Über das Parietalauge der Reptilien.

Von

Dr. Ed. Béraneck,

Professor an der Akademie zu Neuchâtel (Schweiz.)

(Hierzu Tafel XXII und XXIII).

Schon seit geraumer Zeit haben die Funktionen der Zirbeldrüse die Aufmerksamkeit der Forscher in Anspruch genommen, trotz aller Bemühungen blieben sie aber dunkel und rätselhaft. Erst die neuern Untersuchungen von de Graaf und W. Baldwin Spencer haben Licht über diese Frage verbreitet und rücken die Rolle, welche die Zirbeldrüse bei den Wirbeltieren gespielt hat, unserem Verständnisse näher. Nach den Ergebnissen, zu denen Spencer gelangt ist, muß das Parietal- oder Pineal-Auge als eine sekundäre Differenzierung des distalen Teils der Epiphysis betrachtet werden. Bei den fossilen Reptilien aus der Sekundär-Zeit war es viel stärker entwickelt. Ichthyosaurus, Plesiosaurus, Iguanodon, Formen, welche man als die Vorfahren der heute lebenden Sauropsiden betrachten kann, und wahrscheinlich auch die Labyrinthodonten, jene riesenhaften Amphibien, welche zu Ende der Primär- und am Anfang der Sekundärzeit auftraten, besaßen wohl ein gut entwickeltes Parietalauge. Unter den heute lebenden Wirbeltieren ist dieses Sehorgan nur bei den Sauriern angetroffen worden. Die Eigenschaften, die es hier zeigt, weisen darauf hin, dass wir es mit einem im Verschwinden begriffenen Organe zu thun haben, das bei vielen Arten nicht mehr leistungsfähig ist.

Spencer verfügte über ein reiches Untersuchungsmaterial. Er untersuchte 29 Saurierarten und konnte so die verschiedenen Grade der Rückbildung verfolgen, welche das Parietalauge innerhalb der ganzen Klasse der Reptilien erleidet. Seine anatomischen Untersuchungen berechtigen zu dem Schlusse, daß dieses bei den heute lebenden Formen relativ wenig entwickelte Sinnesorgan bei den fossilen Reptilien und Amphibien vollständig ausgebildet war.

Obgleich das Parietalauge der Wirbeltiere erst kürzlich entdeckt worden ist, so hatten doch schon mehrere Autoren seine Existenz geahnt. Da in den Abhandlungen von de Graaf und Spencer und in dem Artikel von Korschelt (Kosmos 1886, 3. Heft) die Litteraturangaben hinreichend vollständig zusammengestellt sind, so will ich hier nicht alle Arbeiten über die Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Epiphysis im einzelnen analysieren. Ich will nur daran erinnern, daß zuerst Leydig in seinem Werke "Die Arten der Saurier" ein auf der Dorsalseite der Gehirnregion gelegenes Organ beschrieb, das er bei einigen Arten der Gattung Lacerta und bei Anguis fragilis untersuchte. Leydig erkannte, daß es über der Zirbeldrüse liegt und Pigment enthält.

Bei seinen Untersuchungen über die Entwickelung der Zirbeldrüse bei den Knochenfischen fand Rabl-Rückhard, daß dieses Organ zwischen der ersten und zweiten Gehirnblase entsteht und sich als ein Auswuchs des Gehirns anlegt, der viele Ähnlichkeit mit den primitiven Augenblasen zeigt. Er ging sogar noch weiter und vermutete, daß die Epiphysis sich durch denselben entwickelungsgeschichtlichen Prozess in ein Sinnesorgan umwandelt, durch den die paarigen Augen der Wirbeltiere entstehen. In einer 1884 erschienenen Abhandlung wies er darauf hin, daß das Kopfskelett der riesigen Enaliosaurier aus der Lias ein dem Foramen parietale entsprechendes Loch aufweist, in welchem das aus der Zirbeldrüse entstehende Sinnesorgan lag. Rabl-Rückhard hält indessen dieses letztere nicht für ein eigentliches Auge, sondern nur für ein Organ der Wärmeempfindung, vermittelst dessen diese Reptilien die größere oder geringere Intensität der Sonnenstrahlen zu unterscheiden vermochten.

Fast gleichzeitig mit RABL-RÜCKHARD gelangte AHLBORN auf Grund seiner Untersuchungen über "das Gehirn der Petromyzonten" und über "die Bedeutung der Zirbeldrüse" zu ähnlichen Ergebnissen. Aus den beobachteten Thatsachen schloß er, "daß die glandula pinealis als das Rudiment einer unpaaren Augenanlage

anzusehen ist. Wenn dieser Schluß richtig ist, so besitzt die Epiphysis als rudimentäres Stirnauge, wie mir scheint, noch jetzt ein funktionierendes Analogon in dem unpaaren Auge der Tunicaten und vielleicht auch der Amphibien."

