

(Aus dem I. Anatomischen Institut der königl. ungar. Universität zu Budapest.
Director: Prof. M. v. Lenhossék.)

**Beitrag zur Kenntniss der Anatomie
und Entwicklungsgeschichte der hinteren Irisschichten,
mit besonderer Berücksichtigung des Musculus sphincter
pupillae des Menschen.**

Von

A. Szili jun.
in Budapest.

Mit Taf. XVI u. XVII, Fig. 1—11.

Geschichtliches.

Henle, der zuerst die muskulöse Natur der von Bruch entdeckten und als elastische Membran bezeichneten Schicht zwischen Stroma und Epithel der Iris vertreten hat, und ebenso Köl liker, Merkel, Jeropheeff, v. Hüttenbrenner, Luschka, Iwanoff, Karl Faber, die theils für, theils gegen die muskulöse Beschaffenheit dieser Bruch-Henle'schen Membran Stellung nahmen, sie alle beschrieben die hinter dieser strittigen Lage befindliche Schicht, die sog. „Uvea oder das schwarze Pigment der Iris“ als eine einfache Zellenlage. Dasselbe that auch Grünhagen in seinen ersten Veröffentlichungen. Im Jahre 1869 erklärt jedoch derselbe Autor in seiner Publication über die Iris des Kaninchens¹⁾ zum ersten Mal das Epithel für ein doppelschichtiges.

Diese Angabe fand später eine gewichtige Stütze in der Erkenntniss der entwicklungsgeschichtlichen Verhältnisse. Nachdem Kessler und gleich nach ihm Lieberkühn die Bildung der Iris genauer verfolgt und namentlich Kessler die fundamentale Thatsache festgestellt hatte, dass der epitheliale Augenbecher sich mit seiner freien Umschlagsfalte bis an den pupillaren Rand der embryonalen

¹⁾ Ueber den vermeintlichen Dilatator pupillae der Kanincheniris. Zeitschrift f. rat. Med. Bd. XXXVI. S. 40.

bindegewebigen Irisanlage erstreckt, war es vor Allem Schwalbe¹⁾, der diese embryonalen Verhältnisse zur Deutung der in der entwickelten Iris vorhandenen Structurverhältnisse heranzog und speciell darauf hinwies, dass die vordere Zellenreihe im Auge Erwachsener die Fortsetzung des äusseren Blattes der secundären Augenblase, d. h. des Pigmentepithels der Retina sei. Im Gegensatz zu dieser Darstellung wurden aber gleich am Anfange Stimmen laut, welche die Zellen der strittigen Schicht nicht ohne Weiteres als gewöhnliche Epithelzellen anerkannten, so Hampeln²⁾ und in seiner ersten Publication auch v. Michel³⁾. Letzterer erklärte die merkwürdige Form und Anordnung dieser Zellen durch die Annahme, dieselben wären durch in radiärer Richtung ausgeübten Druck modificirt worden. Später stellte sich jedoch auch v. Michel ganz entschieden auf den Standpunkt Schwalbe's, indem er in seinem Lehrbuch der hinteren Grenzschrift, welche von elastischer Beschaffenheit sein soll, den aus zwei Lagen von Pigmentzellen zusammengesetzten epiblastischen Theil der Iris folgen lässt.

Hirschberg⁴⁾ war der Erste, der im Jahre 1876 an der entwickelten Iris (bei einem zwei Jahre alten Kinde) die Umbiegung der beiden Blätter der secundären Augenblase am Pupillarrande sah, auch konnte er die beiden Lagen in der ganzen Länge der Iris verfolgen und sah dieselben in die beiden Lagen der Ciliarfirsten sich fortsetzen. Wenn auch die seiner Arbeit beigelegte Zeichnung mit dieser Beschreibung nicht ganz übereinstimmt, und überdies in seiner Darstellung sich darin ein Mangel zu erkennen giebt, dass die beiden Lagen stets nur als Pigmentschichten und nicht als epitheliale Zellenreihen behandelt werden, so ist doch der von ihm gelieferte Nachweis jener Umbiegung als eine wichtige histologische Thatsache zu betrachten. Uebrigens giebt Hirschberg selbst an, dass er auf diese Thatsache von Loewe, unter dessen Leitung er arbeitete, und der dieselbe an embryonalen wie an entwickelten Thieraugen beobachtet hatte, aufmerksam gemacht worden ist.

Auch Koganëi⁵⁾ ist ein Anhänger des doppelten Epithels, wie

¹⁾ Lehrbuch der Anatomie des Auges. 1883.

²⁾ Ein Beitrag zur Anatomie der Iris. Inaug.-Dissert. Dorpat 1869.

³⁾ Ueber Irisu. Iritis. v. Graefe's Arch. f. Ophth. 1881. Bd. XXVII. H. 2. S. 171.

⁴⁾ Ein Fall von Aderhautgeschwulst nebst anatomischen Bemerkungen. v. Graefe's Arch. f. Ophthalm. Bd. XXII. H. 1. S. 147.

⁵⁾ Untersuchungen über den Bau der Iris des Menschen und der Wirbelthiere. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. XXV. S. 1. 1885.

es von Grünhagen und Schwalbe geschildert wird. Er führt an, dass man an radiären Durchschnitten der Iris von Thier und Mensch das Pigmentlager oft in zwei Schichten von ungleicher Stärke gespalten sieht; die Dicke der vorderen beträgt etwa nur die Hälfte oder ein Dritttheil der hinteren. Diese Spaltung deutet auf einen losen Zusammenhang der beiden Lagen hin. Koganëi hat auch die Methode der Entfärbung angewendet. Die mit Chlorwasser (nach Merkel) oder Wasserstoffsuperoxyd gebleichten Durchschnitte zeigten sehr klar die zwei Schichten, in denen sich die Zusammensetzung aus kernhaltigen, wohlabgegrenzten Zellen deutlich nachweisen liess. Die grosse Verschiedenheit in der Form und Grösse der Zellen führt der Autor auf die durch das Bleichmittel bedingte Veränderung hin, und warnt daher davor, die Befunde ohne Weiteres auf das natürliche Bild zu übertragen. Eine grössere Beweiskraft spricht Verfasser jenen Bildern zu, die er an tangentialen Durchschnitten der Iris des albinotischen Kaninchens erhielt. An einem solchen Schnitte sind die Zellen der vorderen Lage viel kleiner, als die der hinteren, und liegen in Folge dessen viel dichter, im Verhältniss von ungefähr 3:2, d. h. drei Zellen der vorderen Lage entsprechen zwei der hinteren. Im Allgemeinen sind die Zellen der vorderen Lage spindelförmig, mit einem gewöhnlich ovalen Kern und stets in der Richtung der Fasern der hinteren Begrenzungshaut gestellt. Die viel stärker pigmentirten Zellen der hinteren Lage sind nach der Fläche hexagonal, von der Seite gesehen cubisch oder cylindrisch und zeigen einen kugeligen Kern.

Eine ähnliche Beschreibung der Zellen der beiden Pigmentlagen giebt Fuchs ¹⁾.

Die Verbesserung der Depigmentirungsverfahren, so viel sie auch versprach, brachte nicht das erhoffte Licht in die von ihrem Pigmente befreiten Schichten der Iris. Die von Juler auf dem VIII. internationalen ophthalmologischen Congress zu Edinburg (1894) demonstirten, nach Griffith's Methode depigmentirten Präparate zeigten angeblich hinter dem Dilatator ebenfalls ein zweischichtiges Epithel. Der Bericht dieses Congresses war mir leider nicht zugänglich. In Norris and Oliver's „System of diseases of the eye“ ²⁾ findet sich jedoch eine, nach einem Juler'schen Originalmikrophotogramm angefertigte Abbildung, worin für eine unbefangene Betrachtung nur eine einzige wohlausgebildete Epithellage zu sehen ist. Die unter-

¹⁾ Beiträge zur normalen Anatomie der menschlichen Iris. v. Graefe's Arch. f. Ophthalm. 1885. Bd. XXXI. H. 3. S. 39. ²⁾ S. 182.

halb dieser Schicht liegenden länglichen Zellen, mit eben solchen Kernen, veranlassten Baker-Washington, den Autor des anatomischen Theiles des Werkes, zu dem Nachsatze: „The oval cells with normal nuclei between a (posterior epithelium) and b (layer of muscle-fibres constituting the dilatator pupillae) probably represent the anterior epithelial layer.“ Es handelte sich also jedenfalls nicht um ein Lager wohlausgebildeter epithelialer Zellen.

Nach diesen vielen, in der Hauptsache übereinstimmenden Angaben, aus denen die Zweischichtigkeit des Irisepithels als eine nunmehr festgestellte Thatsache hervorzugehen schien, trat im Jahre 1896 eine Wendung ein, indem Gabriélidès¹⁾ in seiner unter Panas' Leitung verfassten Thèse zu der älteren Annahme des einfachen Epithels zurückkehrte. Am Schlusse seiner Arbeit giebt er nämlich an, die Juler'schen Versuche mit Griffith's Methode wiederholt und hinter dem Dilatator nur eine einzige Lage depigmentirter Epithelzellen gefunden zu haben.

Mit viel mehr Nachdruck und mit viel detaillirterer Begründung vertrat diese Ansicht Grunert²⁾ in seiner im Jahre 1898 veröffentlichten Arbeit über den Dilatator pupillae des Menschen. Dieser Autor, der bei seinen Untersuchungen das von Alexander Alfieri stammende Depigmentirungsverfahren benützte, fand das hintere Epithel der Iris im Allgemeinen einschichtig. Erst an dem Uebergang zum Ciliarkörper tritt das doppelte Epithel auf. Nur hin und wieder kann man einzelne platte Zellen oder Gruppen von solchen unter dem Irisepithel wahrnehmen, die gewissermassen die Ueberreste einer zweiten Epithellage der Irishinterfläche darstellen. Die Meinungsverschiedenheiten der verschiedenen Forscher in Betreff des Dilatator führt Grunert darauf zurück, dass die betreffenden Untersuchungen bei verschiedenen Contractionszuständen des Muskels vorgenommen wurden. Bei der Contraction weichen nämlich die Kerne nach der Gegend des geringeren Widerstandes: d. h. gegen das Epithel aus. In diesem Zustande finden die Untersucher die contrahirten Fibrillen des Dilatators als eine kernlose Membran, entsprechend der Bruch-Henle'schen Grenzschrift, und hinter dieser Lamelle ein doppeltes

¹⁾ Recherches sur l'embryogénie et l'anatomie comparée de l'angle de la chambre antérieure chez le poulet et chez l'homme. Muscle dilatateur de la pupille. Thèse de Paris. 1895.

²⁾ Der Dilatator pupillae des Menschen, ein Beitrag zur Anatomie und Physiologie der Iris musculatur. Habilitationsschrift. Tübingen, und Arch. f. Augenheilk. Bd. XXXVI. S. 319.

Epithel. Diejenigen aber, die bei enger Pupille, bei erschlafftem Dilator untersucht haben, konnten dessen muskulöse Natur so wie die Zugehörigkeit der länglichen Kerne zu dieser Muskellage constatiren.

Grunert's Darstellung fand in den seitdem erschienenen Mittheilungen im Allgemeinen keine Stütze. Alle Autoren geben der älteren Auffassung, welche das Epithel als zweischichtig darstellt, den Vorzug.

Einen Wendepunkt in der Entwicklung unserer Kenntnisse über diese Verhältnisse bezeichnet eine Arbeit von Retzius¹⁾. Hier findet nämlich zuerst die Auffassung Ausdruck, dass die Dilatatorschicht möglicherweise embryonal aus den in eigenartiger Weise umgewandelten Epithelzellen der Pars iridica des epithelialen Augenbechers hervorgegangen ist. Diese Auffassung hängt mit der Frage des Iris-epithels insofern innig zusammen, als auf Grund derselben eventuell die Einsichtigkeit jenes Epithels entwicklungsgeschichtlich erklärt werden könnte. Eine nähere Besprechung der Retzius'schen Arbeit soll an späterer Stelle folgen.

Diese von Retzius entwickelte Anschauung, welche zunächst weniger auf entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen, als vielmehr auf Betrachtung der Verhältnisse beim Erwachsenen begründet war, sollte bald ihre directe embryologische Bestätigung finden. 1899 erschien im Februarheft der *Annales d'oculistique* das Referat eines Vortrages von E. Grynfeldt, gehalten in der Sitzung vom 5. Sept. 1898 der *Académie des sciences*, über die Entwicklung des *Musculus dilatator* bei dem Kaninchen. Seine Untersuchungen führten ihn, in Uebereinstimmung mit den Anschauungen seines Lehrers Vialleton, unter dessen Leitung er arbeitete, zu der Ueberzeugung, dass der Dilator ein epithelialer Muskel sei, entstanden durch Transformation der epithelialen Zellen der secundären Augenblase. Während nämlich bei dem neugeborenen Kaninchen der Dilator ganz fehlt, und an der hinteren Fläche der Iris zwei Lagen epithelialer Zellen vorhanden sind, deren vordere pigmentirt ist, findet sich bei dem erwachsenen Kaninchen hinter dem Dilator nur eine einzige pigmentirte Epithelschicht, die innere oder retinale Lamelle darstellend. Die äussere hatte durch Transformation ihrer Zellen zur Bildung des Dilators geführt.

In der im Maiheft derselben Zeitschrift veröffentlichten Arbeit

¹⁾ Biologische Untersuchungen. Neue Folge V, 7. Zur Kenntniss vom Bau der Iris. 1893.

Grynfeldt's finden wir diese Ansicht auf die ganze Klasse der Säugethiere verallgemeinert. Den geschilderten Entwicklungsvorgang beobachtete er an der Katze, und besonders an der weissen Maus. Von der ersten Mittheilung weicht er nur insofern ab, als er jetzt an der hinteren, pigmentirten Fläche der Iris zwei Epithelschichten beschreibt: eine hintere vollkommene, entsprechend der inneren Lamelle der secundären Augenblase, und eine vordere unvollkommene, bestehend aus den nicht differenzirten Resten der vorderen muskelbildenden Lamelle. Da der Dilatator sich nur ungefähr bis zur Mitte des Sphinkters erstreckt, bewahren von hier ab auch die Zellen der vorderen Lamelle ihren primitiven epithelialen Charakter und biegen am Pupillarrande in die der hinteren Lamelle um. Merkwürdigerweise vermissen wir in der Grynfeldt'schen Arbeit eine Erwähnung der Mittheilung von Retzius; der Verfasser scheint es nicht zu wissen, dass die von ihm entwickelten Anschauungen in der Hauptsache schon von Retzius ausgesprochen worden sind.

Ueber denselben Gegenstand liegen noch die neuesten Arbeiten zweier skandinavischer Autoren vor. Widmark¹⁾, dessen Untersuchungen sich auf die Iris des erwachsenen Menschen beziehen, fand das Epithel hinter dem Dilatator, vom Pupillarrande bis zur Basis der Iris durchaus aus zwei Lagen bestehend. Der zweite Forscher, Heerfordt²⁾, stellt sich vollkommen auf die Grundlage der Retzius'schen Auffassung. Für ihn besteht die Dilatatorzelle aus zwei Theilen: einer contractilen Faser, und aus einem kernhaltigen Zelltheil, der, nach hinten gelegen, einen Theil der Epithelauskleidung der hinteren Fläche der Iris bildet. Im Laufe meiner Arbeit wird sich noch Gelegenheit bieten, auf die Mittheilungen dieses Forschers ausführlicher zurückzukommen.

