

AUS DEM PHYSIOLOG. INSTITUT DER TIERÄRZTL. HOCHSCHULE ZU DRESDEN.
GEH. MED.-RAT PROF. DR. ELLENBERGER.

BEITRÄGE

ZUR

ENTWICKELUNGSGESCHICHTE DES AUGES VOM SCHWEIN

MIT

BESONDERER BERÜCKSICHTIGUNG DES VERHALTENS DER FÖTALEN AUGENSPALTE.

VON

RICHARD KEIL,
LEIPZIG.

Mit 39 Abbildungen auf den Tafeln 1-14.

I. Einleitung.

Während der embryonalen Entwicklung des Auges erscheint bekanntlich gleichzeitig mit dem Auftreten der Linsenanlage, beim Menschen gegen Ende der 4. Woche, an der unteren Wand des aus der primären Augenblase durch Einstülpung vom lateralen (hirnabseitigen) Pole gebildeten sekundären Augenbeckens eine rinnenartige Einziehung, die fötale Augenspalte. Sie wird allgemein auf eine mechanisch wirkende Ursache, nämlich auf das Eindringen von Mesenchymgewebe — dem späteren Glaskörper — zurückgeführt und setzt sich auch auf den Augenblasenstiel eine Strecke weit fort. Diese Rinne schliesst sich unter normalen Verhältnissen dadurch wieder, dass sich ihre Ränder beim weiteren Wachstum des Augenbeckens aneinander legen, verkleben und schliesslich verschmelzen. Die Verschlussstelle bleibt noch einige Zeit als ein heller Streifen sichtbar, weil sich hier das Pigment in der äusseren Augenblasenlamelle, der späteren Lamina pigmenti, zunächst nicht ablagert. Mit der nachträglich erfolgenden Pigmentierung der Zellen der Verschlussnaht verschwindet dieser helle Streifen und damit jede Andeutung der früher vorhandenen fötalen Augenspalte.

Am Augenblasenstiel bleibt die Rinne noch längere Zeit offen; eine kleine, von etwas Mesenchymgewebe umgebene Arterie legt sich hinein, die später, wenn sich auch diese Rinne

durch Verwachsung ihrer Ränder schliesst, als *Arteria centralis retinae* mit eingeschlossen wird.

Unter abnormen Verhältnissen kann die oben erwähnte Pigmentablagerung im Bereiche der Spaltennaht, die beim menschlichen Fötus meist um die 7. Woche der Gravidität vollendet ist, oder sogar der Verschluss der Spalte ausbleiben. Diesen in klinischer Beziehung wichtigen Defekt bezeichnet man als *Colobom* oder *Chorioidealspalte* (der alten Embryologen.)

Unter dem Ausdruck „*Colobom*“ (Verstümmelung) versteht man nach von Hippel (13) Defekte in gewissen Teilen des Auges, die in der Mehrzahl der Fälle durch ihre Form und ihre Lage nach unten, bezw. nach unten und innen typisch sind. Nun haben aber die Beobachtungen innerhalb der letzten 20 Jahre gelehrt, dass auch angeborene Defekte, die in klinischer und anatomischer Beziehung denen in der Richtung der Augenspalte gelegenen nahezu oder vollständig gleichen, auch in allen möglichen anderen Richtungen vorkommen können. Man spricht daher von *typischen* und *atypischen Colobomen* des Auges, noch besser vielleicht von *abwärts* und *nasal*, *oben* u. s. w. gelegenen *Colobomen* der Iris, der Linse u. s. w.

Es steht unzweifelhaft fest, dass *typische* und *atypische Colobome* in klinischer Beziehung zusammengehören; die Frage aber, ob ihre Entstehung prinzipiell vollkommen verschieden aufzufassen ist, darf noch nicht als endgültig gelöst angesehen werden. Deshalb habe ich es auch vermieden, zu irgend einer der zahlreichen hierauf bezüglichen Theorien bestimmte Stellung zu nehmen.

Es sind nun von den verschiedensten Seiten Versuche gemacht worden, für die im postfötalen Leben am Auge beobachteten *Colobome* eine Erklärung zu finden. Eine der wichtigsten Theorien, welche wohl die meisten Anhänger gefunden hat, war die *Deutschmannsche Entzündungstheorie*; D. führte

die Spaltbildungen auf heftige intrauterine Entzündungsprozesse am fötalen Auge zurück. Nachdem man aber die fötale Augenspalte und deren Sitz genauer erkannt hatte, waren es zuerst da Gama Pinto und Manz, welche unter Hinweis auf den fast regelmässigen Sitz der Colobome im Verlauf der fötalen Augenspalte die Theorie aufstellten, dass die Colobome auf einen mangelhaften Verschluss der letzteren zurückzuführen also das Ergebnis einer Bildungshemmung seien. Diese Theorie ist von unseren modernen Ophthalmologen fast allgemein angenommen worden, und man hat sich dahin geeinigt, alle im Verlaufe der fötalen Augenspalte vorkommenden Gewebsdefekte als typische, und alle in anderer Richtung verlaufenden als atypische Colobome zu bezeichnen.

Die Zahl der beim Menschen beobachteten und in der Literatur beschriebenen Colobome, besonders im Bereiche der Iris, ist eine ziemlich grosse; dagegen finden wir in der Literatur nur eine geringe Zahl von Beobachtungen über Colobome bei Tieren verzeichnet. Letztere sind zum Teil derart mangelhaft beschrieben, dass nicht einmal ihr Verlauf genau zu erkennen ist; dazu kommt noch, dass von den Beobachtern keinerlei Unterscheidung zwischen typischen und atypischen Colobomen gemacht worden ist.

Im Jahre 1901 beobachtete ich am Dresdener Schlachthofe in einem Rinderbulbus eine in der tierärztlichen Literatur noch nicht beschriebene Missbildung der Iris, die ich als „Brücken Colobom“ bezeichnet habe. Am rechten Auge des Tieres fand sich eine schmale Brücke Irisgewebes von 2,5 mm Breite, welche vom oberen zum unteren Pupillarrande fast senkrecht zum Querdurchmesser der im übrigen normal grossen Pupille verlief. Da die Brücke eine zusammenhängende Masse Irisgewebes darstellte und Verwachsungen mit der vorderen Linsenkapsel, — auch Pigmentschollen, wie sie bei Synechia posterior zu hinterbleiben pflegen — fehlten, so war die Diagnose: Synechia

posterior und Membrana pupillaris perseverans ausgeschlossen. Ausserdem war eine leichte Einkerbung im unteren inneren Quadranten der Iris zu bemerken. Der Pupillarrand sah an der betreffenden Stelle wie angenagt aus. Anderweitige Colobombildungen fanden sich weder an Opticus und Retina, noch am übrigen Uvealtractus.

Ich muss hierzu bemerken, dass die von mir gebrauchte Bezeichnung „Brücken-Colobom“, falsch ist; richtiger wäre gewesen: „Brückenbildung der Iris und leichtes typisches Iriscolobom“, wie ich das auch in der Beschreibung des Falles ausgeführt habe. Der Irrtum erklärt sich daraus, dass mir zur Zeit der Veröffentlichung der Mitteilung nur wenig ophthalmologische Literatur, zum Teil älteren Datums, zur Verfügung stand, und ich mich ausserdem mit der Frage der Missbildungen des Auges wenig beschäftigt hatte. Durch diesen zufälligen Befund wurde ich nun veranlasst, mein Augenmerk genauer auf die Verhältnisse der fötalen Augenspalte und das Entstehen der Colobome zu richten und über das Vorkommen der letzteren bei Tieren literarische Studien zu machen, auch über das Entstehen und weitere Verhalten der fötalen Augenspalte Untersuchungen an Embryonen anzustellen. Ich wählte hierzu besonders Schweincembryonen, weil mir dieselben am leichtesten zugänglich waren.

Die erste Frage, welche ich mir bei den embryologischen Untersuchungen vorlegte, war:

Sind die bezüglich des Verlaufes und der Richtung der fötalen Augenspalte beim Menschen festgestellten Verhältnisse ohne weiteres auf unsere Haustiere übertragbar, oder ist die Lage und die Verlaufsrichtung der fötalen Augenspalte bei den Tieren eine andere?

Zur Lösung dieser Frage war es zunächst notwendig, an der Hand der Literatur festzustellen, wie sich die bei Tieren bis jetzt beschriebenen Colobome verhielten, wo sie ihren Sitz

hatten und wie sie verliefen und endlich ob sie zu den typischen oder atypischen gerechnet werden müssen. Sollte es sich herausstellen, dass der Sitz und der Verlauf dieser Colobome ein wesentlich anderer als beim Menschen ist, dann wäre zu vermuten, dass die fötale Augenspalte unserer Haustiere eine andere Lage und einen anderen Verlauf als beim Menschen hätte. Zur näheren Orientierung in dieser Richtung habe ich die gesamte tierärztliche und ophthalmologische Literatur, soweit mir dieselbe zugänglich war, durchgesehen, um mich über alle publizierten Fälle von Colobombeobachtungen bei Tieren zu unterrichten. Ich habe das so erhaltene literarische Material übersichtlich zu ordnen gesucht und darüber folgendes zu berichten.

I. Typische Colobome. 1. Renner (25) fand neben einem Enchondroma intrabulbare congenitum ein Coloboma iridis et chorioideae an beiden Augen eines Füllens. Der Defekt in der rechten Iris lag im unteren inneren Quadranten, der der linken Iris zwischen beiden Quadranten (unterem inneren und unterem äusseren??).

2. Schultheiss (30) beobachtete bei einem 1¹/₄jährigen Hühnerhund unter anderem eine mangelhafte Ausbildung des vorderen Uvealabschnittes, des Ligamentum pectinatum, des Fontanaschen Raumes, der Iris (insbesondere ihres ciliaren Abschnittes) und des Corpus ciliare, bei letzterem ihren höchsten Grad erreichend. Die Missbildung lag auch hier im unteren inneren Quadranten, wie aus der beigegebenen farbigen Tafel zu ersehen ist.

3. Von mir (17) wurde das oben beschriebene sogenannte Brückencolobom der Iris beim Rinde beobachtet.

4. Bayer (2) bringt in seinen „bildlichen Darstellungen des gesunden und kranken Auges unserer Haustiere (Wien 1891)“ zwei Abbildungen von Colobomen beim Pferd und zwar ein Brückencolobom der Iris und ein Colobom des Tapetum nigrum. Letzteres verlief annähernd im unteren inneren Quadranten.

5. Salfner (28) beschreibt in einer bei Hess, Würzburg angefertigten Arbeit, welche unter dem Titel: „Angeborene Anomalie der Cornea und Sclera, sowie andere Missbildungen zweier Pferdebulbi“ veröffentlicht wurde, ein von ihm beobachtetes Colobom in beiden Augen desselben Tieres. Er stellt am linken Auge ein typisches Colobom des Opticus, der Chorioidea und des Tapetum nigrum fest und giebt an, dass im Bereiche des Chorioidealcoloboms nur noch Rudimente der Retina ohne histologische Schichtung vorhanden gewesen seien. Am rechten Auge war das Opticuscolobom nicht so ausgedehnt, wie links,

auch fehlte das Colobom der Chorioidea und des Tapetum nigrum. Beiden Augen war an gleicher Stelle, das heisst, wo sich links das Chorioidealcolobom befand, eine Ektasie der Sclera gemeinsam. Ich erwähne sie um deswillen mit, weil es ja noch strittig ist, ob man sie zum Begriff Colobom zu rechnen hat.

6. Möller (24) hat mehrere Fälle von Colobom bei Hunden beobachtet und bringt eine hierauf bezügliche Abbildung, aber ohne erklärende Beschreibung. Der Zeichnung nach zu urteilen handelt es sich um ein doppelseitiges Brückencolobom der Iris; beide Irisdefekte, sowohl am rechten wie am linken Auge, liegen zwischen unterem äusseren und unterem inneren Quadranten.

II. Atypische Colobome. 7. Hering (10) veröffentlichte einen Fall von Iriscolobom beim Pferde. Der Irisdefekt des linken Auges lag zwischen oberem und unterem äusseren Quadranten, während das rechte Auge zwischen denselben Quadranten mehrere radiär verlaufende teils schmalere und teils breitere Irisspalten aufwies. Wir haben es somit mit einem linksseitigen atypischen Colobom mit gleichzeitig bestehender rechtsseitiger Polycorie, die ja eine Abart der Colobombildung darstellt, zu thun.

III. Colobome mit zweifelhaftem Verlauf. 8. Dochtermann (6) untersuchte zusammen mit Berlin die Augen von 64 blinden Ferkeln, die von demselben Eber abstammten. In 36 Fällen fand sich teils einseitiges, teils beiderseitiges Coloboma totale (wo?), bei den übrigen war teils Microphthalmus beiderseits oder einseitiger Microphthalmus zugleich mit Coloboma totale auf der anderen Seite vorhanden.

9. Röder (27). Über das Vorkommen des Tapetumcolobom bei gescheckten Pferden wurden vom Referenten Untersuchungen angestellt und es ergab sich, dass derartige Colobome besonders bei braun- und weissgescheckten Pferden nicht selten sind und dann gewöhnlich auch in beiden Augen vorkommen (wo?). Bekanntlich versteht man unter Tapetumcolobom einen Pigmentmangel des Tapetum. Bei der Untersuchung mit dem Augenspiegel erscheint die betreffende Stelle rot und von zahlreichen Blutgefässen durchzogen. Sehstörungen scheint das Tapetumcolobom nicht zu verursachen.

Aus diesen wenigen Beobachtungen von Colobomen bei Tieren, die publiziert worden sind, darf man aber nicht schliessen, dass die Colobome bei Tieren so ungemein selten sind, wie es hiernach erscheinen könnte. Die geringe Zahl der Beobachtungen bzw. der Publikationen darüber erklärt sich vielmehr daraus, dass man in der Tierheilkunde erst in neuerer Zeit grössere Sorgfalt auf die Untersuchung der Augen und auf die Feststellung von Augenfehlern verwendet hat. Aus den wenigen Beobachtungen über die Colobome der Tiere lassen sich schwer Schlüsse auf die Lage und den wahrscheinlichen Verlauf der fötalen Augenspalte, bzw. auf die Beurteilung der Colobome und deren Entstehung ziehen. Immerhin könnte man aus den von mir

als typische Colobome aufgeführten Beobachtungen entnehmen, dass die fötale Augenspalte der Tiere eine ähnliche Lage wie die des Menschen, dass sie also ihren Sitz zwischen dem ventro-temporalen und -nasalen Quadranten hat, und dass diese Colobome, wie dies Manz bezüglich der Colobome des Menschen meint, auch bei Tieren in ursächlichem Zusammenhange mit der fötalen Augenspalte stehen und die Folge einer Hemmungsbildung, das heisst eines mangelhaften Verschlusses der fötalen Augenspalte seien. Es ist dann aber schwierig, den unter II. als atypisches Colobom aufgeführten Augenfehler zu erklären. Entweder muss man für derartige Fälle eine andere Art der Entstehung, z. B. nach Deutschmann die intrauterine Augenzündung, annehmen und von deren Zusammenhang mit der fötalen Augenspalte ganz absehen, oder man muss zugeben, dass diese während der fötalen Entwicklung nicht immer dieselbe Lage und denselben Verlauf hat.

In letzterem Falle sind wieder zwei Möglichkeiten denkbar. Einmal könnte die fötale Augenspalte zuweilen an abnormer Stelle auftreten und dann bei mangelhaftem Verschluss ein atypisches Colobom entstehen lassen, eine Möglichkeit, die keineswegs von vornherein von der Hand zu weisen ist, oder es wäre anzunehmen, dass die Spalte zwar immer an derselben Stelle, also ventral, entsteht, dass das Auge aber nachträglich Lageveränderungen durchmacht, indem immer, das heisst regelmässig, oder ausnahmsweise zu irgend einer Zeit der fötalen Entwicklung Drehungen stattfinden, die jedoch normalerweise den Augapfel schliesslich wieder in die erste Stellung mit ventral liegender Spalte zurückführen.

Bei diesen Drehungen müsste die fötale Augenspalte auch in verschiedene Meridiane des Bulbus, vor allem also an die Seitenflächen desselben, gelangen. Träte nun zu irgend einer Zeit eine Hemmung in der Drehung des Bulbus ein, bliebe der Bulbus also in der betreffenden Stellung, z. B. mit seitlich liegender Augenspalte fixiert und schlosse sich dann die Spalte nicht regelrecht, so käme ein atypisches Colobom zustande. In dieser Weise wäre das Entstehen der atypischen Colobome ungezwungen zu erklären. Hemmungen in der Bewegung und im Wachstum kommen im fötalen Leben bekanntlich oft vor, so dass also meine Annahme von einer Hemmung in der Drehung des Bulbus und einem Stehenbleiben desselben in einer fötalen, normalerweise nur vorübergehend vorhandenen Stellung nicht unbegründet und nicht ohne weiteres zu verwerfen ist.

Aus den vorstehenden Überlegungen geht hervor, dass zur Erklärung des atypischen Sitzes und Verlaufes der Colobome genaue Untersuchungen darüber anzustellen sind, ob der Verlauf der Spalte in allen Entwicklungsstadien stets

im inneren unteren (ventronasalen) Quadranten zu suchen ist, oder ob er z. B. abnormerweise variieren kann, oder ob er stets dadurch ein verschiedener ist, dass Drehungen der embryonalen Augenanlage regelmässig vorkommen, oder ob letztere nur ausnahmsweise beobachtet werden.

Der erste Autor, der das Vorkommen einer Drehung des Bulbus, und zwar um 90° , annahm, war Vossius (31); er schloss dies aus dem Verhalten der Opticusfasern und des Musculus rectus superior. Nachdem Deyl(5) ihm hierin widersprochen hatte, untersuchte Strahl(29) nochmals im Einverständnis mit Vossius diese Verhältnisse. Nach Strahls Ansicht findet am Bulbus selbst keine Drehung statt, wohl aber am Opticus, jedoch in einer viel früheren Zeit, als Vossius annahm. Auf die Strahlsche Arbeit werde ich später noch eingehender zurückkommen.

In den Lehr- und Handbüchern der Embryologie, wie auch in der sonstigen ontogenetischen und embryologischen Literatur, findet man nur wenige Angaben, die im Sinne des Vorkommens einer Drehung des Augenblasenstiemes oder des Bulbus gedeutet werden können.

Minot (23) und Kollmann (18) beschreiben zwar eine nasalwärts und nach unten (ventral) gerichtete Wanderung der Augenblasen, lassen aber den Punkt der Bulbusdrehung unerwähnt. Es lassen sich höchstens gewisse Bemerkungen Minots zu Gunsten der Annahme einer Drehung des Bulbus in Anspruch nehmen. Er schreibt nämlich über die Insertion des Augenblasenstiels folgendes: „Dieselbe ist von Anfang an excentrisch, und zwar liegt der Stiel anfangs an der unteren Seite des Bechers. Während der Wanderung des Auges kommt er jedoch allmählich an die innere Seite des Auges zu liegen“. Diese verschiedene Lagerung, bzw. dieser Wechsel im Sitz der Insertion des Augenblasenstiels ist doch wohl nur zu erklären, wenn man eine Drehung des Bulbus annimmt. Bei den anderen Autoren finde ich keine Meinungsäusserung über die von Vossius behauptete Bulbusdrehung.

Ich muss hier darauf aufmerksam machen, dass die Feststellung des Vorkommens einer Bulbusdrehung und die Verfolgung derselben scheinbar mit erheblichen Schwierigkeiten verbunden ist und dass man jedenfalls sehr junge Embryonen untersuchen muss, wenn man ein Urteil über diese Streitfrage gewinnen will. In Wirklichkeit sind die Schwierigkeiten jedoch nicht so gross, als man von vornherein denkt. Dies ergibt sich

aus folgendem: Sobald sich das Pigment in der Lamina pigmenti vollständig abgelagert hat, und dies erfolgt bekanntlich relativ frühzeitig, ist eigentlich der letzte Rest der Augenspalte und damit scheinbar die Möglichkeit verschwunden, die Stelle der verwachsenen Spalte noch zu erkennen. Glücklicherweise kann aber ihr Sitz noch einige Zeit nachher an der schwachen, linsenwärts gerichteten Aufstauchung der inneren Lamelle des sekundären Augenbechers erkannt werden. Nachdem auch diese verschwunden, bezw. sich durch Wachstum ausgeglichen hat, bietet uns noch der Augenblasenstiel, speziell dessen Insertion am Augenbecher einen Anhaltspunkt für die Beurteilung der Frage der Drehung und der Art des Ablaufes derselben. Dabei müssen wir uns erinnern, dass die Spalte noch längere Zeit, nachdem die Pigmentablagerung in der äusseren Lamelle des Augenbechers längst beendet ist, am Augenblasenstiel offen bleibt. Wenn sich aber auch diese Verhältnisse mit der Zeit mehr und mehr verwischen, dann bietet uns das Verhalten der Arteria centralis retinae — soweit wir bei unseren Haustieren von einer solchen reden können — eine sichere Unterlage für die Beurteilung der uns beschäftigenden Frage. Aus Vorstehendem ergibt sich, dass tatsächlich die Lösung der Frage, ob Lageveränderungen der fötalen Augenspalte und Drehungen des Augenbechers vorkommen, nicht so schwierig feststellbar sind, als es ursprünglich der Fall zu sein schien.

Bei den von mir hierüber anzustellenden Untersuchungen handelte es sich vor allem darum, irgend einen dauernd feststehenden Punkt am Kopfe zu gewinnen, von dem aus die Lage und Verlaufsrichtung der fötalen Augenspalte jederzeit genau bestimmt werden konnte. Nach langem Überlegen habe ich mich entschlossen, für meine Beobachtungen den Verlauf der Maulspalte als Orientierungsebene zu wählen. Die Maulspalte erstreckt sich bei den Föten unserer Haustiere weit auf die

Seitenfläche des Kopfes, in jedem Falle bis mindestens unter die Augen, und behält stets dieselbe Lage. Es ist also nicht schwierig, den ungefähren Winkel festzustellen, in dem sich ein bestimmter Meridian des Auges zu der darunter liegenden, als horizontal verlaufend angenommenen Maulspalte befindet. Meine Aufgabe ging also dahin, durch möglichst genaue Schätzung des Winkels, welcher durch die Verlaufsrichtung der Maulspalte einerseits und der fötalen Augenspalte andererseits gebildet wird, zu ermitteln, an welcher Stelle, bzw. in welchem Quadranten des Augenbeckers die fötale Augenspalte auftritt, wo sie zuerst liegt, und wie sie verläuft, und weiter zu eruieren, ob eine Drehung des Augenblasenstiels, oder des Augenbeckers allein, stattfindet, oder ob an beiden zugleich eine Drehung abläuft, bzw. ob während der fötalen Entwicklung eine Änderung in der Lage der fötalen Augenspalte eintritt, oder ob sie sich stets in demselben Quadranten des Auges und in derselben Lage zur Umgebung, speziell zur Maulspalte befindet.

Um jedem Einwand bezüglich etwaiger Ungenauigkeiten und Unrichtigkeiten meiner Beobachtungen zu begegnen, sind Mikrophotographien meiner Präparate angefertigt worden; Zeichnungen genügen nach meiner Ansicht in diesem Falle nicht, denn es ist selbstverständlich, dass schon kleine zeichnerische Fehler zu grossen Irrtümern Anlass geben können. Bei meiner Untersuchung werde ich ausserdem noch nachzuweisen versuchen, wie und wann der Verschluss der fötalen Augenspalte erfolgt.

Ehe ich nun meine eigenen Untersuchungen und deren Ergebnisse schildere, sollen hier in Kürze die Ansichten der bekanntesten Embryologen über die Entstehung der fötalen Augenspalte, ihr Verhalten und ihr Verschwinden besprochen werden, wobei ich von vornherein bemerke, dass die Ansichten hierüber zum Teil stark voneinander abweichen.

Koelliker (19) schreibt über das Entstehen der fötalen Augenspalte, dass die Mesodermalagen gleichzeitig mit der Einstülpung des

Hornblattes, der späteren Linse, medianwärts (d. h. hirnwärts!) von der Linse und unterhalb (ventral!) von derselben gegen die primitive Blase und ihren Stiel, den späteren Opticus, wuchern und dadurch die untere gegen die obere Wand der Blase treiben; hierdurch entstehen unter und hinter der Linse ein besonderer Raum, der die neue Wucherung, die Anlage des Glaskörpers enthalte, und es gewinne so die Augenblase eine eigentümliche Haubenform etc. etc. — Im weiteren Verlauf verwächst nach Koelliker die Spalte der sekundären Augenblase und des Augenblasenstiels (d. h. die fötale Augenspalte); es erscheint dann die erwähnte Wucherung als isoliertes Corpus vitreum im Augenbecher und als bindegewebige Achse mit den Vasa centralia im Sehnerven.

Sehr kurz handelt Bonnet (3) die fötale Spalte ab; er sagt: „Die untere Wand der primitiven Augenblase wird durch ein gefäßhaltiges Gallertgewebe, die Glaskörperanlage, eingestülpt. Durch diese, auch auf die untere Fläche des distalen Teiles des Augenblasenstiels übergreifende Einstülpung erscheint der Becher an seiner unteren Seite geschlitzt. Dieser Schlitz ist die fötale Augenspalte. Ihre Ränder gehen lateral in den Umschlagsrand des Augenbeckers (den Becher- rand) über; medial dagegen verlängern sie sich rinnenförmig und verflachen sich. Zugleich bilden sie den Übergangsteil der eingestülpten unteren Wand des früher röhrenförmigen Augenblasenstiels in die nicht eingestülpte obere. Der Augenblasenstiel ist somit in eine doppelwandige, nach unten offene Rinne umgewandelt worden. Die Ränder der Augenspalte nähern sich, verwachsen und schliessen die Augenspalte ab.

Hertwig (11) ist folgender Ansicht: „Der Augenbecher zeigt zwei Eigentümlichkeiten. Einmal besitzt er an seiner unteren Wand noch einen Defekt, denn es verläuft hier eine Spalte vom Rande der weiten, die Linse umfassenden Öffnung bis zum Ansatz des Stieles. Sie wird durch die Entwicklung des Glaskörpers bedingt und führt den Namen der fötalen Augenspalte. Anfänglich ist sie ziemlich weit, verengert sich dann aber immer mehr, indem die Spaltränder zusammenrücken, und schliesst sich dann endlich vollständig etc. etc.“ — „Bei dem Einstülpungsprozess hat auch der Augenblasenstiel seine Form verändert: ursprünglich ist er ein enges Rohr mit epithelialer Wandung, geht dann aber in einen mit doppelter Epithelwand versehenen Halbkanal über, indem seine untere Fläche durch die Bindegewebswucherung, welche nach vorn den Glaskörper liefert, auch mit eingestülpt wird. Später legen sich die Ränder des Halbkanals zusammen und verwachsen miteinander. Hierdurch wird der Bindegewebsstrang mit der in ihm verlaufenden Arteria centralis retinae in das Innere des Stiels, der nun eine ganz kompakte Bildung darstellt, aufgenommen.“

Genauere Angaben über die Entwicklungsrichtung der Spalte finden wir bei Minot (23), welcher sich wie folgt ausspricht: „Die

Einstülpung erscheint in Form einer Spalte, welche von der unteren Seite der Retina ausgeht, im Bogen den Rand der Augenblase umfasst und an der hinteren Seite des Augenblasenstiels weiter zieht; der obere Rand ist die Seitenleiste, der untere die Basilarleiste von His (14).

