen liegen. Nun führt aber die Paraffineinbettung Schrumpfungen des Gewebes und damit Distractionen des letzteren herbei. Es ist deshalb nach meinen Präparaten nicht möglich, zu entscheiden, ob die Fibrillen innerhalb eines zwischen den Zellen vorhandenen freien Raumes abgeschieden sind, oder ob die Fibrillen dem Zellprotoplasma unmittelbar aufliegen und sie von dem letzteren auf dem Präparat nur deshalb getrennt erscheinen, weil infolge von Schrumpfungsvorgängen zwischen den Zellen freie Lücken entstanden sind, wobei die Fibrillen sich vom Zellleib abgelöst haben. Jedenfalls ist in diesem Stadium eine intercelluläre Grundsubstanz nicht zu erkennen. — Entsprechend der beginnenden Umwandlung des scleralen Mesenchymgewebes in fibrilläres Bindegewebe zeigen die Kerne bereits spitzere Formen, auch sind dieselben schon deutlich dunkler und schlanker, während die nach einwärts von der Sclera gelegenen Mesenchymkerne, die voluminöser sind, deutlich abgerundete Enden besitzen und das helle Aussehen der Epithelzellenkerne zeigen. Die Abrundung der Ecken bedeutet ja auch weiter nichts anderes, als dass ein ursprünglich kugliger Kern von gleicher Art, wie der Kern

der Epithelzelle durch Kompression seitens des Zelleibes in bestimmter Richtung zu einem Rotationsellipsoid mit relativ langer Längsaxe geworden ist.

Bei dem 16,5 cm langen Embryo tritt die Differenzierung des Scleralgewebes durch Breiterwerden der collagenen Einlagerungen zwischen den Zellen noch stärker hervor. Im Gebiet des Chorioidealstromas grenzt sich der Ciliarmuskel dadurch scharfer ab, dass die dünnen Mesenchymzellenzüge desselben eine straffere Anordnung zeigen. Es ist das besonders in der Gegend der vorderen Insertion an der Hornhautbasis im Kammerwinkel der Fall, während nach hinten zu diese Zellzüge sich im Mesenchymgewebe verlieren.

Schon hier sind Blutgefäße innerhalb des Ciliarmuskels, wie im Rest des Chorioidealstroma, und damit das Vorhandensein collagenen Fibrillen anzutreffen.

Die Entwicklung beim 18 cm langen Embryo zeigt wenig Fortschritte. Die Gefäße im Chorioidealstroma sind in mehr diffuser Weise verteilt.

Dagegen treffen wir bereits bei dem Fötus von 24 cm Länge die typische Anordnung der Gefäße, wie sie von Sattler (29) beschrieben ist.

Das Eindringen zahlreicher Gefäße in das Chorioidealstroma hat nun eine sehr merkwürdige und interessante Konsequenz. Dasselbe führt nämlich eine starke Auflockerung des ursprünglich straff lamellär angeordneten Mesenchymgewebes herbei. Die Folge ist nun die — und es liefert diese Thatsache eine treffliche Illustration dafür, dass die Form der Zellen im Wesentlichen von mechanischen Faktoren abhängt — dass die spindelförmigen Zellen, die in den Lücken zwischen den grossen Gefässen des Stromas liegen, wieder sternförmig, ihre Kerne kugelförmig, bzw. ovaloid werden.

Es war Verfasser auffallend, dass sich mit einem Male zwischen den langen Zellen mit stäbchenförmigen Kernen so viele Zellen mit runden, hellen Kernen vorfanden, die vorher absolut gefehlt hatten.

Dieselben als die Bindegewebskerne der Gefässwandungen anzusprechen, lag bei dem in diesem Stadium gänzlich verschiedenen Aussehen der letzteren keine Veranlassung vor. Eine weitere eingehende Untersuchung ergab nun, dass diese Zellen mit den runden, hellen, epitheloiden Kernen ausschliesslich zwischen, bezw. in den Lücken zwischen den grösseren Gefässen gelegen waren, daselbst das nunmehr in Folge der Auflockerung eine reticuläre Anordnung zeigende Mesenchymstroma bildend. Aus diesen sternförmigen Mesenchymzellen mit runden Kernen gehen, wie ohne weiteres einleuchtet, die verästelten Pigmentzellen des Chorioidealstromas hervor. Dieselben Veränderungen (Auflockerung durch Eindringen der Gefässe, Umwandlungen der Zellform) treffen wir um diese Zeit im Irisstroma (cfr. oben).

Den Ciliarmuskel sehen wir nun auf diesem und den folgenden Stadien etwa in der Gegend des hinteren Linsenpols, sich schneidenartig zuschärfend, an der Aussenseite der Schicht der grossen Gefässe aufhören (Fig. 31). Es ordnet sich also beim Menschen nur ein Teil der hierfür zur Verfügung stehenden Mesenchymzellen zu der geschlossenen Muskelmasse des Ciliarmuskels an. Der Rest des Chorioidealstromas besteht beim Menschen:

1. Aus fibrillärem Bindegewebe, die Gefässwandungen bildend. Ob dasselbe mit den Gefässen von der Innenfläche der Sclera her mit eingewandert ist, oder sich an Ort und Stelle aus dem bereits vor der Einwanderung vorhandenen Zellmaterial bildet, möchte ich dahingestellt sein lassen. Bei der Entwicklung der definitiven Netzhautgefässe bei der Maus haben wir gesehen, dass vom Sehnervstamm her Mesenchymzellen hinter die Hyaloidea, zwischen diese und die Nervenfaserschicht vorrücken dass sie sich, hier angelangt, sehr lebhaft vermehren und Gefässe bilden. Ob derselbe, oder ein ähnlicher Entwicklungsmodus auch für die Entwicklung der Aderhautgefässe gilt, möchte ich mir nicht erlauben zu entscheiden.