DE GRAAF gebührt das Verdienst, zuerst gezeigt zu haben, daß sich bei Anguis fragilis die Zirbeldrüse zu einem Sinnesorgan umwandelt, welches vermöge seiner histologischen Struktur als ein Auge betrachtet werden muß und welches sehr nahe Beziehungen zu dem Auge wirbelloser Tiere aufweist. Ein Auszug seiner Untersuchungen findet sich in Nummer 219 des Zoologischen Anzeigers (vom 29. März 1886): "Zur Anatomie und Entwickelung der Epiphyse bei Amphibien und Reptilien". Bei diesen Tieren stellt die Epiphysis auf den ersten Entwickelungsstadien einen einfachen Auswuchs des Zwischenhirns oder Thalamencephalum dar. Bei den Urodelen bleibt sie rudimentär, bei den Anuren, besonders aber bei den Reptilien erhält sie eine größere Bedeutung und teilt sich in zwei Teile, einen proximalen, die eigentliche Zirbeldrüse, die mit dem Zwischenhirn in Verbindung bleibt, und einen distalen, der sich immer mehr vom Basalteil sondert, mit den Gehirnhäuten verbindet und in das Foramen parietale des Kopfskelettes einlagert. Dieser distale Teil der Epiphysis ist es, welcher das Parietalauge der Saurier bildet und bei dem erwachsenen Tiere - wenigstens bei gewissen Arten - vollständig vom Basalteil getrennt ist. Er ist von den Gehirnhäuten umhüllt und zeigt die Gestalt einer kleinen, von oben nach unten mehr oder weniger zusammengedrückten Blase mit zelligem Bau. DE GRAAF schließt seinen Auszug mit folgenden Worten: "Die Thatsache, daß ein vollständig abgeschnürtes Epiphysenstück bei Amphibien (Anuren) excranial unter der Oberhaut, bei Sauriern (Lacerta und Anguis z. B.) excerebral unterhalb des Foramen parietale zu liegen kommt, läßt, wie dies die Entwickelungsgeschichte gezeigt hat, über die Homologie beider Gebilde wohl keinen Zweifel bestehen. Bedenkt man weiter, daß schon bei den Stegocephalen (Labyrinthodonten) aus dem Carbon, Perm und Trias in der Parietalnaht ein Loch sich vorfindet, das in seiner Lage dem bei den jetzt noch lebenden Sauriern vollständig entspricht, so zwingt uns dies zu der Annahme, daß die Epiphyse bei den Vorfahren der jetzt lebenden Tiere eine sehr große Rolle gespielt haben muß und vielleicht als ein uns bis jetzt unbekanntes Sinneswerkzeug fungiert hat."

Wir ersehen aus diesem Citate, daß de Graaf das Parietalauge der Saurier als ein in seiner Entwickelung zurückgebliebenes

Organ betrachtet, dessen gegenwärtiger Nutzen sehr zweifelhaft erscheint, dessen funktionelle Leistung aber in verflossenen geologischen Epochen viel bedeutender war. Diese Ergebnisse sind im allgemeinen, wie schon gesagt, durch Spencer bestätigt worden. Wenn nun aber auch die Existenz eines pinealen Sinnesorganes bei den Sauriern außer allem Zweifel ist, so bedarf doch noch mancher diese Frage betreffender Punkt der Aufklärung. So sind z. B. die Resultate, zu denen Spencer und de Graaf bei Anguis fragilis gelangt sind, nicht sehr in Einklang. Ferner sind auch unsere Kenntnisse von der Entwickelung des Parietalauges noch nicht sehr vollständig und nicht ganz befriedigend. Ich werde deshalb in vorliegender Arbeit ganz besonders die Embryonalentwickelung dieses Organes behandeln und dann auch einige Beobachtungen über die histologische Struktur des entwickelten Parietalauges mitteilen.

Ich habe meine Untersuchungen an Embryonen von Lacerta agilis und Anguis fragilis angestellt. Das wirkliche Alter dieser Embryonen kann ich nicht angeben. Ich kann dasselbe höchstens annähernd bestimmen nach der mehr oder weniger vorgeschrittenen Ausbildung der Gesamtorganisation und nach der Länge. Aber die Länge selbst ist wieder schwer zu bestimmen, denn wenigstens die Embryonen von Anguis sind in Windungen aufgerollt, ähnlich wie Schlangenembryonen. Von Lacerta agilis haben mir 8 verschiedene Entwickelungsstadien zwischen 3 und 28 mm Länge zur Verfügung gestanden. Ich werde nur die wichtigsten davon beschreiben: von Anguis fragilis habe ich mir keine ganz jungen Embryonen verschaffen können. Diejenigen, welche ich untersucht habe, waren, approximativ geschätzt, zwischen 25 und 63 mm lang.