Wie aus diesem kurzen Literaturberichte zu ersehen, ist die ausgebildete Iris Gegenstand mehrfacher und eingehender anatomischer und histologischer Untersuchungen gewesen. Im Gegensatz hierzu ist der embryologische Weg verhältnissmässig wenig betreten worden und sind unsere Kenntnisse über die Entwicklung dieses Theiles des Auges in Betreff vieler Detailfragen noch immer, wie zur Zeit als Michel's Arbeit „Ueber Iris und Iritis“ in diesem Archiv erschien, „mehr als bescheiden zu nennen“. Zumeist

¹⁾ Om musculus dilatator pupillae. Hygiea 1900, Maj.

²⁾ Studien über den Musculus dilatator pupillae, sammt Angabe von gemeinschaftlichen Kennzeichen einiger Fälle epithelialer Musculatur. Anatomische Hefte. Bd. XIV. Heft 46. S. 487. 1900.

war es das Verhältniss zwischen dem Wachsthum der Iris und der Bildung der vorderen Kammer, sowie das Verhalten der Pupillarmembran, worauf sich die Aufmerksamkeit der Forscher richtete, während die feineren histologischen Verhältnisse der sich bildenden Iris und ihrer Schichten wenig Beachtung fanden. Allerdings ist die allerwichtigste Thatsache, die Betheiligung des Augenbeckers an der Bildung der Iris, wie wir sahen, festgestellt worden.

Es ist hier am Platze, an eine Stelle aus v. Ammon's Entwicklungsgeschichte des menschlichen Auges¹⁾ zu erinnern:

„Die Uvea entsteht durch Vorwachsen der pigmentösen Haut der Ciliarfortsätze, die sich von diesen aus, wenn die Iris sich zu bilden begonnen hat, auf die hintere Fläche der letzteren erstreckt. Das Wachsthum der Uvea geschieht gleichmässig, einförmig sich nach vorn schiebend, der Form der Iris folgend. Die Uvea ist eine selbständige Membran, die ihre eigenthümliche Entwicklung hat, wenn sie auch einen integrirenden Theil der Iris bildet. Es ist wünschenswerth, dass fortgesetzte Beobachtungen die Bildungsgeschichte der Uvea erläutern, namentlich das morphologische Fortschieben von den Ciliarfortsätzen auf die hintere Fläche der Iris bis zum Pupillarrand hin. Das kann ich aber zur Zeit bereits bestimmt aussagen, dass die fötale Uvealschicht eine *Membrana propria* ist, die erst im Verlauf der Iridogenese mit der Regenbogenhaut sich inniger vereinigt und mit ihr verschmilzt, eine Zeit lang aber selbständig besteht.“

So hat schon v. Ammon, wenn auch von einem anderen Standpunkt aus, die Beobachtung der Bildungsweise des hinteren Pigmentüberzuges der sich entwickelnden Iris für das wichtigste Problem der Irisentwicklung erkannt. Gleichwohl kann von einer wesentlichen Förderung unserer Kenntnisse darüber erst geraume Zeit später die Rede sein.

Eine solche bedeuten die, von v. Kolliker bestätigten Untersuchungen Kessler's²⁾, in denen zuerst der Nachweis geführt wird, dass die Zellenlage der Iris von Anfang an eine doppelblättrige ist und dass sie sich direct als Fortsetzung der Netzhaut und des Pigmentepithels derselben anlegt. Lieberkühn³⁾ gelangte zur nämlichen Zeit zu einem ähnlichen Ergebnisse.

Dadurch waren unsere heutigen Anschauungen der Irisentwicklung in ihren wichtigsten Grundlagen festgestellt. Die Iris besteht

¹⁾ Berlin 1858. S. 128—129.

²⁾ Untersuchungen über die Entwicklung des Auges, angestellt am Hühnchen und Triton. Dissert. Dorpat. 1871.

³⁾ Ueber das Auge des Wirbelthierembryo. Schriften d. Gesellsch. z. Beförderung d. ges. Naturwissenschaften z. Marburg. Bd. X. 5. Abth. Cassel 1872.

also, worin alle neueren Autoren übereinstimmen, entwicklungsge-
schichtlich aus zwei Hauptschichten von gänzlich verschiedener Her-
kunft. Die eine entsteht aus der Verlängerung des vorderen Augen-
blasenrandes und bildet den epithelialen Antheil der Iris, das spätere
Irispigment. Diesen Theil nennt Schwalbe *Pars epiblastica iridis*.
Der andere, bei Weitem beträchtlichere Antheil ist bindegewebiger
Herkunft und wird von demselben Autor als *Pars mesoblastica iridis*
bezeichnet. Die anfänglich sehr deutlich von einander abgegrenzten
Hauptschichten schliessen sich später in Folge gemeinschaftlichen
Wachstums eng einander an und bilden schliesslich, hauptsächlich
durch die Entwicklung der Musculatur der Iris, wie wir es später
sehen werden, ein nicht mehr zu trennendes organisches Ganzes.

Gegen das Ende des Fötallebens wird durch diffuse Pigmenta-
tion der Epithelschichten die Eruirung der Verhältnisse erschwert.
v. Kölliker¹⁾ fand jedoch auch noch bei dem neugeborenen Men-
schen in der Pigmentlage der Iris zwei Zellschichten, von denen
die eine, der Irissubstanz nähere, aus mehr polygonalen, die andere,
die Fortsetzung der *Pars ciliaris retinae* bildende aus länglichen, mehr
spindelförmigen Zellen bestehen soll.

Michel theilt in seiner oben erwähnten Abhandlung²⁾ auch
einige Beobachtungen über die Entwicklung der Iris mit. Demnach
besteht die hintere Begrenzung ungefähr bis zum Ende des siebenten
Monats aus zwei wohl unterscheidbaren Schichten. Nach hinten
liegt eine einfache, nur an ganz vereinzelter Stellen zwei- bis drei-
fache Lage von palissadenartig angeordneten Zellen, als *directe*, un-
unterbrochene Fortsetzung der Zellen der „*Pars ciliaris retinae*“. Vor
dieser Schicht liegt eine breite Pigmentlage, die in der Höhe des
peripheren Randes des Sphinkters constant einen Ausläufer („*Pig-
mentsporn*“) über denselben hinaussendet. Kleinere, sich zwischen
die Bündel des Sphinkters drängende Pigmentausläufer sind auch
an anderen Stellen hinter dem Sphinkter vorhanden. Michel fasst
aber diese vordere Lage, die der zweiten Epithelzellschicht der
Autoren entsprechen würde, nicht als eine Reihe von Epithelzellen
auf, sondern lässt sie nur aus dicht zusammengehäuften Pigment-
körnern bestehen, deren Lage sich gegen das Irisstroma durch ein
feines Häutchen abgrenzt, das entweder gar nicht oder nur spärlich
mit ovalen Kernen besetzt ist. Von diesem Zeitpunkt an beginnt

¹⁾ Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. Leipzig
1879. II. Auflage. S. 678.

²⁾ Loc. cit. S. 196.

auch die hintere Schicht pigmentirt zu werden, so dass gegen den achten Monat des embryonalen Lebens zwei noch deutlich getrennte Pigmentlagen vorhanden sind. Allmählich verwischt sich jedoch der Unterschied zwischen den zwei Lagen, die nun zur einheitlichen, breiten Pigmentschicht des Erwachsenen verschmelzen. Bei dem Neugeborenen hat die Pigmentirung noch nicht ihren späteren Grad erreicht. Die Begrenzungsmembran vor dem Pigment entbehrt beim Neugeborenen vollkommen der Muskelelemente und lässt nur mehr oder weniger rundliche Kerne erkennen; nach der Geburt scheinen aber glatte Muskelzellen mit stäbchenförmigen Kernen in ihr aufzutreten, doch spricht sich Michel über dieselben und über die Gegenwart eines Dilators sehr reservirt aus.

Die Veränderungen, welche die embryonale Iris in Verbindung mit der Entwicklung des Dilators durchmacht, fanden erst in neuester Zeit wieder eine eingehendere Würdigung in einer Arbeit Heerfordt's. Die Untersuchungen dieses Autors beziehen sich auf drei menschliche Föten, mit ungefähr vierwöchentlichen Altersunterschieden, deren jüngster der 20. bis 24. Woche des embryonalen Lebens angehörte. Ueber die Vorgänge, welche Heerfordt bei der Entwicklung des Dilators beobachtet hat, werde ich erst an einer späteren Stelle berichten, wo zugleich die von ihm beschriebenen allgemeinen Schlüsse discutirt werden sollen, die durch meine eigenen entsprechenden Beobachtungen in mancher Richtung eine Ergänzung erfahren.

Die übrigen Angaben, die ich noch vorgefunden habe, sind kaum geeignet, über das Verhalten der embryonalen Iris in den verschiedenen Entwicklungsperioden ein klares Bild zu geben.

Eigene Beobachtungen.

Die Spärlichkeit entwicklungsgeschichtlicher Beobachtungen bezüglich der menschlichen Iris rechtfertigt eine ausführliche Darstellung meiner eigenen Untersuchungen, um so mehr, als das Material, das mir zur Verfügung stand, in Anbetracht seiner nicht leichten Zugänglichkeit schon als ganz ansehnlich gelten muss und jedenfalls in Bezug auf einige Fragen als ziemlich erschöpfend bezeichnet werden kann.

Zur Untersuchung kamen die Bulbi von 15 Embryonen verschiedener Altersperioden, deren jüngster 10 cm mass. Ausserdem standen mir sechs Augen neugeborener Kinder zur Verfügung.

Als Fixationsflüssigkeiten dienten: Formalin (10%), Zenker'sche, Flemming'sche Flüssigkeit und Tellyesniczky'sche Lösung. Letztere, bestehend aus einer 3% Kaliumbichromatlösung, der man vor dem Gebrauch auf je 100 Theile 5 cem Eisessig zusetzt, hat sich als Fixationsflüssigkeit embryonaler Gewebe vorzüglich bewährt. Mit Ausnahme eines einzigen Objectes, aus welchem eine Paraffinschnittserie angefertigt wurde, wurden sämtliche Augen in Celloidin eingebettet. Die Depigmentirung wurde nach der Methode von Alfieri¹⁾ ausgeführt, daneben wurde auch ab und zu Wasserstoffsuperoxyd und Chlorwasser angewendet. Zur Kernfärbung diente hauptsächlich Mayer'sches Hämalan, zum Nachfärben Pikrofuchsin nach van Gieson; nebenbei wurde noch angewendet die Färbung mit Alauncarmin und Rubin S., von Retzius für das Glaskörpergewebe empfohlen.

Ich lasse hier zunächst eine Beschreibung der an den einzelnen Embryonen gewonnenen hauptsächlichsten Befunde folgen.

1. An den verticalen Durchschnitten durch das Auge eines 10 cm langen Embryo (Fig. 1) erkennt man, dass von einer Iris noch kaum die Rede sein kann. Der vordere Rand des Augenbechers erstreckt sich nur um ein Geringes, in der Form einer kleinen Falte, an der hinteren Wand der Pupillarmembran über die Gegend des späteren Corpus ciliare hinaus. Untersucht man die beiden epithelialen Blätter des secundären Augenbechers von der Ora serrata her, so findet man das äussere Pigmentblatt von dieser Stelle an beträchtlich verdickt. Dasselbe lässt eine geringe Faltenbildung erkennen, als erste Spur der späteren Proc. ciliares, während das innere Blatt sich an dieser Faltenbildung nur mässig betheiligt. Trotzdem kommt es zwischen den beiden Blättern nicht zu einer Hohlraumbildung, indem die Zellen des hinteren Blattes durch wechselnde Höhe die Faltenhöhlen ausfüllen. Gegen den freien Rand des Augenbechers hin wird der Verlauf der beiden Blätter wieder ein gestreckter. Dieser gestreckte Theil entspricht wohl dem späteren Irisepithel, das von dieser Stelle her theils durch selbständiges Wachsthum, theils durch Verschiebung von Seiten des wuchernden Ciliarepithels, sich längs der vorderen Linsenfläche weiter entwickeln wird. Die genauere Untersuchung dieses kurzen, gestreckten Antheiles der Epithelfalte, also der späteren Pars iridica retinae, ergibt nun folgende Verhältnisse:

Das hintere oder innere Blatt besteht aus einer einfachen, stellenweise vielleicht doppelten Lage ziemlich regelmässig pflasterartig angeordneter Zellen, mit relativ grossem, ovalem Kern, der die Zelle beinahe vollständig ausfüllt. Ein ganz anderes Bild zeigt das vordere, äussere Blatt. Es besteht aus hohen, cylinderförmigen Zellen, zumeist ebenfalls einschichtig, stellenweise aber auch den Eindruck eines mehrschichtigen (wahrscheinlich nur mehrzeiligen) Epithels hervorrufend. Dieses Epithel ist mindestens um das Doppelte breiter als das innere Blatt, die ovalen Kerne füllen den Zellleib bei Weitem nicht aus, sondern liegen in dem äusseren, der Pupillarmembran zugewandten Abtheilung der Zelle. Das Epithel ist von dem

¹⁾ Un nuovo metodo per la depigmentazione dei tessuti. *Monitore zool. italiano*. VIII. Anno. p. 57.

davorliegenden, aus spindelförmigen Zellen bestehenden Bindegewebe (Anlage des späteren Stroma iridis) sehr scharf abgegrenzt, und die Schärfe dieser Abgrenzung wird noch gesteigert dadurch, dass Capillaren zwischen beiden verlaufen. Dieses hohe äussere Epithel erreicht den freien Rand, d. h. die Umbiegungsstelle des Augenbeckers nicht, sondern hört schon unmittelbar davor auf, und es macht den Eindruck, als ob das innere, niedrigere Epithel durch seine Umkrümmung die Umbiegungsstelle bildete. Der Uebergang dieses niedrigeren Umbiegungstheiles in das äussere, höhere Epithel ist ein plötzlicher. Besser noch als aus der Beschreibung, kann man sich aus der beigelegten Abbildung (Fig. 1) eine Vorstellung machen, wie hierdurch an der Umbiegungsstelle zwischen den beiden Blättern ein kleiner Hohlraum entstehen muss. Derselbe ist hier von ovalem Durchschnitte.

Dieser, auch bei älteren Föten auffindbare Hohlraum an der Umschlagestelle ist, so viel ich sehe, bisher nicht beschrieben. Auch kenne ich keine halbwegs entsprechende Zeichnung. Da ich nun bis zu einer ziemlich späten Zeit des embryonalen Lebens diesen Hohlraum in wechselnder Grösse an sämtlichen Präparaten constatiren konnte, wodurch ein Kunstproduct ausgeschlossen erscheint, muss ich die Gegenwart desselben als eine normale Erscheinung betrachten, ohne jedoch für die verspätete Verklebung der beiden Epithellagen an dieser Stelle eine befriedigende Erklärung geben zu können. Ich möchte den Hohlraum als Ringsinus der embryonalen Iris bezeichnen¹⁾.

Eine wichtige Erscheinung findet sich bei der Untersuchung des äusseren Blattes, dicht bei der Umbiegungsstelle. Genau an dem Punkte, wo das umgekrümmte, niedrige, innere Epithel in das hohe, äussere hinübergeht, erkennt man innerhalb des Epithels an einer umschriebenen Stelle eine sehr geringfügige Anhäufung unregelmässig gelagerter Kerne, die das Epithel in zwei Lagen fast ganz ausfüllen. Diese an und für sich unscheinbare Zellvermehrung bildet, wie die Zurückverfolgung späterer Stadien zeigt, die erste Anlage des Musculus sphincter iridis, der sich als epithelialer Muskel von diesem Punkte des Irisepithels aus bildet.