Die Spalte selbst wird als Chorioidealspalte bezeichnet; sie ist von Mesenchym ausgefüllt. Beim menschlichen Embryo findet sich, wahrscheinlich am Anfang der fünften Woche ein Blutgefäß, welches die Spalte der Länge nach durchzieht und zwischen Retina und Linse sich verästelt: es ist die *Art. centralis retinae*. Während der fünften Woche beginnt sich die Chorioidealspalte zu schliessen, und zwar erfolgt der Verschluss zuerst am proximalen Ende der Spalte und schreitet nach dem retinalen Ende des Stieles fort. Etwas später schliesst sich die Spalte am unteren Rande der Retina; es bleibt demnach eine kurze Strecke der Spalte offen. Durch diese Öffnung tritt die *Art. centralis retinae* in den Hohlraum der schalenförmig gewölbten Retina ein; sie zieht durch den Glaskörper hindurch und löst sich hier in zahlreiche Äste auf, die nach der hinteren Fläche der Linse ziehen, wo die Endäste der Arterie die Gefässhaut der Linse, die *Tunica vasculosa* bilden.“

Über die Lageveränderungen der Augenblase schreibt er: „Die Lage des Auges ist anfangs eine laterale mit etwas nach vorn gerichteter Längsachse; im weiteren Verlaufe seiner Entwicklung verschiebt es sich immer mehr aus seiner ursprünglichen Stellung nach abwärts und vorn. Bis zum Ende des zweiten Monats liegt es seitlich vom Zwischenhirn und zwar höher als dessen Trichterfortsatz. Während der fünften Woche rückt es allmählich tiefer herab und macht dabei gleichzeitig eine Schwenkung nach vorn, so dass es gegen Ende des zweiten Monats unter dem Riechlappen liegt. Während der zweiten Hälfte des zweiten Monats bilden beide Augenachsen untereinander einen Winkel von 90° ; von da an wird der Winkel allmählich kleiner, bis die Achsen schliesslich parallel stehen. Die Insertion des Augenblasenstiels ist von Anfang an excentrisch, und zwar liegt der Stiel anfangs an der unteren Seite des Bechers. Während der Wanderung des Auges kommt er jedoch allmählich an die innere Seite des Auges zu liegen; seine excentrisch gelegene Insertion behält er zeitlebens.“

In seiner letzten Auflage der Entwicklungsgeschichte von 1898 kennzeichnet Kollmann (18) seinen Standpunkt wie folgt: „Der Augenbecher besitzt eine weite Öffnung, welche von der jugendlichen Linse nicht vollständig ausgefüllt wird. Es ist deshalb zwischen ihr und dem Becherrand eine Spalte, durch welche Mesoderm in die Tiefe bis zum Bechergrund, zur Herstellung des Glaskörpers, hineindringt. Der Becherrand wird im Verlauf der Entwicklung an einer Stelle durch eine Rinne eingebuchtet, welche fötale Augenspalte heisst. Sie befindet sich an der unteren, kaudalwärts gerichteten Wand, läuft den Stiel entlang und ist hier eine Halbrinne, die anfangs seicht ist, später jedoch mehr und mehr vertieft wird. Wie die fötale Augenspalte, als

Rinne des Augenbeckers, eine doppelte Wand besitzt, so auch die Rinne auf dem Augenblasenstiel. Sie schliesst sich unter normalen Verhältnissen vollkommen; nur ein heller Streifen deutet noch kurze Zeit auf die Verwachsungsstelle hin, denn das Pigment in der Lamina pigmenti lagert sich erst später dort ab. Mit dem Verschluss der Spalte entwickelt sich der Glaskörper selbständig weiter; an dem Stiel bleibt die Rinne noch längere Zeit offen; eine kleine Arterie legt sich hinein, welche später eingeschlossen wird, die Arteria centralis retinae. Noch bis zur Mitte des zweiten Monats bleibt die Rinne erkennbar.“ — „Die Pigmentablagerung ist um die siebente Woche in der äusseren Lamelle vollendet.“

Bezüglich der Stellungsveränderungen der Augenblasen vertritt er eine ähnliche Ansicht wie Minot, indem er sie eine Wanderung nasalwärts und nach unten durchmachen lässt.

Über die Lage der Einstülpung am Augenblasenstiel bringt Mihalkowics (22) in seiner Monographie des Gehirns einige genaue Zahlen bei. Er schreibt: „Bei Säugetieren legt sich in unmittelbarer Nähe der Augenblase von unten ein gefässhaltiger Bindegewebsfortsatz an den hohlen Sehnervenstiel an und stülpt dessen untere Wand gegen die obere ein. So gelangen die centralen Netzhautgefässe in die Augenschale. Bei Säugetieren ist der Einstülpungsprozess sehr kurz, nur auf die unmittelbare Nähe der Augenblase beschränkt, beim Menschen dagegen bedeutend länger. Also liegen die centralen Netzhautgefässe bei Säugetieren nur eine sehr kurze Strecke im Sehnerven, welche kaum 1—2 mm beträgt, beim Menschen aber in einer Ausdehnung von 15—20 mm.“

Martin (20) beschreibt in seiner letzten Auflage der „Anatomie der Haustiere“ die Entstehung der fötalen Augenspalte folgendermassen: „Der Augenbecher besitzt nur zwei Wände, die konvexe Aussenwand und die eingestülpte Innenwand. Die Bechergrube, in welcher die Linse liegt, zeigt ventral einen Schlitz, die fötale Augenspalte. Durch diese findet der Übergang der Bechergrube in die Augenstielrinne statt, und von hier aus dringt Mesenchym in die Bechergrube ein. Indem dieses letztere sich zwischen die hintere Linsenfläche und die eingestülpte Becherwand legt, liefert es die Anlage des Glaskörpers. Die beiden Wandblätter sind ursprünglich noch durch einen ziemlich bedeutenden Hohlraum getrennt. Mit der Ausdehnung der Linsen- und Glaskörperanlage nähern sie sich bis zur schliesslichen Berührung. Damit verschwindet auch die trennende Spalte und die beiden Wandblätter bilden nun zwei Lagen der inneren Augenhaut. Ähnliches hat sich am Augenblasenstiel vollzogen. Er hat sich durch Aneinanderlagerung der gewölbten Aussen- und der vertieften Innenwand zu einem doppelschichtigen Rohre umgestaltet, in welchem die zwischen beiden Wandblättern vorhanden gewesene Verbindung mit dem Zwischenhirnhohlraum verschwunden ist etc. etc. — Kurzer Erörterung bedarf nur

noch die sogenannte Chorioidealspalte. Dieselbe entspricht dem ventralen Schlitz des Augenbeckers, durch welchen das Glaskörpergewebe eingedrungen war. In der Chorioidea selbst besteht keine Spalte; der Name ist also eigentlich falsch, und auch der Schlitz in der inneren Augenhaut verwächst später. An der Verwachsungsstelle bleibt die Pigmentierung der Chorioidea noch längere Zeit aus, wodurch ein heller, vom Rande der Pupille bis zum Sehnerveneintritt laufender Streifen zustande kommt, der aber nach und nach verschwindet. Immerhin kann mangelhafter Verschluss der Augenbeckerspalte auch einen entsprechenden Defekt an der mittleren Augenhaut zur Folge haben und dadurch eine pathologische Spaltbildung entstehen (*Coloboma chorioideae et iridis*).

Aus den angeführten Angaben der genannten Autoren geht bezüglich der Entstehung, des Verhaltens und des Verschwindens der fötalen Augenspalte kurz zusammengefasst Folgendes hervor: Aus der Bonnetschen (3) und Martinschen (20) Beschreibung ist nicht ersichtlich, von wo aus die Einstülpung beginnt; auch die Hertwigschen Angaben (11) lassen diesen Punkt zweifelhaft, man müsste denn annehmen, dass er die Spalte vom Rande des Augenbeckers nach dem Augenblasenstiel zu sich bilden lässt, wenn er schreibt: „. . . es verläuft hier eine Spalte vom Rande der weiten, die Linse umfassenden Öffnung bis zum Ansatz des Stiels.“ Bezüglich des Zustandekommens des Verschlusses der Spalte geben alle drei Autoren nichts näheres an. Die Einbuchtung des Augenblasenstiels geschieht nach Hertwig gleichzeitig mit der am Augenbecher. — Koelliker (19) glaubt, dass gleichzeitig mit der Linsenbildung, also mit der Einstülpung des Ectoderms auch Mesenchym in den Augenbecher dringt, wodurch die ventrale Einbuchtung, d. h. die Bildung der fötalen Augenspalte hervorgerufen wird. Demnach beginnt also der Prozess in der Nähe der Linse und schreitet nach dem Augenblasenstiel zu fort. Über die Verlaufsrichtung und das Zustandekommen der Spalte, d. h. ob der Verschlussprozess lateral beginnt und hirnwärts fortschreitet oder umgekehrt, spricht er sich nicht aus.

Nach Minot (23) erfolgt der Verschluss der Spalte in der fünften Woche am proximalen Ende und schreitet nach dem retinalen Ende des Stiels fort. Erst später schliesst sich die Spalte am unteren Rande der Retina. — Die Einstülpung selbst lässt er von unten her eintreten, denn er schreibt: „Die Einstülpung erfolgt in Form einer Spalte, welche von der unteren Seite der Retina ausgeht, im Bogen den Rand der Augenblase umfasst und an der hinteren Seite des Augenblasenstiels weiterzieht.“ Aus diesen Worten lässt sich nicht ersehen, von welchem Punkte aus der Einstülpungsprozess an der Augenanlage beginnt, d. h. ob er vom proximalen zum distalen Ende fortschreitet oder umgekehrt.

Von grosser Wichtigkeit aber scheinen mir seine Worte über die Insertionsstelle des Augenblasenstiels zu sein; ich glaube nicht fehl zu

gehen, wenn ich die Minotschen Angaben für das Vorkommen einer Drehung des Augenbechers in Anspruch nehme: „Die Insertion des Augenblasenstiels ist von Anfang an excentrisch, und zwar liegt der Stiel anfangs an der unteren Seite des Bechers. Während der Wanderung des Auges kommt er jedoch allmählich an die innere Seite des Auges zu liegen.“ — Wenn Minot auch nicht angibt, wieweit diese Lageveränderung der Insertionsstelle nach innen geht, so erhellt doch zweifellos aus seinen Angaben, dass eine Rotation der Augenblase bzw. der Insertionsstelle des Opticus über unten nach innen stattfindet, denn auf andere Weise wäre die Änderung des Sitzes der Insertionsstelle des Opticus nicht zu erklären.

Eine ganz andere Stellung als die der erwähnten Embryologen und anderer Forscher, die sich mit ähnlichen Untersuchungen beschäftigt haben, nimmt His (14) sowohl in Bezug auf die Art der Entstehung und Ablösung der Augenblasen, als auch, was innig damit zusammenhängt, bezüglich der Bildung der fötalen Augenspalte ein. Nach His entstehen nämlich die Augenblasen als sogenannte „Biegungs-ohren“ an der Seitenwand des Vorderhirns. An jeder Augenblase unterscheidet er eine vordere und hintere Leiste, die Basilar- und die Seitenleiste. Erstere läuft mit der der anderen Seite konvergierend im Trichterfortsatz aus. Hinter ihr bildet sich in der Hirnwand eine konkave Einziehung, welche vom konvexen Randteil der Augenblase im Bogen umgriffen wird. Der untere Zugang zur Grube verengt sich durch das Aneinanderrücken der Basilar- und der Seitenleiste zu einer schmalen Spalte, welche sich ihrerseits in eine am Augenblasenstiel kurz auslaufende Furche fortsetzt. Diese Furche erhält sich am Endabschnitt des Augenblasenstiels auch dann noch, wenn die Augenspalte schon grösstenteils geschlossen ist, und in sie lagert sich die Arteria centralis retinae bzw. Art. hyaloidea ein. Bis gegen die Mitte des zweiten Monats, wenn der Augenblasenstiel schon zu einem langen Strang ausgezogen ist, lässt sich der Schlitz noch nachweisen und öffnet sich abwärts und vorwärts. Über die Wanderung der Augenblasen und über das etwaige Vorkommen einer Drehung des Bulbus spricht sich His nicht aus.

Kollmann (18) vertritt, was den Ausgangspunkt des Einstülpungsprozesses anlangt, einen ganz neuen Standpunkt. Er lässt das Mesenchym zwischen der Linse und dem Augenbecherrand in den Bechergrund eindringen, denn die Linse füllt die Öffnung des Bechers oder den Becherrand nicht vollständig aus. Demnach schreitet nach Kollmann die Einstülpung vom distalen zum proximalen Ende des sekundären Augenbechers fort und greift dann auf den Augenblasenstiel über. Über das Zustandekommen des Verschlusses sagt Kollmann nur: Die Augenspalte „schliesst sich unter normalen Verhältnissen vollkommen“ etc. Aus diesen Worten geht die Richtung, in der der Verschluss erfolgt, nicht hervor. Kollmann sagt zwar weiter:

„Am Augenblasenstiel selbst bleibt die Rinne noch längere Zeit offen“, etwa „bis zur Mitte des zweiten Monats.“ Aber auch hieraus ist nicht zu ersehen, ob der Verschluss vom proximalen zum distalen Ende oder umgekehrt fortschreitet. Diese Frage durch eine exakte Untersuchung zu lösen erscheint mir um deswillen wünschenswert, weil Minot (23) den Verschluss vom proximalen (hirnseitigen) zum retinalen Ende des Stiels verlaufen lässt, eine Angabe, die Bedenken hervorruft, wenn man damit die Angaben anderer Autoren vergleicht, nach denen sich die Spalte des Stiels am spätesten schliessen soll.

Wenn man von den erwähnten Minotschen Angaben (23), auf Grund deren man auf den Ablauf einer Bulbusdrehung schliessen muss, obwohl Minot selbst nichts darüber sagt, absieht, dann spricht keiner der erwähnten Embryologen von einer Drehung des Bulbus. Mit dieser Frage haben sich speziell, wie schon erwähnt, nur Vossius, Deyl und Strahl befasst.

Vossius (31), der als erster von einer Drehung des fötalen Bulbus, und zwar von einer solchen um 90° spricht, hat seine Untersuchungsergebnisse im „Archiv für Ophthalmologie“, Bd. XXIX; 1883 veröffentlicht. Nach seinen Untersuchungen macht der Augenbecher eine Drehung um 90° über unten nach aussen durch. Als Beweis für seine Anschauung führt er folgende Punkte an:

1. „Die Arteria centralis retinae verschiebt sich im Opticusstamm während der Entwicklung in der Richtung von innen über unten nach aussen.“ 2. „Der Musculus rectus superior, welcher ursprünglich lateral vom Musculus levator palpebrae liegt, schiebt sich erst im Laufe der Entwicklung unter diesen.“ (Er macht also mit dem Bulbus, an dem er befestigt ist, eine Ortsveränderung durch, während der am Lid befestigte Musc. levator palpebrae in seiner Lage bleibt; er wandert von aussen nach innen, d. h. bei den seitwärtsstehenden Augen der Tiere von hinten nach vorn, also nasalwärts). 3. „Die Nervenfaserbündel nehmen im Opticusstamm einen spiraligen Verlauf.“

Bei der Nachprüfung dieser Angaben leugnete Deyl (5) die Verschiebung der Eintrittsstelle der Arteria centralis retinae.

Nach seinen Beobachtungen ergaben sich im Gegensatz zu Vossius folgende Resultate: 1. „Die Eintrittsstelle der Centralgefäße der Netzhaut liegt stets im unteren inneren Quadranten des Opticus.“ 2. „Die von Vossius behauptete Drehung des Opticus um 90° findet nicht statt“ und 3. „eine Rotation des Bulbus ebensowenig.“

Diese einander so widersprechenden Ergebnisse gaben Strahl (29) Veranlassung, im Einverständnis mit Vossius die Befunde von Deyl einer Nachprüfung in seinem Institute durch Henckel (9) unterziehen zu lassen. Strahl berichtete über die Ergebnisse dieser Forschungen kurz im „Anatomischen Anzeiger“, Bd. XIV, Nr. 11; 1898, während Henckel selbst seine Untersuchungsergebnisse ausführlich in den „Anatomischen Heften“ publizierte.

Das von Strahl und Henckel zur Untersuchung verwendete Material an Embryonen war ungünstiger Verhältnisse halber nur ein recht geringes. Zunächst wurde je ein menschlicher Embryo von 60 mm und 75 mm Scheitel-Steisslänge mikrotomiert. Dabei wurde bezüglich der Eintrittsstelle der Arteria centralis retinae festgestellt, dass sie direkt am unteren Rande des Opticus lag und weder wesentlich nach der medialen, noch nach der lateralen Seite verschoben war. Zur Orientierung über die Lage des Gefäßeintrittes wurde das Orbitaldach benutzt. Man dachte sich den Opticusstamm durch eine Ebene, welche parallel zum Orbitaldach durch die Mitte des Opticus geht, in eine obere und untere Hälfte zerlegt. Durch diese Ebene und eine in der Längsachse des Nerven auf ihr errichtete Senkrechte wird die Einteilung des Opticus in seine vier Quadranten gegeben.

Die Eintrittsstelle des Gefässes fällt nach Henckel und Strahl annähernd mit dieser Senkrechten zusammen. Wollte man schätzungsweise von einer Abweichung von der Medianebene reden, so müsse man sagen, dass eine solche um ein ge-

ringes medialwärts, keinesfalls aber lateralwärts und keinesfalls in auch nur nennenswertem Grade zu verzeichnen sei.

Weiterhin ist hervorzuheben, dass Strahl und Henckel feststellen, dass dieses Lageverhältnis der Arteria centralis beim menschlichen Fötus mit den Befunden, welche an einer Reihe halbirter Schädel von Erwachsenen gemacht wurden, übereinstimmte. Zur weiteren Kontrolle ihrer Versuchsergebnisse wurde auch noch eine Serie von Längsschnitten durch den Kopf eines Embryo von 15 mm Sch.-St.-Lge. untersucht. Die Einstülpung der sekundären Augenblase und des Opticus zeigte hier nach vorn und unten, was demnach dem inneren medialen Quadranten und einem Winkel von etwa 45° entsprach. — Soweit die Ausführungen der beiden Forscher über die Ergebnisse ihrer mikroskopischen und präparatorisch-anatomischen Untersuchungen bezüglich der Eintrittsstelle der Centralgefäße der Netzhaut.

Von den weiteren Ausführungen von Henckel und Strahls über die Lageveränderung des Musculus rectus superior und Musculi levator palpebrae will ich hier nur das Wesentlichste hervorheben, weil ich meine eigenen Untersuchungen speziell auf diese Frage als nicht in den Rahmen meiner Arbeit gehörig nicht erstreckt habe.

1. Eine Verschiebung genannter Muskeln findet, wie Vossius richtig beobachtet hat, statt, aber nicht in dem hohen Grade, wie er angab; sie hat mit dem fünften Monat der Gravidität ihr Ende erreicht.
2. Aus der Verschiebung der Muskeln zueinander auf eine Torsion des Bulbus zu schliessen, geht nicht an; es ist vielmehr der hauptsächlichste Anteil an der geringen Verschiebung dem Musculus levator palpebrae zuzusprechen und als reiner Wachstumsvorgang desselben aufzufassen. Er wird infolge seines vermehrten Breitenwachstums durch die Organe der Umgebung gewissermassen verdrängt und muss sich durch die Verschiebung in die Höhe und über den M. rectus sup. den Raumverhältnissen in der Spitze der Orbitalpyramide anpassen.

Wenn wir den Inhalt der Henckelschen Arbeit schliesslich kurz zusammenfassen, so ergibt sich, wie Strahl selbst im Anatomischen Anzeiger schreibt, folgendes:

1. Vom dritten Monat der Gravidität an wurde eine Verschiebung der Eintrittsstelle der Arteria centralis retinae nicht mehr beobachtet; sie liegt hier, wie beim erwachsenen Menschen, direkt am unteren Rande des Opticus.

2. Im zweiten Monat der Gravidität, zu der Zeit, wo der Augenblasenstiel noch lateral oder halb schräg nach vorn läuft, und wo die Stelle der Einstülpung des Stiels noch deutlich ist, liegt sie an dieser Stelle nicht gerade nach unten, sondern schräg nach innen. Demnach muss der Optikus allerdings eine Drehung machen.

Aus der vorstehenden Zusammenstellung der in der Literatur niedergelegten Untersuchungsergebnisse über die Art der Entstehung der fötalen Augenspalte, über ihre Lage und Verlaufsrichtung, über die Art des Zustandekommens ihres Verschlusses und über eine während der Wanderung der Bulbi nach vorn und unten etwa vorkommende Drehung des Augenbechers oder seines Stieles geht hervor, dass diese Fragen noch nicht genügend geklärt und dass weitere Untersuchungen an Föten früherer Stadien notwendig sind.

Im Einverständnis mit meinem ehemaligen Lehrer, Herrn Geh. Medizinalrat Prof. Dr. Ellenberger, und besonders angeregt durch meine oben erwähnte Beobachtung des Iriscoloboms beim Rinde, beschloss ich einen Beitrag zur Lösung dieser Frage an Tierembryonen zu liefern. Die Untersuchungen von Vossius, Deyl und Henckel-Strahl erstrecken sich auf menschliche Embryonen.

Zu meinen Untersuchungen benutzte ich wesentlich die Embryonen von Schweinen; ich habe zwar auch die Embryonen von Maus und Ratte auf die mich beschäftigende Frage untersucht, will aber hier von einer Schilderung dieser Versuchsergebnisse absehen, um sie später in einer besonderen Abhandlung zu publizieren.

Was zunächst das mir zur Verfügung stehende Versuchsmaterial anlangt, so hatte ich mit den Schwierigkeiten, die sich der Sammlung eines genügenden Materials menschlicher Föten entgegenstellen und die namentlich Strahl und Henckel gehindert haben, ihre Untersuchungsergebnisse weiter auszu dehnen, weniger zu kämpfen. Es gelang mir vielmehr im Laufe einiger Monate eine grosse Sammlung von Schweins-

embryonen — von 1,85 cm Scheitel-Steiss-Länge an aufwärts — anzulegen. Leider bekam ich aber die wenigsten Embryonen lebenswarm zur Fixierung, so dass sich an den Präparaten feinere Kernstrukturen nicht nachweisen lassen.

Über die angewandte Methode, die **Technik** meiner Untersuchungen, habe ich folgendes zu sagen:

Die Fixierung der Embryonen geschah durchgängig in Zenkerscher Flüssigkeit mit nachfolgender Jod-Alkohol-Behandlung; die Einbettung des Materials erfolgte in der bekannten Weise in Paraffin. Die Zerlegung der Köpfe in Serien wurde mittels des Ebner-Weichselbaumschen Serienmikrotoms ausgeführt; die Schnittstärke betrug durchschnittlich 20 μ . Die Schnitte wurden in der Mehrzahl der Fälle parallel zur Medianebene angelegt, waren also Sagittalschnitte, so dass sie das seitlich stehende, mit dem Linsenpol direkt lateral gerichtete Tierauge quer trafen, also mehr oder weniger parallel zum Äquator des Bulbus gerichtet waren. In einigen wenigen Fällen wurden Frontalschnitte angelegt, d. h. Schnitte, welche im rechten Winkel zur Medianebene standen (Transversalschnitte).

Zur Färbung habe ich für die jüngeren Stadien ausschliesslich das Delafieldsche Hämatoxylin und Eosin zur Erzielung einer Doppelfärbung benutzt; erst bei Föten von 4 cm Sch.-St.-Lge. an aufwärts kam ausserdem noch die Doppelfärbung mit Säurefuchsin-Pikrinsäure zur Anwendung.

Ich habe Föten aller Stadien meiner Sammlung, und zwar stets zwei und mehr Embryonen der einzelnen vielen Entwicklungsstadien mikrotomiert, d. h. in Serien zerlegt, und alle diese zahlreichen Serien untersucht. Bevor ich aber zur Beschreibung der von mir mikrotomierten Embryonen übergehe, muss ich noch folgendes zur Erklärung vorausschicken:

Die in der nachfolgenden Schilderung gebrauchte, scheinbar zusammenhanglose Numerierung hat ihren Grund darin, dass die Embryonen nicht der Grösse nach, sondern in der Reihenfolge, wie sie gesammelt sind, mit der laufenden Nummer versehen wurden. Jeder der beschriebenen und mit einer römischen Zahl bezeichneten Embryonen ist einem Gefäss der Sammlung, in welchem sich eine Anzahl der aus demselben

Uterus, also von derselben Mutter und derselben Schwangerschaftsperiode herstammenden Embryonen befanden, entnommen worden. Die Durchschnittsgrösse derselben in Scheitel-Steiss-Längen wurde jedesmal festgestellt.

Dem Leser der nachfolgenden Darstellung wird es vielleicht noch auffallen, dass ich nur eine relativ geringe Zahl von Serien näher beschreibe. Diese Tatsache findet ihre Erklärung darin, dass bei den so dicht aufeinander folgenden Stadien nicht immer nebenswerte Fortschritte in der Entwicklung der Augenanlage zu verzeichnen waren. Infolgedessen wurden alle die Serien, welche gleiche oder sehr ähnliche Befunde wie die bereits beschriebenen zeigten, nicht weiter erwähnt. Ich habe selbstverständlich die Föten aller Stadien mikrotomiert und alle Serien untersucht.