2. Aus den verästelten Pigmentzellen, deren Bildungsweise oben beschrieben ist.

3. Aus schichten-, bezw. blätterbildenden Mesenchymzellen wie wir sie aus der allgemeinen Histologie besonders aus Ranviers (26) Darstellung, aus der Anatomie der Chorioidea

von den Forschungsergebnissen Sattler's (29) her kennen. Dieselben bilden besonders die Wandungen des Perichorioidealraumes, der ausserdem noch mit einem ebenfalls vom Mesenchym des embryonalen Chorioidealstromas abstammenden Endothelbelag versehen ist.

Die Mesenchymzellen behalten bei der Bildung dieser aus grossen Platten bestehenden Wandungen entweder die stäbchenförmige Kernform im Querschnitt bei, oder modifizieren dieselbe in eine mehr ovoide Form. Der Zelleib dagegen wird zu mächtigen flachen Platten ausgewalzt, die sich auf Querschnitten als lange fadenförmige, von den Polen der Kerne ausgehende Fortsätze präsentieren (vergl. Fig. 31 bei e); wir treffen diese Plattenzellen bereits bei 18 cm langen Embryonen. Die Entstehung ausgedehnter, plattenartiger Gewebsschichten im Aderhautstroma wird offenbar begünstigt durch die embryonale lamelläre Formation des Mesenchymgewebes. In sehr charakteristischer Weise treffen wir deshalb dieselben da, wo diese lamelläre Formation erhalten geblieben ist (cfr. oben), d. h. **ausserhalb** der Gefässschichten, innen die Sattler'sche Endothelmembran, aussen die blattartigen Scheiden des Perichorioidealraumes.

4. Nach innen von den Plattenzellen und nach Aussen von der Schicht der grossen Gefässe finden wir nun noch Mesenchymzellen bei denen die Umwandlung in die oben genannten flachen Zellen zweifellos nicht stattgefunden hat. Dieselben haben einen spindelförmigen, relativ kurzen Zelleib und einen hellen stäbchenförmigen Kern. Sie für Bindegewebszellen zu erklären, fehlt jede Ursache; Abscheidungen collagenen Fibrillen in oder zwischen ihnen fehlen dauernd. Für die Annahme, dass es die gewöhnlichen Pigmentzellen seien, fehlt ihnen die typische, verästelte Form und der runde Kern derselben. Die Aufnahme von Pigment ist damit übrigens nicht ausgeschlossen. Dieselben Zellen der Muskelzellen gleichzustellen, ist auch nicht völlig angängig, da weder Kern noch Zelleib die voluminösen Dimensionen der Muskelzellen angenommen haben.

Fassen wir alle diese Merkmale zusammen, so handelt es sich bei diesen Zellen um die elementare, hier erhalten gebliebene Uniform der in dieser Gegend im embryonalen Zustand

vorhandenen Mesenchymzelle. Die Umwandlung in eine Muskelzelle unterblieb, weil im Gegensatz zu dem Verhalten bei Maus und Ratte die entsprechenden funktionellen Anforderungen fehlten. Die Umwandlung in die Formen der verästelten Pigmentzelle hat sich nicht vollzogen, weil das nach aussen von der Schicht der grossen Gefässe vorhandene Mesenchymgewebe die Auflockerung durch die Dazwischenlagerung der grossen Gefässe, wie sie das Zwischengewebe der letzteren erfahren hat, nicht mitgemacht, sondern dieselbe lamelläre Anordnung beibehalten hat. Es handelt sich als bei diesen Zellen um die ursprüngliche indifferente Mesenchymzelle, die beim Erwachsenen eine Mittelstufe zwischen der glatten Muskelzelle und der sternförmig verzweigten Pigmentzelle darstellt (Fig. 31 bei f).

Da diesen Zellen im Gegensatz zu den bei Maus und Ratte in derselben Gegend befindlichen Mesenchymzellen infolge mangelnden funktionellen Bedürfnisses die Fähigkeit sich zur Muskelzelle zu entwickeln, versagt geblieben ist, habe ich dieselben schon in meiner ersten Mitteilung als „rudimentäre Muskelzellen“ bezeichnet.

Nachdem wir so im Vorstehenden die Entwicklung der *Musc. ciliaris* beim Menschen von seinen Ursprüngen bis zu seiner vollendeten Ausbildung verfolgt, ferner uns über jede neben demselben im Chorioidealstroma vorhandene Zelle und ihre entwicklungsgeschichtlichen Beziehungen zu der Ciliarmuskulatur Rechenschaft abgelegt haben, kommen wir zu der Schlussfolgerung, dass aus eben demselben Zellmaterial, welches bei den oben angeführten Vertretern der einzelnen Wirbeltierklassen den Ciliarmuskel geliefert hat, auch bei dem Menschen der Accommodationsmuskel hervorgegangen ist.

Aus dem Umstande, dass ausser der glatten Muskulatur auch noch eine ganze Anzahl Zellen von nach Form und Funktion verschiedenstem Charakter geschaffen ist, lernen wir auch hier die vielseitige Differenzierungsfähigkeit des Mesenchymgewebes im Aderhautstroma erkennen.

Es ist deshalb auch nicht weiter verwunderlich, dass sich bei einer Variation der Entwicklungsbedingungen auch das Verhältnis der einzelnen Formelemente zu einander quantitativ wie qualitativ verändert.

So sehen wir bei den Fischen aus der allen Wirbeltierklassen gemeinschaftlichen Uranlage, die die ganze secundäre Augenblase umfasst und sich nach vorn in Iris- und Hornhautstroma fortsetzt, ausschliesslich Bindegewebe entstehen.

Bei den Amphibien ist der Muskel so dürftig entwickelt, dass andere Untersucher ihn übersehen haben.

Bei den Vögeln mit ihren hohen Ansprüchen an accommodative Energie war die Beobachtung zu machen, dass aus dem embryonalen Mesenchymgewebe sogar innerhalb des Hornhautparenchyms sich Muskelzellen entwickeln, an denen als Kennzeichen der Erhöhung der Contractionsgeschwindigkeit überall eine deutliche Querstreifung sichtbar ist.