Die Untersuchung der depigmentirten Schnitte wird durch diejenige

¹⁾ Man findet denselben von verschiedener Breite. Von einem eigentlichen Ringsinus kann nur in jenen Fällen nicht gesprochen werden, wo die beiden Blätter vielleicht als Kunstproduct in weiterer Ausdehnung von einander abgehoben sind. (So an einer Abbildung Angelucci's [Ueber Entwicklung und Bau des vorderen Uvealtractus der Vertebraten. Arch. f. mikr. Anatomie. XIX. Bd. Taf. VIII, Fig. 24], von einem vier Monate alten menschlichen Embryo.) Es ist von Interesse, dass in solchen Fällen das innere, abgehobene Blatt beträchtlich verdünnt erscheint, aus platten Zellen besteht, deren Kerne quer liegen. Beides lässt sich ungezwungen auf mechanische Verhältnisse zurückführen.

der pigmenthaltigen ergänzt. Das innere Blatt entbehrt vollkommen des Pigmentes, während das äussere zu dieser Zeit damit schon so vollgepfropft erscheint, dass von Zellcontouren nichts mehr wahrzunehmen ist. Die Pigmentirung erstreckt sich unter allmählicher Abnahme über die Umbiegungsstelle noch ein klein wenig auf das innere Blatt, wo es jedoch bald aufhört¹⁾.

2. Der nächste, nur um wenig ältere Embryo (10,2 cm Gesamtlänge) ist trotz des geringen Altersunterschiedes beträchtlich entwickelter als der zuerst beschriebene. Bindegewebiger wie epithelialer Antheil der Iris erscheinen hier länger. Der die vorhin nur angedeutete Corona ciliaris bedeckende Netzhautantheil zeigt schon einen Fortschritt in der Fältelung, an der nun auch das innere, retinale Blatt theilnimmt. In die zwischen den Falten entstehenden Thäler sendet das Bindegewebe des Corpus ciliare zapfenförmige Fortsätze. In Folge dieser Faltenbildung erscheint der ciliare Theil der Netzhaut gleichmässig verdünnt. An der nun schon ausgesprochenen Irisanlage zeigen die beiden Blätter der secundären Augenblase, was die zelligen Elemente betrifft, dieselbe Zusammensetzung, wie bei dem vorhergehenden Embryo.

Die hintere Wand des hier ovalen Ringsinus liegt an sämtlichen Präparaten der Linsenkapsel auf.

An der Stelle, wo in dem früheren Präparate die als erste Anlage des Musculus sphincter iridis gedeutete dichtere Anordnung der Kerne beschrieben wurde, sieht man die Zellen vermehrt. In Folge dessen tritt diese Stelle in Form eines kurzen, flächenhaft über das Irisepithel, in der Richtung nach dem Ciliarkörper hinstrebenden, umschriebenen, lamellenartigen Fortsatzes hervor (Fig. 2). Der Fortsatz ist gegen das übrige Pigmentblatt durch eine helle Furche abgegrenzt. Derselbe erscheint als directe Fortsetzung des an der Umbiegungsstelle nach aussen gekrümmten inneren Blattes. Die Zellen des äusseren Blattes werden unter der Sphinkteranlage allmählich niedriger, wobei ihre Kerne dicht am Saume des Ringsinus liegen, während sie weiter nach der Peripherie hin mehr in der Mitte der Zelle liegen. Auf tangentialen Schnitten desselben Objectes findet man schon jetzt die Sphinkteranlage aus länglichen Zellen bestehend.

An nicht entfärbten Schnitten sieht man das Pigment, wie bei dem vorher beschriebenen Embryo, gleich nach der Umschlagestelle an der inneren Lamelle allmählich abnehmen.

3. Bei dem 14 cm langen Embryo ist ausser dem Längenwachsthum der ganzen Irisanlage auch ihre Breitenzunahme auffallend. Während noch in dem vorhergehenden Stadium die Irisanlage zum überwiegenden Theil durch das Epithel gebildet wurde, betheiligt sich hier auch schon das Binde-

¹⁾ Wie ich aus einer 1876 erschienenen Dissertation Würzburg's (Zur Entwicklungsgeschichte des Säugethierauges) ersehe, scheint Schenk der erste gewesen zu sein, der die eigenthümliche Verschiebung des Pigments der Iris erwähnt (Lehrb. der Embryol. Wien 1874. S. 44). Nach diesem Autor breitet sich die Pigmentirung der vorderen Schicht allmählich gegen den Pupillarrand aus und setzt sich von hier, die Umstülpungsstelle überschreitend, nach und nach auf die hintere Schicht fort.

gewebe beträchtlich am Aufbau dieses Organtheiles. Die Fortsetzung des retinalen Blattes besteht auch hier aus einer Lage Epithelzellen, mit den Kernen dem Augeninneren zu gelagert. Die Umschlagestelle umschliesst einen ovalen Ringsinus und wird durch die niedrigen Zellen des Augenblasenrandes gebildet, welche als directe Fortsetzung der kernhaltigen Zelltheile der inneren, retinalen Lamelle erscheinen. Auch hier gewinnt man den Eindruck, dass der Uebergang der beiden Blätter in einander nach aussen von der Umstülpung, im Gebiete der äusseren Lamelle stattfindet, indem sich die innere, retinale Lamelle erst nach vollzogener Umbiegung in Sphinkteranlage und Pigmentepithel fortsetzt. Die Sphinkteranlage zeigt keinen wesentlichen Fortschritt; er bildet auf diesen Schnitten einen noch immer kurzen, lamellenartigen Fortsatz, der sich ebenso verhält, wie auf dem vorhergehenden Stadium, und dicht mit Kernen besetzt ist. Die Zellen der Pigmentlage sind zwei bis drei Mal so hoch als die des inneren Blattes. Die Kerne derselben sind in der Mitte der Lamelle in mehrere Reihen geordnet; in der Gegend des Corpus ciliare erscheinen sie einreihig, im äusseren Pole der Zellen. Zwischen Stroma und Pigmentepithel sind kleine Blutgefässe sichtbar. Die äussere Fläche des Pigmentepithels zeigt mehrere concentrische Falten. Das Pigment greift nur auf die der Umschlagestelle zunächst liegenden niedrigen Zellen der inneren Lamelle über; die hohen Zellen bleiben davon noch frei.

Besonders lehrreich sind tangentielle Durchschnitte. An einem solchen zeigt sich der Ringsinus als länglicher Spalt, dessen Wände durch die verdünnte innere und durch die äussere Lamelle gebildet werden. Gegen die Mitte des auf dem Schnitte befindlichen Irisantheiles, im Bereich der Sphinkteranlage zeigt sich die Pigmentlage verdünnt, die fehlende Breite wird durch die nun schon ausgesprochenen glatten Muskelzellen des Sphinkters ausgefüllt. Um den central gelegenen Kern ist im protoplasmatischen Theil dieser Zellen noch reichlich Pigment vorhanden, während dasselbe in den peripheren Zelltheilen, in welchen die Fibrillenbildung anhebt, schon geschwunden ist.

4. Bei dem 14,5 cm langen Embryo zeigt das Pigmentblatt als interessante Erscheinung den vorhin erwähnten concentrischen Falten entsprechend drei bis vier höckerartige Erhebungen. In die Ausbuchtungen zwischen denselben ragen Blutgefässe und zapfenförmige Fortsätze des Irisbindegewebes hinein. Dadurch gewinnt es hier ganz den Anschein, als ob die Bildung von Ciliarfortsätzen sich embryonal nicht ausschliesslich auf das Gebiet des Ciliarkörpers beschränkte, sondern auch im Bereich der primitiven Irisanlage vor sich ginge. Wir werden sehen, dass im Laufe der weiteren Entwicklung sich dann diese an der Irisanlage befindlichen Ciliarfalten immer mehr zurückziehen, während die epitheliale Auskleidung der Iris nur von dem der Umbiegungsstelle näher befindlichen, geraden Theil geliefert wird. Dem baldigen Rückwärtsweichen dieser Ciliarfalten der Irisanlage könnte als Analogon die von O. Schultze¹⁾

¹⁾ Ueber die bilaterale Symmetrie des menschlichen Auges und die Bedeutung der Ora serrata. Sitzungsberichte der Physikal.-med. Gesellschaft zu Würzburg. Jahrg. 1900.

beobachtete, gleichzeitig mit der Bildung des Orbiculus ciliaris einhergehende Zurückverlagerung der Ora serrata gegenüber gestellt werden. Es ist wahrscheinlich, dass das ungefähr zur selben Zeit sich vollziehende Zurückweichen dieser beiden so nahe bei einander liegenden Organtheile in irgend einem Zusammenhange steht.

Die Sphinkteranlage hat nunmehr auf dem Durchschnitt ein mehr kolbenartiges Aussehen und hebt sich ein wenig aus dem Niveau der Pigmentschicht hervor. Die Grenze zwischen beiden ist scharf. Die Pigmentation der inneren Lamelle setzt sich nun auch mit ein paar Körnern auf die hohen Zellen, die seitlich von der Umschlagestelle liegen, fort. Im Uebrigen finden wir die Verhältnisse unverändert.

5. Auch die nächsten, 16,8 und 17 cm langen Embryonen weisen keine wesentlichen Unterschiede auf. Das Pigmentblatt bildet an der Irisanlage drei bis vier ähnliche Falten, wie bei dem vorhin beschriebenen 14,5 cm langen Embryo. Die innere Lage schmiegt sich nun schon diesen Falten ebenfalls an. Die eigentliche, dicke Pigmentlage beginnt erst jenseits der Umbiegung der inneren Lamelle in die Sphinkteranlage und die niedrige Zellenlage des äusseren Blattes, am peripheren Ende des ovalen Ringsinus. Die Anordnung der Zellkerne zeigt keine Abweichung von den vorhin beschriebenen Stadien. Der Sphinkterkolben macht sich durch erhöhte Färbbarkeit ausserordentlich auffallend. Derselbe enthält mehrere Gruppen dicht angeordneter Zellkerne, von wenig Protoplasma umgeben, das im Vergleich zu dem der übrigen Pigmentlamelle nur schwach mit Pigmentkörnchen besetzt ist. Die Pigmentation der inneren Lamelle ist wenig vorgeschritten.

6. Der 19 cm lange Embryo ist in mehrfacher Hinsicht bemerkenswerth. Die bei den 14,5, 16,8 und 17 cm langen Embryonen beschriebene Faltenbildung der Pigmentlage ist hier am meisten entwickelt (Fig. 3). Es ist das letzte Stadium, bei welchem die Fortsätze noch im Gebiete der Irisanlage liegen; wie wir sehen werden, haben sich dieselben bei dem nächsten zur Beschreibung gelangenden Embryo (23 cm) schon aus dem Bereich derselben zurückgezogen.

Die retinale Lamelle setzt sich bei dem 19 cm langen Embryo nach der Umbiegung in die niedrigen Zellen der äusseren Lage und in die im Durchschnitte kolbenartige Sphinkterlamelle fort, welche letztere hier schon eine beträchtliche Grösse erreicht hat. Als neue, jedoch zunächst nur noch ganz individuelle Erscheinung hat sich hier zwischen beiden ungefähr bis zur Mitte der Muskeanlage vorgewuchertes Bindegewebe eingestellt. In der gegen den Pupillarrand liegenden Hälfte dagegen berühren sich Muskeanlage und Epithel ganz unvermittelt und können vereint in das retinale Blatt verfolgt werden. Die durch das Wachsthum des Sphinkterfortsatzes nach innen gedrängten niedrigen Zellen der äusseren Epithellamelle bilden den geraden Theil am pupillaren Ende der Irisanlage. Die weiter peripheriewärts liegenden, an der Faltenbildung beteiligten Zellen sind höher. Die intensive Pigmentation der äusseren Lamelle hört ungefähr der Mitte des Sphinkterfortsatzes entsprechend auf. Von hier an sind die niedrigen Zellen des äusseren Blattes sowie

die gesammte Sphinkteranlage und die Zellen der inneren Lamelle, insoweit sie die Wand des schmalen Ringsinus bilden, gleichmässig schwach pigmentirt. Dann aber verliert sich das Pigment vollständig.

7. In dem nächsten, vorgeschrittenen Stadium der Entwicklung, welches ich bei dem Embryo von 23 cm Gesamtlänge zu untersuchen Gelegenheit hatte, fand ich das Aussehen der Iris beträchtlich geändert. Hier haben wir schon eine wohlentwickelte, an die definitiven Verhältnisse erinnernde Irisanlage, die sich auf dem Durchschnitte als schmale Platte vor die Linse hinschiebt, wenn auch bei Weitem noch nicht in der Ausdehnung, wie im entwickelten Zustande. Das Stroma setzt sich nach dem vorderen Linsenpol hin in die Pupillarmembran fort; an ihrer hinteren Wand breitet sich als schön gestreckte Lage das doppelte Pigmentblatt aus, an der Umbiegungsstelle noch einen ausgesprochenen Ringsinus umfassend. Die am meisten auffallende Veränderung ist das Schmälerwerden der Pigmentlage. Dieselbe erscheint der ganzen Länge der Iris nach zu einer geraden Lamelle ausgezogen, ohne Spur einer Faltung, wodurch der Eindruck erweckt wird, als ob die Verlängerung der Irisanlage weniger durch Vermehrung ihrer Elemente, als vielmehr durch die nun vollendete Ausgleichung der Falten vor sich gegangen wäre. Das Pigmentblatt erscheint aus einer Zellenlage bestehend, die Kerne in gleicher Höhe, und in ziemlich gleichen Intervallen, in der Mitte der Zelle. Die vorhin noch an der Irisanlage befindlichen, von mir als Ciliarfortsätze gedeuteten Falten haben sich vollständig zurückgezogen, so dass die epitheliale Bedeckung der Iris nur mehr von dem der Umbiegungsstelle näher befindlichen geraden Theil geliefert zu werden scheint. Die Sphinkterplatte nimmt nunmehr etwa zwei Fünftel der Irisanlage ein, und ist dermassen in das Pigmentblatt eingebettet, dass sie sich über das Niveau desselben kaum noch erhebt. Am peripheren Rande des Sphinkters, der nun schon die für glatte Muskelzellen charakteristische Reaction bei der Färbung mit Pikro-Fuchsin nach van Gieson giebt, ist der von v. Michel sog. Pigmentsporn in Form eines kleinen pigmentirten leistenartigen Vorsprunges, der sich über den peripheren Rand der Sphinkteranlage erhebt, schon vorhanden. Die unterhalb des Sphinkters befindliche niedrigere Epithellage sendet stellenweise kleine Pigmentfortsätze in die Muskelanlage, von welcher sie hier noch kein Bindegewebe trennt. (Vgl. oben S. 472.) Am pupillaren Rande verschmelzen beide, Sphinkteranlage und niedriges Epithel, und biegen gemeinsam in die Zellen der retinalen Lamelle um, wobei sie mit dieser einen beträchtlichen Ringsinus von länglich-rundem Durchschnitte umschliessen. Die Pigmentation der inneren, retinalen Lamelle hat schon beträchtliche Fortschritte gemacht, und erstreckt sich von der Umschlagestelle bis etwas über die Hälfte derselben; sie ist eine ziemlich intensive, wenn auch schwächere als die der äusseren Lamelle.