Nicht unbedeutende Schwierigkeiten ergaben sich für die Beschreibung der Befunde meiner Untersuchungen und ihre Vergleichung mit den an geborenen Menschen und an menschlichen Föten gemachten Beobachtungen wegen der verschiedenen Lage der Menschen-, Tier- und Fötenaugen. Lage und Richtung der Augen der Föten und der der Tiere und deren Achsen ist grundverschieden von der des geborenen Menschen. Bei letzterem sind die Augen direkt nach vorn gerichtet und ihre Längsachsen verlaufen parallel; bei den jüngeren Föten des Menschen und der Tiere liegen sie ganz seitlich und ihre Achsen bilden einen gestreckten Winkel, d. h. sie fallen in eine gerade Linie zusammen, die senkrecht zur Medianebene des Körpers gerichtet ist. Bei den Haustieren liegen die Augen mehr oder weniger seitlich am Kopfe und ihre Längsachsen divergieren. Was also beim Auge des Menschen vorn ist, ist beim Fötus lateral und beim Tierauge schräg lateral und vorn (oro- bzw. nasolateral); die laterale Fläche des menschlichen Auges ist beim Tierauge eine caudolaterale, beim fötalen Auge

eine rein caudale, die mediale eine vordere mediale oder rein vordere Fläche u. s. w. Dazu kommt noch, dass die Kopfhaltung je nach der Tierart verschieden ist, sodass z. B. oben bei der einen Tierart und dem einen Fötus etwas ganz anderes ist als bei einer anderen Tierart und einem anderen Fötus u. s. w. Es liegt also auf der Hand, dass bei Anwendung der Bezeichnungen lateral, medial, vorn, hinten, oben, unten u. s. w. Missverständnisse eintreten müssen. Um diese möglichst auszuschliessen, habe ich bei der Beschreibung meiner Präparate die Bezeichnung dorsal und ventral anstatt oben und unten für das Auge in der Art angewandt, dass dabei der Kopf bezw. die Maulhöhle mit der Lippenspalte in horizontaler Lage gedacht ist; ventral bedeutet hier also die Richtung gegen die Ebene der Mundhöhle bezw. die Ventralseite (Kehlseite) des Kopfes, dorsal die entgegengesetzte Seite. Die Bezeichnung lateral und medial, vorn und hinten habe ich dadurch möglichst vermieden, dass ich für die beiden Seitenflächen des Auges die Ausdrücke: nasenseitige, nasale (mediale des Menschen) und schläfen-seitige (temporale), oder ohrseitige, bezw. occipitale (laterale des Menschen) Fläche gebraucht und im übrigen unzweideutige Ausdrücke, wie gehirnwärts, hirnseitig, hirnabseitig, lidseitig, korneaseitig, opticusseitig, irisseitig u. s. w. und dergl. benutzt habe. Ich unterscheide also am Auge nicht einen vorderen und hinteren Pol (wie beim Menschen) oder einen lateralen und medialen (wie beim Fötus), sondern einen hirnseitigen (opticusseitigen) und einen hirnabseitigen (lidseitigen, kornealen) Pol u. s. w. Auch die Ausdrücke proximal und distal sind in dem Sinne verwendet worden, dass proximal bedeutet: nahe dem Gehirn, und distal: fern vom Gehirn, also ohne Rücksicht auf die Genesis der Teile. Vom genetischen Standpunkt aus könnte man den Becherrand als proximal und die Stielseite des Bechers als distal bezeichnen. Dies geschieht aber nachstehend nicht. Die Bezeichnungen proximal und distal beziehen sich nur auf

die Lage der Augenteile zum Gehirn, bezw. zum Opticuseintritt. Danach könnte man auch von einem proximalen (hirnseitigen) und distalen (kornealen, hir nabseitigen) Pole sprechen. Es wäre sehr interessant gewesen, auch die Frage von der Entstehung der fötalen Augenspalte in den Kreis der Betrachtung zu ziehen und zu ermitteln, von welchem Punkte der Augenanlage aus der Einstülpungsprozess am sekundären Augenbecher beginnt, ob er vom Becherrand zum Gehirn oder umgekehrt fortschreitet. Da aber bei meinen jüngsten Embryonen von 1,85 cm Scheitel-Steiss-Länge die fötale Augenspalte schon vollständig ausgebildet war und mir noch jüngere Stadien nicht zur Verfügung standen, so unterblieb die Erörterung dieser Frage, zumal ich nicht die Art der Entstehung der Spalte, sondern vielmehr nur ihren Sitz, ihren Verlauf und die Art ihres Verschlusses studieren wollte.

Kurz vor dem Abschluss meiner Arbeit gelangte ich noch in den Besitz der Reuterschen Dissertation (26), welche sich mit der Entwicklung der Augenmuskulatur beim Schwein beschäftigt. Da ich in der Beschreibung meiner Serien die Entwicklung der äusseren Bulbusmuskeln ebenfalls berücksichtigt habe, werde ich später auf die Resultate der genannten Arbeit näher eingehen müssen, weil meine Befunde von denen des genannten Autors zum Teil abweichen.

Im nachfolgenden lasse ich nun die Ergebnisse meiner Untersuchungen an Schweinsembryonen folgen.

II. Befunde der mikroskopischen Untersuchung.

1. Embryo (XLIII. 1,85 cm Scheitel-Steiss-Länge = Sch.-St.-Lg.). (Entspricht etwa dem unter Nr. 75 in Keibels Normen tafeln abgebildeten und dürfte etwa 21 Tage alt sein). Die sekundäre Augenblase ist allenthalben von Mesenchym umgeben, welches einen

Fortsatz durch die mitten an der ventralen Seite des Augenbeckers gelegene fötale Augenspalte in das Innere des Augenbeckers sendet. Wir sehen, dass dieser Fortsatz, gegen die Linse zustrebend, sich nach beiden Seiten zwischen dieser und der Becherwand verästelt und dort ein weitmaschiges, zum Teil kernhaltiges Gewebe, den späteren Glaskörper, bildet (Taf. 1/2, Fig. 1, 2, 3, a). Je weiter wir uns nun von jenem Bindegewebszapfen nach dem Inneren des Augenbeckers zu entfernen, um so weniger kernhaltige Zellen treffen wir an, bis endlich eine homogene Grundsubstanz sichtbar wird, welche sich aus sternförmigen, durch ihre Ausläufer in Verbindung stehenden Gebilden, augenscheinlich kernlos gewordenen Mesenchymzellen zusammensetzt.

Die fötale Augenspalte erstreckt sich bei diesem Embryo über den ganzen Augenbecher und über einen kleinen Abschnitt des Augenblasenstiels.

Das die Augenblase direkt umgebende Mesenchym (Taf. 1/2, Fig. 3, b), hat einen relativ weitmaschigen Bau; auch hier stehen die sternförmigen Zellen, genau wie im Glaskörperraum, durch ihre Ausläufer in Verbindung; ihre Kerne sind hell, rundlich und bläschenförmig. Demnach haben wir es mit einem Gewebe von ausgesprochenem reticulären Bau zu thun. In der weiteren Umgebung der Augenanlage sind die Zellen dichter aneinandergedrängt, jedoch bleibt auch hier der reticuläre Charakter des Gewebes gewahrt.

Das äussere Blatt der sekundären Augenblase besteht an allen Punkten aus einer einzigen Lage hoher Cylinderzellen, die allerdings in der Gegend des Umschlagsrandes beider Blätter (Taf. 1/2, Fig. 3, c), etwas höher werden. Eine leichte Pigmentierung, welche den Basalteil der Zellen betrifft, ist überall wahrzunehmen; ausgenommen hiervon sind diejenigen Zellen, welche in der Nähe der fötalen Augenspalte liegen; sie enthalten kein Pigment. Das innere, aus mehreren Zellschichten aufgebaute Blatt des Augenbeckers (Taf. 1/2, Fig. 3, d), welches ungefähr die 5—6 fache Stärke des äusseren besitzt, liegt dem letzteren nicht allenthalben vollkommen an; infolgedessen entsteht an der Übergangsstelle beider Blätter eine sichelförmige Spalte (Ringspalte) (Taf. 1/2, Fig. 2 u. 3, e). Eine ebensolche, aber bedeutend grössere Spalte liegt genau der Augenspalte gegenüber an der oberen (dorsalen) und hinteren (hirnwärts gerichteten) Wand des Beckers (Taf. 1/2, Fig. 1 u. 2, f) und ist natürlich, genau wie die Ringspalte, als Rest der Höhle der primären Augenblase aufzufassen. Die Zellschichten des inneren Blattes (Taf. 1/2, Fig. 3, d) sind in keiner Weise differenziert, so dass die innere Lamelle (die spätere Retina) demnach aus mehreren Schichten übereinanderliegender Cylinderzellen mit bläschenförmigen, gut tingiblen Kernen, in denen lebhaftere Kernteilungsvorgänge ablaufen, besteht. Die innerste, glaskörperwärts gelegene Zone der inneren Lamelle erscheint frei von Kernen (Taf. 1/2, Fig. 2 u. 3, b), und zwar entspricht die Dicke dieser Zone etwa dem Dickendurchmesser der äusseren Lamelle; sie ist im allgemeinen an

der dorsalen Wand der Augenblase am dicksten und verjüngt sich an den Spalträndern ganz erheblich. Ihr liegen im Glaskörperraum viele Hämatocyten an.

Auch an dem äusseren Blatte des Augenbechers (der späteren Pigmentschicht der Retina) liegt eine grosse Zahl Blutkörperchen (Taf. 1/2, Fig. 3 und 4, i), welche die verschiedensten Formen — rund, viereckig oder polyedrisch — aufweisen und im Gegensatz zu den kernlosen Hämatocyten am inneren Blatte einen grossen runden Kern besitzen. Je mehr wir uns dem Äquator des Augenbechers nähern, desto häufiger treten die Blutkörperchen — und besonders an der nasalen Wand — auf, man kann sogar einige sehr feine Endothelrohre wahrnehmen, welche mit Blutkörperchen angefüllt sind. Auf einer Reihe von Schnitten lässt sich gegen die Insertionsstelle des Opticus hin das Eindringen dieser Blutkörperchen bezw. feinsten Gefässchen durch die fötale Augenspalte in das Innere der Augenschale verfolgen.

Die Linse (Taf. 1/2, Fig. 2 und 3, k), die den Zusammenhang mit dem Ektoderm bereits verloren hat, ist bei diesem Embryo noch eine Blase, deren Wand aus einer einzigen Lage Cylinderzellen besteht; ihre Kerne bieten das gleiche Bild wie die der Retinallamelle.

Bringen wir bei diesem Embryo die Verlaufsrichtung der Augenspalte in Beziehung zur ventralen Begrenzungslinie der Kopfanlage, d. h. speciell zum Dach der Mundbucht, so sehen wir, dass sie auf der letzteren annähernd senkrecht steht (Taf. 1/2, Fig. 1, l.). Dies ist wie folgt zu verstehen: Die fötale Augenspalte liegt mitten an der ventralen Seite des Augenbechers, also so, dass sich der Öffnungsspalt nach unten (ventral) richtet, während dorsalwärts der Augenbecher und -Stiel geschlossen ist, also eine nach unten (ventral) offene Rinne bildet. Benützt man nun die Mundspalte zur Feststellung einer Horizontalebene und legt eine zweite Ebene durch die Augenspalte und die Mitte des Bodens der Rinne, so schneiden sich diese Ebenen im rechten Winkel. Man kann diese Tatsache auch anders ausdrücken: Denkt man sich die Augenspalte verlängert, d. h. nach unten durch den ganzen Kopf gelegt, so trifft sie die Mundspalte im rechten Winkel. Es ist klar, dass dieser Winkel ein rechter bleiben muss, auch wenn der Bulbus sich über die Mundspalte hin nach vorn

verschiebt oder wandert (wie z. B. sehr bedeutend beim Menschen), so lange sich das Auge nicht dreht, sei es nun durch Drehung des Stieles oder durch ungleiches Wachstum im Bereiche der einzelnen Quadranten.

2. Embryo (XCI. 2,1 cm Sch.-St.-Lg. Bei diesem Embryo verhält sich das die Augenblase umgebende Mesenchym im allgemeinen genau so, wie beim vorigen. Auch im Bau der beiden Lamellen der Augenblase sind keine Veränderungen eingetreten; nur die Pigmentablagerung im äusseren Blatt ist fortgeschritten und die sichelförmigen Spalten zwischen beiden Blättern sind kleiner geworden. Der Hohlraum des Linsenbläschens ist durch Linsenfasern ausgefüllt; das Bläschen ist also zu einem soliden Körper geworden.

Das Glaskörpergewebe enthält aber im Gegensatz zum vorigen Embryo, wo wir hier nur vereinzelt kernhaltige Mesenchymzellen antrafen, folgende Zellarten:

1. Rundliche Zellen, welche mit einem oder zwei Ausläufern versehen sind.

2. Rundliche oder sternförmige Zellen mit mehreren Ausläufern.

3. Lang ausgezogene Zellen mit stäbchenförmigen Kernen, welche die Wände derjenigen Kapillargefässe bilden, die sich besonders an der hinteren Linsenkapsel als Verzweigungen der Arteria hyaloidea finden.

4. Wenige Siegelringzellen, die denen von Herzog (12) bei einem Mäuseembryo unbestimmten Alters gefundenen entsprechen dürften.

Blutkörperchen trifft man auf den mehr lateral gelegenen Sagittalschnitten nur vereinzelt der Linsenwandung direkt anliegend. Nach dem Linsenäquator zu wird ihre Anzahl immer grösser, bis sich schliesslich feine Kapillaren zeigen, welche der dorsalen hirnseitigen Linsenwandung unmittelbar aufgelagert sind. Ein gut ausgeprägtes Gefässsystem finden wir aber erst in den Schnitten, welche gerade noch die Zellen des hinteren, dem Glaskörper oder dem Gehirn zugewandten Teiles der Linsenkapsel mit treffen (Taf. 5/6, Fig 1, a); es stammt von der Arteria hyaloidea, welche sich von hier aus bis zur Insertionsstelle des Opticus verfolgen lässt. Auch die der äusseren Lamelle des Augenbeckers anliegende Choriocapillaris hat an Stärke zugenommen.

Eine besondere Bedeutung gewinnt nun dieser Embryo für die Lösung der Frage, in welcher Art der Verschluss der fötalen Augenspalte am Bulbus zustande kommt. Wir können nämlich hier beobachten, dass die Spalte in unmittelbarer Nähe des Pupillarrandes sehr eng ist und nur von einem schmalen Streifen gefässhaltigen Mesenchymgewebes durchzogen wird (Taf. 1/2, Fig. 4, m); eine kleine Strecke weiter hirnwärts ist sie bald vollständig geschlossen (Taf. 1/2,

Fig. 5, n). Dabei zeigt die innere Lamelle des Augenbechers eine auffällige, linsenwärts gerichtete Erhebung (Taf. 1/2, Fig. 6, o), die gegen den Augenblasenstiel hin am stärksten ausgeprägt ist (Taf. 3/4, Fig. 6, sp.), während sie sich nach dem Pupillarrand zu mehr und mehr abflacht (Taf. 3/4, Fig. 5, sp). Auch die äussere Lamelle ist in derselben Weise eingezogen, aber allenthalben nur sehr schwach. Die Pigmentablagerung in die den Verschluss der Spalte herstellenden Zellen hat am Basalteil derselben bereits begonnen.

In unmittelbarer Nähe der Augenblasenstielinsertion ist die Spalte am Bulbus noch offen (Taf. 3/4, Fig. 3); ihre Ränder konnten sich hier noch nicht aneinander legen und verwachsen, weil ein gefässhaltiges Mesenchymgewebe zwischen ihnen liegt, das offenbar ein Hemmnis für den Verschluss bildet.

Aus diesen Beobachtungen geht hervor, dass die Spalte am Bulbus mit Ausnahme einer kleinen Strecke in unmittelbarer Nähe des Augenblasenstiels und direkt am Becherrand vollkommen geschlossen ist. Ich vermute, dass der Verschluss in folgender Weise vor sich geht: Die Ränder der Spalte legen sich vom distalen zum proximalen Ende des Augenbechers allmählich aneinander und verschmelzen. Dadurch entsteht eine Scheidewand, welche die schon früher erwähnte Ringspalte trennt (Taf. 1/2, Fig. 5; rechts und links neben n).

Dann wird die Scheidewand quer durchbrochen und die äussere einschichtige Lamelle zieht sich etwas von der inneren zurück. Auf diese Weise wird ein Spaltraum zwischen beiden Lamellen gebildet, der aus der Vereinigung des doppelseitigen Ringspaltes hervorgegangen ist. Beide Lamellen zeigen also an der Verschlussstelle der Spaltennaht eine linsenwärts gerichtete Erhebung: die innere mehr, die äussere weniger. Da der Augenbecher andauernd sehr stark weiter wächst, z. B. auch in distaler Richtung, d. h. die Entfernung zwischen Augensielinsertion und Becherrand vergrössert sich ebenfalls, so wird sich auch der Ausgleich der Erhebung der inneren Lamelle, entsprechend der Verschlussrichtung der Spalte am Becher, in den distalen Teilen des Bulbus zuerst bemerklich machen und von dort nach dem proximalen Ende zu fortschreiten. Wenn wir also die mehr oder weniger starke Erhebung der Innenlamelle als einen regelmässig eintretenden Wachstumsvorgang auffassen, welcher sich vom distalen zum proximalen Ende abwickelt, dann müssen wir, wenn wir noch bei späteren Entwicklungsstadien auf eine derartige „Erhebung“ stossen, dieselbe am proximalen Ende finden. Das ist mir nur noch in einem Falle, und zwar bei Embryo XLIX mit 2,4 cm Sch.-St.-Lg. gelungen, wo die Aufstauchung in der Nähe der Opticusinsertion lag. Ob die von mir bei Embryo XLVII (4,0 cm Sch.-St.-Lg.) ebenfalls in der Nähe der Opticusinsertion gefundene kurze Erhebung der inneren Lamelle normal oder ein Kunstprodukt war, vermag ich nicht mit Sicherheit anzugeben.

Nachdem sich die fötale Augenspalte geschlossen hat, treten an der inneren Lamelle des Augenbeckers sehr lebhaftere Wachstumserscheinungen auf, die sich in vermehrten Kernteilungsprozessen äussern. Es ist möglich, dass die linsenwärts gerichtete Erhebung der inneren Lamelle, die, wie wir sahen, nach dem Augenblasenstiel zu am höchsten war, eine Folge dieses ungewöhnlich lebhaften Zellwachstums ist. An dieser Stelle, d. h. am ursprünglichen Sitz der fötalen Augenspalte liegt die innere Lamelle der äusseren zunächst nicht an. Wächst nun die Innenlamelle schneller als die äussere, so muss sie an der Spaltstelle, da sie dort schon normaliter eine Erhebung zeigt, nach der Linse zu aufgestaucht werden, was auch tatsächlich der Fall ist (Taf. 3/4, Fig. 6, sp). Diese Aufstauchung oder Erhebung ist am deutlichsten nach dem proximalen Ende des Augenbeckers hin ausgeprägt, also an den Stellen, wo sich die Spalte zuletzt schloss. Nach dem Becherrande hin erhebt sich die Innenlamelle nicht so bedeutend (Taf. 3/4, Fig. 5). Ob nun speziell in der Gegend der Spaltennaht das Wachstum der Innenlamelle ein besonders lebhaftes ist und dadurch an sich schon die Aufstauchung bedingt wird, habe ich nicht feststellen können.

Diese Befunde scheinen mir ein weiterer Beweis dafür zu sein, dass sich die fötale Augenspalte am Bulbus vom distalen zum proximalen Ende verschliesst.

Am Augenblasenstiel selbst ist die Spalte noch erhalten und sehr gut ausgeprägt. In ihr lässt sich nach der Medianebene des Kopfes zu eine kleine Strecke weit ein Gefäss verfolgen, das der Arteria centralis retinae des Menschen entsprechen dürfte (Taf. 3/4, Fig. 3, c und Fig. 4, d). Nach und nach, d. h. gegen das Gehirn hin, flacht sich der auf den Augenstiel übergreifende Teil der fötalen Augenspalte, die Stielrinne, ab und das Gefäss verläuft an der Aussenfläche des Augenstiels, der nun eine querovale Form annimmt (Taf. 7/8, Fig. 2). Er ist jedoch nicht zu einem soliden Strang geworden, besitzt vielmehr einen engen zentralen Hohlraum als Überbleibsel des in die Augenblase fortgesetzten Zwischenhirnventrikels. Die Gefässe bleiben noch eine grosse Strecke weit der ventralen Seite des Augenblasenstiels direkt angelagert sichtbar.

Da die Spalte bekanntermassen am Augenblasenstiel noch längere Zeit offen bleibt, so kann erst an späteren Serien gezeigt werden, in welcher Richtung der Verschluss vor sich geht.

Bei der Betrachtung derjenigen Schnitte, welche gerade noch die letzten (hirnseitigen) Zellen der Linse treffen, fällt uns dorsal von der Augenanlage eine dunkelgefärbte, kreisrunde Stelle im Mesenchym auf, welche der Spalte direkt gegenüber liegt und sich durch dicht aneinander gedrängte und sehr intensiv gefärbte Zellkerne auszeichnet (Taf. 3/4, Fig. 5 und 6, m). Wir haben es hier mit der Anlage des Musculus rectus dorsalis zu thun. Beachtenswert ist auch noch, dass durch diesen soliden Muskelkern die äussere Lamelle der

Augenblase in den vorher erwähnten, zwischen beiden Lamellen liegenden Spaltraum hineingedrückt wird. Diese im Querschnitt einem Nervenkerne nicht unähnliche Muskelanlage, die im Längsschnitt einen zelligen Strang darstellt, lässt sich eine ganze Strecke weit nach der Medianebene des Kopfes zu, und zwar dorsal vom Becherstiel gelegen, verfolgen.

Dorso-nasal zu ihm erscheint ein zweiter Muskelkern, der ebenfalls durch eine ganze Reihe von Schnitten hindurch nach der Spitze der späteren Orbitalpyramide zu beobachtet werden kann. Dies ist die Anlage des *Musc. obliquus dorsalis* (Taf. 3/4, Fig. 5, o). Nach der Medianebene des Kopfes zu nähert sie sich der Anlage des *Musc. rectus dorsalis* immer mehr, bis sie endlich scheinbar mit dieser verschmilzt.

Was den Sitz bezw. die Verlaufsrichtung der fötalen Augenspalte, die, wie wir sahen, aus der Einziehung der beiden Lamellen des Augenbeckers noch kenntlich ist, betrifft, so lässt sich bei diesem Embryo eine neue, sehr wichtige Thatsache im Gegensatz zu dem vorher beschriebenen embryonalen Stadium konstatieren, nämlich eine auf eine Drehung der Augenblase und des Augenblasenstiels zurückzuführende Ortsveränderung der fötalen Augenspalte. Diese liegt nämlich nicht mehr genau ventral, sondern vielmehr etwas nasal, wenn auch im wesentlichen noch ventral; sie wendet sich mit der Spaltöffnung schräg nach vorn, d. h. nasal und nach unten (ventral). In derselben Weise schaut auch die Spaltennaht am Augenbecher, welche im Gegensatz zu der in ihrer Gesamtheit stärker pigmentierten äusseren Lamelle an den hellen, nur am Basalteil schwach pigmentierten Zellen kenntlich ist, in nasaler Richtung, d. h. nicht mehr genau ventral, sondern mehr nasoventral, genau wie die noch offene Spalte am Augenblasenstiel. Der Winkel, welcher durch die neue Verlaufsrichtungslinie der Spalte (einschliesslich Spaltennaht) mit der ursprünglichen, zur Maulspalte vertikal verlaufenden Spalttrichtungsline gebildet wird, beträgt schätzungsweise 25–30°. Es hat demnach eine Drehung des Augenbeckers inclusive Augenblasenstiel in nasaler Richtung stattgefunden, die mit der sonstigen

Wanderung des Auges, welche ebenfalls in nasaler Richtung erfolgt, nichts zu thun hat.

Da Vossius (31) in seiner Arbeit die Drehung der Augenanlage „in einem Winkel von 90° über unten nach aussen“ stattfinden lässt, so habe ich mich veranlasst gesehen, dieselbe Winkeldrehung für meine Untersuchungen zugrunde zu legen. Um Unklarheiten und Wiederholungen zu vermeiden, möchte ich an dieser Stelle nochmals genau feststellen, welchen Winkel ich meine, wenn ich hier und bei der Beschreibung der folgenden Serien von einem solchen spreche. Wir hatten festgestellt, dass bei dem vorhergehenden Stadium diejenige Ebene, welche der Verlaufsrichtung der nach unten fortgesetzt gedachten fötalen Augenspalte entspricht, auf einer durch die Maulspalte gelegten Ebene nahezu senkrecht steht. Bei der Betrachtung dieser und der nachfolgenden Serien sehen wir nun, dass sich die Verlaufsrichtungslinie der Spalte in nasaler Richtung dreht: wenn also in Zukunft von einem Winkel die Rede ist, so ist derjenige gemeint, welcher durch die Verlaufsrichtungslinie der Spalte einerseits und die erwähnte primäre Senkrechte andererseits gebildet wird.

3. Embryo (XCV. 2,25 cm Sch.-St.-Lg.). Bezüglich der weiteren Entwicklung der Augenanlage bietet dieser Embryo keine nennenswerten weiteren Fortschritte. Dagegen ist in der Umgebung der Augenanlage das Gewebe in Differenzierung begriffen, jedoch noch nicht so gut ausgeprägt, wie beim folgenden Embryo von 2,4 cm Sch.-St.-Lg., so dass ich an dieser Stelle von einer Beschreibung abgesehen habe.

4. Embryo (XLIX. 2,4 cm Sch.-St.-Lg.). Die der Medianebene des Kopfes zunächst gelegenen Sagittalschnitte, welche die tiefsten Teile, d. h. die Spitze der Orbitalpyramide treffen, geben uns an dieser Serie interessante Aufschlüsse über das Verhalten des Becherstieles und der sich in seiner unmittelbaren Umgebung entwickelnden Anlagen der Augapfelmuskeln. Etwas nasodorsal vom Ganglion semilunare [Gasser] (Taf. 7/8, Fig. 5, Gs) sehen wir den im Querschnitt getroffenen Augenblasenstiel (o), welcher rund erscheint und keinen centralen Hohlraum mehr besitzt; er ist also hier, d. h. hirnwärts, bereits solid geworden. Nervenfasern sind aber in ihm noch nicht sichtbar. Nasal von ihm (Taf. 7/8, Fig. 5, g) ist auf diesen Schnitten ein Gefäss getroffen worden, welches den Opticus an Durchmesser übertrifft: es handelt sich jedenfalls um die Arteria ophthalmica. Gefäss und Nerv sind von einem dunkelgefärbten Bezirk von Mesenchymgewebe umgeben, welches annähernd der Form eines gleichschenkligen Dreiecks entspricht, dessen Spitze dorsal gerichtet ist (Taf. 7/8, Fig. 5, b). Die stark gefärbten Zellkerne liegen ziemlich dicht aneinander, sind von rundlicher oder ovaler oder länglicher Form und umlagern Gefäss und Nerv concentrisch. Sie stellen das Wurzelgebiet der Bulbusmuskeln dar, zeigen aber noch keinerlei Differenzierung in einzelne Muskelkerne bezw. Muskelbündel; das Ganze bildet noch eine einheitliche Masse.

Das Mesenchym der Umgebung dieses Gebietes ist wie an anderen Stellen von weitmaschiger, reticulärer Bauart. In dieser Gegend wird auch das Vorderhirn (Taf. 7/8, Fig. 5, c) ventral von einem ebenfalls intensiv gefärbten Mesenchymstreifen, der hier etwa einen dreifach grösseren Durchmesser als der Opticus haben dürfte, begrenzt. Es ist dies, wie die Untersuchung späterer Stadien ergibt, die Anlage der bald knorpeligen, später knöchernen Schädelbasis, bezw. auch des Orbitaldaches. Dieser Gewebstreifen beginnt, der Basis des Vorderhirns zunächst direkt anliegend, in der Gegend der späteren Stirnbeine und verläuft unter starker, ventral gerichteter Neigung nach hinten caudal), um dorsal vom Ganglion semilunare [Gasseri] in fast horizontaler Richtung umzubiegen. Der Zwischenraum zwischen ihm und der ventralen Wand des Vorderhirns wird nach dem Ganglion zu immer grösser und ist durch sehr weitmaschiges Mesenchym ausgefüllt (Taf. 7/8, Fig. 5, d).

Zu bemerken wäre noch, dass das vorhin erwähnte Dreieck der Augenmuskelanlagen mit seiner Spitze an die Anlage des Orbitaldaches stösst und mit seiner Basis bis an den Ramus maxillaris des Nervus trigeminus reicht (Taf. 7/8, Fig. 3, e). Je mehr wir uns von der Spitze der Orbitalpyramide in lateraler Richtung, also pupillarwärts entfernen, um so deutlicher tritt die Differenzierung der einzelnen Augenmuskelanlagen hervor. Die gemeinsame Gewebsmasse zerfällt lateral in einzelne Kerne, bezw. in einige bandartige, streifige Gebilde (Bündel), die durch gewöhnliches Mesenchymgewebe getrennt sind; es hebt sich zunächst hervor die Anlage des *Musc. obliquus dorsal*, dann die des *Musc. rectus dorsal*, des *Musc. rectus medial. (nasal.)* und endlich die des *Musc. rectus lateral. (temporal.)* (Taf. 7/8, Fig. 3, od, rd, rm). Die zwischen den lateral (pupillarwärts) immer weiter auseinander rückenden Muskelanlagen liegenden Räume sind durch weitmaschiges Mesenchym ausgefüllt.