Bei gewissen Säugetieren (Maus und Ratte) konnte festgestellt werden, dass im Bereich der Aderhaut sogar das ganze Mesenchymgewebe die Beschaffenheit einer muskulösen Kapsel angenommen hat.

Bei dem Menschen sind wir dagegen wieder einem Rückschritt in der Entwicklung der Accommodationsmuskulatur begegnet. Dieselbe hat in der Richtung nach vorne (im Verhältnis zu den Vögeln), wie nach hinten zu (im Verhältnis zu Mäusen und Ratten) eine Einschränkung erfahren.

Wir sehen somit als einheitliche Erscheinung bei der Entwicklung des *Musc. ciliaris* bei allen Klassen des Metazoenreiches, dass in dem Maasse, in dem die Zahl der Muskelelemente zu- oder abnimmt, die neben demselben vorhandenen, ebenfalls aus dem Mesenchym hervorgegangenen Elemente eine Verminderung oder Vermehrung erfahren.

Es besteht also zwischen den Muskelzellen und den übrigen Zellen des Aderhautstromas, mathematisch ausgedrückt, ein reciprokes Verhältnis; beide Quotienten ergeben — wenn wir die durch das Wachstum bedingte Vermehrung der Zellen ausser Acht lassen — immer wieder die der Zahl der ursprünglichen Mesenchymelemente gleichkommende Einheit.

Schon hieraus ergiebt sich die Notwendigkeit der Gleichartigkeit des Ursprungsmaterials.

Zu der allgemein medizinisch wichtigen Frage, welcher Wert der Mesenchymzelle, abgeschätzt nach ihrer Fähigkeit, als Gewebsbildnerin aufzutreten, im allgemeinen zuerkannt werden muss, lässt sich an der Hand der bei der Ermittlung der Ent-

wicklungsverhältnisse der Binnenmuskulatur des Auges gemachten Beobachtungen Folgendes bemerken:

1. Die Mesenchymzelle liefert glatte Muskulatur von derselben Beschaffenheit, wie die Epithelzelle.
2. Die Mesenchymzelle produziert quergestreifte Muskulatur, genau wie die Epithelzelle.
3. Aus der Mesenchymzelle gehen Pigmentzellen hervor, genau von derselben Art, wie sie die Epithelzelle bildet (Pigmentzellen des Stromas der Iris und der Aderhaut der Forellen).
4. Das Mesenchymgewebe liefert epithelartigen Belag: epitheloider Ueberzug der Membrana Descemeti; dieser Belag verhält sich genau wie ein epithelialer, was sich u. A. auch darin zeigt, dass derselbe glashäutige Substanz abscheidet, genau in derselben Weise wie das Linsenepithel. Wir wissen, seit Wagenmann und E. v. Hippel, dass nach der Regeneration von zerstörtem Epithel der M. Descemeti, oder bei Wucherung desselben neue, von der alten sich deutlich absetzende glashäutige Substanz abgesondert wird, genau ebenso, wie vom Linsenepithel bei der Heilung einer Kapselwunde oder bei einem Kapselstaar. Wenn bei der chemischen Analyse der Membrana Descemeti Hornhautleim gefunden wird, so beruht dieser Befund darauf, dass mit derselben Fetzen der fibrillären Hornhautgrundsubstanz abgerissen sind (v. Michel u. Wagner).

Hierzu kommt, dass auch mikroskopische Differenzen zwischen Epithelzellen und Mesenchymzellen nicht festzustellen sind. Beide haben denselben hellen, bläschenförmigen Kern; die Veränderungen der Form desselben beobachten wir eben so gut bei der Epithelzelle, wie bei der Mesenchymzelle, und sei in dieser Beziehung an die Veränderung der Retinalzellen an der Uebergangsstelle von der Ora serrata zur Ciliarfalte erinnert; die Verschiedenheiten in der Form des Zelleibes werden nur durch die verschiedene Art der Anordnung der Zelle bedingt. Da, wo die Mesenchymzellen eine geschlossene Membran bilden (Bekleidung der Membrana

Descemeti, endotheliale Auskleidung der Gefäßwandungen), finden wir auch bei ihnen das Eckenhafte, die Abplattung der Formen des Zelleibes.

Fassen wir alle diese Momente zusammen, so dürfte es fraglich erscheinen, ob man für die Zeit der Entwicklung einen tiefgreifenden Unterschied zwischen Mesenchymzellen und Epithelzellen zu konstruieren, bzw. die ersteren zu einem Bildungsmaterial zweiter Ordnung zu degradieren berechtigt ist.

Wenn sich späterhin zwischen beiden Elementen Differenzen herausbilden, derart, dass z. B. die Mesenchymzelle niemals die Decke von Oberflächen, die mit der Aussenwelt in Beziehung stehen, zu bilden im Stande ist, so dass eine Continuitätstrennung in der ersteren niemals durch die Endothelmembran verschlossen werden kann, oder dahingehend, dass Mesenchymzellen bei höher organisierten Lebewesen niemals als Secretionsorgane funktionieren können, so sind diese Unterschiede lediglich darauf zurückzuführen, dass die Mesenchymzellen zu der Gefäßbildung in Beziehung treten, bzw. selbst zu Trägern des Ernährungsmaterials werden, während die Epithelzellen sich auf die Rolle der Nährstoffempfänger und auf die Verarbeitung der zugeführten Stoffe beschränken.¹⁾ —

Die im postembryonalen Leben zwischen Mesenchymzelle und Epithelzelle vorhandenen Differenzen sind demnach lediglich als Konsequenz der Durchführung des Prinzipes der Arbeitsteilung aufzufassen.