8. Ganz ähnlich sind auch die Verhältnisse, die sich bei dem 24 cm langen Embryo vorfinden. Die Zellen der äusseren Reihe sind etwas höher als die der inneren. Die runden Kerne befinden sich in der Mitte der Zellen, nahezu in gleicher Höhe. Unter der Sphinkteranlage jedoch liegen die von wenig Protoplasma umgebenen Kerne gegen die innere Lamelle

hin verschoben. Der Sphinkterfortsatz nimmt die vordere Hälfte der Irisanlage ein und ist vom Stroma scharf abgegrenzt, an vielen Präparaten durch einen doppelten Contour (siehe Fig. 5). Es ist nicht unmöglich, dass dieser Contour ein Theil dessen ist, was v. Kölliker und Angelucci als *Membrana limitans primitiva* beschrieben haben. Die auffallend scharfe Abgrenzung der in die Pigmentlage eingesenkten Sphinkteranlage, die trotz ihres energischen Wachstums in das aus lockeren mesodermalen Zellen bestehende Stroma nicht eindringt, lässt uns hier unwillkürlich an das Vorhandensein einer solchen Membran denken. Bindegewebe ist noch nicht durchgewuchert. Die dicke Pigmentlage verschmälert sich, entsprechend der Breite der Sphinkterplatte pupillenwärts, so dass letztere nicht über das Niveau jener hervorrag (Fig. 4 und 5). Die Zellen der inneren Lamelle sind nunmehr beinahe bis zu den Ciliarfortsätzen mässig pigmentirt. Die Muskelzellen des Sphinkters enthalten nur noch stellenweise einzelne Pigmentkörner.

9. Die beiden nächsten Föten, von 25 und 26 cm Gesamtlänge, waren Zwillinge mit gleich entwickelten Iriden und lieferten hauptsächlich eine Bestätigung der vorhergehenden Befunde. Als neuer Befund ergibt sich blos Folgendes. Während in den früheren Stadien die äussere Oberfläche von Sphinkter und Epithel in einer Ebene lagen, ist hier der Muskel durch das stellenweise von der Peripherie aus hineinwuchernde Bindegewebe vom Epithel abgehoben, allein nur in seinem peripherischen Theil. Die unterhalb des Sphinkters befindlichen niedrigen Zellen des äusseren Blattes bilden in Folge dessen auch an nicht depigmentirten Präparaten eine zum Theil wohlcontourirte Lage. Die Trennung reicht jedoch nur bis gegen die Hälfte des Sphinkterfortsatzes. Sie bildet überdies nur einen individuellen Befund, der selbst bis zum Stadium des Neugeborenen ein schwankender bleibt. Der Ringsinus ist mit etwas ungleicher Oeffnung an sämmtlichen Präparaten vorhanden. Die Pigmentation ist kaum vorgeschritten.

10. Der Fötus von sechs Monaten (Längenmasse waren nicht vorhanden) ist besonders in Bezug auf das Wachsthum des Bindegewebes interessant. Die beiden Epithellamellen sind ungefähr gleich dick. Der Sphinkter hebt sich bedeutend aus der Pigmentlage heraus. Die Zellen derselben unterscheiden sich bezüglich ihrer Höhe nicht um Vieles von den unterhalb des Sphinkters liegenden. Die Umbiegungsstelle schliesst einen spaltförmigen Ringsinus ein. Als neue Erscheinung erkennt man, dass sich das Bindegewebe von aussen her in Zapfenform zwischen die Sphinkterbündel senkt, welche hierdurch in drei bis vier Abtheilungen gesondert werden. Die innere Lamelle erscheint nur schwach pigmentirt.

11. In der Folge gleicht sich der Höhenunterschied zwischen den Epithelzellen unter der Sphinkteranlage und der übrigen Pigmentlage, welcher während einer gewissen Zeit des embryonalen Lebens, wie wir gesehen haben, so bedeutend war, noch mehr aus, wodurch endlich ein nahezu gleich breiter Pigmentstreifen vom Ciliarrand bis zur Umbiegungsstelle zu Stande kommt. Diese Umwandlung ist bei den nächsten zwei Föten, von 31 und 33 cm Gesamtlänge, schon in bedeutendem Grade vorgeschritten. Immerhin sind auch hier noch die Zellen unter dem Sphinkter

merklich kleiner, ebenso auch ihre Kerne, welche nahe zu einander liegen, so dass dieser Theil der Pigmentlage immer noch etwas dünner ist. An den nach Alfieri behandelten Präparaten rufen die mit dem Depigmentierungsverfahren verbundenen Eingriffe nicht selten als Kunstproduct eine spaltförmige Trennungsmarke zwischen vorderer Sphinkterfläche und Irisstroma hervor, während der Sphinkter mit dem Epithel in fester Verbindung bleibt; hierdurch wird seine Zugehörigkeit zum Epithel noch deutlicher zur Ansicht gebracht. Die Umbiegung am Pupillarrande, an welcher Epithel und Muskel im Zusammenhang theilnehmen, ist hier noch unverändert. Der Ringsinus ist jedoch nur mehr durch einen ganz engen Spalt vertreten. Die Zellen der inneren Lamelle sind mit denen der äusseren von gleicher Höhe und führen der Höhenrichtung nach ovale Kerne. Die Pigmentation derselben ist mässig und erstreckt sich, allmählich abnehmend, bis zum Ciliarrand.

Von diesem Zeitpunkte an muss auch den Veränderungen, welche die äussere Lamelle ausserhalb der Sphinkterregion in Verbindung mit der Dilatatorentwicklung erleidet, besondere Aufmerksamkeit zugewendet werden. Denn nach Heerfordt sind nun bald die ersten Spuren der Anlage dieses Muskels nachweisbar. Meine Präparate zeigen darauf bezüglich Folgendes. Die runden Kerne der äusseren Zellreihe sind etwas unterhalb der Mitte der Zelle in einer Reihe untergebracht. Bei leichtem Drehen der Mikrometerschraube erscheint an der äusseren Zellgrenze eine ganz dünne, feinstreifige, etwas wellige Membran, welche als erste Spur der Grenzmembran gedeutet werden könnte. Offenbar handelt es sich hier um eine Art von cuticularer Umwandlung der ursprünglich basalen Zellenpole. Hierin erkennen wir die erste Spur der Bildung jener Schichten, die hier in Betracht kommen. Mehr lässt sich um diese Zeit noch nicht constatiren.

12. Der älteste von mir untersuchte Fötus hatte 38 cm Gesamtlänge. Die Pigmentlamelle ist schon merklich dünner als das retinale Blatt. Am Beginne des pupillaren Dritttheils zweigt sich von der Epithellage ein kleiner, aus einer geringen Anzahl von Zellen bestehender, auf dem Durchschnitte zapfenartiger Fortsatz ab, der in das Irisstroma hineinragt und dicht am peripheren Ende des Sphinkters sozusagen einen Grenzwall desselben bildet. Wir haben hier den Pigmentsporn Michel's vor uns. Das Pigmenblatt sendet noch in seinem unterhalb des Sphinkters gelegenen Abschnitt mehrere kurze Ausläufer zwischen dessen Bündel hinein und schlägt sich endlich vereint mit ihm in die innere Epithellage um. Hier zuerst vermisst man vollkommen den Spaltraum. Da der Ringsinus verschwunden ist, senkt sich das vordere Epithel und ebenso auch der damit zusammenhängende Wurzeltheil der Sphinkteranlage in die Concavität der Umbiegungsstelle zapfenartig hinein. So finden wir hier den inneren Rand des Sphinkters am Pupillarrande von zwei Pigmentlagen bedeckt. Die Pigmentation der inneren Lamelle nimmt bis zu den Ciliarfortsätzen stufenweise ab. Am ciliaren Theil des Pigmentblattes findet man, dass auf der dem Stroma zugewandten Seite der Zellen ein saumförmiges Randgebiet durch seine etwas hellere Pigmentation auffällt. Untersucht man aufmerksam die Grenzlinie der Zellen in diesem Gebiet, so erkennt man,

dass diese nicht regelmässig ist, sondern dass sich die einzelnen Zellen an dieser Stelle in ganz dünne faserige Fortsätze verlängern, die sich in schiefem Verlauf der Epithelgrenze halb und halb anlegen und sich dachziegelförmig decken. In den Zwischenräumen zwischen diesen riegelförmigen Fortsätzen sammeln sich Pigmentkörnchen an. Sie selber aber erscheinen an depigmentirten Präparaten als unmittelbare Fortsetzung der feingestreiften Grenzmembran, und weisen eine feine, den Fasern derselben parallele Fibrillation auf. Die Kerne der äusseren Lamelle sieht man an der Basis der Zellen in eine Reihe geordnet. Sie erscheinen hier und da radiär oval; die meisten Kerne sind jedoch noch rund. Die äussere, kernfreie Zone, woselbst sich die Zellgrenzen verwischt haben, erscheint in radiärer Richtung fein gestreift.

An tangentialen Durchschnitten findet man die Kerne der vorderen Lamelle von einer Lage von Faserquerschnitten bedeckt.

13. Die Untersuchung fötaler Augen wurde durch die Untersuchung der Verhältnisse an den Augen neugeborener Kinder ergänzt. Bei diesen ist die Musculatur der Iris im Grossen und Ganzen schon entwickelt. Von der des Erwachsenen unterscheidet sich die Iris des Neugeborenen vor Allem dadurch, dass der Sphinkter dem Epithel zumeist noch beinahe vollständig aufliegt; die die scharfe Trennung bewerkstellende Bindegewebslage ist also in der Hauptsache eine erst nach der Geburt erscheinende Bildung. Die Zugehörigkeit des Sphinkters zum Epithel kann auch hier noch constatirt werden, besonders dadurch, dass am Pupillarrande der Zusammenhang zwischen Muskel und Pigmentlage, und die Umbiegung beider in die innere Lamelle ganz unverändert vorhanden ist (Fig. 6). Der „Pigmentsporn“ umfasst noch immer den peripheren Rand des Sphinkters, denselben so zu sagen in Form einer Klammer festhaltend. Die als hintere Grenzmembran bekannte Schicht ist an mit Pikro-Fuchsin überfärbten Schnitten als ein auffallender rötlich gelber Streifen an der äusseren Oberfläche der Pigmentlage bemerkbar und kann längs des Pigmentsporns auf die äussere Oberfläche des peripherischen Sphinkterrandes verfolgt werden. Da es nun heute schon als feststehende Thatsache betrachtet werden kann, namentlich Dank den Untersuchungen Heerfordt's, welche auch in meinen Erfahrungen Bestätigung fanden, dass diese fibrilläre Membran die erste Anlage des Dilatator darstellt, welcher also gleichfalls epithelialen Ursprungs ist, liegt es nahe anzunehmen, dass die ebenfalls der vorderen muskelbildenden Lamelle entspringenden Pigmentfortsätze, welche aus Epithelzellen bestehend gefunden werden, zu Muskelementen sich umgestalten. An depigmentirten Präparaten findet man die zumeist in der Längsrichtung ovalen Kerne der äusseren Lage, welche hier nur mehr halb so dick erscheint als die früher um so vieles dünnere innere Lamelle, an der Basis der Zellen in einer Reihe angeordnet. Die gegen das Stroma liegenden Pole der Zellen haben sich zu einer fibrillären Lamelle umgestaltet. Diese Membran kann auch auf die Ausläufer der Epithellage verfolgt werden.

An Tangentialschnitten bildet die den Durchschnitten der Fibrillen entsprechende, aus Gruppen feinpunktirter Faserquerschnitte bestehende Lage einen fast continuirlichen Saum.

Meine Untersuchungen, durch die es mir gelungen ist, den Ursprung des *Musculus sphincter pupillae* des Menschen aus den epithelialen Zellen der Umbiegungsstelle der beiden Blätter der secundären Augenblase nachzuweisen, sind vollkommen unabhängig von den Aeusserungen Nussbaum's über denselben Gegenstand begonnen worden. In dem von ihm verfassten Capitel: „Entwicklungsgeschichte des menschlichen Auges“ im Handbuch der gesammten Augenheilkunde von Graefe und Saemisch (2. Aufl., Bd. II, S. 36) finden wir die summarische Aussage, „dass bei Vögeln und Säugethieren auch der *Musculus sphincter pupillae* und der *Musculus retractor lentis* der Fische aus der Augenblase entstehe“. Durch diese Aeusserung hat er sich zweifellos das Verdienst gesichert, als erster den epithelialen Ursprung dieser Muskeln festgestellt zu haben. Zur Illustration dieser auch von allgemein-histologischem Gesichtspunkte bedeutsamen Thatsache benützte er für ein frühes Stadium einen Durchschnitt durch das Auge einer zwei Tage alten, für die späteren Verhältnisse den durch die Iris einer zehn Tage alten weissen Maus. Dies letztere Stadium soll beim Menschen im fünften Schwangerschaftsmonat ausgebildet sein.

Ueber die Entwicklung der Musculatur der Iris besaßen wir vor dieser Angabe Nussbaum's nur wenige und ungenaue Aufzeichnungen. Abgesehen von einer kurzen, vielfach citirten Notiz in v. Kolliker's „Entwicklungsgeschichte“, lieferte zuerst Michel Daten in Bezug auf den Zeitpunkt des ersten Auftretens von Muskelfasern in der Iris. Kolliker's Bemerkung lautet folgendermassen: „Auf fallend waren an der Iris (bei einem fünfmonatlichen Embryo) querlaufende, pigmentirte Zellen, die doch kaum dem Sphinkter zugerechnet werden können.“ Michel¹⁾ zufolge haben dieselben isolirt vollkommen das charakteristische Aussehen glatter Muskelfaserzellen und entsprechen ihrem Baue und ihrer Anordnung nach der ersten Anlage des *Musculus sphincter iridis*. Die erste Anlage des im vierten Monate entstehenden Muskels bildet einen die ganze Iris einnehmenden geschlossenen Ring, dessen Breite allmählich zunimmt. Das erste Auftreten des Ciliartheiles der Iris fällt auf das Ende des sechsten Monates. Bei der ausgetragenen Frucht ist jedoch der Ciliartheil bedeutend breiter als der Sphinktertheil. Dies setzt wieder von Seiten des Ciliartheiles von der Zeit an, wo ein solcher überhaupt erkennbar ist, ein relativ rascheres Wachsthum voraus. Wie mächtig

¹⁾ Loc. cit. S. 200.

dieses Wachsthum ist, soll die ca. im siebenten Monate, ungefähr in der Mitte des ciliaren Theiles auftretende Falte der Iris (*Plica iridis*) beweisen. Michel fasst diese Falte als Analogon der Faltenbildung der Retina auf und führt dieselbe darauf zurück, dass dieser Theil rascher wächst als die übrigen Theile des Auges. Eine solche Irisfalte habe ich an keinem meiner, dem gleichen Stadium der Entwicklung entsprechenden Präparate beobachtet; es dürften also wohl aussergewöhnliche Umstände obgewaltet haben, die ihr Zustandekommen verursachten. Es ist vielleicht unnöthig zu erwähnen, dass diese von Michel beobachtete vorübergehende Erscheinung nichts gemein hat mit der oben beschriebenen Faltenbildung der epithelialen Irianlage in früheren Entwicklungsstadien. Auch kann ich auf Grund meiner Beobachtungen behaupten, dass von dem Zeitpunkt des ersten Auftretens der Irianlage ein sog. Ciliartheil, bezw. die primitive Anlage eines solchen schon vorhanden ist. Hingegen ist der Sphinktertheil eine relativ spätere, wenn auch an sich ebenfalls schon sehr frühe Bildung. Das Breitenverhältniss zwischen den beiden Theilen ist, abgesehen von kleinen Schwankungen, bis zur Geburt ein ziemlich gleichbleibendes.