Verfolgen wir nun das am Augenblasenstiel verlaufende Gefäss und den Stiel selbst nach dem Augenbecher zu weiter, so sehen wir, dass die Arterie ständig an Weite abnimmt und einige Gefässsprossen abgibt, während am runden Opticus der Centralkanal deutlich sichtbar ist. Dicht in der Nähe des Augenbeckers wird der Augenblasenstiel an seiner ventralen Seite durch das Gefäss eingebuchtet; die Arterie tritt, je mehr man sich dem Auge nähert, immer weiter in den Opticustamm ein (Taf. 7/8, Fig. 4, a), d. h. die Stielrinne wird immer tiefer, sodass die Arterie schliesslich annähernd in die Achse, im mikroskopischen Schnitte also gegen das Centrum des zweischichtigen Stiels zu liegen kommt. Die äussere Lamelle des Augenbeckers zeigt im Gegensatz zu den vorhergehenden Serien keine Sonderheiten. Dagegen treten an der inneren Lamelle, d. h. der eigentlichen Retina bemerkenswerte Veränderungen auf. Verfolgen wir die Sagittalschnitte wiederum von der Insertion des Augenblasenstiels pupillarwärts, so sehen wir zunächst wieder an den Schnitten, welche zwischen Linse und Opticus liegen,

die starke Aufstauchung derselben in der Gegend der Spaltennaht. Gleichzeitig ist hier aber eine weitere Differenzierung der Retina und zwar derart eingetreten, dass man an ihr drei Zonen unterscheiden kann. Dieselbe besteht nämlich aus:

1. einer inneren, dem Glaskörper anliegenden, kernreichen und etwa ein Drittel der Gesamtbreite der Retina einnehmenden Zone,

2. einem kernarmen, sehr schmalen mittleren Abschnitt und

3. aus einer wieder kernreicheren dickeren Aussenzone (Taf. 3/4, Fig. 5 und 6, a, b, c und Taf. 7/8, Fig. 6, a, b, c). Man hat den Eindruck, als ob ein Teil der Kerne glaskörperwärts gewandert wäre, um der mittleren, kernarmen Zone Platz zu machen. Die mittlere Zone ist an der dorsalen Wand des cerebralen Poles des Auges relativ am breitesten und verzüngt sich jederseits nach der Spaltennaht zu.

Die Kerne der äusseren Schicht sind etwas stärker färbbar und mehr oval als die der inneren Schicht. Die äussere Kernschicht dürfte der späteren Stäbchen-Zapfenschicht, bezw. der Neuroepithelschicht entsprechen. Ihr liegt die äussere Lamelle des Augenbechers, die Pigmentschicht an. Auf den folgenden, also pupillarwärts gelegenen Schnitten sieht man ganz deutlich, wie die Kerne der inneren (glaskörperwärts gelegenen) Schicht immer spärlicher werden, bis sie endlich ganz verschwinden und uns wieder das frühere Entwicklungsstadium — also die Scheidung zwischen kernhaltiger, nach der äusseren Lamelle zu gelegener, und kernloser, dem Glaskörper zugewandeter Zone — in den am meisten pupillarwärts gelegenen Schnitten entgegentritt (Taf. 5/6, Fig. 1).

Was nun die Frage des Verschlusses der fötalen Augenspalte betrifft, so sehen wir, dass dieselbe bei diesem Embryo sich am Bulbus vollständig geschlossen hat, d. h. speziell die äussere Lamelle ist allenthalben, vom Augenblasenstiel bis zum Umschlagsrand beider Blätter, verwachsen. Bei dem vorher beschriebenen Embryo XCI, 2,1 cm Sch.-St.-Lg. war die Spalte am Bulbus bis auf einen kleinen Rest in der unmittelbaren Nähe des Opticus und einer etwas grösseren Strecke in der Nähe des Umschlagsrandes beider Lamellen noch offen. Bei diesem Embryo sind beide Reste des Spaltes verschwunden, d. h. die äussere Lamelle ist an beiden beschriebenen Punkten verwachsen und die innere zeigt die linsenwärts gerichtete charakteristische Aufstauchung, d. h. an ihr vollzieht sich der Verwachsungsprozess eben noch, bezw. ist noch nicht ganz abgeschlossen. Diese Aufstauchung der inneren Lamelle ist in der Gegend der Augenblasenstielinsertion am deutlichsten ausgeprägt; je weiter wir uns aber dem hirnbseitigen Pole des Bulbus nähern, also dem Pupillarrande, desto mehr flacht sie sich ab, bis sie endlich ganz verschwindet, also die innere Lamelle der äusseren glatt anliegt. Der Ausgleich der Erhebung der inneren Lamelle beginnt demnach am Pupillarrande, dort wo die Verwachsung der Spalte begonnen hat, und schreitet nach dem proximalen Pole des

Augenbeckers zu fort. Der Grund dafür, dass der Verschluss der Spalte nicht von Anfang an direkt am Augenblasenstiel beginnt, sondern erst eine kleine Strecke weiter pupillarwärts, ist darin zu suchen, dass sich hier eine kleine Gefässschlinge eingelagert hat, die sich erst zurückbilden musste, bevor die Verwachsung der Spaltränder an dieser Stelle vor sich gehen konnte.

Der fötale Augenspalt am Augenblasenstiel, bezw. dessen noch kenntlicher Sitz am Augenbecher liegt bei diesem Embryo noch weiter nasal, als bei den vorher beschriebenen. Die Drehung der gesamten Augenanlage in nasaler Richtung dürfte etwa einem Winkel von 45° entsprechen.

Das die Augenanlage umgebende Mesenchym bietet uns keine neuen Thatsachen.

5. Embryo (LXXXIX, 2,7 cm Sch.-St.-Lg.). Ich würde diesen Embryo wegen seiner mangelhaften Fixierung ganz aus der Beschreibung weggelassen haben, wenn nicht die Augenanlage so eigentümliche Bilder böte, dass deren Schilderung mir besonders wichtig erscheint. Ausserdem veranlassen mich gewisse Bemerkungen Minots (21) gerade auf diesen Embryo näher einzugehen.

Minot äussert sich nämlich bezüglich der mich hier speziell beschäftigenden Fragen wie folgt: „Die eigentliche Retina zeigt ein rascheres Wachstum als die übrigen Teile des Auges, und legt sich daher in Falten. Beim menschlichen Embryo treten diese Falten während des dritten Monats auf. Nach Koelliker bildet sich die erste Falte an der unteren Seite des Sehnerven, später gesellen sich noch zahlreiche andere hinzu. Gegen Ende des fötalen Lebens verschwinden die Falten allmählich und beim Neugeborenen ist die Retina wieder vollkommen glatt.“

Bei dem hier in Frage stehenden Embryo konstatierte ich nun eine ganz enorme Faltenbildung der Retina. Diese starke Faltenbildung betrifft nur die innere Lamelle der Retina (Taf. 5/6, Fig. 3 und 4, i); die äussere Lamelle (Taf. 5/6, Fig. 3, ä. l.), die Pigmentschicht liegt allenthalben glatt ausgebreitet. Die nach dem Inneren des Augenbeckers zu vorspringenden Falten erstrecken sich in einigen Schnitten sogar bis direkt an die Linse; an denjenigen Schnitten aber, welche zwischen Linse und Opticusinsertion geführt sind, füllt das Faltenkonvolut den ganzen von der äusseren Lamelle umschlossenen Innenraum aus, so dass vom Glaskörper nichts sichtbar ist. Nehmen wir die Minotsche Ansicht als richtig an, so hätten wir es in unserem Falle mit einem physiologischen Vorgang zu thun, welcher dem von Minot bezw. Koelliker beim dreimonatlichen Menschenfötus beobachteten entsprechen würde. Zufälligerweise ist mir das Alter unseres

Embryos genau bekannt: es beträgt 27 Tage. Um nun ein bestimmtes Urteil darüber fällen zu können, ob die von mir bei diesem Fötus gesehene Faltenbildung der Retina als ein physiologischer Vorgang aufzufassen ist, oder ob es sich hier um ein Kunstprodukt handelt, als eine Folge zufälliger Verhältnisse, insbesondere mangelhafter Fixierung und Härtung, einer Leichenerscheinung, einer Missbildung, eines Druckes etc., muss man sowohl das übrige Gewebe des Embryo prüfen (um die Art der Härtung und Fixierung beurteilen zu können), als auch das Verhalten der Retina bei Embryonen gleichen oder nahezu gleichen Alters.

Was die erstere Prüfung anlangt, so zeigt das die Augenanlage umgebende Mesenchym, allerdings etwas undeutlich, Veränderungen gegen die vorhergehenden Stadien. Während nämlich in früheren Stadien das Mesenchym einen streng reticulären Bau besitzt, und die einzelnen Zellen mit rundem bzw. bläschenförmigem Kern ausgestattet sind, sehen wir hier das die Augenanlage direkt umgebende Mesenchym einen lamellären Bau annehmen. Die Zellen sind spindelig und besitzen einen länglichen oder wurstförmigen Kern.

Insofern wäre also noch nichts Abnormes zu entdecken, denn wir sehen, dass auch an allen folgenden von mir beschriebenen Serien die Umwandlung der reticulären in die lamelläre Bauart in nächster Nähe der Augenanlage vorhanden ist. Dagegen finden wir, dass das Kopfmesechym in seiner Gesamtheit die Farbstofflösungen schlecht und sehr ungleichmässig angenommen hat; manche Bezirke sind wenig gefärbt, manche wieder überfärbt, was auf erhebliche postmortale Veränderungen der Zellen zurückzuführen sein dürfte. Auch Gewebszerreissungen, besonders in der Nähe der noch bindegewebigen Schädelkapselanlage, sind im Mesenchym nachweisbar.

An der Linse (Taf. 5/6, Fig. 2 und 4, 1) war die Struktur kaum noch zu erkennen; sie war zum Teil mit einem Detritus ehemaliger Linsenfasern ausgefüllt; das ganze Bild macht den Eindruck eines starken Zerfalles.

Das epitheliale Gewebe des eigentlichen Augenbeckers verhält sich etwas anders als das des Embryo XLIX (2,4 cm Sch.-St.-Lg.). Es ist hier gewissermassen ein Rückschritt gegenüber den jüngeren Stadien eingetreten, denn die Differenzierung der Innenlamelle des Augenbeckers in drei Zonen, die ich bei Embryo XLIX beschrieben habe, ist hier noch nicht vorhanden. Wir können im Verlaufe der ganzen Serie nur zwei Zonen unterscheiden, genau wie wir das schon bei unseren jüngsten Embryonen sahen, nämlich eine sehr breite, ausserordentlich chromatinreiche Aussenzone und eine ganz schmale, kernfreie, dem Glaskörperraum zugewandte Innenzone (Taf. 5/6, Fig. 2, 3, 4). Die Chromatinbestandteile der Innenlamelle haben den Farbstoff sehr begierig aufgenommen und sind intensiv gefärbt, jedoch sind die Zellkonturen nicht gut ausgeprägt, zum Teil ist sogar ein körniger Zerfall der Zellen eingetreten.

Die Ablagerung des Pigments in der äusseren Lamelle ist im Verlaufe der ganzen Spaltennaht vollendet. Auch der Verschluss der Spalte am Bulbus ist nun vollständig beendet, so dass nichts mehr auf ihren ehemaligen Sitz und ihre Lage hindeutet, ausser der ganz schwachen Erhebung der äusseren Lamelle (Taf. 5/6, Fig. 3 bei ä, l).

Das Verhalten der Arteria centralis ist aber bei diesem Embryo ein anderes als beim Embryo XLIX, denn sie liegt nahe dem Bulbus nicht mehr am Boden einer tiefen Stielrinne, sondern an der Peripherie eines soliden Opticusstammes und zwar in flacher Furche im unteren inneren Quadranten (Taf. 5/6, Fig. 5, a). An den weiter hirnwärts gelegenen Schnitten lässt sich die Arterie leider nicht weiter verfolgen, da die Bilder, offenbar infolge schlechter Fixierung und Härtung des Embryo, so unklar sind, dass man die Verhältnisse nicht sicher feststellen kann.

Die Formation des peribulbären Mesenchyms ändert sich mehr und mehr, je weiter wir uns vom Äquator aus der Opticusinsertion nähern. Diese Veränderung äussert sich darin, dass der lamelläre Bau nach und nach verschwindet und der reticuläre wieder auftritt. Die wurstförmigen Kerne werden an Zahl immer geringer, je mehr wir uns dem Opticus nähern, während die runden bzw. bläschenförmigen in den Vordergrund treten, bis endlich der rein reticuläre Bau erscheint, wobei sich wurstförmige Kerne (mit den zugehörigen Spindelzellen) nur noch ganz vereinzelt vorfinden.

Jener beim Embryo XLIX beschriebene Mesenchymstreifen (Taf. 5/6, Fig. 5, k), welcher das Vorderhirn ventral begrenzt und an den weiter pupillarwärts gelegenen Schnitten sich zum Orbitaldach ausbildet, ist bei diesem Embryo in Verknorpelung übergegangen. Zwischen diesem Knorpelstreifen und der Augenanlage sind zahlreiche grössere Gefässe eingelagert, auch ist der Raum, den ich bei der Beschreibung des vorhergehenden Embryo als zwischen der Anlage der Schädelbasis und dem Gehirn liegend erwähnte, mit Gefässen vollkommen ausgefüllt.

Ich habe die Anlage und die Entwicklung der knorpeligen Schädelbasis bzw. des Orbitaldaches, trotzdem dieser Gegenstand scheinbar nicht in das Gebiet meiner Arbeit fällt, nicht ohne Absicht beschrieben. Nach meiner Ansicht steht die Entwicklung des Orbitaldaches im innigsten Zusammenhang mit der weiteren Entwicklung bzw. mit dem weiteren Verhalten des Auges. Die Augenanlage erscheint uns auf Sagittalschnitten, welche parallel dem Äquator des Bulbus liegen, beim Embryo stets als ein liegendes Oval, welches mit der zunehmenden Entwicklung des Embryo ständig grösser wird. Wir sahen, dass die fötale Spalte im Verlaufe der Entwicklung etwas nach vorn (nasal) und oben (dorsal) verschoben wurde und an die naso-ventrale Seite des Bulbus und Opticus gelangte und zwar entweder infolge einer passiven Drehung des Bulbus über unten nach vorn (nasal) oder in-

folge eines stärkeren Wachstums des caudo-ventralen und eines geringeren Wachstums des nasalen und ventro-nasalen Quadranten. Die Wahrscheinlichkeit für die Annahme eines vermehrten bezw. verminderten Wachstums ist aber in diesem Falle sehr gering und kaum zu beweisen, so dass man ohne weiteres davon absehen kann. Ein intensiveres Wachstum in den erwähnten Quadranten würde sich bei derartigen rein epithelialen Geweben in reichlicheren Kernteilungsvorgängen äussern, wovon aber nichts zu bemerken war. Es bleibt also nur die Möglichkeit der Annahme einer passiven Drehung der Augenanlage durch umgebende Organe übrig. Bei diesem Stadium sehen wir nun aber, dass dem weiteren Wachstum des Ovals oder der Drehung der Augenanlage durch die nunmehr knorpelige Anlage des Orbitaldaches ein gewisser Widerstand entgegengesetzt wird; dadurch bleibt zwar hier noch der Opticus fast in seiner ursprünglichen Stellung, aber die Augenanlage erscheint nach vorn und unten, also ventro-nasalwärts hinübergedrückt.

Wir haben es bei diesem Embryo mit einer neuen Bewegung bezw. Verschiebung der Augenanlage zu thun, welche, soweit sie den Bulbus betrifft, im wesentlichen ventral gerichtet ist, während der Opticus im allgemeinen diesen Weg nicht so ausgiebig beschreibt und vorerst fast in seiner bisherigen Stellung verharret. Der Widerstand, welcher sich dem schnell wachsenden Oval des Bulbus in Form der knorpeligen Anlage des Orbitaldaches entgegenstellt, ist ein derart grosser, dass der Opticus nicht Zeit hat, die gleich ausgiebige ventralwärts gerichtete Bewegung des ersteren in derselben Zeit durchzumachen. Die Folge davon ist, dass er in sich selbst eine leichte Torsion durchmachen muss, also eine spiralige Drehung, die wir auch an dem späteren spiraligen Verlauf der Opticusfasern beim geborenen Tier wahrnehmen. Dass die knorpelige Orbitaldachanlage nicht der alleinige Grund für die ventralwärts gerichtete Bewegung des Bulbus ist, werde ich an späteren Stadien noch zu beweisen suchen.

Die Lage der fötalen Augenspalte, die wir am Übergang vom Opticus zum Bulbus noch wahrnehmen können, oder die Orientierung an der Arteria centralis, ist noch annähernd dieselbe wie beim Embryo XLIX, jedoch ist hier schon eine

schwache Rückdrehung über unten nach aussen zu bemerken, welche aber nur wenige Grade betragen dürfte.

Was den Verschluss der fötalen Augenspalte am Opticus betrifft, so sehen wir an diesem Stadium, dass er nicht in derselben Weise wie am Bulbus erfolgt, d. h. vom distalen zum proximalen Ende, sondern umgekehrt vom proximalen zum distalen. Wir hatten vorher gesehen, dass das Centralgefäss, welches bei den früheren Entwicklungsstadien innerhalb der Spalte verlief, bei diesem Embryo bis auf eine ganz minimale Strecke direkt am Übergang vom Opticus zum Bulbus an der Opticusperipherie gelegen ist, ein Zeichen dafür, dass sich die Rinne vom Gehirn her ausgefüllt und das Gefäss an die Peripherie gedrängt hat. Die Spalte ist also nur noch in unmittelbarer Nähe des Bulbus sichtbar.

Nach der Spitze der Orbitalpyramide zu wird der Opticus dreh- und an seiner vorderen, nasalen Seite tritt das schon vorher erwähnte Gefäss, die Arteria ophthalmica wieder auf.

Bezüglich der bei diesem Embryo beobachteten Falten der Retina muss ich im Hinblick auf das, was ich an den übrigen Organen und Geweben bezüglich der Fixierung etc. beobachtet habe, schliessen, dass wir es nicht mit einer normalen Erscheinung, also einem physiologischen Vorgang zu thun haben, sondern mit einem Kunstprodukt bezw. einer Leichenerscheinung. Ich habe nämlich ausser bei diesem Embryo und solchen von gleicher Grösse bezw. gleichem Alter, welche alle demselben Sammelgefäss entnommen waren, niemals Faltenbildung der Retina beobachten können, ausgenommen beim Embryo XLVII = 4,0 cm Sch.-St.-Lg., bei dem nur eine einzige Falte im unteren inneren Quadranten sichtbar war. Schon anfangs hatte ich erwähnt, dass es mir leider nicht immer gelang, die Embryonen lebenswarm in die Fixierflüssigkeit zu bringen, infolgedessen kann es nicht auffällig sein, dass an diesen zarten Geweben sehr schnell Zerfallserscheinungen, Gewebstrennungen, Ablösungen etc. eintreten, die dann in den mikroskopischen Bildern zu falschen Schlussfolgerungen Anlass geben können. Koelliker, Minot, Lange, Krichewsky u. a. halten diese Faltenbildung für eine physiologische Erscheinung. Ich muss demgegenüber aber wiederholt betonen, dass ich sie, ausser bei den schlecht fixierten Embryonen, bei keiner meiner zahlreichen Serien vorgefunden habe, so dass ich wohl berechtigt bin, sie für ein Kunstprodukt bezw. für eine Leichenerscheinung zu halten. Nach der Ansicht Kollmanns sind sie, genau wie die transitorischen Furchen des Gehirns, oft auf Quellung der zarten Wand zurückzuführen, welche nach dem Tode eintritt.

6. Embryo (LXXVIII = 3,0 cm Sch.-St.-Lg.). Im Vergleich zu den vorhergehenden Entwicklungsstadien ist bei diesem Embryo ein weiterer Fortschritt in den Differenzierungsverhältnissen der Retina

und der Linse nicht eingetreten; wohl aber bietet uns das in der Peripherie der Augenanlage, zwischen der Lamina pigmenti und den äusseren Augapfelmuskeln liegende Mesenchym ein neues Bild, welches darauf hinweist, dass hier eine Sonderung gegenüber dem umgebenden Kopfmesenchym eingetreten ist. Wie bisher (cf. Differenzierung der äusseren Augenmuskeln) äussern sich auch hier die neuen Verhältnisse durch eine intensivere Kernfärbung des betreffenden Bezirks. Dadurch wird diese Region mit ihren dunkelgefärbten, spindeligen oder wurstförmigen Kernen und dem streng lamellären Bau gegen ihre blassgefärbte, retikuläre Umgebung scharf abgesetzt. Diese Zone stellt die Grundlage des späteren Skleral- und Chorioidealgewebes, also der äusseren Augenhäute dar (Taf. 11/12, Fig. 2, s. c. und Taf. 9/10, Fig. 2, s. c.).

Jenseits der äusseren Augapfelmuskeln zieht sich ein Halbkreis von grossen Gefässen an der dorsalen und occipitalen hirnseitigen Wand der Augenanlage hin. Innerhalb des Chorioidealgebietes (d. h. der inneren Partie des neu auftretenden Hüllgewebes) ist noch keine Gefässbildung wahrzunehmen, jedoch ist die feine, der Lamina pigmenti glatt anliegende spätere Choriocapillaris gut sichtbar. Weiterhin treten uns an den lateral vom Opticuseintritt, also mehr pupillarwärts geführten Sagittalschnitten, da, wo der äussere Nasenfortsatz und der Oberkieferfortsatz durch eine tiefe Furche voneinander getrennt sind, zunächst im Gebiete des Oberkieferfortsatzes am nasalen Rand der Augenanlage (im späteren inneren Augenwinkel), dann auch am äusseren Nasenfortsatz die Durchschnitte je eines soliden Stranges von Epithelzellen entgegen; beide beginnen getrennt voneinander am Coniunctivalsack und rücken immer näher aneinander, bis sie sich schliesslich vereinigen. Beide Zellstränge sind die zunächst soliden Anlagen der Tränenröhrchen (Taf. 9/10, Fig. 6, t), die sich zum Thränenkanal vereinigen. — Betrachten wir z. B. einen Schnitt, welcher etwa im dritten Viertel der Orbitalpyramide (nach dem Foramen opticum zu gedacht) geführt ist, so ergiebt sich folgendes Bild: Die knorpelige Schädelbasis (Taf. 9/10, Fig. 1 und 2, k) beginnt etwa in der Gegend der Nasenbeine und fällt in gerader Linie occipital- und ventralwärts, um oberhalb des Musc. rectus dorsalis im stumpfen Winkel, etwa parallel der Anlage des genannten Muskels ventral abzusteiigen. Nasal von diesem Knorpelstreifen liegt das nasalwärts hinübergedrückte Oval der Augenanlage mit dem Opticus (Taf. 9/10, Fig. 1, i), welcher durch diesen Schnitt gerade an seiner Insertionsstelle am Bulbus getroffen ist. Die Arteria centralis liegt dem Opticus direkt an und zwar im unteren inneren (naso-ventralen) Quadranten. Im Gegensatz zu den mehr abgeplatteten Anlagen der Mm. recti erscheint die des M. obliquus dorsalis rundlich. Zwischen M. rectus dorsalis und M. obliquus dorsalis sind grosse Gefässe eingelagert. Dorsal vom Ramus maxillaris des Nervus trigeminus und nasenwärts vom Auge treffen wir wieder auf den Ductus lacrimalis (Taf. 9/10, Fig. 2, d). Auf den weiter hirnwärts geführten Schnitten, also nach der Spitze

der Orbitalpyramide zu, steigt die Arteria centralis am naso-ventralen Quadranten an der Peripherie des Opticus allmählich dorsalwärts. Das Gefäss kommt endlich, unter beständiger Zunahme seines Lumens, in den naso dorsalen Quadranten zu liegen und ist hier wohl als Arteria ophthalmica anzusprechen. In diesen Schnitten liegt der Ductus lacrimalis zunächst an der lateralen Wand des Sinus maxillaris und mehr nasenwärts, bis er schliesslich weiter nach der Medianebene des Kopfes zu ventral vom genannten Sinus sichtbar wird. Die weiter hirnwärts gelegenen Schnitte bieten bezüglich der Augenanlage nichts Besonderes, wohl aber geben sie uns ganz interessante Aufschlüsse über das Verhalten der lateralen Nasendrüse bezw. des Ausführungsganges derselben. Der Sinus maxillaris, welcher hier sehr deutlich in eine obere und untere Abteilung zerfällt, ist ausgefüllt mit einem Konglomerat von Drüenschläuchen bezw. Hohlräumen (Taf. 9/10, Fig. 4, o. A; u. A; l. n), welche mit einem hohen, scheinbar mehrschichtigen Cyliinderepithel versehen sind, das eine gewisse Ähnlichkeit mit Sinneszellen hat. Der Ausführungsgang (Taf. 9/10, Fig. 4, a. g) liegt im unteren vorderen Winkel der unteren Abteilung des Sinus maxillaris und ist auf dem Querschnitt getroffen. In den mehr hirnwärts geführten Schnitten liegt der Ductus lacrimalis (Taf. 9/10, Fig. 4, d. l.) zunächst direkt an der Wand der Nasenhöhle; je weiter wir aber mit den Schnitten nach der Medianebene des Kopfes vordringen, desto mehr rückt er im Mesenchym oralwärts, um in der Nähe des Nasenloches in die vorderste Region der Nasenhöhle blind zu enden. Der Ausführungsgang der lateralen Nasendrüse (Taf. 9/10, Fig. 5, a. g.) mündet im vorderen Drittel des mittleren Nasenganges in letzteren ein. Der Befund, welchen ich bezüglich der lateralen Nasendrüse und ihres Ausführungsganges hatte, deckt sich vollkommen mit den Untersuchungen von Kangro (16) und Meyer (21), welche sich eingehend mit dieser Frage beschäftigten.

Was den Ausführungsgang der Thränendrüse, den Ductus lacrimalis, betrifft, so geht wohl aus diesem Befund hervor, dass derselbe auch beim Schwein ursprünglich annähernd in seiner vollen Ausdehnung, wie bei anderen Tieren, angelegt ist, und sich erst später bis auf das Anfangsstück mehr oder weniger zurückbildet.

7. Embryo (XLVII, 4,0 cm Sch.-St.-Lg.). Nennenswerte neue Momente in der Entwicklung der Augenanlage sind bei diesem Embryo nicht vorhanden. Nur auf zwei Punkte soll hier hingewiesen werden, und zwar

1. auf die Differenzierung der vier Abteilungen des *Musc. retractor bulbi*, glatte Muskelbündel, welche zu den *Mm. recti oculi* alternierend gelagert sind, und

2. auf eine Falte der Retinallamelle an der Grenze des ventro-nasalen und ventro-occipitalen Quadranten (Taf. 11/12, Fig. 6, f).