Die Resultate der vorliegenden Arbeit sind in folgende Sätze zusammenzufassen:

1. der ursprünglich gradlinig verlaufende Sehnerv erfährt bei Mäusen und Ratten eine S-förmige Krümmung in dorsoventraler Richtung infolge einer Verlagerung der knorpligen Gehirnkapselteile in der Umgebung der Spitze der Orbitalpyramide, bedingt durch die Zu-

¹⁾ Dagegen kann die Produktion von Stützsubstanz nicht — wie es noch häufig geschieht — als unterscheidendes Merkmal angeführt werden (Produktion von Schmelzsubstanz, des Stützgerüsts des Nervensystems, der Müller'schen Stützfassern der Netzhaut, von sog. Cuticularbildungen (Linsenkapsel), von Bändern (Aufhängeband der Linse), etc. seitens des Epithelialgewebes).

nahme des Hemisphärenwachstums. Diese Verlagerung hat zur Folge, dass die Strecke zwischen knorpliger Anlage des Foramen opticum und hinterer Augapfelwand verkürzt wird.

2. Auf der Innenfläche der Netzhaut sind bei Mäusen und Ratten zu verschiedenen Zeiten zwei verschiedene Gefäßsysteme zu unterscheiden. Das im Embryonalzustande der Nervenfaserschicht aufliegende Gefäßnetz ist bei der neugeborenen Maus glaskörper-einwärts gewandert und wird von der Nervenfaserschicht durch die Hyaloidea getrennt. Nach ausen von der letzteren sind bei der einen Tag alten Maus der Nervenfaserschicht aufgelagerte Mesenchymzellen wahrzunehmen, die von dem um die Centralarterie gelegenen Mesenchymstrang aus um diese Zeit hinter die Hyaloiden vorrücken, und noch nicht bis zur Ora serrata gelangt sind. Aus diesen postfötal eingedrungenen präretinalen Mesenchymzellen entwickelt sich bei der fünf Tage alten Maus das definitive, bleibende Netzhautgefäßsystem.
3. Die Hyaloidea steht mit den Netzhautschichten durch sehr feine, die Nervenfaserschicht annähernd senkrecht durchsetzende, bis über die Ganglienzellschicht zu verfolgende und sich vielfach gabelnde Fasern in Verbindung.
4. Die Anlage der Harder'schen Drüse ist bei der einen Tag alten Maus wahrzunehmen; ebenso die Anlage der Nickhautfalte.
5. Die Sphincteranlage ist beim Mäuseembryo noch nicht vorhanden; dieselbe wird bei der einen Tag alten Maus sichtbar und sind hierbei nach dem Verhalten zum Ringspalt zwei Typen zu unterscheiden; bei der vier Tage alten Ratte sind deutliche glatte

Muskelfasern in der homogenen Sphincteranlage zu erkennen. Vor der Umwandlung in Muskelzellen sind an den Epithelzellen eigenartige Kernveränderungen zu bemerken.

Bei Fischen fehlt jede Andeutung einer Sphincteranlage. Die im Irisstroma vorhandenen grossen Pigmentzellen sind Abkömmlinge des Mesenchyms.

Bei den untersuchten Amphibien ist eine Sphincteranlage, jedoch nur auf einer beschränkten Anzahl von Schnitten deutlich nachzuweisen. Bei Fröschen sind innerhalb der Sphincteranlage Mitosen zu erkennen.

Auch bei Vögeln (Hühnern) entwickelt sich der Sphincter aus einer Wucherung des Epithels an der Umschlagstelle der beiden Retinalblätter. Die Sphincterbündel werden frühzeitig durch Mesenchymgewebe getrennt.

Beim Kaninchen fehlen innerhalb des Sphincters trennende Mesenchymzüge. Am ciliaren Rande des letzteren vollzieht sich eine Verflechtung mit den Fortsätzen der Dilatatorzellen. Beim ausgewachsenen Kaninchen finden sich an der Hinterfläche des Sphincters, zwischen diesem und dem Dilatator, Mesenchymeinlagerungen.

Bei menschlichen Embryonen von 12 cm Länge sind die ersten Andeutungen einer Sphincteranlage schon deutlich zu erkennen. Dieselbe erfolgt nach dem ersten (bei den Mäusen beschriebenen) Typus. Bei 16 cm langen Embryonen haben die Zellen der Sphincteranlage, die deutlich mit dem äusseren Blatt der Pars iridica zusammenhängt, bereits eine spindlige Form angenommen; 24 cm lange Embryonen lassen eine Gliederung des Sphincters in mehrere, durch Mesenchymgewebe abgetrennte Bündel erkennen.

Bei acht bis neun Monate alten Föten haben sich die Beziehungen zum Dilatator herausgebildet. Radiär gerichtete Transmissionsbündel sind ante partum noch nicht zu erkennen.

6. Der Dilatator ist bei dem 14 Tage alten Kaninchen vollständig ausgebildet. Derselbe besteht aus einer zelligen Schicht, deren Elemente mit den Zellen des äusseren Blattes der Pars iridica retinae identisch sind, und einer der ersteren vorgelagerten Schicht, die von den Zell-Fortsätzen der ersteren gebildet wird. Nach der Zahl der Fortsätze sind bipolare und unipolare Dilatatorzellen zu unterscheiden.

Die Fortsätze der unipolaren Zellen sind im Bereich des Sphincter pupillarwärts, am Ciliarrande vorzugsweise ciliarwärts gerichtet. Am Pupillarrande schieben sich die Fortsätze zwischen die Zellen des inneren Blattes der Pars iridica und den Sphincter.

Die von den Fortsätzen der Dilatatorzellen gebildete Schicht ist von der darüber befindlichen Schicht, in der sich ebenfalls spindelförmige Zellen mit stäbchenförmigen Kernen befinden, durch ihre Pigmentierung zu unterscheiden.

Im Bereich des Sphincters verliert sich die Bruch'sche Membran vom ciliarwärts gelegenen Rande des letzteren her, indem die Fortsätze der Dilatatorzellen sich nicht mehr zusammenlagern, sondern schräg nach vorne ziehen, um an dem die Sphincterbündel trennenden Mesenchymgewebe zu inserieren.

Eine freie Endigung des Dilatator im Stromas der Iriswurzel ist nur ausnahmsweise zu konstatieren. Beim Affen (*Macacus nemestrinus*) entsenden die Pigmentzellen

des Irisstromas, breite glattrandige Fortsätze zwischen die Dilatatorzellen.