Wie wir gesehen haben, kann also die genetische Zugehörigkeit des Sphincter iridis zum Epithel mit Leichtigkeit bewiesen werden. Dass die Bildungsweise dieses Muskels, deren Erkenntniss einen tiefen Einblick in die Genese der Iris und auch in die Histogenese der glatten Musculatur bedeutet, bis in die neueste Zeit unentdeckt geblieben ist, wird wohl dem Umstand zuzuschreiben sein, dass mit wenigen Ausnahmen stets nur ältere Föten und Neugeborene zur Untersuchung herangezogen wurden. Die Vorgänge bei der Entwicklung des Dilatators hingegen mussten aus einer Ursache verborgen bleiben, die auch beim Erwachsenen eine erfolgreiche Erforschung der hinteren Irisschichten so lange hintanhalt: nämlich in Folge der Gegenwart des Pigmentes. Gute Depigmentierungsmethoden haben nun dieses Hinderniss aus dem Wege geräumt, und schon haben einzelne Autoren mittels embryologischer Untersuchungen den epithelialen Ursprung des Dilatators nachzuweisen vermocht.

Aber schon bevor dieser Nachweis direct embryologisch geführt werden konnte, wurde von Retzius blos auf Grund der Analyse der Verhältnisse in der Iris Erwachsener in Bezug auf den Dilator diese Ansicht ausgesprochen.

Retzius, dem wir eine gründliche Beschreibung der strittigen Schichten verdanken, äussert sich an einer Stelle über die Begrenzungs-

membran der Kanincheniris folgendermassen: „Trotzdem die contractilen Elemente von gewöhnlichen glatten Muskelfasern in mehr als einer Hinsicht verschieden und histologisch nicht leicht verständlich sind, ist es nicht unmöglich, dass diese Membran dennoch muskulöser Natur ist.“ Die von ihm zuerst in der Grenzmembran gefundenen Nervenendigungen sprechen sehr zu Gunsten dieser Annahme. „Bestätigt sich aber diese Annahme, so wären die der fibrillären Lamelle hinten anliegenden, häufig von Pigment umgebenen länglich-ovalen Kerne, die der vorderen Retinalschicht entsprechen, als die Kerne der fraglichen Muskelemente zu betrachten. Aufgabe der Entwicklungsgeschichte wäre es, das Entstehen dieser fibrillären Bündel zu erklären, i. e. zu beweisen, dass die Zellen die contractilen Elemente aus ihrem Protoplasma hervorgebracht haben.“

Hiernach muss anerkannt werden, dass Retzius schon im Jahre 1893 es aussprach, dass die Entwicklung des Dilatators mit der Epithelschicht in Zusammenhang gebracht werden könnte.

Von dieser Ansicht verschieden ist die Auffassung Grunert's¹⁾, nach welcher das embryonale vordere Zellenlager des hinteren Epithels im Laufe der Entwicklung eine regressive Metamorphose durchgemacht hat, und beim Erwachsenen nur stellenweise zwischen Dilator und hinterer Zellenlage aufzufinden ist.

Später fand Retzius²⁾ nochmals Gelegenheit, sich über den Dilator zu äussern und die Möglichkeit zu betonen, dass dieser Muskel aus einer Umwandlung der vorderen Lage des Pigmentepithels hervorgeht; seien doch auch sonst Fälle bekannt, dass Epithelzellen Muskelzellen erzeugen.

Aehnlich äusserte sich auch Vialleton³⁾. Die 1899 aus seinem Institute hervorgegangene Arbeit Grynfeldt's⁴⁾ enthält die ersten, besonders am Kaninchen vorgenommenen entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen über den sog. Dilator. Nach der Ansicht Grynfeldt's entwickelt sich der Dilator aus den vorderen Polen der epithelialen Zellen der vorderen Retinalschicht. Der hintere Pol der Zelle bewahrt seinen epithelialen Charakter und bildet einen Theil der Pigmentlage der Iris. Der zum Dilator gewordene Theil bildet hingegen eine kernlose fibrilläre Lamelle (membrane dilatatrice). Die Entwicklung des Dilators beginnt bei dem Kaninchen erst 14 Tage nach der Geburt.

¹⁾ Loc. cit. S. 23.

²⁾ Hygiea. December 1899. Verhandl.

³⁾ Sur le muscle dilatateur de la pupille chez l'homme. Archives d'Anatomie microscop. T. I. Fasc. III. 1897.

⁴⁾ Loc. cit.

Die ausführliche und zureichende embryologische Begründung dieser Ansicht ist erst in allerletzter Zeit von Heerfordt erbracht worden. Die eingehenden Untersuchungen dieses Autors, die unabhängig von denjenigen der französischen Forscher unternommen worden waren, haben in dieser Hinsicht zu folgenden Resultaten geführt. Die Umbildung der vorderen epithelialen Schicht in Muskelzellen geschieht um die 24. bis 30. Woche der Schwangerschaft. Als erstes Zeichen derselben erkennt man das Verschmelzen der dem Irisstroma zugekehrten Zellenenden, aus denen sich der Kern schon früher zurückgezogen hat, zu einer diffus pigmentirten Lamelle, welche später radiär fibrillirt erscheint und der Bruch'schen Membran entspricht. Diese Lamelle bewahrt ihren Zusammenhang mit den kernhaltigen Zelltheilen auch später, zu einer Zeit, wo sich ihre Fibrillen schon in abgegrenzte Bündel, d. h. in muskulöse Fasern gesammelt haben, während die Kerne in radiärer Richtung oval geworden sind.

Diese Darstellung der Vorgänge bei der Entwicklung des Musculus dilatator pupillae des Menschen kann ich auf Grund meiner Beobachtungen, wie schon oben bei der Beschreibung der einzelnen Phasen der Entwicklung mitgetheilt wurde, vollinhaltlich bestätigen.

Im Erwachsenen bildet nach Heerfordt je ein kernhaltiger „epithelialer“ Zelltheil im Verein mit einer contractilen Faser eine typische „epitheliale glatte Muskelzelle“.

Im Anschluss an seine Arbeit über den Dilator behandelt Heerfordt in einem besonderen Capitel, zum Theil auf Grund eigener Untersuchungen, mehrere Fälle epithelialer Musculatur, und hebt zuletzt die für sämtliche untersuchten Muskeln geltenden gemeinschaftlichen Kennzeichen hervor. Bekanntlich verdankt der Begriff „epitheliale glatte Muskelzelle“ dem Umstande sein Entstehen, dass an mehreren Stellen ein derartiges Verhalten der glatten Muskelzellen beobachtet wurde, dass sie sich unmittelbar an die basale Fläche von Epithelzellen anschlossen.

Die erste Beobachtung darüber stammt von v. Kölliker¹⁾ und betrifft die Muskelzellen der Schweissdrüsen. Die Gebrüder Hertwig²⁾ wiesen dann das ausgebreitete epitheliale Muskelsystem der Actinien genau nach und theilten dasselbe auf Grund seines Baues und seiner Anordnung in vier verschiedene Formen. Später sind noch etliche

¹⁾ Mikroskop. Anatomie. 1850. S. 160 u. Handbuch d. Gewebelehre. 1889.

²⁾ Jenaische Zeitschrift f. Medicin u. Naturwissenschaft. XIII. u. XIV. Bd. 1879—1880.

weitere Fundorte von glatten Muskelzellen ektodermaler und entodermaler Abkunft bekannt geworden.

Ausser dem histologischen Nachweis des innigen Zusammenhanges zwischen dem Epithel und dem ihm aufliegenden Muskel wurde durch v. Kölliker und Ranvier¹⁾ auch der entwicklungsgeschichtliche Beweis für deren Zusammengehörigkeit erbracht.

Die Begriffe waren also schon vorhanden. Heerfordt gebührt das Verdienst, dieselben auf den Dilatator übertragen und durch eigene Untersuchungen bekräftigt zu haben.

Die gemeinschaftlichen Kennzeichen, von deren Vorhandensein Heerfordt den epithelialen Charakter eines Muskels abhängig macht, sind nun folgende:

Der epitheliale Muskel besteht aus „epithelialen glatten Muskelzellen“, d. h. aus Zellen, die je aus einer contractilen Faser und aus einem an deren Seite in einen Haufen „epithelialen“ Protoplasmas gebetteten Kern zusammengesetzt sind. Die Zellkerne sind oval, ziemlich gross und plump („epithelial“), im Gegensatz zu den mehr schlanken, meistens stabförmigen Kernen der gewöhnlichen mesodermalen Muskelzellen. Das Muskelgewebe besteht stets aus einer einfachen Schicht von Zellen; dieselben sind so beschaffen, dass alle „epithelialen“ (kernhaltigen) Theile der Muskelzelle nach aussen, gegen das Epithel der Oberfläche gekehrt sind, während die contractilen Fasern eine besondere Schicht nach der anderen Seite bilden. Die Verstärkung einer solchen epithelialen Musculatur wird nicht durch Vermehrung der Schichten der glatten Muskelzellen, sondern durch Faltenbildung und dadurch bedingte Oberflächenvergrösserung der stets einschichtig bleibenden Muskellage bedingt. Die Falten sind stets mit der Längenrichtung der Fasern parallel. Sie entwickeln sich entweder durch Einfaltung in das darunter liegende Bindegewebe (Actinien, Dilatator pupillae des Seehundes), wobei nur der Muskel an der Faltenbildung theiligt ist, oder nach aussen, gegen die Oberfläche zu, in der Weise, dass alle Schichten der Oberfläche des Organs gefaltet werden (die radiären Structurfalten der Hinterfläche der Iris). Wenn der Muskel besonders verstärkt werden soll, können die glatten Muskelzellen ihre ursprüngliche Lage unmittelbar unter dem Epithel der Oberfläche verlassen und wandern dann als Bündel (Röhren) von Fasern in das darunter liegende Bindegewebe (Actinien, Musculus dilatator pupillae des Seehundes).

Ich habe hier die Hauptpunkte, in welche Heerfordt die bei dem Baue der epithelialen Muskeln geltenden Gesetzmässigkeiten zusammenfasst, ausführlich reproducirt, um denselben den Sphinkter entgegenzuhalten, der mit keinem der erwähnten Punkte in Einklang zu bringen ist. Und doch ist auch der Sphinkter ein epithelialer

¹⁾ Sur la mécanique de la sécrétion. Journ. de micrographie, 1887 u. Traité technique d'histologie. 2. éd. 1889. S. 689.

Muskel, wie es aus Nussbaum's Aeusserungen über die Säugethier- und Vogeliris, und aus meinen eigenen entwicklungsgeschichtlichen Beobachtungen am Menschen hervorgeht. Der Irrthum Heerfordt's erklärt sich daraus, dass dieser Forscher es nicht ahnen konnte, dass der Sphinkter aus dem Epithel entsteht; er hält ihn für einen mesodermalen Muskel und stellt ihn sogar als Beispiel eines typisch mesodermalen Muskels dem „epithelialen“ Dilator gegenüber. Haben nun, wie es doch kaum zu bezweifeln ist, die Heerfordt'schen Kennzeichen für die bis jetzt gekannten Fälle von epithelialen Muskeln allgemeine Gültigkeit, so muss ich diesen gegenüber den Sphinkter als den Vertreter eines zweiten Typus aus dem Epithel entstehender Muskeln betrachten. Hieraus ergibt sich zunächst, dass auf Grundlage der histologischen Beschaffenheit die Unterscheidung zwischen epithelialer und mesodermaler glatter Muskelzelle im Sinne der Heerfordt'schen Auffassung nicht durchführbar, d. h. die genetische Zugehörigkeit nicht zu entscheiden ist. Aber auch der weiter ausgreifende Gedanke lässt sich nicht mehr zurückweisen, dass es vielleicht möglich sein wird, noch manche andere glatte Muskelelemente, auch solche, die im ausgebildeten Stadium weder mit dem Epithel in unmittelbarer Verbindung stehen, noch durch ihre Structur (der bisherigen Auffassung gemäss) auf einen epithelialen Ursprung hinweisen, auf dem Wege embryologischer Forschung auf einen epithelialen Ursprung zurückzuführen.

Eine noch immer unerledigte Frage ist, welchem Muskelsystem die frei im Irisstroma liegenden Fasern, die sogenannten Speichenbündel, zugerechnet werden sollen: dem radiären, oder dem circulären. Die erste Beschreibung dieser Fasern gab v. Kölliker bereits 1849 und liess sie im Sphinkter inseriren. Diese Ansicht schien von den meisten Autoren als die richtige anerkannt zu werden. Erst in neuester Zeit trat die Angelegenheit dieser Muskelfaser wieder in den Vordergrund, als Vialleton und Grynfeldt das Vorhandensein solcher Muskelelemente völlig leugneten, während Grunert und später auch Heerfordt dieselben auffanden und dem Sphinkter zurechneten. Die Gründe, welche die beiden letzteren Forscher zu dieser Annahme leiteten, waren verschiedene. Grunert betrachtete sie als die Insertionsfasern des Sphinkters, da sie sich mit diesem zugleich contrahiren. Heerfordt liess sich ausserdem hauptsächlich durch die, den ziemlich langen, dünnen Bündeln aufliegenden stabförmigen, seiner Meinung nach mesodermalen Kerne zu dieser Annahme bewegen. Hingegen hat Rioichi Miyake, der speciell diese Ver-

bindungsfasern zum Gegenstand seiner Untersuchungen machte¹⁾, dieselben wieder den Muskelfasern der Bruch'schen Membran zugewiesen. Er fand diese sog. Speichenbündel in ihrem Ursprunge stets in innigem Zusammenhange mit den Muskelfasern des Dilatators, während die Verschmelzung mit den circulären Fasern nicht überall beobachtet werden konnte. Eine Ausnahme bilden diejenigen radiären Bündel, welche am peripheren Randgebiete des Sphinkters eintreten. Besonders deutlich findet man dies nach der Beschreibung Grunert's und Heerfordt's in der Iris des Menschen, während Miyake dieselben vom Pferde abbildet. Ein dem Spannungszustand des Sphinkters paralleles Strafferwerden dieser Bündel hat Miyake nicht beobachtet.

Auf die Thatsache hinweisend, dass der Zusammenhang der Speichenbündel mit den radiär verlaufenden Fasern ausnahmslos nachgewiesen werden kann, während ein solcher zwischen ihnen und den circulär verlaufenden Fasern nicht überall vorhanden ist, hat Miyake die in Frage stehenden Muskelfasern dem Dilator zugerechnet und sämtliche radiär verlaufenden Muskelbündel als ein geschlossenes Muskelsystem dem Sphinkter gegenübergestellt.

Dass diese Fasern frei im Bindegewebe liegen, steht dem epithelialen Ursprunge des Dilatators nicht im Wege, sind doch mehrere solche Fälle gekannt, wo typische Epithelmuskeln sich von ihrem Entstehungsort entfernen und zwar nicht nur bei den niederen Metazoenklassen, sondern auch bei den Wirbelthieren (Heerfordt). Als den schlagendsten Beweis hierfür kann man ja nun auch den Sphinkter anführen, bei welchem nicht etwa nur vereinzelte Fasern, sondern der Muskel in seiner Gesamtheit im Laufe der Entwicklung vollständig vom Epithel abgeschnitten wird. Auf Grund dessen kann ich auch schon jetzt eines der Bedenken, die Widmark bezüglich der epithelialen Abstammung des Dilatators hegt, dass sich nämlich dieser Muskel dort, wo er ins Corpus ciliare eindringt, mit Kernen versehen, vom Epithel entfernt zeigt, als nicht von Belang bezeichnen.