Die Retinafalte nimmt aber nur eine kleine Strecke der Retina

ein und übersteigt, was ihre Tiefe anlangt, im allgemeinen den Dicken-durchmesser derselben nicht. Sie beginnt ganz nahe der Insertions-stelle des Opticus und zieht an der unteren Wand der Retina pupil-larwärts, um sich auf diejenigen Sagittalschnitten, welche den Aug-apfel etwa in der Mitte zwischen Opticusinsertion und Linse getroffen haben, wieder auszugleichen. Auf die Bedeutung dieser Retinafalte wirft aber die Thatsache ein helles Licht, dass bei diesem Embryo die Retinallamelle der Lamina pigmenti, wie es an gut fixierten Prä- paraten der Fall ist, nicht anliegt, so dass beide Lamellen durch einen breiten Zwischenraum voneinander getrennt sind. Diese Thatsache lässt die Vermutung aufkommen, dass der fragliche Embryo nicht gut fixiert worden ist. Es dürfte deshalb nicht ganz unberechtigt sein, diese von mir beobachtete Faltenbildung der Retina als Kunstprodukt anzusehen, deren Entstehung etwa auf eine heftige Einwirkung der Fixierungsflüssigkeit zurückzuführen ist.

Dieser Embryo stammte aus einer anderen Sammlung und wurde nicht lebenswarm eingelegt. Bei einem Embryo aber, der erst längere Zeit im Uterus verblieben ist, bevor er fixiert wurde, kann es nicht Wunder nehmen, dass Faltenbildungen und Ablösungen der so un- endlich zarten Gewebe eingetreten sind. Da menschliche Embryonen in fast allen Fällen unter gleich ungünstigen Verhältnissen wie dieser Schweinsembryo zur Fixierung gelangen, so glaube ich, dass wir es auch bei den Faltenbildungen der Retina menschlicher Embryonen, die Koelliker (19) als normalen Befund bei Embryonen von drei Monaten und darüber beschreibt, nicht mit einem normalen physio- logischen Vorgange, sondern mit einer Leichenerscheinung oder mit mangelhafter Fixierung der Embryonen zu thun haben.

Obwohl es nicht streng mit meinem Thema zusammenhängt, möchte ich doch hier noch auf die Entwicklung zweier Drüsen kurz eingehen, welche mit dem Auge in inniger Beziehung stehen; ich meine die *Glandula palpebrae tertiae superficialis* und *profunda*.

Medial bezw. nasal von der Augenanlage tritt nämlich bei diesem Embryo ein gegen die Umgebung dunkler gefärbter Bezirk, welcher zwischen dem *M. rectus medialis* und *M. obliquus dorsalis* liegt, be- sonders hervor (Taf. 11/12, Fig. 6, d). Die Zellen dieser Zone unter- scheiden sich von dem umgebenden Mesenchym nicht bedeutend, nur schienen sie mir, abgesehen von ihrer grösseren Tinktionsfähigkeit, dichter aneinander zu liegen und chromatinreichere Kerne zu enthalten. Dringen wir weiter nach der Tiefe der Orbitalpyramide zu, also hirn- wärts, vor, so bemerken wir in der Peripherie des genannten Bezirkes zahlreiche kleinere und grössere Hohlräume und Gefässe, auch ist das betreffende Gewebe mit zahlreichen Blutkörperchen und Kapillaren durchsetzt. Drüsenschläuche sind noch nicht entwickelt.

Die *Arteria centralis retinae* liegt bei diesem Embryo, abgesehen von einer ganz kleinen Strecke in unmittelbarster Nähe des

Bulbus, welche beim geborenen Tier etwa 1—2 mm beträgt, im ventro-nasalen Quadranten des Augenblasenstieles und zwar an der Peripherie desselben. Der Opticus ist direkt am Übergang zum Bulbus an seiner ventralen Seite nicht rund, sondern etwas abgeflacht und wird erst 1—2 mm hirnwärts drehrund (Taf. 9/10, Fig. 1, i).

Ich muss hier nochmals ausdrücklich darauf aufmerksam machen, dass das Gefäss direkt an der Übergangsstelle vom Opticus zum Bulbus am weitesten ventral liegt und zwar in Bezug auf den Opticus. Auf den weiter hirnwärts von letzterem gelegenen Querschnitten des Opticus liegt das Gefäss hingegen im ventro-nasalen Quadranten, d. h. es windet sich nach dem Gehirn zu kontinuierlich am ventro-nasalen Quadranten in die Höhe, bis es endlich direkt nasal zur Opticusperipherie orientiert ist, also an die Grenze zwischen ventro-nasalen und dorso-nasalen Quadranten gelangt. Dieser Befund hat seine Erklärung in der oben beschriebenen Torsion des Opticus, denn das Gefäss muss, soweit es im Bereiche des Fötalspaltes liegt, der Bewegung desselben folgen. Wenn wir also die Lage der Arteria centralis retinae direkt am Übergang vom Bulbus zum Opticus zu bestimmten Teilen der Augenanlage, sei es Bulbus oder Opticus in Beziehung bringen wollen, so müssen wir, wenn wir z. B. das Orbitaldach als Grundlage nehmen, scharf zwischen zwei Dingen unterscheiden:

1. In Bezug auf den Opticus liegt die Arteria centralis retinae stets im ventro-nasalen, bezw. an der Grenze zwischen ventralem medialen und lateralem Quadranten.

2. In Bezug auf den Bulbus liegt das Gefäss fast an der Grenze zwischen ventro-medialen und ventro-lateralen Quadranten, in den meisten Fällen mehr im ventro-lateralen.

Das Verhalten der Zentralarterie ist bei den folgenden beiden Stadien dasselbe wie bei Embryo 47. Da ich nicht über 6,0 cm Sch.-St.-Lg. geschnitten habe, so kann ich nicht angeben, ob sich die Verhältnisse bei späteren Stadien bezüglich der Eintrittsstelle der Arterie direkt am Übergang vom Opticus zum Bulbus in der angedeuteten Richtung verschieben, d. h. ob die Drehung über unten nach aussen, bei Tieren also ventro-lateral, weiter fortschreitet.

Sollte dies aber im allgemeinen nicht der Fall sein, so wären die Angaben, welche bezüglich des Sitzes der Arteria centralis retinae gemacht worden sind, sehr cum grano salis zu nehmen.

Auch mit Hilfe des Orbitaldaches als Orientierungslinie könnte man trotzdem zu verschiedenen Resultaten kommen, je nach der zufälligen Schnittrichtung, die man erhält. Aus meinen Präparaten geht zur Evidenz hervor, dass auf denjenigen Sagittalschnitten, welche den Bulbus direkt am Übergang zum Opticus treffen, der Sitz der Arteria centralis am weitesten ventral liegt. Je weiter wir aber den Opticus hirnwärts treffen, desto mehr nasal liegt die Arterie. Es ist auch

denkbar, dass je nach der Ausgiebigkeit der Torsion der Augenanlage die Zentralarterie selbstverständlich mit dem Opticus im ventro-lateralen Quadranten des Bulbus sehr weit emporsteigen kann, d. h. dass sie sich von ihrer als normal angesehenen Lage an der Grenze zwischen den beiden ventralen Quadranten mehr oder weniger der Grenze zwischen ventro-lateralen und dorso-lateralen Quadranten nähern kann, was auch wieder individuell verschieden sein mag.

Hierdurch lassen sich die Verschiedenheiten der Angaben von Vossius, Deyl, Strahl und Henckel ohne weiteres ableiten. Da im Verlaufe des weiteren Wachstums und der Entwicklung ausserdem noch Verschiebungen in der Lage der Schädelknorpel bzw. Knochen zueinander vorkommen — und im Bereich der die Orbitalpyramide bildenden knöchernen Grundlage ist das sicherlich der Fall — so kann es den Eindruck machen, als ob dadurch die Torsion der Augenanlage scheinbar noch weiter gefördert wird.

Obwohl diese Wachstumsverschiebungen der knorpeligen oder knöchernen Skeletteile, die sowohl im fötalen Leben als auch post partum eintreten, nach bestimmten Gesetzen vor sich gehen, so wird es auch hierbei individuelle Verschiedenheiten geben und dadurch erklärt sich ausserdem noch der manchmal verschiedene Richtungsverlauf der typischen Colobome.

8. Embryo (LXXV, 5,0 cm Sch.-St.-Lg.). Auch dieser Embryo, sowie der folgende von 6,0 cm Sch.-St.-Lg. bietet uns keine nennenswerten Fortschritte in der Entwicklung der Augenanlage, denn Retina und gemeinsames Sklero-Chorioidealgewebe sind nicht weiter differenziert. Dagegen tritt hier ein neuer Muskelkern auf, der bisher scheinbar noch nicht differenziert war, der *Musculus levator palpebrae superioris* (Taf. 11/12, Fig. 2 und 3, p. s). Wir bemerken nämlich, dass der *M. rectus dorsalis* seiner ganzen Länge nach eine kleine Abteilung abspaltet, welche, dicht an seiner lateralen Seite gelegen, nur durch einen feinen Bindegewebsstreifen von ihm getrennt ist; beide Muskeln liegen aber auch so dicht aneinander, dass sie noch ein Ganzes zu bilden scheinen.

Weiterhin ist bei diesem Embryo das Kapillargefässsystem, welches ich bei früheren Stadien als der Linse direkt anliegend oder als dicht in der Nähe derselben befindlich beschrieben hatte, an dieser Stelle nicht mehr vorhanden; man findet hier vielmehr ein gleiches Kapillargebiet dicht an der Retinallamelle liegend, also aussen am Glaskörper (Taf. 11/12, Fig. 3, c). Da die Färbung bei diesem Embryo eine besonders gute ist, so treten auch hier die von Herzog (11) bei einer weissen Maus vom ersten Tage beschriebenen, feinen Fasern, welche aus den tieferen Schichten der Netzhaut stammen und sich an der *Membrana hyaloidea* des Glaskörpers rechtwinklig inserieren, deutlich hervor (Taf. 11/12, Fig. 4, r. f). Auch das Aufhängeband der Linse, die *Zonulafasern* (Taf. 11/12, Fig. 3, z) sind auf einigen Schnitten

sehr gut sichtbar. Im Bezirk der *Glandula palpebrae tertiae superficialis* sind einzelne solide Drüsenschläuche zu bemerken (Taf. 11/12, Fig. 2, g. s).

9. Embryo (C, 6,0 cm Sch.-St.-Lg.). Bei diesem Embryo will ich mich nur auf die Beschreibung der Nickhaut- und Harderschen Drüse beschränken, da er, wie schon erwähnt, sonst nichts besonderes bietet.

a) An den lateral angelegten Schnitten sehen wir die scharf umgrenzte *Glandula palpebrae tertiae superficialis* in Form eines kernreichen Gewebes, in welches einige solide Drüsenschläuche eingelagert sind; letztere sind aber noch wenig zahlreich vorhanden. Direkt in ihrem ventralen Winkel liegt ein Schlauch mit deutlichem Lumen und einem einschichtigen Cylinderepithel; wir haben es hier, wie es scheint, mit dem Ausführungsgang der Drüse zu thun (Taf. 11/12, Fig. 2, g. s, und a. g).

b) Nach der Tiefe der Orbitalpyramide zu tritt uns eine sehr voluminöse Drüse mit zahlreichen, soliden Zellschläuchen entgegen (Taf. 11/12, Fig. 1, g. p). Dieselbe scheint wie in ein Hohlraumssystem eingebettet, in welchem sich eine grosse Menge Blutkörperchen befinden; die Hohlräume selbst sind von Fäden durchzogen.

Dringen wir noch weiter hirnwärts, nach der Tiefe der Orbitalpyramide zu vor, so verschwindet schliesslich die Drüse und das erwähnte Hohlraumssystem geht in ein anderes, aber bedeutend grösseres über, welches mit grossen Mengen Blutkörperchen angefüllt ist: den *Sinus cavernosus*.

III. Befunde an den Modellen bei plastischer Rekonstruktion.

Um mich davon zu überzeugen, ob die von mir speciell bezüglich der **Drehung der Augenanlagen** bei den mikroskopischen Untersuchungen gemachten Befunde einwandfrei sind, habe ich plastische Rekonstruktionen ausgeführt und Modelle angefertigt und zwar bezüglich derjenigen Embryonen, an denen ich gerade die Befunde erzielte, die mir die stattfindende Drehung am meisten zu beweisen schienen. Rekonstruiert wurden die Kopfanlage eines Schweinsembryo von 2,0 cm und eines solchen von 2,7 cm Sch. St. Lg. Erstere wählte ich deshalb,

weil hier die fötale Augenspalte am Augenbecher und am Augenblasenstiel allenthalben vollständig ausgeprägt war, und weil ferner dieser Embryo eins meiner jüngsten Stadien darstellte. An letzterem wollte ich den Beweis erbringen, dass die Anlage des Orbitaldaches einen Einfluss auf die Lage der Augenanlage ausübt, d. h. dass sie die Ursache der eventuellen Rückdrehung des Auges ist.

Ich bediente mich hierbei des Born-Peterschen Plattenverfahrens, welches ich in einigen Punkten etwas abänderte und kurz folgendermassen zur Ausführung brachte.

Ein sauber polierter Lithographierstein wird zunächst am Heizkörper oder Ofen gleichmässig angewärmt, in eine horizontale Lage gebracht und dick mit Terpentinöl bestrichen. Auf diese Fläche wird sogenanntes Florpapier („Florpost“) glatt und faltenlos ausgebreitet und mittelst grossen Borstenpinsels stark mit Terpentinöl durchtränkt. Dann werden die beiden gleichstarken Metallstreifen — die Stärke derselben ist je nach der Schnittdicke und der gewünschten Vergrösserung zu wählen — auf das Papier parallel zueinander aufgelegt und das inzwischen erwärmte, flüssige Wachs aufgegossen. Sobald dasselbe zu erstarren beginnt, wird mittelst der zu diesem Verfahren gehörigen erwärmten Walze die Platte ausgewalzt und nach vollkommenem Erstarren des Wachses vom Stein abgenommen. Damit sich die Platten nicht verziehen, empfiehlt es sich, dieselben auf eine polierte kalte Steinplatte aufzulegen, mit einer starken Glasplatte zu beschweren und nun erst vollkommen erkalten zu lassen. — Da mir beim Giessen der Platten viele Misserfolge passierten, so habe ich das Wachs nicht sofort auf die Zeichnung aufgewalzt, um mir letztere nicht eventuell zu verderben, sondern habe nur das gleiche Papier für das Walzverfahren verwendet und, wenn die Platte tadellos ausgefallen war, nachträglich wieder abgezogen und dann erst die eigentliche Zeichnung mittelst Terpentinölbepinselung aufgeklebt. Diese Methode hat den Vorteil, dass man sich unabhängig von seinem Vorrat an Projektionszeichnungen jederzeit eine beliebig grosse Zahl Wachsplatten auswalzen kann. — Bei beiden Modellen wurde jeder dritte Schnitt der Serie für die Rekonstruktion verwendet. Da die Schnittstärke 20μ betrug und eine Vergrösserung von 25 vollständig ausreichend war, so ergibt sich nach der im Verfahren angegebenen Rechnung eine Plattenstärke von 1,5 mm

$$(3 \times 20) \mu \times 25 = 1500 \mu = 1,5 \text{ mm.}$$

Im übrigen ist das Verfahren im Original nachzulesen (32).

Solange es sich nur um die Rekonstruktion einfacher Verhältnisse handelt, ist das Born-Petersche Verfahren sehr zu empfehlen. Bei der Darstellung feinerer Einzelheiten würde ich jedoch das Arbeiten mit Pappen, wie es bei His im Institut ausgeführt wird, vorziehen. Die Festigkeit der einzelnen Teile ist eine ganz bedeutende, was man vom Wachs nicht gerade behaupten kann. Das Unangenehmste bei der Wachsplattenmethode sind jedenfalls die Brücken, mit denen man arbeiten muss und deren nachträgliche Entfernung nicht so ganz einfach ist. — Ich habe bei meinen beiden Modellen die Konturen der Kopfanlage ausgeschnitten und dann parallel zu diesen einen zweiten Schnitt geführt, so dass eine ziemlich starke Wand entstanden ist, die nach Belieben dick genommen wurde, um die Festigkeit der Modelle zu erhöhen. Die übrigen Teile, Augenanlage und Augenblasenstiel sind natürlich peinlich genau herausmodelliert worden.

Was nun die Befunde an den Modellen selbst anlangt, so habe ich darüber folgendes zu berichten.

I. Modell I.

(Kopfanlage eines Schweinsembryo von 2,0 cm Sch. St. Lg.). Tafel 13/14 giebt uns ein anschauliches Bild davon, wie die Verhältnisse in Wirklichkeit liegen. Wir sehen bei Fig. 1, welche den der Medianebene der Kopfanlage nächstgelegenen Teil des Modells darstellt, den deutlich ausgeprägten Scheitelhöcker (Sch. II), die Nackenbeuge (N. B.), den Stirnfortsatz (St. f.), den Unterkieferfortsatz (U. f.) und den Augenblasenstiel (0), welcher gerade an seinem Übergange zum Gehirn getroffen ist. Bei R. befindet sich die Gegend der Rathkeschen Tasche; die seichte, muldenförmige Einsenkung am Stirnfortsatz ist das von His als Nasenfeld bezeichnete, sich bildende Geruchsorgan (N. g.). Wir haben demnach das rechtsseitige Nasenfeld vor uns, denn das später in der Medianebene gelegene, scheinbar unpaare Geruchsorgan entsteht ja bekanntlich durch das Zusammenrücken der beiden seitlich am Stirnfortsatz gelegenen, paarig angelegten Geruchsgrübchen.

Fig. 2 zeigt uns den lateralen Teil des Modells mit der Augenanlage und die uns hauptsächlich interessierende Augenspalte in ihrem Verlauf und Richtung in Bezug auf die gesamte

Kopfanlage. Gerade dieser Befund war für mich sehr überraschend, weil ich mir unter den Begriffen „Augenblase“ und „Augenbecher“ körperlich etwas ganz anders vorgestellt hatte. Ich meinte, die primäre Augenblase sei ein mehr oder weniger kugeliges Hohlorgan und der sekundäre Augenbecher müsste ebenfalls rundliche Form zeigen. Das ist aber keineswegs der Fall. — Die Augenanlage ist ein langgezogener, plattgedrückter, hohler, doppelwandiger Körper, ein ausgesprochenes Ellipsoid. Bei diesem Modell, also einer Vergrößerung von 25, beträgt die Entfernung von der Augenblasenstielinserion bis zum Becherrand an seiner dorsalen Seite gemessen 33,5 mm, die Höhe 11 mm.

Wir unterscheiden an der Augenanlage vier Wände: eine dorsale, in der Mittellinie etwas eingesenkte, und eine ventrale; letztere schliesst die fötale Augenspalte in sich; ferner eine mediale, schwach konvexe und eine laterale, schwach konkave Wand.

Auch die Linse hat keine Kugelform, sondern stellt ebenfalls einen ellipsoiden Körper dar, dessen dorsale Fläche von der dorsalen Becherwand haubenförmig überdacht wird. Der Augenbecher erscheint in sich selbst schwach spiralig gedreht, denn der laterale Rand des Bechers liegt etwas tiefer als der mediale. Verursacht wird diese falsche Auffassung von der Gestalt der Augenanlage erstens durch den sinnwidrigen Vergleich mit einem „Becher“ und zweitens durch die in den embryologischen Lehrbüchern enthaltenen schematischen Figuren [z. B. Hertwig (11): „Plastische Darstellung des Augenbechers mit Linse und Glaskörper.“ — Nussbaum: „Schema der sekundären Augenblase mit Linse, Augenspalt und hohlem, ventral rinnenförmig vertieften Augenstiel.“ Gräfe-Sämisch: „Handbuch der gesamten Augenheilkunde.“ 14./15. Lieferung.] Beide Zeichnungen lehnen sich mehr oder weniger an das Modell von Manz-Ziegler an und sollen für das Verständnis

der scheinbar einfachen und doch so komplizierten Verhältnisse dienen.

Was den Ausdruck „Augenbecher“ anlangt, so ist er durchaus falsch und sinnentstellend. Der Vergleich mit einem „Löffel“ würde den tatsächlichen Verhältnissen viel eher entsprechen. Es wäre wünschenswert, wenn in den embryologischen Lehrbüchern neben den schematischen Figuren auch Zeichnungen von Modellen aufgenommen würden, welche der Wirklichkeit entsprechen, damit derjenige, welcher sich eingehender mit derartigen Verhältnissen beschäftigen will, nicht irreführt wird.

Bevor ich zur Beschreibung der Verlaufsrichtung der fötalen Augenspalte an diesem Modell übergehe, muss ich noch eine kurze Betrachtung über die Mundbucht vorausschicken (Taf. 13/14, Fig. 1 und 2, M. b), weil ich das Dach derselben als Orientierungslinie für meine Untersuchungen benutzt habe.

Die Mundbucht wird begrenzt von oben her durch den unpaaren breiten Stirnfortsatz, an den Seiten durch die paarigen Ober- und Unterkieferfortsätze. Die Oberkieferfortsätze setzen sich direkt an den Stirnfortsatz an und sind von ihm durch eine sehr tiefe Furche, die „Augen-Nasenfurche“, getrennt.

Der die Ober- von den Unterkieferfortsätzen trennende Einschnitt dürfte den späteren Mundwinkeln entsprechen (Taf. 13/14, Fig. 2 bei M. b.). Unser Modell zeigt uns ein Stadium, bei welchem die trennende Scheidewand zwischen Kopfdarmhöhle und Mundbucht schon durchbrochen ist. Diese aus Ecto- und Entoderm bestehende Scheidewand wurde von Remak als „Rachenhaut“ bezeichnet; sie reißt ein und ihre Fetzen, die unter dem Namen „primitives Gaumensegel“ bekannt sind, bilden sich nach und nach zurück. Infolge des energischen Hirnwachstums krümmt sich der vordere Teil der Kopfanlage nach der Bauchseite des Embryo um. Hierdurch wird auch der Stirnfortsatz beeinflusst: er legt sich etwas mehr von oben und vorn her über die Mundbucht und trägt so zu ihrer Vertiefung

bei. — Da sich nun, wie His für menschliche Embryonen nachgewiesen hat, die Anheftungsstelle der Rachenhaut in der Tiefe der Rathkeschen Tasche befindet, hier also der tiefste Punkt der ursprünglichen Mundbucht zu suchen ist, und da ferner die obere (dorsale) Begrenzungslinie derselben kontinuierlich in den Kontur des Stirnfortsatzes übergeht, so lässt sich der Begriff „Mundbucht“ nach dem Verschwinden der Rachenhaut und der Rathkeschen Tasche weder nach der Kopfdarmhöhle (Taf. 13/14, Fig. 1, K. d.), noch nach dem Stirnfortsatz zu genau abgrenzen. Abgesehen von der Unmöglichkeit, den Begriff der „Mundbucht“ besonders in Einzelschnitten zu bestimmen, war es auch um deswillen fehlerhaft, das Dach derselben als Orientierungslinie zu benutzen, weil durch das gewaltige Hirnwachstum die gesamte Kopfformation fortwährend erheblichen Veränderungen unterliegt, denen natürlich auch die Mundbucht unterworfen ist. Alle diese Irrtümer sind mir erst an den Modellen klar geworden.

Was nun die Verlaufsrichtung der fötalen Augenspalte in Bezug auf die Konturen der Kopfanlage betrifft, so zeigt uns das Modell deutlich, dass die Spalte in ihrem gesamten Verlauf nach dem Stirnfortsatz und speziell nasenrübchenwärts gelagert ist und zwar sowohl am Augenbecher als auch am Augenblasenstiel. Sie ist demnach nicht, wie ich auf Grund der Einzelschnitte annahm, zum Dach der Mundbucht rechtwinklig orientiert, sondern bildet mit demselben einen Winkel von ca. 45° , sieht also nasenrübchenwärts.

Demnach ist die ursprüngliche Stellung der fötalen Augenspalte nasenwärts gerichtet und von einer Drehung der Augenanlage von der ventralen in die nasale Lage kann keine Rede sein. Denken wir uns nun beide Teile des Modells zusammengesetzt und betrachten die Verlaufsrichtung von Augenblasenstiel und Augenbecher

von der Medianebene des Kopfes aus, dann ergibt sich die wichtige Tatsache, dass die Augenachsen in einer Transversalen liegt, also fast senkrecht zur Medianebene des Kopfes steht. Die Augenachsen liegen also bei diesem Embryo lateral am Kopf und ihre Achsen bilden untereinander einen Winkel von ca. 180° .

II. Modell II.

(Kopfanlage eines Schweinsembryo von 2,7 cm Sch. St. Lg.). Die Konturen des Modells dieser Kopfanlage weisen gegenüber denen des ersten erhebliche Unterschiede auf, ein weiterer Beweis für das gewaltige Hirnwachstum. Besonders der vordere Teil der Kopfanlage ist hiervon betroffen worden. Das Vorderhirn ist nach allen Richtungen, hauptsächlich aber nach den Seiten und nach vorn zu ganz erheblich gewachsen: es hat sich noch weiter nach der Bauchseite des Embryo zu gekrümmt, und auch der stark gewachsene Stirnfortsatz hat dadurch, dass er sich von oben und vorn her noch ganz bedeutend mehr über die Mundbucht legte, zu deren weiteren Vertiefung wesentlich beigetragen. Da mir das Alter dieses Embryo genau bekannt ist — es beträgt 27 Tage —, so lassen sich gewisse Vergleiche mit Entwicklungsstadien menschlicher Embryonen ziehen. Einen Anhaltspunkt hierfür bietet uns die Anlage des Zungenbeinbogens (Taf. 13/14, Fig. 3. Z. b und S. c) und des Sinus cervicalis. Beide hängen mit der Verschiebung der Schlundbögen zueinander eng zusammen, worauf ich hier noch kurz eingehen möchte. Dieselben beginnen sich nach Hertwig (11) bei menschlichen Embryonen von der 4. Entwicklungswoche ab dadurch gegeneinander zu verschieben, dass die beiden ersten stärker wachsen als die folgenden. Sie rücken, wie His treffend bemerkt, „ähnlich den Zügen eines Fernrohres übereinander.“ Infolge des ungleichen Wachstums bildet sich an der Oberfläche und am hinteren Rande der Kopf-Halsgegend die Halsbucht,

der *Sinus cervicalis* (Rabl) [*Sinus praecervicalis* (His)]. Von vorn her wird der Eingang zur Halsbucht durch den 2. Schlundbogen oder Zungenbeinbogen begrenzt. —

Hiernach stimmt auch ungefähr die Entwicklung des Schweinsembryo zeitlich mit der des menschlichen überein, weil auch hier das Auftreten des Zungenbeinbogens an das Ende der 4. Woche der Entwicklung fällt. — Ich habe bei diesem Modell noch die Anlage des Orbitaldaches berücksichtigt, weil Henckel und Strahl dasselbe als Orientierungslinie für die Lage der *Arteria centralis retinae* benutzt haben, und um festzustellen, ob ich zu einem gleichen Resultat käme.

Wir sehen auf Tafel 13/14, Fig. 3 bei O. d. das Orbitaldach, jedoch muss ich hierzu bemerken, dass der laterale und besonders der mediale Kontur desselben nicht ganz einwandfrei ist. An diesen Punkten waren die Übergänge des Knorpels in die Umgebung nicht immer scharf genug bei der Projektion zu erkennen; das ist aber für meine Untersuchungen belanglos.

Wie die Figur zeigt, bin ich fast genau zu demselben Resultat wie die beiden Forscher gekommen.

Die Eintrittsstelle des *Opticus* liegt hier im ventrolateralen Quadranten der Augenanlage und die Eintrittsstelle der *Arteria centralis retinae* (hom.) genau an der Grenze zwischen den beiden ventralen Quadranten des *Opticus*.