7. Die Entwicklung des Musculus Retractor lentis der Fische erfolgt in der Weise, dass beide Blätter der Retina unter Mitnahme eines aus dem Aderhautstroma stammenden Gefässes, einen kolbigen, dorsalwärts gerichteten Fortsatz in den Glaskörperraum treiben, bezw. dadurch, dass die beiden Blätter der Retina durch einen gefässhaltigen Mesenchymstrang kolbig in das Glaskörperinnere vorgetrieben werden. Das innere Blatt verdünnt sich allmählich zu einem einschichtigen epithelialen, später pigmentierten Ueberzug des Kolbens; die Zellen des äusseren (Pigment-) Blattes wuchern innerhalb des Kolbens und werden pigmentfrei. Der Kolben treibt zwei Fortsätze, einen nach oben und einen nach hinten gerichteten; der nach obengekehrte zieht sich zu einem langen kolbigen, schlankhalsigen Gebilde aus, in welchem die den Kern desselben bildenden, aus dem Pigmentblatt hervorgegangenen Zellen zu glatten Muskelzellen werden. Der hintere Fortsatz tritt durch sich daselbst ansetzende Gefässe mit der Sehnerveneintrittsstelle in Verbindung. Die die Campanula mit der Linse verbindenden Fasern sind ebenso, wie die Zonulafasern, cuticulare Bildungen.
8. Der Ciliarmuskel ist eine aus Mesenchymzellen hervorgegangene Bildung. Eine Beteiligung von Epithelzellen ist mit absoluter Sicherheit auszuschliessen.

Die Ciliarmuskulatur ist eine Differenzierung im Bereich der secundären Augenblase umgebenden, lamellär angeordneten Mesenchymgewebes.

Dasselbe sondert sich durch Abscheidung von Collagen im Bereich der Sclera in das fibrilläre Bindegewebe der letzteren und in das nach innen gelegene, collagenfreie, (mit Ausnahme der Gefäßwandungen) Aderhautstroma. In welchem Umfange nun im Gebiete des letzteren eine weitere Differenzierung in glattes Muskelgewebe auf der einen und in verschiedenartiges Bindegewebe auf der andern Seite erfolgt, ist entsprechend den verschiedenen Anforderungen an accommodative Energie bei den einzelnen Tierklassen verschieden.

Der Uebergang des embryonalen lamellär angeordneten Mesenchymgewebes in glattes Muskelgewebe erfolgt unter Erhaltung der Formen des Zellleibes, wie des Kernes und unter Conservierung der protoplasmatischen Beschaffenheit des Inhaltes des ersteren, wobei Kern und Zellleib eine variable Volumszunahme erfahren (Aminotrophie). Gleichzeitig erfolgt eine straffere Anordnung und dichtere Zusammenlagerung in der Richtung des späteren Muskelzuges.

Bei **Fischen** verwandelt sich das ganze Mesenchymstroma der Aderhaut in Bindegewebe von der Beschaffenheit des im Lig. pectinatum zu findenden.

Bei **Fröschen** ist ein deutlicher, vorn am Kammerwinkel ansetzender, nach hinten bis in die Gegend des Aequators reichender Ciliarmuskel nachzuweisen.

Bei **Vögeln**, deren Ciliarmuskelanlage zuerst eine Zusammensetzung aus glatten Muskelzellen zeigt, setzt sich die Muskelbildung noch innerhalb des Hornhautstroma fort.

Bei **Mäusen** und **Ratten** findet sich eine kontinuierliche, das ganze Aderhautstroma durchziehende Muskelhaut.

Beim Menschen reicht die Muskel-Anlage nur von der inneren Wand des Plexus venosus bis zur Gegend des hinteren Linsenpols, an der Aussenseite der Schicht der grossen Gefässe endigend. Die Entwicklung ist beim sechs bis sieben Monate alten Embryo abgeschlossen.

9. Im sechsten Embryonalmonat erfährt das lamellär angeordnete Mesenchymgewebe der Uvea durch Entwicklung zahlreicher Gefässe eine Auflockerung; in Folge dessen nimmt das innerhalb der von den grösseren Gefässen gebildeten Schicht gelagerte Mesenchymgewebe reticuläre Formation an, die Zellen desselben werden zu den sternförmigen Pigmentzellen. Nach innen und aussen von den Gefässen — von der Choriocapillaris abgesehen — behält das Gewebe seine lamelläre Anordnung und differiert sich dasselbe in rudimentäre Muskelzellen, Endothelien und blatterbildende Plattenzellen.
10. Aus dem vorwiegend epithelialen Charakter des embryonalen Mesenchymgewebes erklärt sich die Fähigkeit desselben, sich vielfach in der gleichen Weite weiter zu differenzieren, wie das Epithelialgewebe.

Zum Schluss sei es mir auch an dieser Stelle vergönnt, Herrn Geheimrat v. Michel, wie Herrn Geheimrat O. Hertwig für das von Ihnen jederzeit meiner Arbeit in der lebenswürdigsten Weise zugewandte Interesse und die vielfach gegebene, fördersame Anregung, ebenso Herrn Prosektor Krause für die Ueberlassung manches wertvollen Präparates und den unermüdlich geleisteten Beistand nochmals aufrichtig zu danken.

Abgeschlossen Mitte Januar 1902.

Literatur.