Im Uebrigen ist es mir gelungen, worauf ich schon bei der Beschreibung der einzelnen entwicklungsgeschichtlichen Stadien kurz hinwies, die in Frage stehenden Speichenbündel genetisch auf das äussere Pigmentblatt zurückzuführen. Bei dem Fötus liegen dort, wo beim Erwachsenen die Verbindungsfasern angetroffen werden, dem Pigmentblatt angehörende kürzere und längere Pigmentfortsätze, die zuerst Michel beschrieb. Der grösste dieser Fortsätze, der Pig-

¹⁾ Ein Beitrag zur Anatomie des Musculus dilatator pupillae bei den Säugethieren. Verhandlungen d. Phys.-med. Gesellsch. zu Würzburg. Bd. XXXIV. 1901.

mentsporn Michel's, überragt constant den peripheren Rand der Sphinkteranlage, genau an der Stelle, wo beim Erwachsenen die stärksten und beständigsten Verbindungsbündel, die Ansatzfasern (nach Grunert) zu finden sind.

Vergleichen wir einen Radiärschnitt durch die Iris des Neugeborenen (Fig. 6) mit einem solchen des Erwachsenen (s. Textfigur S. 485), so lässt sich sogleich der Zusammenhang errathen, welcher zwischen embryonaler Anlage und entwickeltem Stadium besteht. Die Pigmentfortsätze, deren Elemente, wenngleich mit Pigment erfüllt, doch genau dieselben Veränderungen durchmachen, wie die übrigen Zellen der äusseren Lamelle, werden zu den Speichenbündeln des Erwachsenen. An pigmenthaltigen sowohl wie an depigmentirten Präparaten lässt sich die Transformation der Epithellage, vor Allem die Bildung der fibrillären Bruch'schen Membran durch den Pigmentsporn hindurch auf die äussere Fläche des Sphinkters verfolgen und dies zu einer Zeit, da der muskulöse Sphinkterfortsatz schon entwickelt ist. Die Entwicklung der Verbindungsfasern befindet sich überdies beständig auf gleicher Höhe mit derjenigen der Dilatatorlage, wodurch ihre Zusammengehörigkeit ebenfalls unterstützt wird.

Die frei im Stroma liegenden radiären Bündel entfernen sich also nicht secundär von dem sie erzeugenden Epithel, sondern entwickeln sich an primärer Stelle durch Transformation der dort befindlichen Pigmentaustläufer.

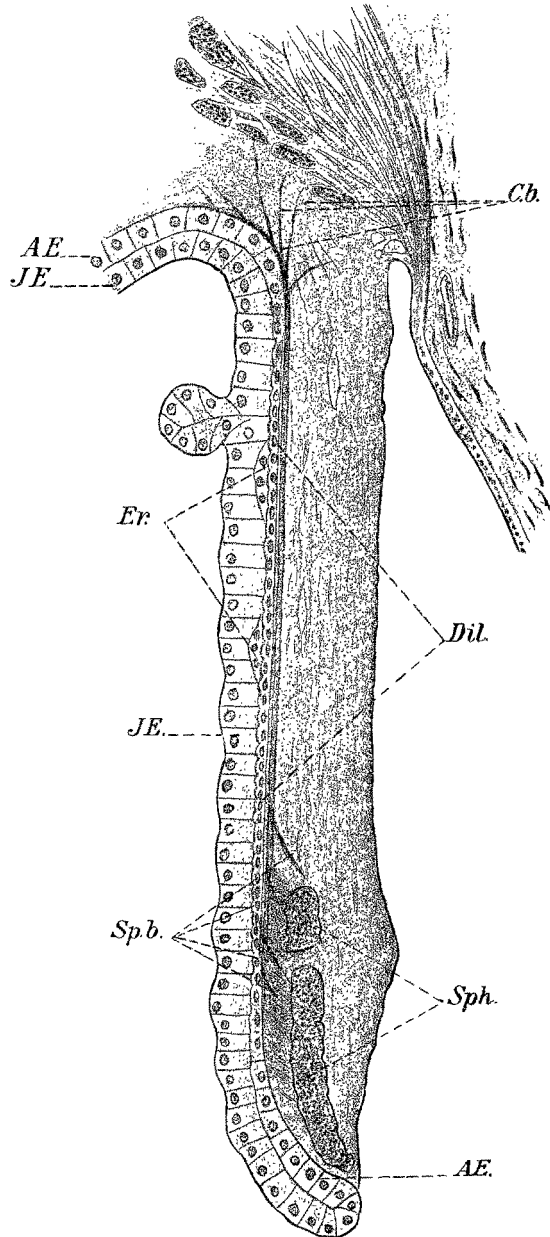
Zur Untersuchung der Verhältnisse beim Erwachsenen wurden ausser mehreren schon vorhandenen älteren Präparaten auch noch zwei vordere Bulbusabschnitte verwendet, die mir mein Vater, Herr Prof. A. Szili, zu diesem Zweck gütigst überlassen hat. Die betreffenden Augen waren aus dem Lebenden operativ entfernt. Das eine war wegen eines kleinen Sarkoms der Iris, das andere wegen eines Chorioidealtumors mit Netzhautablösung enucleirt worden. In beiden war es noch nicht zur Entzündung gekommen und namentlich zeigte sich die Iris von solcher frei. Durch Einträufelung von Eserin vor der Enucleation wurde bei beiden die möglichst grösste Irisausbreitung angestrebt. In dem ersten Auge erwies sich nur eine umschriebene Partie der Iris nach unten, wo der Tumor aufsass, starr, während der Sphinkter sich nach allen anderen Richtungen energisch zusammengezogen hatte; im zweiten Auge war die Pupille ad maximum verengt. Allein in der Fixationsflüssigkeit erweiterten sich beide Pupillen wieder bis auf 2 bis 3 mm, trotzdem die Augen sofort in die

Flüssigkeit gebracht wurden und trotzdem zur Fixirung das Flemming'sche Gemisch benutzt wurde, welches nach Hess zur Beibehaltung der Pupillenweite am geeignetsten sein soll. Den Schnitten wurde dieselbe Behandlung zu theil, wie den embryologischen Präparaten.

Betrachten wir einen depigmentirten Durchschnitt der Iris, so finden wir bezüglich der hinteren Schichten folgende Verhältnisse.

Die hintere Bekleidung der Iris wird durch eine Epithelschicht mit beträchtlich hohen Zellen dargestellt, deren Kerne in der dem Augeninneren zugewandten Hälfte der Zelle gelegen sind. Die hintere freie Contourlinie des Epithels erscheint der Faltung der hinteren Irisfläche entsprechend wellig und an Hämatoxylinpräparaten wie durch ein feines Cuticularhäutchen scharf begrenzt (s. Fig. 7 u. 8).

Diese Epithelschicht entspricht der retinalen Lamelle der embryonalen Irisanlage. Sie schlägt sich am Pupillarrande in die dem äusseren Blatte entsprechende Zellreihe um, die an dieser Stelle ihren primitiven epithelialen Cha-



Radiärschnitt durch die Iris des Erwachsenen bei mittlerer Pupillenweite und schematischer Darstellung der hinteren Schichten. — *IE*, inneres Epithel, *AE*, äusseres Epithel, *Er*, Epithelreste, nicht transformirte Zellnester des äusseren Epithels, *Sph*, Musculus sphincter pupillae, *Dil*, Musculus dilatator pupillae, *Sp. b.* Speichenbündel, die pupillare Engung des Dilatator, *C. b.* Ciliarbündel, die ciliare Endigung des Dilatator darstellend.

rakter auch im Auge des Erwachsenen vollständig bewahrt hat (Fig. 9). Der Sphinkter ist der ganzen Länge nach vom Epithel durch Bindegewebe geschieden, liegt jedoch der hinteren Fläche der Iris immer noch näher als der vorderen. An seinem inneren Rande nähert sich der Muskel am meisten dem Epithel und erscheint von demselben nur durch wenige Bindegewebsbündelchen getrennt. Die Verminderung des Zwischengewebes an dieser Stelle ist beim Erwachsenen das einzige Erinnerungszeichen an den epithelialen Ursprung des Sphincter iridis. Die straffe Verbindung zwischen Muskel und Epithel daselbst äussert sich besonders deutlich bei den Aenderungen der Pupillenweite, indem der Muskel die Bewegungen des Epithelgipfels stets mitmacht. Bei enger Pupille, wo das Epithel am Pupillarrande in Form eines auf dem Durchschnitte hakenförmig nach vorn umgebogenen Pigmentwalles erscheint, finden wir den Sphinkterrand mit diesem Haken vorwärts gekrümmt.

Verfolgen wir die zweite oder vordere Epithellage vom Pupillarrande nach aussen, so finden wir, dass sie sehr bald an Höhe abnimmt und sich schliesslich continuirlich gemeinsam in die niedrige Kernreihe und die als Bruch-Henle'sche Grenzmembran bekannte Schicht fortsetzt. Der Uebergang erfolgt ungefähr in der halben Breite des Sphinkters (Fig. 9 u. Textfigur).

Das Bindegewebe zwischen Sphinkter und Epithel ist von besonders dichter Beschaffenheit und zeichnet sich in Folge dessen durch erhöhte Färbbarkeit vor dem übrigen Theil des bindegewebigen Irisstromas aus. Die schräge Fibrillation dieses Bindegewebes wurde schon von Schwalbe hervorgehoben; die einzelnen Bündel verlaufen vom Epithel schief nach vorn und pupillenwärts; viele davon dringen durch den Sphinkter hindurch und zerlegen ihn in eine Reihe von Bündeln. Man kann nicht umhin, dem Gedanken Raum zu geben, dass diese Verlaufsrichtung durch die Function des Sphinkters mechanisch bedingt ist, indem durch die Contractionen desselben die Bindegewebsbündel mehr und mehr nach dem Pupillarrande verzogen werden. Tritt doch dieses Bindegewebe in der Hauptsache erst nach der Geburt auf.

In der äusseren Hälfte des Zwischenraumes zwischen Sphinkter und Epithel treten einzelne kleine, in ihrer Verlaufsrichtung der Anordnung des Bindegewebes entsprechende Bündel glatter Muskelzellen in die Erscheinung, die von v. Kolliker entdeckten Speichenbündel. Das am meisten peripherisch gelegene derselben, das sich am äussersten Sphinkterrand inserirt, übertrifft die anderen beträchtlich an Stärke; es nimmt die Stelle des an älteren Föten durch Michel zuerst beschriebenen Pigmentsporns ein. Die meisten Speichenbündel — deren Zahl übrigens eine geringe ist — verflechten sich unter Arkadenbildung (v. Kolliker) mit der Sphinkterfaserung (s. Textfigur S. 485).

Die vor dem hinteren Epithel liegenden zelligen Elemente, im Vereine mit der sie vom Stroma scheidenden Bruch-Henle'schen Grenzschicht, bilden unleugbar die meist umstrittene Partie der hinteren Irisschichten.

Nachdem es Henle im Jahre 1866 gelungen war, aus der Membran durch Isolation einzelne, den glatten Muskelzellen ähnliche

spindelförmige Elemente mit stäbchenförmigen Kernen darzustellen, erklärte er die im Flächenbilde aus radiär verlaufenden Fasern zusammengesetzt erscheinende Membran für den gesuchten Dilator pupillae. Bald schlossen sich auch andere, namhafte Autoren dieser Ansicht an. Später, als sich durch die neuen Depigmentirungsverfahren die Gewebsverhältnisse der hinteren Irisschichten mit erwünschter Klarheit dem forschenden Blick darboten, wurde auch bald durch die verschiedensten Färbungen die muskulöse Natur der Bruch-Henle'sche Membran nachgewiesen. Das geschah zunächst durch Juler und Gabriélidès, die nach Griffith's Methode depigmentirten, dann durch Grunert, Widmark und Heerfordt, die Alfieri's Verfahren benutzten. Das gleiche gelang auch Vialleton, Kiribuchi und Grynfeldt.

In der kurzen Literaturübersicht am Eingange dieser Arbeit habe ich mich bemüht, den Gegensatz hervorzuheben, der in den Angaben der einzelnen Autoren bis zur allerneuesten Zeit bezüglich jener Zellen besteht, die zwischen der Bruch-Henle'schen Membran und hinterer Epithellage der Iris angetroffen werden. Bei der Lösung der Frage, wie die darauf bezüglichen auffallend ungleichen Befunde zu deuten seien, muss man einerseits die wechselnden Verhältnisse in Betracht ziehen, die aus den verschiedenen Contractionszuständen der Irismusculatur hervorgehen, andererseits stets die Ergebnisse der entwicklungsgeschichtlichen Beobachtungen im Auge behalten.

Ich selbst habe bei eingehendem Studium meiner Präparate von Iriden mit verhältnissmässig enger Pupille, an denen also das durch die Faltenbildung der Iris bedingte störende und eine Analyse der Verhältnisse erschwerende Moment möglichst ausgeschlossen war, Folgendes gefunden:

Wollen wir zunächst, des leichteren Verständnisses halber, uns der noch immer gebräuchlichen Bezeichnungen bedienen und die in Frage stehende Schicht, wie sie von vielen Autoren beschrieben wird, aus zwei Theilen zusammengesetzt auffassen: nämlich aus der Bruch'schen Membran und aus der vorderen Epithelschicht. Die Bruch'sche Membran bildet an meinen Präparaten eine continuirliche, aus feinen Fasern zusammengesetzte, ungleich dicke Lage von höchstens 7—8 μ Breite. Ich muss diese Membran als kernlos bezeichnen; Kerne kommen zwar ab und zu darin vor, sind jedoch ein seltener Befund. Sehr wichtig ist, dass diese Lage, wie schon Grunert nachwies, bei der van Gieson'schen Färbung die charakteristische Reaction des Muskelgewebes giebt, d. h. eine gelbe

Färbung annimmt. Auch ich finde zwischen der Bruch'schen Membran und dem hohen Irisepithel eine Zellreihe mit in der Längsrichtung ovalen Kernen, doch besteht sie aus ausserordentlich niedrigen, flachen Zellen, so dass sie kaum einen epithelartigen Charakter besitzt (Fig. 7 u. 8). Nur stellenweise — und dies ist ein neuer Befund — finde ich zwischen dieser Zellenlage und dem hinteren Epithel eingekeilt vereinzelt Gruppen von ausgesprochen epithelzellenartigen Elementen, mit runden Kernen (Fig. 10).

An senkrechten Irisdurchschnitten, die nicht aus dem Bereich der Pupille, sondern aus dem Randgebiet der Iris entnommen, also tangential zur Pupille gelegt sind und daher den Sphinkter tangential treffen, treten die Verhältnisse klarer hervor. Verläuft der Schnitt dicht am Pupillarrande, so erhält man ein Bild der beiden Epithelschichten und dicht daneben, blos durch wenig Bindegewebe davon getrennt, einen Theil des Sphinkters. Dieses Bild erscheint natürlich nur in der Mitte des Schnittes, während seitlich schiefe Durchschnitte eines etwas mehr peripherisch gelegenen Irisgebietes vorliegen. An Schnitten, die die Iris in einem mehr peripherischen Gebiet, entsprechend dem äusseren Rande des Sphinkters treffen, tritt uns ein anderes Bild entgegen. Dem Irisstroma zunächst erkennen wir die Bruch'sche Membran, welche eine feinpunktierte Zeichnung aufweist: den Ausdruck der fibrillären Structur der sie zusammensetzenden glatten Muskelemente, die natürlich quer getroffen sind. Hinter dieser Faserschicht liegen, nahe zu einander, in wenig Protoplasma eingebettet, die runden und ovalen Querschnitte der vorhin beschriebenen ovalen Kerne. An sehr vereinzelt Stellen findet man, bei ganz gleicher optischer Einstellung, zwei Reihen von Kernen über einander, von denen die dem Irisstroma näheren sich unmittelbar an die Faserquerschnitte anschliessen, ja gelegentlich auch von solchen umgeben erscheinen, während die dem hinteren Epithel näher gelegenen Kerne etwas höheren, unregelmässig polygonalen Zellen angehören, denselben, die auch an radiären Schnitten, wie oben beschrieben wurde, in gleicher Form zu finden sind (Fig. 11).