Der Verlauf der Arterie — in unserem Falle jedenfalls der *Arteria ophthalmica* — ist hier ein deutlich spiraliger, denn das Gefäß liegt nach dem Hirn zu am *Opticus*stamm am weitesten nasal. Von hier aus windet sich dasselbe kontinuierlich nach der *Opticus*insertion zu ventral, bis es direkt am Übergang desselben in den Bulbus in seine ventralste Stellung gelangt. Es liegt also hirnwärts etwa an der Grenze zwischen dem medialen dor-

salen und ventralen Quadranten des Opticus und an seiner Eintrittsstelle in den Bulbus etwa an der Grenze zwischen dem ventralen medialen und lateralen Quadranten. —

Wenn wir nun auch bei diesem Modell wieder die gesamte Augenanlage (Opticus und Bulbus) zur Medianebene des Kopfes in Beziehung bringen, dann müssen wir auch bei diesem Stadium feststellen, dass die fast rein transversale Stellung bestehen geblieben ist.

Diese Tatsache will ich hiermit ausdrücklich konstatiert haben, denn das scheint mir mit der wichtigste Punkt zu sein, der sich aus den beiden Modellen ableiten lässt und hierauf werde ich in meinen Schlussfolgerungen noch ausführlich zu sprechen kommen.

Was ferner den spiraligen Verlauf der Arteria ophthalmica anlangt, so beweist uns derselbe im Verein mit der histologisch nachgewiesenen spiraligen Drehung der Opticusfasern und der excentrischen Insertion des Opticus, dass eine Drehung der gesamten Augenanlage stattgefunden haben muss, deren Ursachen sich aber aus diesen Modellen nicht feststellen liessen.

Ich glaubte auf Grund meiner Serienschnitte annehmen zu müssen, dass das Orbitaldach und die sich zwischen ihm und dem Bulbus entwickelnden Augenmuskeln die Ursache der Torsion wären. Das kann aber, nach dem Modell zu urteilen, nicht der Fall sein, denn die Entfernung des Orbitaldaches vom Bulbus ist eine zu bedeutende, als dass man eine Beeinflussung der Lage desselben hieraus ableiten könnte. Am Modell beträgt sie am hirnsseitigen Pole 6 mm und ist hier am kürzesten; von da ab wird sie nach dem hirnsseitigen Pole zu — aber immer noch im ersten opticuswärts gelegenen Bulbusdrittel — sehr schnell grösser und beträgt 20 mm weiter lateral schon 23 mm. Die beiden lateral gelegenen Bulbusdrittel liegen gänzlich ausserhalb des Bereiches der Orbitaldachanlage; infolgedessen kann dieselbe auch nicht diesen bedeutenden Einfluss, der sich in einer Drehung äussert, ausüben. An dieser Stelle muss ich mich darauf beschränken, nur auf die vorhandene Thatsache der Torsion der Augenanlage hinzuweisen; erst in meinen Schlussfolgerungen werde ich ver-

suchen, diesem Faktum näher zu treten und den Weg zu zeigen, welcher zur Lösung dieser Frage meines Erachtens beschritten werden muss.

Im Ganzen betrachtet, bietet uns die Bulbusanlage ein sehr auffallendes Bild. Wir sahen schon bei Modell I, dass von einer Kugelform absolut keine Rede sein kann, dass man vielmehr ein ausgesprochenes Ellipsoid vor sich hat. Bei Modell II ist dieses excessive Wachstum in lateraler Richtung, entsprechend dem enormen Breitenwachstum der Kopfanlage, noch augenfälliger geworden. Der Bulbus hat das Aussehen einer plattgedrückten, in sich schwach spirallig gedrehten Walze bekommen und die Entfernung von der Opticusinsertion bis zum lateralen (distalen, hirnabseitigen) Pol beträgt 69 mm. Bei dieser Messung konnte allerdings der Becherrand nicht berücksichtigt werden, weil ich lateral, sobald ich in den Bereich des Conjunctivalsackes kam, das den Bulbus umgebende Mesoderm, aus welchem sich später Chorioidea und Sclera bezüglich Iris und Cornea entwickelt, mitmodelliert habe. Diese kleine Differenz, d. h. die minimale Strecke zwischen Becherrand und äusserstem Punkt des umgebenden Mesoderms, kann aber unberücksichtigt bleiben, da sie nur wenige Millimeter beträgt.

Zum Schluss möchte ich noch darauf hinweisen, dass bei diesem Stadium die Anlage des Gehörgrübchens ausgeprägt ist. Dasselbe stellt eine Einstülpung des Ectoderms dar und zeigt an dieser rechten Kopfseite eine rechtsläufige Torsion.

IV. Schlussbetrachtung.

Wenn ich aus den tatsächlichen Ergebnissen meiner Untersuchungen die Schlussfolgerungen ziehe, so habe ich

1. Die Frage zu prüfen, ob man auf Grund des

Studiums der von mir angefertigten Präparate und Modelle die Lage und Verlaufsrichtung der fötalen Augenspalte des Schweines genau bestimmen kann, und ob man auf Grund derselben anzunehmen hat, dass dieselben Verhältnisse wie beim Menschen vorliegen.

Wie ich schon am Anfang meiner Arbeit erwähnte, gilt es für den Menschen als festgestellt, dass die fötale Augenspalte im unteren inneren (ventro-nasalen) bzw. dicht an der Grenze zwischen unterem inneren und unterem äusseren (ventro-temporalen) Quadranten des Bulbus verläuft, weil die typischen Colobome, als im ursächlichen Zusammenhang mit der Spalte stehend, und weil ferner die Eintrittsstelle der Arteria centralis am Bulbus normaliter diese Lage haben.

Bei den von mir untersuchten Schweinsembryonen von 2,7 cm Sch.St.Lg. und einem ungefähren Alter von vier Wochen an aufwärts fand ich die fötale Augenspalte, bzw. die Eintrittsstelle der Arteria centralis am Bulbus ebenfalls an der Grenze zwischen den beiden ventralen Bulbusquadranten. Sie hatte dieselbe Lage und denselben Verlauf, wie dies von der fötalen Augenspalte menschlicher Embryonen beschrieben wird: es herrscht also in dieser Beziehung volle Gleichwertigkeit.

2. Eine weitere zu lösende Frage ist die, ob die fötale Augenspalte bei der fortschreitenden Entwicklung und der, wie man annimmt, in nasaler Richtung erfolgenden Verschiebung des Auges dauernd den gleichen Sitz, die gleiche Lage und Verlaufsrichtung beibehält, oder ob sie ihre Lage ändert, d. h. ob sie etwa in einen anderen Bulbusquadranten gelangt. Hierüber, d. h. über die eventuelle **Torsion der Augenanlage** ist folgendes zu bemerken. Für menschliche Embryonen ist diese Frage von Vossius (31) be-

jaht, von Deyl (5) bestritten und von Henckel und Strahl (9) teilweise bejaht und teilweise verneint worden. Den Ortswechsel der Augenspalte führt Vossius, wie oben ausgeführt, auf eine Drehung des Bulbus zurück; er behauptet, dass an demselben während der Entwicklung eine Drehung über unten nach aussen um 90° stattfindet und dass dabei die Arteria centralis retinae im Opticusstamm denselben Weg beschreibt, während der M. rectus dorsalis aus seiner Lage lateral vom M. levator palpebrae unter den letzteren verschoben wird.

Nach Deyl (5) liegt dagegen die Eintrittsstelle der Arteria centralis retinae stets im unteren inneren Quadranten des Opticus; eine Drehung des Bulbus findet nicht statt. Auch nach Henckel und Strahl (9) ist die Eintrittsstelle der Arteria centralis retinae stets im unteren inneren Quadranten zu suchen und zwar fast genau an der Grenze zwischen unterem inneren und unterem äusseren, also fast genau in der Mitte des ventralen Bulbusumfanges. Die einzige Ausnahme bildete ein Embryo von 15 mm Sch.-St.-Lg., bei dem die Einstülpung der sekundären Augenblase des Opticus sogar nach vorn und unten zeigte. Eine Verschiebung des M. rectus sup. und M. levator palpebrae zueinander fanden auch Henckel und Strahl; sie war aber sehr geringfügig und dürfte nach Ansicht dieser Forscher auf das Breitenwachstum der Organe in der Umgebung der Muskeln zurückzuführen sein, wodurch der M. levator palpebrae über den M. rectus sup. in die Höhe gehoben wird. Nach diesen beiden Autoren liegt demnach die Einstülpung des sekundären Augenbeckers und des Opticus im zweiten Monat der Gravidität nicht gerade nach unten, sondern schräg nach einwärts, während im dritten Monat eine Verschiebung der Eintrittsstelle der Art. centralis retinae über unten nach innen, also medialwärts nicht mehr stattfindet.

Nach den Beobachtungen, welche ich an meinen Modellen machte, kann ich keinem der drei Autoren in allen Punkten

zustimmen. Diejenigen Untersucher, welche der Lösung der Frage am nächsten gekommen sind, waren meines Erachtens unbedingt Henckel und Strahl, indem sie als Grundlage für ihre Messungen und Vergleiche das Orbitaldach als fixen Punkt annahmen und die Konturen der Kopfanlage ausser acht liessen.

Insofern konnten beide Forscher zu einem richtigen Resultat kommen, solange sie das Orbitaldach in ihren Präparaten differenziert vorfanden. Bei der Beurteilung dieser Frage an jüngeren Stadien sind sie jedoch in denselben Fehler verfallen wie ich, bevor ich die Modelle angefertigt hatte. Sie liessen sich durch die Konturen der Kopfanlage täuschen und brachten unwillkürlich den Verlauf der fötalen Augenspalte mit diesen — vielleicht wie ich, zur Mundspalte — in Beziehung. Die Beschreibung des Embryo von 15 mm Sch.-St.-Lg., bei dem „die Einstülpung der sekundären Augenblase und des Opticus sogar nach vorn und unten zeigte“, ist mir ein Beweis dafür. Ferner hat Strahl ausdrücklich in seiner Mitteilung im „Anatomischen Anzeiger“ angegeben, dass „im zweiten Monat der Gravidität die Einstülpung des Augenblasenstieles nicht gerade nach unten, sondern schräg nach innen“ sieht. Auf Grund dieses Befundes giebt er auch eine Drehung des Opticus zu.

Die irrthümliche Anschauung von der Lage der fötalen Augenspalte hat ihre Ursache vor allem noch in den unbestimmten Ausdrücken, in denen sich die Embryologen bewegen. Nach Koelliker (19), Bonnet (3), Hertwig (11) und Minot (23) liegt sie an der „unteren“ Wand des Bechers. Kollmann (18) spricht von der „unteren, kaudalwärts“ gerichteten Wand. Martin (20) schreibt, dass der Schlitz „ventral“ zeigt. Alle diese Ausdrücke sagen an sich garnichts, weil sie in Bezug auf den ganzen Embryo gebraucht sind; sie lassen sich demnach nicht mehr verwerten, sobald die Kopfanlage für sich mikrotomiert wird. Alle von mir erwähnten Embryologen bringen

also die Spalte in keinerlei Beziehung zur Kopfanlage; infolgedessen war schon die Annahme, dass sich der ursprüngliche Sitz der Spalte „unten“, „ventral“ oder „caudal“ befinden müsse, nicht ganz berechtigt, weil jeder Beweis hierfür fehlte. Dass der Sitz der Eintrittsstelle der Art. centralis am Bulbus auch am Kopf „unten“ zu liegen kommt, d. h. dass die Bezeichnung „untere Wand“ später, nachdem sie zum Orbitaldach als Horizontaler in Beziehung gebracht ist, stimmt, ist Zufall. Es hätte zunächst einmal festgestellt werden müssen, welche Lage die Spalte in Bezug auf bestimmte Teile des Kopfes hat, und ob diese Bestimmung für alle Stadien der Embryonen Geltung hat. Das ist aber nur bis zu einem gewissen Grade von Henckel und Strahl geschehen, indem sie das Orbitaldach als Orientierungslinie benutzten. Da sich dasselbe aber erst am Ende der vierten Entwicklungswoche differenziert, so müssen für die vorhergehenden Stadien andere Orientierungspunkte an der Kopfanlage gesucht werden, zu denen man die Spalte in Beziehung bringen kann. Ich habe nun auf Grund der Betrachtung meiner Modelle die Überzeugung gewonnen, dass dies um deswillen ganz unmöglich ist, weil infolge der ungeheueren Wachstumsenergie des Gehirns andauernde Verschiebungen und Lageveränderungen am Kopfe eintreten. Wenn wir am Modell I sahen, dass die Spalte „nasenfeldwärts“ orientiert ist, so hat das ebenfalls nicht viel zu bedeuten, weil sie schon nach wenigen Tagen nicht mehr dieselbe Lage hat. Das liegt eben daran, dass die ganze Kopfanlage erheblich gewachsen ist und ihre Form wesentlich geändert hat. Angenommen die Augenanlage bliebe fest stehen und die äussere Körperform verändert sich, wie das der Fall ist, dann könnte hierdurch allein schon der Eindruck der Drehung der Augenanlage hervorgerufen werden. Wir sehen also hieraus, dass es keine Möglichkeit giebt, den Richtungsverlauf der fötalen Augenspalte zu irgend einem Punkte der Kopfanlage in Beziehung zu bringen, bevor das Orbitaldach

differenziert ist, weil dieselbe infolge des gewaltigen Hirnwachstums dauernden Formveränderungen unterworfen ist. — Ob es berechtigt ist, das Orbitaldach als unveränderliche Orientierungslinie zu benutzen, muss ich ebenfalls dahingestellt sein lassen, denn ich glaube nicht, dass die Formation der knöchernen Orbita im Verlaufe der ganzen Entwicklung dieselbe bleibt; auch individuell mag das verschieden sein.

Ferner erscheint mir auch die Orientierung des Opticus, bezw. der Art. centralis zu den Quadranten des Auges nicht immer ganz einwandfrei zu sein, besonders wenn es sich um die Grenze zwischen zwei Quadranten handelt. Derartige Angaben werden meist nach dem Augenmass gemacht, denn ich glaube kaum, dass den Autoren geeignete Messapparate zur Verfügung gestanden haben. Das gilt besonders bei der Quadrantenbestimmung extirpierter Bulbi! Von „Quadranten“ kann man streng genommen meines Erachtens auch nur dann reden, wenn man einen kugeligen Körper, wie das ausgebildete Auge, vor sich hat, nicht aber bei einem plattgedrückten, ellipsoiden Körper, wie es die embryonale Augenanlage ist, der zu allem Überfluss noch in sich selbst schwach spiralig gedreht ist. Da sich die Bezeichnungen aber einmal eingebürgert haben, so muss mit ihnen gerechnet werden; ich wollte an dieser Stelle nur darauf hinweisen, dass man diesbezügliche Angaben mit einiger Vorsicht auffassen muss.

Was nun die **„Lageveränderungen der Augenanlagen“** betrifft, so möchte ich darüber ebenfalls einige Betrachtungen hinzufügen:

Nach den Angaben der Embryologen treten während der Entwicklung an den Augenanlagen noch Verschiebungen auf, d. h. die Augenanlagen wandern aus ihrer lateralen Stellung an der Kopfanlage „nasenwärts“ und nach „unten“. Beim Menschen ist diese nasenwärts gerichtete Verschiebung am weitgehendsten, denn hier verlaufen post partum die Augenachsen parallel. Bei

den Tieren, deren Augen lateral am Kopfe liegen, divergieren die Achsen. Durch diesen Verschiebungsprozess wird die Beurteilung der Wachstumsvorgänge natürlich noch komplizierter, weil dadurch die einzelnen Teile der Augenanlage zur Medianebene des Kopfes bis zu einem gewissen Zeitpunkt fortwährend anders orientiert werden. Genauere Angaben über diese „Wanderung“ habe ich nicht finden können; dieselben sind mehr oder weniger allgemeiner Natur.

Nach Kollmann (18) beträgt beim Menschen in der sechsten Woche der Entwicklung der Winkel beider Augenachsen etwa 90° , im Laufe des dritten Monats „noch weniger“. Es wäre sehr erwünscht, wenn in dieser Richtung vergleichende Winkelmessungen an Menschen- und Tierembryonen angestellt würden. Gleichzeitig wäre auch darauf zu achten, ob die Verschiebung „nach unten“ nicht etwa nur scheinbar ist und etwa durch die Grössenzunahme des Gehirns in dorsaler Richtung nur vorgetäuscht wird. Wie ich schon erwähnte, fand ich die Stellung der Augenanlagenachsen bei meinen beiden Modellen, also noch am Ende der vierten Woche im wesentlichen transversal. Von einer nennenswerten Verschiebung der Augenanlagen in nasaler Richtung ist also bei meinem Modell II noch keine Rede. Diese Tatsache erscheint mir sehr wichtig, wenn wir berücksichtigen, dass bei diesem Entwicklungsstadium die Orbita schon knorpelig angelegt ist und dem späteren Bulbus somit keine Gelegenheit gegeben ist, in nasaler Richtung aktiv weiter zu wandern, weil ihn die vorhandenen sich entwickelnden Knochen daran hindern würden. Wenn nun späterhin trotzdem eine weitere Verschiebung der Augenanlagen in nasaler Richtung erfolgt, dann lässt sich diese nur auf Wachstumsverschiebungen im Bereich des knöchernen Schädels zurückführen, die der Bulbus dann selbstverständlich mitmachen muss. Nach meiner Auffassung hängt diese weitere Verschiebung in nasaler Richtung innig mit der gesamten Schädelbildung zusammen, speziell mit

der Angesichtsbildung. Die auf Kosten der Kieferentwicklung eintretende Verkürzung des menschlichen Schädels und seine relative Verbreiterung gegenüber dem der Tiere hat jedenfalls auch auf Lage und Formation der knöchernen Orbita Einfluss. Auch diese Frage muss erst noch durch exakte Untersuchungen gelöst werden.

Aus allen diesen Erwägungen geht hervor, dass noch viele Momente bei der Augenentwicklung dringend der Aufklärung bedürfen.

Was nun aber die **Erklärung der Drehung der embryonalen Augenanlage** betrifft, die ich bei meinem Modell II beschrieben habe, so muss ich dafür eine Theorie in Anspruch nehmen, die auch in anatomischen Befunden begründet ist.

Im Jahre 1886 trat Ernst Fischer (8) mit einer Theorie vor die Öffentlichkeit, die er auf Grund von Präparaten bewies und kurz als „Wachstumsdrehungen“ bezeichnete. Dasselbe geschah im Jahre 1887, wo er weiteres Beweismaterial vorlegte. Er fand nämlich, dass übereinstimmend Pflanzen und Tiere während ihrer Entwicklung einem bestimmten „Drehungsgesetz“ unterworfen sind und stellte drei Thesen auf:

1. Achsendrehung ist eine Funktion der lebendigen Zelle.
2. Das Wachstum der Organismen findet unter beständiger spiraliger Achsendrehung statt.
3. Die bilateral-symmetrischen Organismen besitzen auf der rechten Seite linksspiralige, auf der linken Körperhälfte rechts-spiralige Wachstumsdrehung.

Auf die überaus geistreiche Beweisführung kann ich hier nicht eingehen, denn das würde zu weit führen. Ich kann an dieser Stelle nur vollauf bestätigen, dass bei meinem Modell II, welches die rechte Seite der Kopfanlage darstellt, eine deutlich ausgesprochene linksläufige Drehung des Opticus und der Augenanlage vorhanden ist. Die Verhältnisse lassen sich am besten veranschaulichen, wenn man beide Arme und Hände bis zur

Horizontalen erhebt, wobei die Handfläche nach dem Erdboden und schräg nach vorn zu sieht. Dreht man nun beide Hände einwärts, dann ahmt man den Vorgang, wie er sich an den Augenanlagen abspielt, genau nach: es wird die rechte Gliedmasse eine linksläufige und die linke eine rechtsläufige Drehung ausführen. Genau so ist es bei der Augenanlage der Fall, wobei der dünne Stiel, der Opticus, besonders an seinem Insertionspunkte am Bulbus am meisten davon betroffen wird, was ich aus der scharfen Windung der Arterie in dieser Gegend schliesse. Die Tendenz der spiralförmigen Drehung erstreckt sich jedoch nicht nur auf den Opticus, sondern auch auf den Bulbus; sie ist an letzterem nur nicht so auffallend. Ein Vergleich mit dem Modell I erklärt uns nun manches, was bisher nicht ganz verständlich war:

a) Bei Modell I liegt die fötale Augenspalte am Bulbus und dessen Stiel in einer Ebene. — Bei Modell II windet sich die Art. ophthalmica am Opticus entsprechend dem Drehungsgesetz in linksläufiger Drehung zum Bulbus; dort, also direkt am Übergang zum Bulbus, ist die Linksdrehung am stärksten ausgeprägt und deshalb liegt das Gefäß an diesem Punkte beim geborenen Tier am meisten ventral.

b) Die Insertion des Augenblasenstiels befindet sich bei Modell I am hinteren Pole und etwa in der Medianebene der ellipsoiden Augenanlage. Bei Modell II liegt sie, entsprechend der Tendenz der linksläufigen Windung, am rechten Bulbus im „unteren äusseren“ Quadranten desselben, was auch den Verhältnissen am geborenen Tiere entspricht.

Aus diesen Tatsachen können wir entnehmen, dass, analog der Drehungstendenz aller Organe und Gliedmassen des Embryo, auch die Augenanlagen diesem Drehungsgesetz unterworfen sind. Aus welchen Gründen diese Drehungen vor sich gehen, ob sie schon in der Funktion der lebendigen Zelle oder sogar des Zellkerns bedingt sind, die sich nach Fischer in Achsendrehungen

äussert, oder ob sie das Produkt ungleicher Wachstumsvorgänge darstellen, hervorgerufen durch das gesetzmässige Auftreten von Proliferationscentren, welche durch ihre vitale Kraft im stande sind, Nachbargewebe zu verdrängen und formverändernd auf die Organe zu wirken, das vermag ich auf Grund meiner Präparate nicht anzugeben.

Alle diese Tatsachen und angestellten Erwägungen vorausgesetzt, kann es nun auch nicht mehr schwer fallen, die Arbeiten von Vossius, Deyl und Henckel-Strahl einer kritischen Betrachtung zu unterziehen. Das Resultat derselben lässt sich kurz in folgenden Sätzen ausdrücken:

I. Die von Vossius (31) behauptete Drehung der Augenanlage „über unten nach aussen“ und die „Verschiebung“ der *Art. centralis retinae* im *Opticusstamm* „von innen über unten nach aussen“ ist vorhanden; desgleichen die histologisch nachweisbare spiralförmige Drehung der *Opticusfasern*.

II. Die Behauptung Deyls (5), dass die Eintrittsstelle der *Art. centralis retinae* „stets“ im unteren inneren Quadranten des *Opticus* liegt, und dass weder eine Drehung des *Opticus* noch eine Rotation des *Bulbus* stattfindet, ist unberechtigt.

III. Henckel (9) und Strahl (29) haben richtig beobachtet, dass im zweiten Monat der Gravidität die fötale Augenspalte „schräg nach innen“ und nicht „gerade nach unten“ verläuft, während eine Verschiebung der *Art. centralis retinae* im dritten Monat nicht mehr beobachtet wurde. Hier lag sie, wie beim erwachsenen Menschen, direkt am unteren Rande des *Opticus*. Hiernach muss der *Opticus* nach ihrer Ansicht allerdings eine Drehung machen.

Da sie aber das Orbitaldach als Orientierungslinie benutzten, konnten sie vor Differenzierung desselben unmöglich behaupten, dass die Spalte in früheren Stadien „nicht gerade nach unten“, sondern „schräg nach innen“ verläuft, denn sie erwähnen nichts davon, dass sie für diesen Fall eine andere Orientierungslinie gewählt haben. Weiterhin halten sie es für unzulässig, aus der Verschiebung der Muskeln (des *M. rectus dorsalis* und *M. levator palpebrae*) zueinander auf eine Rotation des *Bulbus* zu schliessen, bleiben aber den Beweis dafür vollkommen schuldig, weshalb sich der *Opticus* allein drehen sollte und der *Bulbus* nicht. Sie fassen die Verschiebung genannter Muskeln als einen reinen Wachstumsvorgang auf: Der *M. levator palpebrae* wird nach ihrer Ansicht „infolge seines vermehrten Breitenwachstums durch die Organe der Umgebung gewissermassen verdrängt und muss

sich durch die Verschiebung in die Höhe und über den *M. rectus sup.* den Raumverhältnissen in der Spitze der Orbitalpyramide anpassen.“ Welche „Organe“ bei dieser „Verdrängung“ in Betracht kommen und wie die „Raumverhältnisse in der Spitze der Orbitalpyramide“ liegen, wird leider nicht gesagt.

Nach meiner Auffassung ist die Lösung der Frage, ob eine Drehung der Augenanlage beim Embryo stattfindet oder nicht, bei allen drei Arbeiten nicht richtig angefasst worden. Ich habe auf Grund meiner Serienschnitte selbst erfahren können, wie gross die Täuschungen werden können, in die man verfällt, wenn man derartige komplizierte Verhältnisse nur an der Hand mikroskopischer Präparate beurteilen will. Es ist unmöglich, eine ganze Schnittserie ohne Rekonstruktionen im Gedächtnis zu behalten und daraus bestimmte Schlüsse zu ziehen. Wenn nun zu diesen Selbsttäuschungen noch unklare und leicht misszuverstehende Angaben in Lehrbüchern kommen, und wenn diese literarischen Unterlagen sich auch noch in dem gewünschten Sinne verwerten lassen, dann ist das falsche Resultat besiegelt. An der Hand meiner Serienschnitte liess ich mich durch die Kopfkonturen (das Dach der Mundhöhle) und die Angaben der Embryologen verleiten, den ursprünglichen Sitz der fötalen Augenspalte „unten“ oder „ventral“ zu suchen. Als ich die Spalte dann bei gewissen Entwicklungsstadien nicht mehr „ventral“, sondern nasenwärts orientiert fand, so nahm ich zunächst eine „nasenwärts“ gerichtete Drehung der Augenanlage an. Unterstützt wurde diese falsche Annahme:

1. durch die Angaben von Henckel und Strahl, welche bei ihrem in sagittaler Richtung mikrotomierten Embryo von 15 mm Sch.-St.-Lg. die Spalte ebenfalls nach „vorn und unten“ orientiert fanden „was demnach dem inneren medialen Quadranten und einem Winkel von ungefähr 45°“ entsprach;

2. durch das Lehrbuch von Minot (23). Hier befinden sich unter dem Titel „Lageveränderungen der Augenblasen“ zwei Sätze, auf die ich speziell hingewiesen haben möchte: „Die Insertion des Augenblasenstieles ist von Anfang an excentrisch und zwar liegt der Stiel anfangs an der unteren Seite des Bechers. Während der Wanderung des Auges kommt er jedoch allmählich an die innere Seite des Auges zu liegen.“ — Aus diesen Worten musste ich schliessen, dass auch Minot von einer Drehung der Augenanlage in nasaler Richtung überzeugt war.