1. van Wijhe: Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes. Verhandlungen d. K. Akad. d. Wissensch. Amsterdam, D. 22.
2. Rabl, Carl: Ueber die Metamerie des Wirbeltierkopfes. Verhandlungen der Anatomischen Gesellschaft, 1892.
3. Reuter: Die Entwicklung der äusseren Augenmuskulatur beim Schwein. Anatomische Hefte von Merkel u. Bonnet, 1898.
4. Nussbaum, M.: Entwicklungsgeschichte des menschlichen Auges. Graefe-Saemisch, 2. Aufl., 1. T., Bd. II.
5. Szili: Die Entwicklung des Musc. Sphincter pupillae beim Menschen. Anatomischer Anzeiger, Oktober 1901.
6. Heerfordt: Studien über den Dilator pupillae. Anatomische Hefte 1901.
7. Rabl, C.: Theorie des Mesoderms, Morphol. Jahrbuch, Bd. XV., 1889.
8. M. Heidenhain: Anatomischer Anzeiger, 1893.
9. Colucci: Sulla rigenerazione parziale dell occhio nei Tritoni. Zoolog. Jahresbericht cf. 1891, S. 174.
10. Fischel, A.: Ueber die Regeneration der Linse. Anatomische Hefte, Bd. 14. S. 1—256, 1900.
11. Nussbaum: Entwicklungsgeschichte des menschlichen Auges. Graefe-Saemisch, 2. Aufl., 1. T., Bd. II, S. 37.
12. Lee u. Mayer: Grundzüge der mikrosk. Technik. Berlin 1898, S. 106.
13. Grunert, K.: Der Dilator pupillae des Menschen. Archiv f. Augenheilkunde, XXXVI, 1898.
14. Nussbaum: Wie 11., S. 30.
15. Ranvier: Technisches Lehrbuch der Histologie.
16. Virchow, H.: Fächer, Zapfen, Leiste etc. im Glaskörperraum von Wirbeltieren. Anatomische Hefte v. Merkel u. Bonnet, 1901.
17. Rabl, C.: Ueber den Bau und die Entwicklung der Linse. Zeitschrift für Wissenschaftl. Zoologie. Bd. 63 u. 65, 1898/99.
18. Stöhr, Ph.: Lehrbuch der Histologie. 1901, S. 81 (Anmerkung).
19. Rabl, C.: Theorie des Mesoderms, 1889, S. 215, 242.
20. Agababow: Untersuchungen über die Natur der Zonula ciliaris. Archiv mikrosk. Anatomie, Bd. 50, 1897.
21. Lauber: Beiträge zur Anatomie des vorderen Augenabschnittes der Wirbeltiere. Anatomische Hefte, I. Abt., 17. Bd., Heft 2, 1901.
22. von Michel: Ueber Iris und Iritis. Archiv f. Ophthalmologie, Bd. XXVII, 2., S. 171.
23. Flemming, C.: Archiv für Anatomie und Physiologie (His.). 1898.
24. Hertwig, O.: Ueber die Muskulatur d. Coelenteraten. Sitzungsbericht der Gesellschaft f. Medicin u. Naturwissenschaft. Jena 1879.
25. Hertwig, O.: Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte. 6. Aufl. 1898.
26. Ranvier: Technisches Lehrbuch der Histologie. 1890.
27. Beer, Th.: Die Accomodation des Auges bei Amphibien. Archiv f. die gesamte Physiologie, B. 73, Bonn, S. 529.
28. Leuckart: Organologie des Auges. Graefe-Saemisch, 1. Aufl., Bd. II.

29. Sattler: v. Graefe's Archiv, Bd. 22 II, S. 1—100.
 30. Michel u. Wagner: Physiologisch-chemische Untersuchungen des Auges. v. Graefe's Archiv, Bd. 32.
 31. Stieda, L.: Max Schultze's Archiv, Bd. III.

Beschreibung der Abbildungen auf Tafel XXVI—XXIX.

- Fig. 1a. Mäuseembryo (Maassangaben s. Text) Pikrinsublimatessig; Meridionalschnitt, parallel der Lidspalte. Hartnack Ocul. 2, Obj. 3a. a. knorpelige Anlage des Canalis opticus, b. Mnscl. rectus internus, c. Musc. retractor bulbi, d. Muscul. rectus externus, e. Nerv (Zweig des Ramus ophthalmicus des Trigeminus), f. Membrana pupillaris, g. Nervenfaserschicht der Retina, i. der Nervenfaserschicht aufliegende Capillarschicht, h. Ringspalt, k. Vertiefung des Conjunctivalsackes.
- Fig. 1b. Object wie bei 1a. Hartnack Ocular 2, Objectiv 8. Hornhaut. a. Zweischichtiges Hornhautepithel, b. compacte Anhäufung von Mesenchymzellen im Hornhautstroma; Kerne rundlich, bezw. oval.
- Fig. 1c. Präparat und Vergrößerung wie bei Fig. 1b. Lamelläre Anordnung des Mesenchymgewebes unmittelbar um die secundäre Augenblase herum. a. Pigmentepithelblatt der sec. Agbl. b. Mesenchymgewebe, Zellen spindelförmig, Kerne stäbchenförmig, c. Choriocapillaris. Im Lumen ein grosses, kernhaltiges Blutkörperchen.
- Fig. 1d. Präparat und Vergrößerung wie bei 1b u. 1c. Stelle aus dem Augenhintergrunde nasalwärts von der Papille. a. Capillarschicht, der Nervenfaserschicht aufliegend, b. Nervenfaserschicht, c. gemeinsame Körneranlage, d. spindel- und sternförmige Mesenchymzellen im Glaskörperraum.
- Fig. 2. Maus vom ersten Tage: Hermanns Gemisch. Meridionalschnitt senkrecht auf die Lidspalte. Stelle aus dem Fundus oculi nasalwärts von der Papille. Färbung mit Saffranin-Lichtgrün. Zeiss Ocul. 3 homogen. Immers 1/12. a. Indifferente Körneranlage, b. Ganglienzellenschicht, c. Nervenfaserschicht, d. praeretina e Mesenchymzellen = Bildungsmaterial der definitiven Netzhautgefässe, g. Membrana hyaloidea, h. an der Membrana hyaloidea senkrecht auf der Fläche derselben inserirende, aus den inneren Netzhautschichten stammende Fasern, e. Siegelringzellen, f. Capillarschicht, einwärts gewandert und jetzt im Verhältnis zu Fig. 1d bei a von der Nervenfaserschicht durch die Membrana hyaloidea getrennt.
- Fig. 3. Maus vom ersten Tage. Hermanns Gemisch; Meridionalschnitt senkrecht zur Lidspalte. Saffranin-Lichtgrün. Leitz Ocul. 3, Obj. 9. a. Von der Art Hyaloidea in den Glaskörper geschleppter Zellpfropf, b. Membrana hyaloidea, c. praehyaloideale Gefässe identisch mit den auf Fig. 2 bei f und auf Fig. 1d bei a abgebildeten Gefässen, d. Eindringen der praeretinalen Zellen von dem die Art. hyaloidea

umgebenden Mesenchymzellstrang aus, hinter die Membrana hyaloidea, e. Nervenfaserschicht Ganglienzellenschicht.