Der Zusammenhang zwischen der fibrillären Membran und der ihr hinten anliegenden Zellreihe ist immer viel inniger, als zwischen der letzteren und der hinteren Epithelschicht, welche von jener Zellenlage oft der ganzen Länge nach abgehoben erscheint (s. Fig. 8). Die Erklärung für diesen innigen Zusammenhang hat schon Heerfordt gegeben. Aus seiner Darstellung geht hervor, dass die Elemente der faserigen

Membran und die ihr anhaftenden Epithelzellen zusammen gehören, dass sie zusammen die epithelialen Muskelzellen des Dilator pupillae darstellen. Eine solche Muskelzelle besteht demnach aus einer contractilen Faser und einem kernhaltigen „epithelialen“ Zellenantheil, der nach dem Vergleich Heerfordt's der Faser so aufsitzt, wie das Schneckengehäuse dem Rücken der Schnecke. Dadurch, dass alle contractilen Fasern nach vorn, gegen das Irisstroma gelagert sind, entsteht die als Bruch's Membran bekannte Schicht, während die nach hinten liegenden epithelialen Zelltheile zur hinteren Epithelbekleidung der Iris beitragen.

Ich kann dieser Auffassung Heerfordt's auf Grund meiner Befunde im Allgemeinen beistimmen, jedoch mit dem Zusatze, dass an einzelnen Stellen nicht sämtliche Epithelzellen der vorderen Lage an dieser Metamorphose theilnehmen. Wie ich oben, bei der Beschreibung radiärer und tangentialer Schnitte hervorhob, findet man stellenweise unterhalb des Dilators einzelne Gruppen grösserer, protoplasmareicher epithelartiger Zellen (Fig. 10 u. 11). Ich fasse diese Zellnester als Gruppen von Elementen des äusseren Epithels auf, die von jener Umwandlung frei geblieben sind, d. h. zeitlebens ihren primitiven Typus mehr oder weniger beibehalten und auch niemals mit einer contractilen Faser in Zusammenhang stehen. Die Continuität der Dilatorschicht leidet jedoch durch sie keine Unterbrechung, da diese zerstreut vorkommenden Zellcomplexe stets vom Muskel überlagert werden.

Bezüglich der Insertion des Musculus dilator im Ciliarkörper gehen die Ansichten der Forscher bedeutend aus einander. v. Köl liker liess den Muskel am Ciliarrande endigen; Schwalbe, Eversbusch und Grünhagen behaupten dagegen einen unmittelbaren Uebergang der Bruch'schen Membran in die Basalmembran der Chorioidea. Jeropheeff, Merkel, Koganei und Fuchs beschreiben die Verhältnisse in der Weise, dass die Fasern der Bruch'schen Membran am ciliaren Rande der Iris in eine Schicht circulärer Fasern umbiegen sollen. Von den neueren Forschern bestätigen Grunert und Heerfordt diese letztere Darstellung, mit dem Zusatze, dass einige Fasern ihren radiären Lauf noch weiter beibehalten und eine kurze Strecke weit in den Ciliarkörper eindringen, wo sie aber alsbald endigen.

Bilder von tadelloser Klarheit, die ich an radiären wie an tangentialen Schnitten bei guter Depigmentirung und Färbung erhalten habe, zeigen mir, dass bei der ciliaren Endigung des Dilators das gleiche Princip zur Geltung gelangt, wie bei der

pupillaren. Ganz so, wie im Sphinktergebiet, kann auch gegen den Ciliarkörper hin der allmähliche Uebergang des epithelialen Antheils der Muskelzellen in die vordere Epithellage beobachtet werden. Die Umwandlung ist erst im Bereich des ersten Ciliarfortsatzes eine vollständige. Bis dahin erkennt man unter den an Höhe mehr und mehr zunehmenden Epithelzellen noch immer eine allmählich dünner werdende Faserlage als Fortsetzung der Bruch'schen Membran. Aus dieser Faserlage sieht man einzelne Gruppen von glatten Muskelzellen frei in das Bindegewebe des Corpus ciliare ausstrahlen. Diese terminalen Ausstrahlungen beginnen schon im peripheren Gebiet der Iris; die letzten sich ablösenden Bündelchen gehören dem Bereich des Corpus ciliare an. So hat es den Anschein, als würde sich die Bruch'sche Membran unter allmählicher Verdünnung gewissermassen auffasern (s. Textfigur bei *C. b.*).

Diese Ausstrahlungen sind an verschiedenen Präparaten derselben Serie ungleichmässig vertheilt. Sie finden sich vornehmlich an solchen Schnitten, die den Ciliarfaltenthälern entsprechend geführt sind. Da die fraglichen Bündel überall als ununterbrochene Fortsetzung der Bruch-Henle'schen Membran erscheinen und bei der Färbung mit Pikro-Fuchsin nach van Gieson genau dieselbe Färbung annehmen, wie der Musculus sphincter, der Dilator und der Ciliaris, so steht der Auffassung derselben als Gruppen von Muskelzellen nichts entgegen. Nach einem kurzen Verlauf lösen sich die Bündelchen im Bindegewebe des Corpus ciliare in einzelne Fasern auf, die fächerförmig ausstrahlend, zum Theil zum Ligamentum pectinatum, zum Theil zum Ciliarmuskel ziehen (s. Textfigur bei *C. b.*); am auffallendsten ist ihr Uebergang in die Müller'schen Circulärfasern. Diese Ausstrahlungen stellen in ihrer Gesamtheit die ciliare Insertion des Musculus dilatator pupillae dar.

Ich finde es hier am Platze, an eine Angabe in einer Arbeit Ewing's¹⁾ zu erinnern, welche Arbeit von denjenigen, die sich mit der Dilatorfrage befasst haben, nicht berücksichtigt worden ist. Dieser Autor beschreibt eigenthümliche, seiner Auffassung nach bindegewebige Faserbündel, die theils am Cornealrande, in jenem zerfaserten, gelockerten Gewebe entspringen, das als Sehne des Ciliarmuskels gilt, theils aber in dem faserigen Gewebe, das die Müller'schen Ringmuskelfasern umhüllt. Von hier sollen diese Bindegewebsbündel

¹⁾ Ueber ein Bauverhältniss des Irisumfanges beim Menschen. v. Graefe's Arch. f. Ophthalm. Bd. XXXIV. 3. S. 1. 1888.

in den Ciliarfaltenthälern nach hinten und innen ziehen, sich fest an die Vorderfläche der Grenzlamelle anheften und in den vorderen faserigen Theil dieser Membran übergehen. Ewing bemüht sich, diese Faserbündel mit dem Mechanismus der Dilatation in irgend eine mechanische Beziehung zu bringen, trotzdem er die muskulöse Natur der Grenzmembran nicht anerkennt.

Schon Brücke¹⁾ hat die Fasern des Dilatator pupillae in das seit Hueck sog. Ligamentum pectinatum iridis, und darüber hinaus bis an die innere Fläche der Membrana elastica posterior der Hornhaut, im Randgewebe dieser letzteren verfolgt.

Da, wie wir schon früher sahen, der Musculus dilatator pupillaris durch Vermittelung der Speichenbündel mit dem Musculus sphincter in Verbindung steht, so vermittelt er eine Beziehung zwischen diesem letzteren Muskel und den Gebilden der Iriswurzel, in die seine peripherischsten Fasern ausstrahlen. Diese Beziehung zwischen Sphinkter und Ligamentum pectinatum iridis ist auch für den Kliniker von Interesse. Lernt er doch hierin die anatomische Grundlage jenes Mechanismus erkennen, wodurch die bekannte Thatsache bedingt sein könnte, dass bei einer beträchtlichen Anzahl von Glaukomen künstliche Verengung der Pupille in der Weise günstig wirkt, dass auf das Ligamentum pectinatum ein Zug ausgeübt und dadurch der verlegte Abflussweg der Augenflüssigkeit gänzlich oder wenigstens zum Theil wieder frei wird, wodurch ein temporärer Ausgleich der Stauung im Auge erzielt werden kann.

Wie sich die beschriebenen ciliaren Insertionsfasern des Dilatators entwickeln, darüber kann ich nichts Bestimmtes aussagen. Ich will hier nur einer an radiären Schnitten durch die Iris älterer Föten und des Neugeborenen auffallenden Erscheinung Erwähnung thun. An Schnitten, die den Ciliarthälern entsprechend geführt sind, sieht man das innere, retinale Blatt des Irisepithels direct in die farblosen Epithelzellen der Proc. ciliares sich fortsetzen, während das vordere Epithel, das Pigmentblatt der hinteren Irisfläche vor seiner Umbiegung in die pigmentirten Zellen der Proc. ciliares eine seitlich und nach vorn gerichtete leistenartige Wucherung in den Ciliarkörper sendet. Der Gipfel dieser Leiste erreicht beinahe das Ligamentum pectinatum. Ich vermurthe, dass diese Fortsetzung der Pigmentlamelle zu der Bildung der erwähnten Ausstrahlungen in Beziehung steht, kann jedoch hierüber vorläufig nichts Bestimmtes aussagen.

¹⁾ Anatomische Beschreibung des menschl. Augapfels. Berlin 1847. S. 18 u. 51.

Zusammenfassung.

I. Genese der Pars epiblastica iridis.

1. Der epitheliale Antheil der Iris, welcher der Umschlagsstelle des Augenbechers entspricht, ist vom Anfange an doppelblättrig und liefert ausser der Epithelbekleidung der Iris, dem sog. Iripigment, auch die gesammte Iris-musculatur.

2. Bei dem Embryo von 10 cm L. ist das äussere oder Pigmentblatt von der Ora serrata an beträchtlich verdickt; es besteht aus hohen, cylinderförmigen, mehrzeilig angeordneten Zellen mit ovalen Kernen. Das innere oder retinale Blatt ist hingegen zu dieser Zeit viel dünner und besteht aus einer einfachen, stellenweise anscheinend doppelten Lage ziemlich regelmässig pflasterartig angeordneter niedriger Zellen. Dieses den definitiven Verhältnissen gerade entgegengesetzte Aussehen der epithelialen Iris ändert sich nun im Laufe der weiteren Entwicklung in zweifacher Hinsicht. Erstens gleicht sich der zu einer gewissen Zeit so bedeutende Höhenunterschied zwischen den im Bereich des sich allmählich entwickelnden Sphinkters liegenden und den weiter peripher befindlichen Zellen der Pigmentlamelle immer mehr aus, wodurch dann endlich ein vom Ciliarrande bis zur pupillaren Umbiegung gleich breiter Pigmentstreifen entsteht; zweitens verdickt sich die ursprünglich viel dünnere innere, retinale Lamelle immer mehr, während die äussere Lamelle, das Pigmentblatt eine Verdünnung erleidet. Diese Umwandlung ist bei der Geburt noch nicht völlig abgeschlossen.

3. „Ringsinus der embryonalen Iris“ nenne ich den bis zum Ende des siebenten Monats an der Umbiegungsstelle der secundären Augenblase constant auffindbaren Hohlraum. Derselbe entsteht dadurch, dass die an der Umstülpung allein betheiligte innere, retinale Lamelle sich über die Umschlagsstelle hinaus ein wenig in das Gebiet der äusseren Lamelle erstreckt. Erst hier findet der plötzliche Uebergang in das äussere, höhere Epithel statt. Mit dem Schwinden des Ringsinus senkt sich das vordere Epithel und ebenso auch der damit zusammenhängende Wurzeltheil des Sphinkters in die Concavität der Umbiegungsstelle hinein.

4. Die Bildung von Ciliarfortsätzen beschränkt sich embryonal nicht auf das Gebiet des Ciliarkörpers, sondern geht auch im Bereich der primitiven Iris vor sich. Am Ende des fünften Monats haben sich dieselben jedoch schon aus dem Gebiete der Iris

zurückgezogen, so dass die epitheliale Bedeckung derselben nunmehr von dem der Umbiegungsstelle näher befindlichen geraden Theil geliefert wird. Das Rückwärtsweichen der Ciliarfortsätze steht wahrscheinlich im Zusammenhange mit dem gleichzeitigen Zurückweichen der Ora serrata.

5. Was die Pigmentirung der Pars epiblastica iridis betrifft, so ist bei dem Embryo von 10 cm L. das vordere, äussere Blatt nur bis zur Gegend des peripheren Randes des Ringsinus intensiv pigmentirt. Von hier nimmt das Pigment ab und setzt sich nur mit ein paar Körnchen über die Umbiegungsstelle in das Gebiet der inneren Lamelle fort; letztere entbehrt, hiervon abgesehen, des Pigments vollkommen. Auch später, wenn sich der Sphinkterfortsatz schon beträchtlich entwickelt hat, überschreitet die diffuse Pigmentation nicht den Wurzeltheil der Sphinkteranlage. In der weiteren Folge füllt sich auch die innere Lamelle vom pupillaren Rande aus schrittweise mit Pigment; Mitte des fünften Monats erstreckt sich das Pigment schon bis etwa zu ihrer Mitte. Während der letzten Zeit des intrauterinen Lebens erreicht dasselbe die Gegend der Processus ciliares. Ganz bis zu diesen breitet sich die Pigmentation selbst bei dem Neugeborenen nicht aus; auch erscheint zu dieser Zeit die Färbung der inneren Lamelle, die nun schon mehr als doppelt so breit ist wie die vordere, noch lange nicht so intensiv wie beim Erwachsenen.

II. Entwicklung des Musculus sphincter pupillae.

1. Der Musculus sphincter pupillae des Menschen ist ein epithelialer Muskel; er entwickelt sich etwa am Anfange des vierten Monats aus den epithelialen Zellen der Umbiegungsstelle der beiden Blätter der sog. secundären Augenblase.

2. Die erste Anlage des Sphinkters wird durch eine am Gipfel der Umbiegungsstelle innerhalb des Epithels bemerkbare sehr geringfügige Anhäufung unregelmässig gelagerter Kerne dargestellt (Embryo von 10 cm L.). Diese Zellen wachsen bald in Form eines lamellenartigen Fortsatzes in der Richtung des Ciliarkörpers (Embryo von 10,2 cm L.). In der darauffolgenden Zeit nimmt der Fortsatz an Länge und an Breite zu, wodurch er im Durchschnitt mehr kolbenartig erscheint (Embryo von 19 cm L.).

3. Eine Längsstreckung der den Sphinkterfortsatz bildenden Zellen war schon bei dem 10,2 cm langen Embryo

bemerkbar. Bei dem Embryo von 14 cm L. nahmen dieselben schon bei der Färbung nach van Gieson die für die glatte Musculatur charakteristische gelbe Färbung an. Da der Sphinkterfortsatz an der Umschlagsstelle der secundären Augenblase zu einer Zeit entsteht, wo die diffuse Pigmentirung des äusseren Blattes noch vor der Umbiegung in erheblichem Grade abnimmt, so ist derselbe von Hause aus nicht besonders reich an Pigment. Später, wenn dann im peripheren Theile der Zellen die Fibrillenbildung anhebt, sind nur noch um den central gelegenen Kern, im protoplasmatischen Theil der Zellen Pigmentkörnchen vorhanden. Weiterhin verschwinden auch diese zumeist.