Was die ursprünglich excentrische Lage des Stieles anlangt, so kann ich mich seiner Meinung nicht anschliessen. Die Insertionsstelle desselben liegt bei Modell I allerdings an der „unteren“ Wand der Augenanlage, speciell aber am hinteren Pol des Ellipsoids und annähernd in der Medianebene desselben. Auch die Behauptung, dass der Stiel an die „innere Seite des Auges gelangt“ (also in den nasoverentralen Quadranten!) ist falsch. Minot hat sich entweder eben-

falls durch mikroskopische Bilder täuschen lassen, oder er hat „innen“ mit „aussen“ verwechselt, denn die anatomische Lage der Opticusinsertion im ventro-temporalen Quadranten des Bulbus musste ihm doch bekannt sein. Da jedoch auch die Angaben von Vossius (31) diesen Punkt einigermassen zweifelhaft erscheinen liessen, so habe ich die Augen vom Rind, Schwein, Schaf und Ziege daraufhin untersucht. Obwohl ich von jeder Tierart, ausgenommen Ziege, annähernd 150—200 Augen auf die Opticusinsertion hin untersuchte, gelang es mir nicht, auch nur eine einzige Ausnahme festzustellen: in jedem Falle senkte sich der Opticus im unteren äusseren (ventro-temporalen) Quadranten des Bulbus in denselben ein. Da ich weiterhin bei noch älteren Stadien die Eintrittsstelle der Art. centralis retinae wieder ventral fand, musste ich notgedrungen zu einer „Rückdrehung“ der Augenanlage gelangen. Diese Rückdrehung geben auch Henckel und Strahl trotz vorsichtiger Ausdrucksweise für den Opticus zu. Dass die Annahme dieser beiden Drehungsphasen, zunächst in nasaler und dann in temporaler (lateraler) Richtung falsch ist, habe ich an meinen beiden Modellen bewiesen.

Wenn ich nun aus meinen Befunden meine **Schlussfolgerungen über die „Drehung“ der embryonalen Augenanlage** ziehe, so habe ich folgende Thesen aufzustellen:

a) Die Augenanlagen machen zu einer bestimmten Zeit der Entwicklung, beim Schwein am Ende der vierten Woche, eine Drehung durch, und zwar ist die Tendenz der Windung am rechten Auge eine linksläufige und am linken eine rechtsläufige.

b) Diese Drehung kann nur an der Hand von Rekonstruktionen und nur von der Medianebene des Kopfes aus richtig beurteilt werden, wobei es unnötig ist, die Augenanlage zu bestimmten Teilen des Kopfes, sogenannten Orientierungslinien, in Beziehung zu bringen.

c) Die Feststellung von Lageveränderungen einzelner Teile am Kopf von Embryonen ist um deswillen sehr schwierig, weil es nur äusserst selten gelingen wird, Orientierungsebenen von dauerndem Bestand zu finden, und weil ferner am Kopf während der Entwicklung infolge der ungeheueren Wachstumsenergie

des Gehirns andauernd Verschiebungen stattfinden, wodurch der Gebrauch derartiger Ebenen oder Punkte illusorisch wird.

d) Die von Vossius und mir gefundene und an meinem Modell II bewiesene Torsion der gesamten Augenanlage ist ein weiterer Beweis für die Fischersche Theorie, wonach bei bilateralsymmetrischen Organismen auf der rechten Seite links-spiralige, auf der linken Körperhälfte rechtsspiralige Wachstumsdrehung stattfindet.

e) Die Stellung der Achsen der Augenanlagen ist gegen Ende der vierten Woche der Entwicklung noch eine fast rein transversale. Da bei diesem Altersstadium die Orbita schon knorpelig angelegt ist, so bin ich der Meinung, dass eine weitere „Verschiebung“ derselben in nasaler Richtung nur passiver Natur sein kann, hervorgerufen durch andauernde Verschiebungen innerhalb der knorpeligen und knöchernen Kopfskeletteile (Angesichtsbildung), welche wiederum durch das gewaltige Hirnwachstum beherrscht werden.

f) Auf Grund meiner Serienschnitte konnte ich nicht feststellen, welches die Ursachen der spiraligen Drehungen der Augenanlagen waren. Nach der Ansicht von Fischer werden die Drehungserscheinungen auf die Funktion der lebendigen Zelle und des Zellkerns zurückgeführt, die schon als solche eine Tendenz zur spiraligen Drehung besitzen. Es wäre aber auch denkbar, dass innerhalb der Organe nach bestimmten Gesetzen „Wachstumscentren“ aufträten, die im stande sind, Nachbar-gewebe zu verdrängen und so formgestaltend auf das ganze Organ zu wirken. Es müsste also noch untersucht werden, ob derartige Proliferationscentren tatsächlich vorkommen, die sich durch besonders lebhaftes Karyokinesen bemerklich machen; durch den Vergleich mit Nachbar-geweben und dadurch, dass man die Resultante der Kräfte zieht, könnte man dann die Wachstumsrichtung feststellen.

g) Die Eintrittsstelle der Arteria centralis liegt beim Schwein direkt am Übergang vom Opticus zum Bulbus am weitesten ventral und zwar in Bezug auf den Opticus.

h) Die Arteria centralis verläuft nur eine ganz minimale Strecke (die nach Mihalkovics (22) beim geborenen Tier etwa 1—2 mm beträgt) im Opticusstamm, und zwar nicht in der Achse desselben, wie beim Menschen, sondern in der Nähe seiner ventralen Peripherie.

i) Die Insertion des Opticus wird erst dadurch exzentrisch, dass sich die gesamte Augenanlage in sich selbst spiralg dreht, wodurch die Insertionsstelle vom hinteren Pole des Ellipsoids in den „unteren äusseren“ (ventro-temporalen) Quadranten gelangt. Bei allen untersuchten Haustieren, speziell Rindern, Schafen, Ziegen und Schweinen senkt sich der Opticus im ventro-temporalen Quadranten des Bulbus in diesen ein.

Darüber, wie der **Verschluss der fötalen Augenspalte** erfolgt, vermochte ich namentlich an dem Embryo XCI (2,1 cm Sch.-St.-Lg.) und anderen Embryonen ähnlicher Stadien ziemlich genaue Beobachtungen zu machen; besonders konnte ich genau konstatieren, in welcher Richtung der Verschluss der fötalen Augenspalte am Bulbus erfolgt. Dass sich die Spalte am Opticus, d. h. die Augenstielrinne später als die eigentliche Bulbusspalte verschliesst, darüber sind alle Autoren einig; es bleibt nur die Frage offen, wie die Verschlussrichtung am Augenbecher selbst vor sich geht. Wir haben vorn gesehen, dass in diesem Punkte die Angaben der Embryologen wenig bestimmte sind. Besonders kann ich mir aus der Beschreibung Minots (23) kein richtiges Bild davon machen, wie er sich die Verschlussrichtung denkt, weil ich mir im unklaren darüber bin, was er an der Augenanlage unter „proximalem

Ende“ versteht. Als proximales Ende der Augenanlage versteht man gewöhnlich die Austrittsstelle des Opticus aus dem Gehirn und als distales den Pupillarrand des Augenbechers. Wenn Minot also den Verschluss vom proximalen Ende der Spalte zum retinalen Ende des Stiels (also zur Insertionsstelle des Opticus am Augenbecher) fortschreiten lässt, so muss er unter „proximalem Ende“ den Becherrand verstanden haben, denn die Spalte am Stiel bleibt am längsten offen.

Der Embryo XCI gibt uns nun ein präzises Bild von der Verschlussrichtung der Spalte, denn wir können am Augenbecher des Schweines selbst drei Stadien des Verschlusses beobachten:

1. Die fötale Augenspalte ist, abgesehen von einer kleinen Strecke in unmittelbarster Nähe der Augenblasenstielsinsertion und vom Becherrand in ihrer ganzen Ausdehnung geschlossen.

2. Direkt am Pupillarrande und in nächster Nähe des Augenstiels sind die Spaltränder infolge eines dazwischenliegenden, gefässhaltigen Mesodermfortsatzes, welcher von dem umgebenden Gewebe der Kopfplatten stammt, noch nicht verklebt, d. h. der Umschlagrand der äusseren Lamelle in die innere ist noch gut sichtbar, ebenso der Ringspalt.

3. Dringen wir vom Pupillarrande aus weiter hirnwärts vor, dann sehen wir, wie der Ringspalt allmählich verschwindet und die beiden Lamellen in der Nahtstelle *fest verwachsen sind*. Dabei liegt die innere Lamelle zunächst in der Nähe des Pupillarrandes der äusseren nahezu glatt an; je weiter wir uns aber der Augenblasenstielsinsertion nähern, desto mehr macht sich eine linsenwärts gerichtete Erhebung derselben bemerklich, die allmählich immer höher wird, je mehr wir uns der Insertion des Augenstiels nähern. Die Einziehung der äusseren Lamelle ist allenthalben nur schwach ausgebildet und die Verschlusszellen beginnen in ihrem Basalteile in der Spaltennaht sich leicht zu pigmentieren:

Aus diesen Tatsachen geht nach meiner Ansicht hervor, dass der Verschluss der Spalte am Augenbecher vom distalen zum proximalen Ende verläuft. Ich vermute dies deshalb, weil der Ausgleich der Erhebung der Innenlamelle in den distalen Teilen des Bulbus am weitesten gediehen ist, während die Aufstauchung nach dem proximalen Ende zu immer bedeutender wird. Dieser Ausgleich muss aber meines Erachtens an denjenigen Punkten der verschlossenen Spalte zuerst eintreten, an welchen die Ränder zuerst verklebten. Der Verschluss verläuft demnach, abgesehen von der minimalen Strecke direkt am Augenblasenstiel und am Becherrand, am Augenbecher vom distalen zum proximalen Ende.

Ich erwähnte schon bei der Beschreibung des Embryo XCI, dass wir es hier mit der scheinbar auffälligen Tatsache zu thun haben, dass der Verschluss der Spalte am Becherrande in minimaler Ausdehnung unterblieb. Wenn wir uns aber erinnern, dass direkt an der Augenblasenstielinserion der Verschluss der Spalte am Bulbus ebenfalls auf eine kleine Strecke ausgeblieben war, und dass auch hier die Ursache des nicht erfolgten Verschlusses ein gefässhaltiger Mesenchymstrang war, dann erscheint es ohne weiteres einleuchtend, dass noch nachträglich Rückbildungsvorgänge eintreten müssen, wenn sich die Spalte auch an diesen beiden kleinen Bezirken schliessen soll. Tatsächlich ist nun die Spalte bei späteren embryonalen Stadien in ihrem ganzen Verlauf geschlossen. Demnach sind wir berechtigt, folgenden allgemein gültigen Satz aufzustellen:

Der Richtungsverlauf des Verschlusses der fötalen Augenspalte beginnt an ihrem distalen Ende und verläuft zum proximalen. Gleich zu Anfang des Weges, also am hirnbseitigen Pol, am Becherrand, und am Ende desselben, an der Augenblasenstielinserion stellt sich dem Verschluss ein Hindernis in Gestalt von gefässhaltigem Mesen-

chymgewebe entgegen, welches späterhin zurückgebildet wird, sodass der Spaltenverschluss noch nachträglich erfolgt.

Eine weitere Stütze für meine Behauptung, dass die Spalte am Becherrand an einer beschränkten Stelle zunächst noch nicht verschlossen wurde, bieten mir anatomische Befunde von Colobomen des Ciliarkörpers, die Lieberkühn bei gewissen Hühnerrassen regelmässig fand.

v. Hippel (13) schreibt über diesen Punkt folgendes:

1. „In ihrer Wichtigkeit meistens nicht genug gewürdigt ist die von Lieberkühn gemachte Beobachtung, dass bei gewissen Hühnerrassen regelmässig ein Colobom des Ciliarkörpers dadurch entsteht, dass die Ränder der Augenblase an einer hier stets vorhandenen Gefässschlinge ein Hindernis in der Vereinigung finden und sich nach aussen umschlagen. Die Netzhaut ist dann an den Colobomrändern verdoppelt, und ähnliche Befunde hat man auch beim Menschen gesehen. Diese während der Entwicklungszeit regelmässig vorhandene Gefässschlinge kann sich später noch völlig zurückbilden. Auch der Kamm der Vögel ist ein in den Fötalspalt eingedrungenes, mesodermales Gebilde, das einen Verschluss des Spaltes unmöglich macht.“

2. Sofern ein Colobom des Ciliarkörpers eine wirkliche Spaltbildung des retinalen Anteiles darstellt, ist dasselbe bisher nur nach unten gerichtet gefunden worden und kann wohl auch nur in der Richtung des Fötalspaltaltes vorkommen. Ausbleibender Verschluss der Spalte, bedingt durch abnormes Persistieren des Mesodermfortsatzes, der als hervorragender Höcker oft anatomisch nachweisbar ist, bildet die Ursache etc.“

3. „Die zur Erklärung der isolierten Iriscolobome gemachte Annahme, dass der Netzhautspalt zur Zeit des Hervorsprossens der Iris noch offen ist, sich aber später dennoch schliesst und nur in seinem vordersten Abschnitte offen bleibt, ist äusserst unwahrscheinlich, wenn man bedenkt, dass die Iris zu den späteren Bildungen gehört.“

Obwohl es richtig ist, dass die Iris erst zu einer viel späteren Zeit entsteht, jedenfalls lange nachdem sich die fötale Augenspalte schon geschlossen hat, so kann man doch zwanglos annehmen, dass gerade der gefässhaltige Mesenchymstrang, welcher den Verschluss der Spalte am Becherrande schon normaliter etwas verzögerte, einmal abnorm lange persistierte, um sich erst nach der Entstehung der Iris zurückzubilden. Diese Annahme würde einerseits die Tatsache erklären, dass an dieser Stelle der Augenblasenrand nicht verwachsen konnte, andererseits wäre es aber auch denkbar, dass dieser mehr oder weniger starke Mesenchymstrang sich gewissermassen wie ein keilförmiger Fremdkörper zwischen die vom Augenblasenrand aus der Chorioidea hervorstehende

Iris drängt und so die Spaltbildung in letzterer bedingt. Dieser Mesenchymstrang besitzt naturgemäss die Keilform und ist im Bereiche des retinalen Anteiles der Iris (Pigmentschicht) am schmalsten. Die Basis des Keiles ist verhältnismässig breit und liegt im Bereich des aus der Chorioidea hervorstwachsenden Irisanteiles. Einem nachträglichen Verwachsen der Pigmentschicht dürfte nach Rückbildung des Mesenchymstranges nichts im Wege stehen, wenn man bedenkt, dass der zwischen den Spalträndern liegende Raum sehr eng ist und sich der retinale Teil der Augenanlage durch grosse Wachstumsenergie auszeichnet, wodurch diese schmale Lücke der Pigmentschicht schnell ausgefüllt wird.

Anders liegt der Fall mit dem chorioidealen Anteil der Iris. Hier klaffen die Spaltränder je nach der Breite des Mesenchymstranges stark auseinander und werden sich nicht so leicht wieder vereinigen können, wie der Spalt in der Pigmentschicht. Jedenfalls werden auch die sich entwickelnden Fasern der Binnenmuskeln des Auges das Ihrige dazu beitragen, um durch Zug eine Vereinigung der Ränder zu verhindern. Mit Hilfe dieser Erwägungen liesse sich das Vorhandensein der Netzhaut im Gebiete von isolierten Iriscolobomen erklären. Es müssen aber in dieser Richtung noch Untersuchungen angestellt werden, ob das Mesenchymgewebe eine derartige Wachstumsenergie besitzt, dass es imstande ist, den Verschluss der Spalte auf eine gewisse Zeit oder dauernd zu verhindern. Genauere Beobachtungen konnte ich in dieser Beziehung nicht machen, da es mir an entsprechendem Material fehlte.

4. Was die **Faltenbildung der Netzhaut beim Embryo** anlangt, auf die Kölliker, Minot u. a. bei menschlichen Embryonen hingewiesen haben, so habe ich bei Embryo LXXXIX = 2,7 cm Sch.-St.-Lg. und allen seinen gleichalterigen Uterusgenossen ebenfalls eine mächtige Faltenbildung der Retina gefunden. Ich habe aber schon betont, dass dieser Embryo und alle in demselben Sammelgefäss befindlichen und von demselben Muttertier stammenden gleichalterigen Embryonen sehr schlecht fixiert waren. Ich betrachte die beobachtete Faltenbildung nicht als eine normale Erscheinung: ich führe vielmehr die Ursache derselben darauf zurück, dass die betreffenden Embryonen nicht lebenswarm zur Fixierung gelangten. Da nun an sämtlichen anderen Serien, mit Ausnahme von Embryo XLVII = 4,0 cm Sch.-St.-Lg., wo nur eine einzige Falte im unteren inneren, ventro-nasalen, bzw. an der Grenze des ventro-nasalen und ventro-temporalen Quadranten sichtbar war, keine Faltenbildung

der Retina zu bemerken war, so muss ich die bei den wegen ungünstiger Aussenverhältnisse mangelhaft gesammelten und nicht lebenswarm in die Fixierungsflüssigkeit gelangten Embryonen vorhandene Faltenbildung als ein Kunstprodukt bezw. als eine zufällige Erscheinung (Leichenerscheinung) betrachten. Ich gerate dadurch allerdings in schroffen Gegensatz zu Kölliker, Minot, Krischewsky, Lange u. a., welche die von ihnen beobachtete Faltenbildung der Retina für einen physiologischen Vorgang halten, der dazu dienen soll, dem Organe Stoff zum Wachstum zu geben. Nach Erfüllung dieser Aufgabe soll dann beim weiteren Wachstum des Auges die Faltenbildung verschwinden, indem sich die Retinallamelle der Lamina pigmenti wieder glatt anlegt.

Ich möchte aber demgegenüber doch betonen, dass dann, wenn die Faltenbildung eine normale Erscheinung wäre, die Tatsache gar nicht zu verstehen sein würde, dass ich sie, abgesehen von den schlecht fixierten Embryonen, bei keiner der vielen von mir untersuchten Serien angetroffen habe.

Noch nachträglich bin ich zu der Ansicht gelangt, dass man die exzessive Faltenbildung auch als eine Missbildung auffassen könnte, die in unserem Falle speziell die Innenlamelle betraf. Wie ich schon bei der Beschreibung des betreffenden Embryo erwähnte, war die gleiche Faltenbildung auch bei den übrigen, aus demselben Uterus stammenden Embryonen vorhanden. — Ich glaube nicht, dass man berechtigt ist, die Faltenbildung auf Quellung zurückzuführen, denn von gequollenen Zellen oder Zellkernen habe ich nichts bemerken können. Ausserdem spricht der Umstand dagegen, dass die äussere Lamelle intakt ist. Bei einer so ausserordentlich hochgradigen Quellung wäre sie sicherlich, dem Drucke nachgebend, an mehreren Stellen gesprengt worden, was nicht der Fall ist.

Auch zu der infolge schnelleren Wachstums normaliter er-

folgenden Erhebung der inneren Lamelle lässt sich die Faltenbildung nicht in Beziehung bringen, da das Hauptkonvolut der Falten nicht an der Spaltennaht, sondern gerade an der gegenüberliegenden dorsalen, zum Teil auch an der temporalen Wand des Augenbeckens liegt. Die endgültige Lösung dieser Frage muss demnach noch weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben.

5. Was die **Entstehung und Differenzierung der äusseren Bulbusmuskeln** betrifft, so habe ich bei der Durchmusterung meiner Serien folgenden Eindruck bekommen: Die äusseren Augapfelmuskeln entstehen nicht gleichzeitig, sondern in getrennten Zeitabschnitten und gruppenweise. Der Ort ihrer Entstehung ist abgesehen vom *M. obliquus ventralis* der Hintergrund der Orbitalpyramide; von dort aus, wo gewissermassen ihr Mutterboden ist, wächst das eine zusammenhängende Masse bildende embryonale Muskelgewebe, indem es sich in einzelne Abschnitte sondert, nach der Augenanlage hin. Die Spaltung in die einzelnen Muskeln und damit die Bildung der letzteren erfolgt aber nicht gleichzeitig und nicht gleichartig. Es kann da z. B. zunächst auf eine Strecke weit ein einziger Muskel vorhanden sein, wo später zwei Muskeln sind, während an einer symmetrischen anderen Stelle bereits beide Muskeln getrennt angelegt sind. Ferner können zwei Muskeln, die später weit auseinander liegen, sich anfangs dicht nebeneinander befinden etc. etc.

Es entstehen der Zeit nach:

1. Die *Musculi recti* und *Musculi obliqui*, welche bei einer Sch.-St.-Lg. von 1,85 cm, also bei einem ungefähren Alter von 20–21 Tagen, sämtlich angelegt waren. *M. obliquus dorsalis* und *M. rectus dorsalis* bilden hirnwärts einen gemeinsamen Kern, verlaufen eine Strecke weit vereint und spalten sich dann gabelförmig; ihre vollständige Trennung nach dem Foramen opticum zu erfolgt später.

2. Die vier Abteilungen des *M. retractor bulbi*. Die Entstehung derselben scheint in eine Sch.-St.-Lg. zwischen 2,4 cm und 3,0 cm zu fallen, denn ich bemerkte sie erst bei 3,0 cm, wo sie alternierend zu den *Mm. oculi recti* auftraten. Sie differenzieren sich also ungefähr in einem Alter von 27 bis 30 Tagen durch Abspaltung von den *Mm. recti*.

3. Der *M. levator palpebrae sup.* entsteht bei einer Sch.-St.-Lg. von 4—5 cm, also ungefähr zwischen dem 33. und 36. Tage in der Weise, dass der *M. rectus dorsalis*, welcher einen glatten Muskel darstellt, an seiner lateralen Seite eine kleine Abteilung in seiner ganzen Länge abspaltet. Beide Abteilungen bleiben längere Zeit nebeneinander liegen. Wann das Übereinanderschieben derselben erfolgt, ist mir nicht bekannt, da ich Embryonen über 6,0 cm Sch.-St.-Lg. hinaus nicht geschnitten habe.

Nachdem ich meine Untersuchungen schon abgeschlossen hatte, gelangte ich noch in den Besitz der Arbeit von Reuter (26), die sich speciell mit der „Entwicklung der Augenmuskulatur des Schweines“ beschäftigt. Im allgemeinen kann ich mich seinen Ausführungen durchaus anschließen, denn die Befunde an meinen Serien decken sich nahezu vollkommen mit den seinigen. Nur in zwei Punkten bin ich anderer Ansicht:

Zunächst hält er die Anlage des *M. rectus externus* für die älteste, weil sie bei dem von ihm beschriebenen jüngsten Stadium „am dichtesten und gegen ihre Umgebung am schärfsten abgegrenzt ist.“ Wenn ich dieselben Gründe für die Altersbestimmung von Muskulaturanlagen heranziehe, dann muss ich vielmehr die Anlage des *M. rectus dorsalis* für die älteste halten. Bei meinem jüngsten Stadium war dieselbe stets am schärfsten gegen ihre Umgebung abgesetzt und vor allen Dingen am weitesten nach dem Becherrand der Augenblase hin vorgeschoben.

Was ferner die Entstehung des *M. obliquus dorsalis* anlangt, so habe ich aus meinen Sagittalschnitten die Überzeugung gewonnen, dass sich derselbe durch Abspaltung aus dem *M. rectus dorsalis* bildet. Bei dem jüngsten Stadium Reuters (Keibels Normen-Tafeln Nr. 64 = 22 Tage alt) waren die vier *Mm. recti* und der *M. obliquus ventralis* vorhanden, „während von einer Anlage des *M. obliquus superior* hier noch nicht gesprochen werden kann, weil ihm die Innervation fehlt.“ Bei dem zweiten Stadium (Keibels Normen-Tafeln Nr. 65) war der *M. obliquus superior* vorhanden.

Aus meinen Präparaten geht nun hervor, dass die Anlagen des *M. obliquus dorsalis* und *M. rectus dorsalis* am weitesten hirnbwärts durch dazwischenliegendes Mesoderm voneinander getrennt sind. Je weiter wir aber hirnwärts mit den Schnitten vordringen, desto mehr nähern sich die beiden Muskelkerne (bezw. Muskelanlagen), bis sie endlich zu einem gemeinsamen Kern verschmelzen. Diese Tatsache ist nicht besonders auffallend, wenn wir berücksichtigen, dass auch die vier Abteilungen des *M. retractor bulbi* und der *M. levator palpebrae sup.* durch Abspaltung entstehen, erstere aus den *Mm. recti oculi* und letzterer aus einer medial gelegenen kleinen Abteilung des *M. rectus dorsalis*. Die Ursache der Abspaltungen ist stets hineinwachsendes Bindegewebe.

6. Das **Verhalten der Centralgefäße des Bulbus** vom Schwein ist ein sehr merkwürdiges. Während sich nämlich das der *Art. centralis retinae* entsprechende Gefäß in der vierten Woche der Gravidität (bei einer Sch.-St.-Lg. von 2,4 cm) in der Tiefe der Spalte des Augenblasenstiels befindet, liegt es bei einer Sch.-St.-Lg. von 2,7 cm (ca. 28 Tage) an der Peripherie desselben; es ist also dadurch, dass sich der primitive, doppelwandige, ventral mit einem Schlitz versehene Opticus aus einem hohlen Zellrohr in einen soliden Strang umwandelte, gewissermassen aus der Rinne hinausgedrängt worden. Die Arterie liegt auch bei allen übrigen Serien an der Peripherie des Opticus, speciell am unteren inneren, naso ventralen, Quadranten, und tritt erst direkt am Bulbus in diesen ein. Demnach giebt es beim Schwein keine *Art. centralis retinae* im Sinne dieses Gefäßes des Menschen, das eine Strecke weit in der Achse des Opticus verläuft.

7. Bezüglich der **Bildung des Tränenkanals und der lateralen Nasendrüse** und deren Ausführungsgang beobachtete ich folgendes: Bei einer Sch.-St.-Lg. von 3,0 cm (ungefähr 29 Tage) entsteht der Tränenkanal in der Weise, dass sich zunächst zwei solide Epithelzellstränge, ein dorsaler und ein ventraler, im medialen Augenwinkel bilden. Beide laufen gegeneinander und fließen zu einem einzigen soliden Zellstrang zusammen, welcher in der Nähe des Nasenloches und des ventralen

Nasenganges blind endigt. Nach der Beschreibung, welche wir in der Anatomie von Ellenberger-Baum (7) finden, wird der Tränenkanal anatomisch in ein Vorder-, Mittel- und Endstück eingeteilt. Das Mittelstück fehlt beim Schwein stets und das Endstück ist manchmal noch als Rudiment vorhanden. Es endet dann ventral von der Schleimhautfalte der ventralen Muschel an der lateralen Wand der Nasenhöhle, das Anfangsstück hingegen meist am Rachenende der ventralen Nasenmuschel in dem ventralen Nasengang der Nasenhöhle.

Da sich nun beim Embryo LXXVIII = 3,0 cm Sch.-St.-Lg. der Kanal ununterbrochen bis in die Nähe des Nasenloches verfolgen lässt, so geht daraus hervor, dass er ursprünglich in voller Ausdehnung wie bei den anderen Tieren angelegt ist und erst an späteren Stadien bis auf das Anfangsstück sich entweder zum Teil oder gänzlich zurückbildet.

In dasselbe Stadium der Entwicklung, d. h. in die Zeit der Entstehung des ausführenden Tränenapparates fällt auch die Differenzierung der lateralen Nasendrüse.

Dieselbe liegt im Sinus maxillaris, welcher deutlich in eine obere und untere Abteilung zerfällt; ihr Ausführungsgang beginnt im ventro-nasalen Winkel der unteren Abteilung des genannten Sinus, zieht sich dann nasalwärts und mündet von oben her in das vordere Drittel des mittleren Nasenganges ein.