- Fig. 4. Maus vom fünften Tage. Hermanns Gemisch. Meridionalschnitt senkrecht auf die Lidspalte. Saffranin-Lichtgrün. Leitz Ocul. 3, Obj. 9. Stelle aus der Aequatorialgegend. a. Praeretinale Gefässe, von den praeretinalen Mesenchymzellen gebildet, das definitive Netzhautgefässsystem liefernd, b. Membrana hyaloidea, c. praehyaloideale Gefässe, identisch mit dem auf Fig. 1d bei a, auf Fig. 2 bei f und Fig. 3 bei c abgebildeten Gefässen, d. Ganglienzellenschicht, e. innere plexiforme Schicht.
- Fig. 5. Maus ein Tag. Flemmings Gemisch. Meridionalschnitt senkrecht zur Lidspalte. Zeiss Ocul. 2. Immers 1/12. a. Mesenchymstroma der Iris, b. Sphincteranlage, c. Pigmentblatt der Pars iridica retinae, d. Ringspalt, e. Ciliarfalte.
- Fig. 6. Maus zwei Tage. Flemmings Gemisch. Meridionalschnitt. Saffranin-Lichtgrün. Zeiss Ocul. 5. Immers 1/12. a. Sphincteranlage, poikilomorphe Kerne, b. Mesenchymstroma der Iris.
- Fig. 7. Maus zwei Tage. Flemmings Gemisch. Meridionalschnitt. Saffranin-Lichtgrün. Hartnack. Ocul. 3, Obj. 5. a. Sphincteranlage, b. Wucherung der Mesenchymzellen in der Gegend der Ciliarfalte, c. Anlage der Membrana Descemeti und des Endothels derselben, d. hohe, cylindrische Zellen, aus der allgemeinen Körneranlage hervorgehend, an der Uebergangsstelle von der Ora serrata zur Ciliarfalte, e. Ciliargefäss.
- Fig. 8. Ratte vier Tage. Hermanns Gemisch. Iris; Flachschnitt. a. Glatte Muskelzellen des Sphincter, concentrisch zum Pupillarrand gelagert. Zeiss Ocul. 2. Immers. 1/12.
- Fig. 9. Forelle, 22 mm lang. Carnoys Gemisch. Meridionalschnitt durch die Iris. Eisenhaematoxylin (Benda)-van Gieson. Leitz Oc. 3, a. Umschlagsstelle der beiden Retinalblätter am Pupillarrand, b. grosse protoplasmareiche, pigmentirte Mesenchymzellen des Irisstroma, c. pigmentfreie Mesenchymzellen.
- Fig. 10. Froschlurch, 30 mm. Hermanns Gemisch. Meridionalschnitt. Eisenhaematoxylin (Benda). Leitz Oc. 3, Immers. 1/12. a. Mesenchymstroma der Iris. b. äusseres Blatt der pars iridica retinae, Sphincteranlage des inneren Blattes der pars iridica, e. Mitose in der Sphincteranlage, f. Mitose im inneren Blatt, g. Ringspalt.
- Fig. 11. Triton cristat, 24 mm lang. Carnoy. Meridionalschnitt. Eisenhaematoxylin (Benda). Zeiss Oc. 3. Immers. 1/12. a. Mesenchymstroma, b. Sphincteranlage, c. äusseres, d. inneres Retinalblatt.
- Fig. 12. Salamandra macul, 25 mm lang. Pikrinsublimatessig. Meridionalschnitt. Eisenhaematoxylin. Leitz Oc. 3. Immers. 1/12. a. Mesenchymstroma, b. Sphincteranlage. e. äusseres, d. inneres Retinalblatt.
- Fig. 13. Hühnerembryo, 20tägige Bebrütung. Pikrinsublimatessig. Meridionalschnitt. Eisenhaemat. v. Gieson. Leitz Oc. 3. Obj. 9. a. Mesenchymstroma der Iris an der Vorderfläche, c. an der Hinterfläche der Sphincteranlage (b). e. äusseres, f. inneres Retinalblatt.