4. Bei dem Neugeborenen finden wir den *Musculus sphincter pupillae* am Pupillarrande auch noch in innigem Zusammenhange mit dem Epithel, und selbst bei dem Erwachsenen ist diese das Wurzelgebiet des Sphinkters darstellende Partie vom Epithelgipfel nur durch wenige Bindegewebsbündelchen getrennt.

5. Das erste Auftreten von Bindegewebe zwischen dem Epithel und der Sphinkteranlage, wodurch im Laufe der späteren Entwicklung der Muskel von dem ihn erzeugenden Epithel endlich vollständig getrennt wird, ist, von individuellen Schwankungen abgesehen, gegen das Ende des fünften Monats zu erwarten. Die Abtheilung des Muskels in zwei bis drei concentrische Bündel geschieht im Wege des Durchwucherns von zapfenförmigem Bindegewebe etwa am Anfange des sechsten Monats.

III. Entwicklung des *Musculus dilatator pupillae*.

1. Der *Musculus dilatator pupillae* des Menschen ist ein epithelialer Muskel; er entwickelt sich durch Transformation der vorderen Epithelzellenlage der Iris im siebenten Monat des embryonalen Lebens.

2. Die am Ende des sechsten Monats zumeist in gleicher Höhe in der Mitte der Epithellamelle untergebrachten Kerne der vorderen Zellenlage finden wir bei Föten aus dem siebenten Monat schon ein wenig gegen das innere Blatt zurückgezogen. Die Kerne sind zu dieser Zeit wohl noch durchwegs rund, hier und da in der Höhenrichtung der Zellen oval.

Dieser ersten Veränderung folgt unmittelbar in den ursprünglich basalen, vorderen, kernlosen Zellenpolen eine zweite Erscheinung, die mit dem Entstehen der Bruch'schen Membran in Zusammenhang steht. Hier sind die Zellengrenzen undeutlich geworden, so dass die

ganze Reihe kernloser Zelltheile zu einer zusammenhängenden Lamelle vereinigt erscheint, in der nun sehr bald eine fibrilläre Differenzierung Platz greift, während die kernhaltigen Zelltheile immer niedriger und in radiärer Richtung verlängert, ihre Kerne mehr und mehr abgeflacht werden.

Bei dem Neugeborenen ist der Dilator schon in bedeutendem Grade entwickelt.

3. Die sog. Speichenbündel des Erwachsenen entwickeln sich mit dem Dilator zur gleichen Zeit aus dem gleichen Mutterboden, nämlich aus den als „Pigmentfortsätze“ bezeichneten, schon früher bekannten Vorsprüngen der Epithellamelle. Die stärksten und beständigsten Bündel, die sog. „Ansatzfasern“, entstehen aus dem grössten dieser Pigmentfortsätze, dem „Pigmentsporn“ Michel's.

IV. Die Bedeutung des Sphinkters für die Frage der „epithelialen“ Muskel.

Der von mir erbrachte Nachweis, dass sich der Sphincter pupillae des Menschen thatsächlich aus dem Epithel entwickelt, wirft ein neues Licht auf die Entstehung glatter Muskelfasern im Allgemeinen. Derselbe ist nämlich durchaus verschieden von allen bisher gekannten Fällen epithelialer Musculatur, gleicht hingegen vollständig allen anderen bisher sog. mesodermalen glatten Muskeln.

Es ergibt sich hiermit, dass auf Grundlage der histologischen Beschaffenheit die Unterscheidung zwischen epithelialer und mesodermaler glatter Muskelzelle nicht durchführbar, resp. die genetische Zugehörigkeit nicht zu entscheiden ist. Der Sphinkter muss als der Typus einer zweiten Art aus dem Epithel entstehender Muskeln den bisher gekannten gegenübergestellt werden.

V. Die hinteren Irisschichten des Erwachsenen.

1. Die hintere Bekleidung der Iris des Erwachsenen wird durch eine Epithelschicht mit beträchtlich hohen Zellen dargestellt, deren Kerne dem Augeninneren näher liegen und die an depigmentirten Hämatoxylinpräparaten wie durch eine Cuticularmembran scharf begrenzt erscheint. Dieses Epithellager entspricht der retinalen Lamelle der embryonalen Irisanlage.

2. Die innere Epithellage schlägt sich am Pupillarrande, in die dem äusseren Blatte entsprechende Zellreihe um, die an dieser Stelle ihren primitiven epithelialen Charakter zeitlebens vollständig bewahrt.

Ungefähr der Mitte des Sphinkters entsprechend setzen sich die von der Umbiegung an stetig an Höhe abnehmenden vorderen Epithelzellen sowohl in die als zweite Epithellage als auch in die unter der Bezeichnung Bruch-Henle'sche Grenzmembran bekannten Schichten fort. Die Entwicklungsgeschichte lieferte uns den Nachweis, dass diese zwei Schichten zusammengehören und zusammen den epithelialen Dilatator pupillae abgeben. Je ein kernhaltiger, epithelialer Zellantheil, mit je einer contractilen Faser in Verbindung, bildet eine epitheliale glatte Muskelzelle des Dilatators. Die contractilen, faserigen Antheile dieser Zellen sind sämmtlich nach vorn, gegen das Irisstroma gelagert und bilden die als Bruch's Membran bezeichnete Schicht, während die nach hinten liegenden epithelialen, protoplasmatischen Zelltheile zur hinteren Epithelbekleidung der Iris beitragen.

3. Der Dilatator ist als eine einfache Schicht einer den Zwischenraum zwischen Stroma und hinterem Epithel continuirlich ausfüllenden Muskellage zu betrachten. An sehr vereinzelt Stellen findet man sowohl an radiären wie an tangentialen Durchschnitten zwischen Dilatator und hinterer Epithellage einzelne Gruppen polygonaler, grösserer Zellen; diese sind Elemente der vorderen Lage, die an der Metamorphose nicht theilgenommen haben, d. h. nicht mit einer contractilen Faser in Zusammenhang stehen. Die Continuität der Dilatatorschicht leidet durch sie keine Unterbrechung, da diese zerstreut vorkommenden Zellencomplexe stets vom Muskel überlagert werden.

4. Sowohl bei der pupillaren als auch der ciliaren Endigung des Dilatators gelangt gewissermassen dasselbe Princip zur Geltung. Hier wie dort wird der epitheliale Zellantheil allmählich höher und setzt sich direct in die Zellen der vorderen Epithellage fort. Entsprechend dem Höherwerden der kernhaltigen Theile der Zellen verschmälert sich die Bruch'sche Membran. Vor der definitiven Endigung fasert sich diese Membran an beiden Insertionsstellen in mehrere schwache Faserbündel auf. Am pupillaren Ende sind das die schon seit längerer Zeit bekannten Speichenbündel, welche sich theils unmittelbar, theils durch Vermittelung von Bindegewebe im Sphinkter inseriren. Am Ciliarrande treten uns ebenfalls solche Insertionsfasern entgegen; wir sehen sie am besten ausgebildet an Schnitten, die entsprechend den Ciliarfaltenthälern geführt sind. Sie liegen hier auf eine kurze Strecke im Bindegewebe des Ciliarkörpers zu compacten Bündelchen vereint, lösen sich dann in einzelne

Fasern auf und ziehen fächerförmig ausstrahlend theilweise zum Ligamentum pectinatum, theilweise zum Ciliarmuskel. Hier treten sie hauptsächlich mit den Müller'schen Circulärfasern in Verbindung.

Zum Schluss spreche ich meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. M. v. Lenhossék, meinen tiefgefühlten Dank aus für die Anregung zu dieser Arbeit sowie für die Unterstützung, die er mir bis zu deren Vollendung zu theil werden liess.

Budapest, den 30. October 1901.

Erklärung der Abbildungen auf Taf. XVI u. XVII,
Fig. 1—11.

Fig. 1. Umschlagstelle der secundären Augenblase eines 10 cm langen Embryo. Fixation in Tellyesniczky'scher Flüssigkeit; Paraffinschnittserie; nach Alfieri's Methode entfärbt; van Gieson'sche Färbung; Zeiss Ocul. 2, $\frac{1}{12}$ Oelimmersion; Abbe'scher Zeichenapparat.

IE. inneres Epithel; *AE.* äusseres Epithel; *Sph.* a. Spinkteranlage; *Rs.* Ringsinus; *EE.* Epitheleinbuchtungen; *CC.* Corpus ciliare; *Pm.* Pupillarmembran; *C.* Cornea.

Fig. 2. Radiärschnitt durch die Iris eines 10,2 cm langen Embryo. Fixation in Tellyesniczky'scher Flüssigkeit; Celloidineinbettung; nach Alfieri's Methode entfärbt; van Gieson'sche Färbung; Zeiss Ocul. 2, $\frac{1}{12}$ Oelimmersion; Abbe'scher Zeichenapparat.

IE. inneres Epithel; *AE.* äusseres Epithel; *Sph.* Spinkterfortsatz; *Rs.* Ringsinus; *EE.* Epitheleinbuchtungen; *Istr.* Irisstroma; *Pm.* Pupillarmembran.

Fig. 3. Radiärschnitt durch die Iris eines 19 cm langen Embryo. Fixation in Tellyesniczky'scher Flüssigkeit; nach Alfieri's Methode entfärbt; van Gieson'sche Färbung; Zeiss Ocul. 2, Objectiv E.; Abbe'scher Zeichenapparat.

IE. inneres Epithel; *AE.* äusseres Epithel; *Sph.* Spinkterfortsatz; *Rs.* Ringsinus; *EE.* Epitheleinbuchtungen, als Ciliarfortsätze gedeutet; *Istr.* Irisstroma; *Pm.* Pupillarmembran.

Fig. 4. Radiärschnitt durch die Iris eines 24 cm langen Embryo. Fixation in Flemming'schem Säuregemisch; nach Alfieri's Methode entfärbt; van Gieson'sche Färbung; Zeiss Ocul. 2, Objectiv E.; Abbe'scher Zeichenapparat.

IE. inneres Epithel; *AE.* äusseres Epithel; *Sph.* Spinkterfortsatz; *Rs.* Ringsinus; *Istr.* Irisstroma; *Pm.* Pupillarmembran.

Fig. 5. Radiärschnitt durch die Iris eines 24 cm langen Embryo. Fixation in Flemming'schem Säuregemisch; Färbung in Alauncarmin und Rubin S.; Zeiss Ocul. 2, Objectiv E.; Abbe'scher Zeichenapparat.

IE. inneres Epithel; *AE.* äusseres Epithel; *Sph.* Spinkterfortsatz; *Rs.* Ringsinus; *Istr.* Irisstroma; *Pm.* Pupillarmembran; *Le.* Linsenepithel.

Fig. 6. Radiärschnitt durch die Iris des Neugeborenen. Fixation in Zenker'scher Lösung; in Wasserstoffsperoxyd entfärbt; van Gieson'sche Färbung; Zeiss Ocul. 2, Objectiv E.; Abbe'scher Zeichenapparat.

IE. inneres Epithel; *AE.* äusseres Epithel; *Sph.* Spinkter; *Dil.* Dilator; *P sp.* Pigmentsporn; *Istr.* Irisstroma.

Fig. 7. Radiärschnitt durch die hinteren Irisschichten des Erwachsenen. Fixation in Formalin; nach Alfieri's Methode entfärbt; van Gieson'sche Färbung; Zeiss Ocul. 2, Objectiv E.; Abbe'scher Zeichenapparat.

IE. inneres Epithel; *Dil.* Dilator; *Istr.* Irisstroma.

Fig. 8. Radiärschnitt durch die hinteren Irisschichten des Erwachsenen. Fixation in Flemming'schem Säuregemisch; nach Alfieri's Methode entfärbt; van Gieson'sche Färbung; Zeiss Ocul. 2, Objectiv E.; Abbe'scher Zeichenapparat.

IE. inneres Epithel, künstlich abgelöst; *AE.* äusseres Epithel; *Dil.* Dilator (*Fl.* Faserlage, *Zl.* Zellenlage); *Istr.* Irisstroma.

Fig. 9. Radiärschnitt durch den pupillaren Theil der Iris des Erwachsenen. Fixation in Formalin; nach Alfieri's Methode entfärbt; van Gieson'sche Färbung; Zeiss Ocul. 2, Objectiv E.; Abbe'scher Zeichenapparat.

IE. inneres Epithel; *AE.* äusseres Epithel; *Sph.* Sphinkter; *Dil.* Dilator; *Sp. b.* Speichenbündel; *Istr.* Irisstroma.

Fig. 10. Radiärschnitt durch die hinteren Irisschichten des Erwachsenen. Fixation in Flemming'schem Säuregemisch; nach Alfieri's Methode entfärbt; van Gieson'sche Färbung; Zeiss Ocul. 2, Oelimmersion $\frac{1}{12}$; Abbe'scher Zeichenapparat.

IE. inneres Epithel; *Dil.* Dilator; *Er.* Epithelreste, nicht transformirte Zellnester der äusseren Lamelle; *Istr.* Irisstroma.

Fig. 11. Tangentialschnitt durch die hinteren Irisschichten des Erwachsenen, ausserhalb des Bereichs des Sphinkters. Fixation in Flemming'schem Säuregemisch; nach Alfieri's Methode entfärbt; van Gieson'sche Färbung; Zeiss Ocul. 2, Oelimmersion $\frac{1}{12}$; Abbe'scher Zeichenapparat.

IE. inneres Epithel; *Dil.* Dilator (*Fl.* Faserlage, *Zl.* Zellenlage); *Er.* Epithelreste, nicht transformirte Zellnester der äusseren Lamelle; *Istr.* Irisstroma.



Fig. 7.



Fig. 8.



Fig. 9.

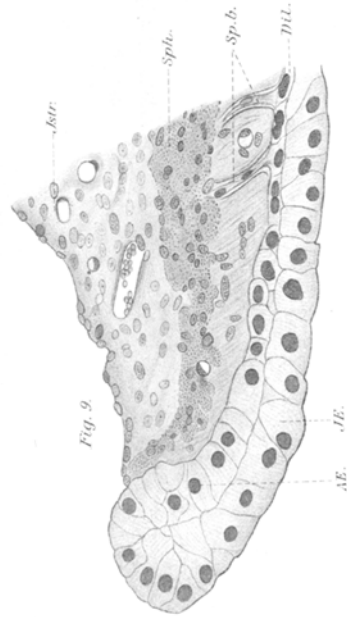


Fig. 10.

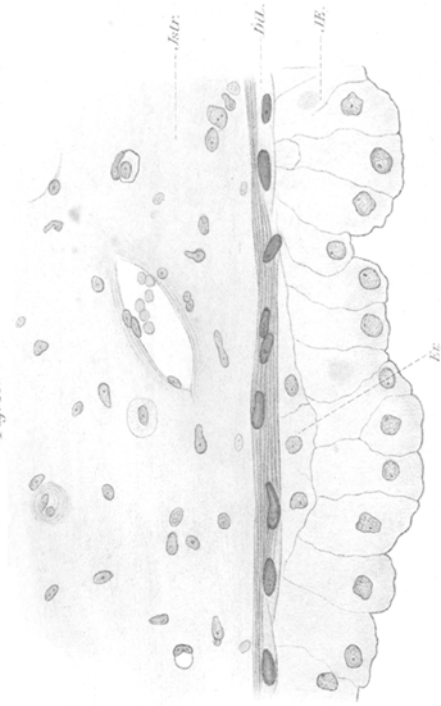


Fig. 11.