Als weitere Befunde sind noch bemerkenswert:

8. Die **Differenzierung des Scleral- und Chorioidealgewebes**, welches zum ersten Male bei einer Sch.-St.-Lg. von 3,0 cm (ca. 29 Tage) in Erscheinung tritt. Beide Gewebsarten, welche noch im innigsten Zusammenhange stehen, also ohne scharfe Grenze ineinander übergehen, bestehen hier aus eng aneinander liegenden spindeligen Mesenchymzellen mit stäbchen- und wurstförmigen Kernen. Wir haben es demnach mit einem streng lamellären Gewebe zu thun, welches sich gegen seine äussere Umgebung, d. h. gegen das reticuläre Kopfmesenchym

durch seine intensivere Färbbarkeit scharf absetzt. Ausser der Choriocapillaris, welche der äusseren Lamelle des sekundären Augenbechers dicht anliegt, sind noch keinerlei Gefässbildungen in der eigentlichen Chorioidea wahrzunehmen und ich konnte auch bis zu einer Sch.-St.-Lg. von 6,0 cm keine Gefässe in der Aderhaut feststellen. Es scheint daher die Ansicht Herzogs (12), dass sich erst späterhin Gefässsprossen in das zunächst streng lamelläre Chorioidealgewebe einbohren und so nachträglich den lamellären Bau in einen reticulären verwandeln, auch für die Entstehung der Chorioidea des Schweins Geltung zu haben.

9. Die **Differenzierung der Glandula palpebrae tertiae superficialis et profunda** geht bei einer Sch.-St.-Lg. von 4,0 cm (ca. 33 Tage) vor sich, jedoch waren noch keine Drüsenschläuche bei diesem Stadium sichtbar. Erst bei einer Sch.-St.-Lg. von 6,0 cm (ca. 39 Tage) treten in der Glandula palpebrae tertiae superficialis einzelne solide Drüsenschläuche auf; auch der Ausführungsgang, welcher ein einschichtiges Cylinderepithel trägt, ist schon entwickelt. Die in der Tiefe der Orbitalpyramide gelegene, sehr voluminöse Glandula palpebrae tertiae profunda ist in ein Hohlraumssystem eingebettet, welches von zahlreichen Blutkörperchen und Capillaren durchsetzt ist. Die Hohlräume selbst sind von Spannfäden durchzogen und gehen in den Sinus cavernosus über.

10. Für die **Entstehung der Colobome** ist nach meinen Untersuchungsergebnissen anzunehmen, dass die bei Tieren beobachteten und eingangs erwähnten typischen Colobome, ebenso wie die typischen Colobome des Menschen, insbesondere auch das von mir beobachtete Iriscolobom mit Brückenbildung, als Hemmungsbildungen aufzufassen und auf den mangelhaft erfolgten Verschluss der fötalen Augenspalte zurückzuführen sind.

Auch die atypischen Colobome sind auf Hem-

mungsbildungen zurückzuführen und mit der fötalen Augenspalte in Verbindung zu bringen. Diese hat entweder an den betreffenden Augenanlagen beim Fötus einen anderen als den normalen Sitz gehabt, oder es handelt sich um ein Stehenbleiben in der normalen Drehung der Augenanlage und eine damit einhergehende Hemmung in der zum Verschluss der Spalte führenden Bildung.

Endlich ist es auch möglich, dass sich ausnahmsweise beim Embryo einmal die Tendenz der Drehung ändern kann, d. h. es kann zum Beispiel rechtsseitig eine rechtsläufige Windung der Augenanlage eintreten, also eine antidrome Torsion. Hierdurch werden dann natürlich die Verhältnisse wesentlich andere, denn nun gelangt die Opticusinsertion in den ventro-nasalen Quadranten des Bulbus, wenn nicht gar in den naso-dorsalen, und auch die Arteria centralis wird der antidromen Windung folgen müssen.

Es ist durchaus nicht notwendig, dass die antidrome Torsion beide Augenanlagen betreffen muss, im Gegenteil wird sie sich meist nur auf eine Körperhälfte beschränken. Die Bedingungen hierfür liegen in einer verhältnismässig frühen Zeit der Entwicklung, nämlich dort, wo der Embryo spiralig eingerollt ist. Beim Menschen z. B. herrscht die linksspiralige Einrollung des Embryo vor und die rechte Körperhälfte mit ihrer linksspiraligen Drehung bekommt beim Wachstum die Oberhand, weil sich die konvexe Seite freier und leichter entwickeln kann. Überwiegt nun aber aus irgendwelchen Gründen die linke Körperhälfte mit ihrer rechtsspiraligen Drehungstendenz, dann rollt sich auch der Embryo rechtsspiralig ein und wir erhalten die Verhältnisse spiegelrecht umgekehrt. Dieses Überwiegen einer Körperhälfte kann auch partiell bleiben. Hiernach ist es erklärlich, dass sich z. B. die linke Augenanlage normal rechtsläufig und die rechte abnorm rechtsläufig dreht. Wenn wir uns endlich erinnern, dass wir bisher die Ursachen nicht kennen, welche bewirken, dass

die Wachstumsdrehungen an einzelnen embryonalen Teilen zu einem bestimmten Zeitpunkt aufhören, dann fällt es auch nicht mehr schwer, die atypischen Colobome ungezwungen auf die fötale Augenspalte zurückzuführen. Sie können bedingt sein entweder:

1. durch eine abnorm ausgiebige, normalverlaufende Torsion der Augenanlage, oder
2. durch Drehungsvarietät, d. h. durch antidrome Windung.

Am Schlusse dieser Arbeit ist es mir eine angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geh. Medizinalrat Prof. Dr. Ellenberger, Vorstand des physiologischen Institutes der Königlichen Tierärztlichen Hochschule zu Dresden, welcher mir jederzeit seinen Rat und die Hilfsmittel seines Institutes bereitwilligst zur Verfügung stellte, meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Desgleichen danke ich den Herren Professoren Bunge und Eisler, Halle, verbindlichst für die rege Anteilnahme an dem Gelingen dieser Arbeit und gütige Erteilung von Ratschlägen, sowie Herrn Prof. Dr. A. Eber, Direktor des Veterinärinstitutes der Universität Leipzig, für das weitgehende Interesse an dieser Arbeit und für die liebenswürdige Überlassung des Zeiss'schen Apparates für Mikrophotographie. Die Photogramme selbst sind von Herrn städtischem Tierarzt Voigt-Leipzig ausgeführt; auch ihm sage ich an dieser Stelle hiermit meinen besten Dank.

Literatur-Verzeichnis.

1. Berlin, Beobachtungen über Star und Staroperationen bei Tieren. Zeitschrift für vergleichende Augenheilkunde. 1887.
2. Bayer, Bildliche Darstellungen des gesunden und kranken Auges unserer Haustiere. Wien; 1891.
3. Bonnet, Entwicklung. (Vergleichende Physiologie der Haussäugetiere. Ellenberger. 1892).
4. Deutschmann, Zur pathologischen Anatomie des Iris- und Aderhaut-coloboms. Klinische Monatsblätter; 1881. S. 101.
5. Deyl, Über den Eintritt der Arteria centralis retinae in den Sehnerv beim Menschen. Anatomischer Anzeiger, Bd. XI. 1896.
6. Dochtermann, Zeitschrift für vergleichende Augenheilkunde. 1882.
7. Ellenberger und Baum, Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere. IX. Auflage. Berlin; 1900.
8. Fischer, E., Wachstumsdrehungen. — Berliner Klinische Wochenschrift. 1887. 24; S. 161.
9. Henckel, Beiträge zur Entwicklung des menschlichen Auges. — Anatomische Hefte von Merkel und Bonnet. 1898.
10. Hering, Ein Fall von Iriscolobom beim Pferde. — Repertorium. Bd. XXV. S. 115.
11. Hertwig, O., Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte der Menschen und der Wirbeltiere. 1896.
12. Herzog, Über die Entwicklung der Binnenmuskulatur des Auges. — Archiv für mikroskopische Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Bd. LX; 4. Heft.
13. von Hippel, Die Missbildungen des menschlichen Auges. — Gräfe-Sämisch. Bd. II; Kap. VIII. 1901.
14. His, Über die Formenentwicklung des menschlichen Vorderhirns. — Abhandlungen der mathematisch-physikalischen Klasse der Königl. Sächs. Gesellschaft der Wissenschaften. Bd. XV; Nr. VIII.
15. Derselbe, Über die Entwicklung des Riechlappens und des Riechganglion und über diejenige des verlängerten Markes. — Verhandlung. der Anatomischen Gesellschaft auf der III. Versammlung (Ergänzungsheft). Berlin 1889.

16. Kangro, Über Entwicklung und Bau der Steno'schen Nasendrüse der Säugetiere. — Inaugur. Dissert. Dorpat; 1884.
17. Keil, Über einen Fall von Brückencolobom beim Rind. — Berliner Tierärztliche Wochenschrift. 1901.
18. Kollmann, Entwicklungsgeschichte des Menschen. 1898.
19. Koelliker, Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere. 1879.
20. Martin, Anatomie der Haustiere. — Vergleichende Anatomie und Histologie der Haustiere. Bd. I. 1902.
21. Meyer, Beiträge zur Kenntnis der Anatomie und Histologie der lateralen Nasendrüse. — Inaugur. Dissert. Zürich. 1903.
22. Mihalkovics, Entwicklungsgeschichte des Gehirns. Leipzig. 1877.
23. Minot, Entwicklungsgeschichte des Menschen. 1894.
24. Möller, Lehrbuch der Augenheilkunde für Tierärzte. 1898.
25. Renner, Enchondroma intrabulbare congenitum und Coloboma iridis et chorioideae an beiden Augen eines Füllens. — Archiv für wissenschaftliche und praktische Tierheilkunde. 1885.
26. Reuter, Über die Entwicklung der Augenmuskulatur beim Schwein. — Inaugur. Dissert. Wiesbaden; Bergmann. 1897.
27. Röder, Sächsischer Veterinär-Bericht. 1899; S. 250.
28. Sallfner, Angeborene Anomalie der Cornea und Sclera, sowie andere Missbildungen zweier Pferdebulbi. — Archiv für Augenheilkunde. Bd. XLV. 1902.
29. Strahl, Anatomischer Anzeiger. Bd. XIV. 1898.
30. Schultheiss, Ein Beitrag zur Lehre von den angeborenen Veränderungen des Corneoscleralbordes und des vorderen Teiles des Uvealtrakts. — Zeitschrift für vergleichende Augenheilkunde. 1885.
31. Vossius, Archiv für Ophthalmologie. Bd. XXIX. 1883.
32. Enzyklopädie der mikroskopischen Technik. 1903.

Tafel-Erklärung.

(Alle Schnitte sind Sagittalschnitte, d. h. verlaufen annähernd parallel zur Medianebene der Kopfanlage).

Tafel 1/2.

(Fig. 1—3. Schnitt durch die Kopfanlage eines Embryo von 1,85 cm Scheitelsteiss-Länge).

Fig. 1. (Der Schnitt ist nahezu in der Mitte zwischen Becherrand und Augenblasenstielineinsertion geführt.) Vergrößerung: 1:36. a. Mesodermzapfen, welcher durch den Fötalspalt in den sekundären Augenbecher dringt und den Glaskörper bildet. f. Spaltraum, d. i. ein Rest der Höhle der primären Augenblase, ähnlich dem beiderseitigen Ringspalt. b. Mundspalte.

Fig. 2. (Derselbe Schnitt, wie Fig. 1). Vergrößerung: 1:65. a. und f. cf. Fig. 1. k. Linse. h. Innerste, kernfreie Schichte der inneren Lamelle der sekundären Augenblase. e. Ringspalt.

Fig. 3. (Derselbe Schnitt, wie Fig. 1). Vergr.: 1:275. a. Glaskörpergewebe. e., h., k. cf. Fig. 2. c. Umschlagsrand der äusseren Lamelle in die innere. d. Innere Lamelle der sekundären Augenblase. i. Blutkörperchen (Choriocapillaris). b. Mesenchym in der Umgebung der Augenblase.

(Fig. 4—6. Schnitt durch die Kopfanlage eines Embryo von 2,1 cm Sch.-St.-Lg., speziell durch den Becherrand).

Fig. 4. Vergr.: 1:275. i. cf. Fig. 3. m. Gefässhaltiger Mesenchymzapfen.

Fig. 5. (Dieselbe Schnitttrichtung wie Fig. 4, 24μ weiter hirnwärts.) Vergr.: 1:275. n. Verklebungsstelle der Spaltennaht.

Fig. 6. (Der Schnitt ist 48μ weiter hirnwärts geführt, als der der Fig. 4.) Vergr.: 1:275. o. Einziehung der inneren Lamelle der sekundären Augenblase. p. Einziehung der äusseren Lamelle; ursprünglicher Sitz des Fötalspaltes.

Tafel 3/4.

(Fig. 1—6. Sagittalschnitte durch die Kopfanlage desselben Embryo von 2,1 cm Sch.-St.-Lg.).

Fig. 1. (Schnitt in der Gegend der hirnseitigen Linsenwandung.) Vergr.: 1:275. b., a. cf. Tafel 1, Fig. 6 o. und p. l. Linse.

Fig. 2. (Schnitt durch den Becherrand.) Vergr.: 1:275 l. Linsensubstanz. i. c. Linsenkapsel. i. l. Innere Lamelle des sekundären Augenbechers. ä. l. Äussere Lamelle des sekundären Augenbechers.

Fig. 3. (Schnitt in der Nähe des hirnseitigen Poles des sekundären Augenbechers. Die innere Lamelle ist auf der Fläche getroffen.) Vergr.: 1:275. i. l. Flächenschnitt der inneren Lamelle. ä. l. Äussere Lamelle c. Arteria centralis retinae. bezw. gefässhaltiger Mesenchymzapfen.

Fig. 4. (Schnitt liegt weiter hirnwärts als der der Fig. 3. An die dorsale Wand des hier etwas schräg getroffenen Augenblasenstieles grenzt die äussere Lamelle des Augenbechers, die hier im Flächenschnitt vor uns liegt.) Vergr.: 1:275. d. Arteria centralis retinae. g. Blutgefäss.

Fig. 5. (Schnitt zwischen Linse und Opticusinsertion.) Vergr.: 1:65. a. Breite kernreiche Aussenzone des sekundären Augenbechers. b. Schmale kernarme Zone der inneren Lamelle des sekundären Augenbechers. c. Schmale kernhaltige Innenzone der inneren Lamelle des sekundären Augenbechers. sp. Geschlossene fötale Augenspalte. r. l. Musculus rectus lateralis. m. Musculus rectus dorsalis. o. Musculus obliquus dorsalis. z. Augen-Nasenfurche.

Fig. 6. (Schnitt liegt weiter hirnwärts als der der Fig. 5.) Vergr.: 1:65, a., b., c. cf. Fig. 5, a., b., c. h. Arteria hyaloidea. sp., m., z. cf. Fig. 5.

Tafel 5/6.

Fig. 1. (Derselbe Embryo von 2,1 cm. Sch.-St.-Lg. — Schnitt trifft gerade noch die hirnseitige Linsenwandung, liegt also weiter pupillarwärts als Fig. 5 und 6 auf Tafel 2.) Vergr.: 1:65. a. Capillarnetz der Arteria hyaloidea sp., m., z. cf. Taf. 2. Fig. 5.

(Fig. 2—6. Schnitt durch die Kopfanlage eines Embryo von 2,7 cm Sch.-St.-Lg.)

Fig. 2. (Schnitt in der Nähe des Pupillarrandes.) Vergr.: 1:65. ä. l. Aussere Lamelle. i. l. Innere Lamelle. l. Linse, temporalwärts offen und mit Detritus angefüllt.

Fig. 3. (Schnitt zwischen hirnseitiger Linsenwand und Augenblasenstielinsertion.) Vergr.: 1:65. i. l. Faltenconvolut der inneren Lamelle.

Fig. 4. Ähnlicher Schnitt, wie Fig. 2., nur weiter hirnseitig. Vergr.: 1:65.

Fig. 5. (Schnitt durch die Übergangsstelle des soliden Opticus in den Augenbecher. Letzterer ist an seiner hirnseitigen Wand getroffen.) Vergr.: 1:20. a. Opticus mit Arteria centralis. k. Knorpelige Anlage des Orbitaldaches. m. Mundbucht.

Fig. 6. (Schnitt ist etwas weiter pupillarwärts geführt, als in Fig. 5.) Vergr.: 1:20. G. s. Ganglion semilunare (Gasseri.) r. d. Musculus rectus dorsalis. sp. Fötalspalte. m. Mundbucht. r. m. Ramus mandibularis des Nervus trigeminus.

Tafel 7/8.

(Fig. 1—5. Die Schnitte entstammen demselben Embryo von 2,7 cm Sch.-St.-Lg., wie die auf Tafel 3).

Fig. 1. (Übergangsstelle des Augenblasenstieles in die Augenanlage.) Vergr.: 1:275. a. Arteria centralis retinae. g. Blutgefäss.

Fig. 2. Querschnitt durch den Augenblasenstiel (Opticus.) Vergr.: 1:275.

Fig. 3. (Schnitt ist dicht hinter der Augenanlage geführt, liegt also zwischen derselben und dem Foramen opticum.) Vergr.: 1:20. m. Mundspalte. e. Ramus maxillaris des Nervus trigeminus. G. s. Ganglion semilunare (Gasseri.) r. v. Musculus rectus ventralis. r. m. Musculus rectus medialis. r. d. Musculus rectus dorsalis. o. d. Musculus obliquus dorsalis. o. Nervus opticus mit Arteria centralis. k. Orbitaldach. b. g. Blutkörperchen und Kapillargefäße. G. Gehirn. z. Augen-Nasenfurche.

Fig. 4. (Schnitt an der Insertionsstelle des Augenblasenstieles am Augenbecher.) Vergr.: 1:275. a. Arteria centralis retinae.

Fig. 5. (Schnitt durch die Spitze der Orbitalpyramide, d. h. nach dem Foramen opticum zu liegend.) Vergr.: 1:20. m. Mundbucht. r. m. Ramus maxillaris des Nervus trigeminus. G. s. Ganglion semilunare (Gasseri.) b. Ursprungsgebiet der äusseren Augenmuskeln. o. Nervus opticus. g. Blutgefäß (Arteria ophthalmica?). r. oph. Ramus ophthalmicus des Nervus trigeminus. c. Orbitaldach. d. Mesenchymgewebe zwischen Gehirn und Orbitaldach. G. Gehirn.

Fig. 6. (Schnitt durch die Retinallamelle eines Embryo von 2,4 cm. Sch.-St.-Lg.) Vergr.: 1:275. ch. Choriocapillaris. ä. l. Äussere Lamelle. a. Äussere breite, kernreiche Schicht der inneren Lamelle des sekundären Augenbechers. b. Mittlere schmale, kernarme Schicht der inneren Lamelle des sekundären Augenbechers. c. Innere schmale, kernhaltige Schicht der inneren Lamelle des sekundären Augenbechers. c. Kapillaren.

Tafel 9/10.

(Fig. 1—6. Schnitte durch die Kopfanlage eines Embryo von 3,0 cm Sch.-St.-Lg.)

Fig. 1. (Schnitt in der Nähe der Opticusinsertion am Bulbus.) Vergr.: 1:20. m. Mundbucht. r. m. Ramus maxillaris des Nervus trigeminus. r. m. Musculus rectus medialis. o. d. Musculus obliquus dorsalis. k. Orbitaldach bzw. Schädelbasis.

Fig. 2. (Übergangsstelle des Opticus in den Bulbus.) Vergr.: 1:20. m. Mundbucht. r. m. Ramus maxillaris des Nervus trigeminus. sc. Sclero-Chorioidealgewebe (Gemeinsame Anlage.) d. Ductus lacrimalis. k. Orbitaldach.

Fig. 3. (Schnitt ist etwas weiter hirnwärts geführt, als der der Fig. 1.) Vergr.: 1:20. m. Mundbucht. o. Nervus opticus mit Arteria centralis. G. s. Ganglion semilunare (Gasseri.) k. Orbitaldach.

Fig. 4. (Schnitt durch die Spitze der Orbitalpyramide in der Nähe des Foramen opticum.) Vergr.: 1:20. m. Mundbucht. d. l. Ductus lacrimalis. a. g. Ausführungsgang der lateralen Nasendrüse. o. A. Obere Abteilung des Sinus maxillaris. u. a. Untere Abteilung des Sinus maxillaris. l. n. Laterale Nasendrüse. k. Orbitaldach. G. Gehirn. o. Nervus opticus. G. s. Ganglion semilunare (Gasseri.)

Fig. 5. (Schnitt ist in der Nähe der Medianebene des Kopfes geführt.) Vergr.: 1:20. m. Mundbucht. U. k. Unterkiefer. d. l. Ductus lacrimalis. a. g. Einmündungsstelle des Ausführungsganges der lateralen Nasendrüse in den mittleren Nasengang. m. N. Mittlerer Nasengang.

Fig. 6. (Schnitt durch die hirnseitige Linsenwandung.) Vergr.: 1:20. s. c. Sclero-Chorioidealgewebe. r. Retina. v. Corpus vitreum. — Am Übergang zur Retina Gefäßdurchschnitte. Diese stellen das Kapillarsystem dar, welches ursprünglich der Linse anlag und hier durch den Glaskörper nach der Retina zu gewandert ist. l. Linse. t. Querschnitt durch die beiden Ductus lacrimales. z. Augen-Nasenfurche. G. s. Ganglion semilunare (Gasseri).

Tafel 11/12.

(Schnitte durch den Kopf verschiedenalteriger Embryonen; und zwar: Fig. 1. Embryo von 6,0 cm Sch.-St.-Lg.; Fig. 2—4. Embryo von 5,0 cm Sch.-St.-Lg.; Fig. 5 und 6. Embryo von 4,0 cm Sch.-St.-Lg.).

Fig. 1. (Schnitt durch die hirnseitige Bulbuswand und den Opticus.) Vergr.: 1:20. o. Nervus opticus. A. Auge. r. m. Musculus rectus medialis. G. Gehirn. k. Orbitaldach. o. d. Musculus obliquus dorsalis. s. c. Sclero-Chorioidealgewebe. S. cv. Sinus cavernosus. g. p. Glandula palpebrae tertiae profunda. r. v. Musculus rectus ventralis. r. B. Abteilung des Musculus retractor bulbi. r. l. Musculus rectus lateralis.

Fig. 2. (Schnitt zwischen Linse und Opticusinsertion.) Vergr.: 1:20. Embryo: 5,0 cm Sch.-St.-Lg. r. v. Musculus rectus ventralis. r. d. Musculus rectus dorsalis. o. d. Musculus obliquus dorsalis. s. c. Sclero-Chorioidealgewebe. a. g. Ausführungsgang der Glandula palpebrae tertiae superior (g. s.) k. Orbitaldach. p. s. Musculus levator palpebrae superior. r. Retina. v. Corpus vitreum.

Fig. 3. (Schnitt in der Gegend des Pupillarrandes.) Vergr.: 1:20. c. Kapillargefäße; cf. Tafel 5. Fig. 6, v. z. Zonula. p. s.; r. d.; v.; r. l. cf. Fig. 2.

Fig. 4. (Schnitt durch den Glaskörper und die Retina.) Vergr.: 1:275. g. Kapillaren des Corpus vitreum. r. f. Faserzüge, welche rechtwinklig von der Membrana limitans des Glaskörpers in die Retina eintreten.

Fig. 5. (Schnitt in der Nähe der Medianebene des Kopfes.) Vergr.: 1:20. Embryo: 4,0 cm Sch.-St.-Lg. m. Mundbucht. U. k. Unterkiefer, d. l. Blind-endender Ductus lacrimalis. m. N. Mittlerer Nasengang. z. Zunge.

Fig. 6. (Schnitt zwischen hirnseitiger Linsenwand und Opticusinsertion, mehr nach letzterer zu geführt.) Vergr.: 1:20. f. Falte der Retina im unteren inneren Bulbusquadranten. r. v. Musculus rectus ventralis. r. l. Musculus rectus lateralis. r. d. Musculus rectus dorsalis. o. d. Musculus obliquus dorsalis. G. Gehirn. k. Orbitaldach. d. Gewebsbezirk, aus welchem die Anlage der Glandula palpebrae tertiae profunda hervorgeht.

Tafel 13/14.

(Modell der rechten Kopfanlage eines Schweinsembryo von 2,0 cm Sch.-St.-Lg. Vergr.: 25).

Fig. 1. Medianwärts gelegener Teil des Modells. Sch. H. Scheitelhöcker. N. B. Nackenbeuge. U. f. Unterkieferfortsatz. M. b. Mundbucht. N. g. Nasen-grüben (Nasenfeld.) St. f. Stirnfortsatz. o. Augenblasenstiel. R. Rathkesche Tasche. K. d. Kopfdarm.

Fig. 2. Lateraler Teil des Modells. A. Augenbecher mit einem Teil des Augenblasenstieles und fötaler Augenspalte. O. f. Oberkieferfortsatz. M. b. Mundbucht. U. f. Unterkieferfortsatz. R. Rathkesche Tasche.

Figur 3.

(Modell der rechten Kopfanlage eines Schweinsembryo von 2,7 cm Sch.-St.-Lg.-Vergr.: 25).

N. B. Nackenbeuge. Sch. H. Scheitelhöcker. St. f. Stirnfortsatz. M. b. Mundbucht. U. f. Unterkieferfortsatz. S. c. Sinus cervicalis (Rabl.) Z. b. Zungenbeinbogen. A. o. Arteria ophthalmica (?). A. Hirnseitiger Pol des Augenbechers mit Augenblasenstiel. O. d. Orbitaldach.

Anmerkung: Fig. 3 der Tafel 3/4 erweckt den Eindruck, als ob ein verdorbener Schnitt reproduziert worden sei. Das ist jedoch nicht der Fall! Es liegt das vielmehr daran, dass sich noch nachträglich auf der photographischen Platte infolge mangelhafter Entwässerung Niederschläge von Silber-salzen ausgeschieden haben. Der Schnitt an sich war tadellos wie die übrigen.

Inhalts-Verzeichnis.

	Seite
I. Einleitung	3
1. Begriffsbestimmung und Entstehungsursachen der Colobome im allgemeinen	3
2. An Tieraugen beobachtete Spaltbildungen und Literaturangaben über die Entstehung und den Verschluss der fötalen Augen- spalte	7
3. Spezialarbeiten über die eventuelle Rotation der Augenanlage	18
4. Versuchsmaterial und Technik	21
II. Mikroskopische Untersuchungen	25
1. Mikroskopische Untersuchungsbefunde	25
2. Befunde an den Modellen nach plastischen Rekonstruktionen .	45
III. Schlussfolgerungen	54
1. Vergleichende Betrachtungen über Sitz, Verlauf und Ortsver- änderung der fötalen Augenspalte bei Mensch und Schwein. Torsion der Augenanlage	54
2. Die Verschlussrichtung der fötalen Augenspalte	67
3. Abnorme Faltenbildung der Netzhaut beim Embryo	71
4. Differenzierung der äusseren Bulbusmuskeln	73
5. Das Verhalten der Zentralgefässe des Auges beim Schwein . .	75
6. Entstehung und Verlauf des Tränenkanals und der lateralen Nasendrüse beim Schwein	75
7. Differenzierung des Sclero-Chorioidealgewebes	76
8. Differenzierung der Glandula palpebrae tertiae superficialis et profunda	77
9. Mutmassliche Entstehung der atypischen Colobome	77
Literaturverzeichnis	80
Tafelerklärung	83