- Fig. 14. Kaninchen, 24 Tage alt. Flemmings Gemisch. Meridionalschnitt. Zeiss Oc. 3. Obj. (Leitz) 9. Saffranin-Lichtgrün.
- Fig. 15. Menschl. Embryo, 16,4 cm lang. Formol. Meridionalschnitt. Eisenhaematoxylin- van G. Leitz. Oc. 3. Immers. 1/12. a. Sphincteranlage, b. Ringspalt.
- Fig. 16. Menschl. Embryo, 18 cm lang. Formol. Meridionalschnitt. Eisenhaematoxylin- van G. Leitz. Oc. 3. Immers. 1/12. a. Mesenchymstroma, b. Sphincteranlage, c. Ringspalt.
- Fig. 17. Menschl. Embryo, 24 cm lang. Formol. Meridionalschnitt. Eisenhaematoxylin van G. Leitz. Oc. 2. Obj. 9. a. Mesenchymstroma der Iris mit spindelförmigen (g) Zellen mit stäbchenförmigem Kern, und sternförmigen Zellen mit rundem Kern (c), b. grosses kernhaltiges Blutkörperchen. d. Sphincter, e. äusseres, f. inneres Retinalblatt.
- Fig. 18. Kaninchen, 14 Tage. Pikrinsublimatessigs. Meridionalschnitt. Eisenhaematoxylin- van G. Leitz. Oc. 3. Immers. 1/12. a. Der Dilatatorschicht aufliegende Mesenchymzelle, b. Dilatator, c. pupillarwärts gerichtete Fortsätze, die Bruch'sche Membran bildend, d. inneres Retinalblatt.
- Fig. 19. Menschl. Embryo, 8—9 Monate. Formol. Meridionalschnitt. Eisenhaematoxylin- van G. Zeiss. Oc. 5. Immers. 1/12. a. der Dilatatorschicht vorgelagerte Mesenchymzellen, b. Dilatatorzellen im Bereich des Sphincter mit einem pupillarwärts gerichteten Fortsatz, der sich an die Mesenchymhüllen (d) der Sphincterbündel (c) ansetzt, e. inneres Retinalblatt.
- Fig. 20. Menschl. Embryo, 9 Monate. Formol. Flachschnitt der Iris. Eisenhaematoxylin. Zeiss. Oc. 3. Immers. 1/12. a. bipolare, b. unipolare Dilatatorzellen, c. Epithelzellen des inneren Blattes der pars iridica ret., d. der Dilatatorschicht aufliegende Mesenchymzelle, e. Dilatatorschicht.
- Fig. 21. Menschl. Embryo, 9 Monate. Formol. Meridionalschnitt. Eisenhaematoxylin- van G. Leitz. Oc. 3. Immers. 1/12. a. äusseres, b. inneres Blatt der sec. Augenbl., c. letzte Dilatatorzellen am Ansatz des Ciliarkörpers (d), f. freie Ausbreitung des Dilatators im Stroma der Iriswurzel (e).
- Fig. 22. *Macacus nemestrinus*. Sublimat. Meriod. d. Iris; Eisenh. v. G. Leitz. Oc. 3. Immers. 1/12. a. Gefässe des Irisstroma, b. verästelte Pigmentzellen desselben, c. äusseres (Pigmentepithel-) Blatt der pars iridica retinae (das innere ist abgelöst), d. zwischen die Zellen des Pigmentepithelblattes eindringende Fortsätze der Stromapigmentzellen.
- Fig. 23. Maus, ein Tag alt. Hermanns Gemisch. Meridionalschnitt. Aequatoriallegend, Saffranin-Lichtgrün. Leitz Oc. 3. Immers. 1/12. a. Retina, b. Pigmentepithel, c. gemeinschaftliche Anlage von Chorioidea u. Sclera, d. collagene Fibrillen zwischen den Zellen im Bereich der letzteren, e. äussere Augenmuskulatur (Retractor).

- Fig. 24. Ratte, drei Tage alt. Pikrinsublimatessigsäure. Meridionalschnitt. Aequatorialgegend. Eisenh. v. G. Leitz. Oc. 3. Immers. 1/12. a. Pigmentepithel, b. Mesenchym des Aderhautstromas, c. Sclera, d. äussere Augenmuskulatur.
- Fig. 25. Ratte, 16 Tage alt. Pikrinsubl. Meridionalschnitt. Aequatorialgegend. Eisenh. v. G. Leitz. Oc. 3. Immers. 1/12. a. Pigmentepithel, b. glatte Aderhautmuskulatur, c. Sclera, d. äusserer Augenmuskel, e. Stäbchenzapfenschicht f. äussere Körnerschicht, g. äussere plexiforme Schicht, h. innere Körnerschicht.
- Fig. 26. Alte Ratte ¹⁾ Gefässe mit Berliner Blau-Leimmasse injiziert. Formol. Isolationsflächenpräparat der Aderhaut. Pigmentepithel abgepinselt. Stelle aus dem Fundus oculi; oben-aussen von der Papille. a. Muskelhaut der Uvea, b. Choriocapillaris, c. schräg nach vorn und oben verlaufender Ast der auf der temporalen Seite im horizontalen Meridian verlaufenden hinteren Ciliararterie d. Muskelzellenkerne
- Fig. 27. Forelle, 22 mm. Carnoys Gemisch. Meridionalschnitt. Eisenh. v. Gieson. Leitz. Oc. 2. Obj. 9. a. Hornhautepithel, b. Bowmansche Membran (?), c. Anlage der Hornhautgrundsubstanz, sich in das Aderhautmesenchymgewebe fortsetzend.
- Fig. 28. *Rana esculenta*, ausgewachsen. Pikrinsublimatessigsäure. Meridionalschnitt. Eisenh. v. G. Leitz. Oc. 3. Immers. 1/12. a. Hornhaut, b. reticuläres Irisstroma, c. Ciliarmuskel.
- Fig. 29. Hühner-Embryo, 20tägige Bebrütung. Pikrinsubl. Meridionalschnitt. Leitz. Oc. 3. Immers. 1/12. a. Scleralgewebe, b. Ciliarmuskel, c. spindelförmige, glatte Muskelzellen.
- Fig. 30. Edelpapagei (*Halmatera*). Formol. Meridionalschnitt. Eisenh. v. Gieson. Hartnack. Oc. 3. Obj. 3. a. Iris, b. Ciliarfortsätze, c. Lig. pectinat. d. Hornhaut, e. quergestreifter Ciliarmuskel, f. Einscheidung desselben durch fibrilläres Bindegewebe, g. Endigung desselben im Hornhautstroma.
- Fig. 31. Menschl. Embryo, 6—7 Monate. Formol. Meridionalschnitt. Eisenh. v. Gieson. Leitz. Oc. 3. Immers. 1/12. a. Pigmentepithel, b. Gefässschicht, c. d. keilförmige Endigung des Ciliarmuskels an der Aussenseite der Schicht der grossen Gefässe, f. rudimentäre Muskelzellen, e. schichten(blätter)bildende Plattenzellen.

¹⁾ Die Farbe des Gefässinhaltes ist, abweichend von der Farbe der Injectionmasse, mit Roth wiedergegeben.