Diese Embryonen sind teils mit 4°/o iger Salpetersäure, teils mit Pikrin-Schwefelsäure, teils mit Sublimat in konzentrierter, wässeriger Lösung behandelt worden. Die letztere Methode hat ausgezeichnete Resultate geliefert. Zur Färbung verwandte ich neben Pikrokarmin ganz besonders Boraxkarmin und zur Aufhellung Nelkenöl, Toluol und Zedernholzessenz. Letztere leistet sehr gute Dienste; sie hellt gut auf und erleichtert die Durchdringung der Objekte durch Paraffin.

Um eine klare Einsicht in die Struktur des Parietalauges zu erlangen um die Beziehungen zn erfassen, welche es zu der Zirbeldrüse darbietet, ist es nötig, Schnittserien nach verschiedenen Richtungen anzufertigen. Ich habe Serien von Quer-, Horizontal- und Sagittalschnitten ausgeführt. Diese letzteren liefern die instruktivsten Übersichtsbilder.

Ich beginne mit der Beschreibung des unpaaren Auges bei den beiden Embryonalstadien von Anguis fragilis. Die Embryonen des ersten Stadiums sind 25 mm lang und bieten folgende allgemeine Charaktere. Sie sind stark eingerollt und beschreiben ungefähr $2^{1}/_{2}$ Spiralwindungen. Der Kopf ist stark eingebogen und bildet einen rechten Winkel zur Längsachse des Körpers. Das Mittelhirn nimmt die Spitze der Kopfregion ein, deren hinteren Teil es bildet. Es ist vom Hinterhirn durch eine ziemlich deutliche Einsenkung getrennt. Die Augen sind groß und vorspringend. Die Kiemenspalten sind nicht mehr sichtbar. Der Unterkiefer ist wohl entwickelt. In der Mittellinie der Rückseite verläuft eine Furche, welche der Verschlußnaht des Medullarrohres entspricht und welche auf älteren Stadien verschwindet. Die Kopfregion ist nicht mit Platten bedeckt und die Haut zeigt noch keine Schuppen.

Das 2. Stadium von Anguis fragilis bilden Embryonen von 60—63 mm Länge. Auch diese sind eingerollt, aber nicht so regelmäßig spiralförmig wie die jüngeren. Die mediane dorsale Furche ist verschwunden. Der Kopf ist beträchtlich verbreitert, nicht mehr eingekrümmt, sondern er liegt einfach in der Verlängerung der Längsachse des Körpers. Das Mittelhirn liegt nicht mehr an der Spitze der Kopfregion und ist vom Hinterhirn nicht mehr durch eine Vertiefung getrennt.

Es liegt in der Mittellinie nahe an der Spitze der Parietalplatte, welche an dieser Stelle durchsichtig wird. Wenn man den Kopf eines Embryo vom Stadium B von der Seite betrachtet, so sieht man, daß das Parietalauge nicht mehr wie im Stadium A nach außen vorspringt, es erscheint tiefer in das Integument eingesenkt, was der Erweiterung der Kopfregion und der Entwickelung der den Kopf bedeckenden Hautplatten zuzuschreiben ist. Von der Seite gesehen ist sogar der durchsichtige Teil der Interparietalplatte, welcher dem unpaaren Auge entspricht, leicht eingesenkt. Die Interparietalplatte zeigt nicht auf ihrer ganzen Oberfläche die nämliche Färbung. Sie ist im allgemeinen hell, wird aber in der Umgebung des Parietalauges etwas dunkler.

Ich gehe jetzt zu einer genaueren Beschreibung des histologischen Baues dieses Sinnesorganes über.

T.

Anguis fragilis, Stadium A.

Bei den Embryonen dieses Stadiums ist das unpaare Auge schon gut differenziert, wenn auch das Pigment noch wenig entwickelt ist. Auf Sagittal- und Querschnitten sieht man, wie es in der dorsalen Mittellinie der Kopfregion leicht vorspringt. Es ist der Ektodermschicht angelagert, von ihr nur durch eine dünne Lage Mesoderm getrennt. Das Ektoderm wölbt sich hier in Form einer Schale hervor, in deren Konkavität die konvexe Oberfläche der Kristalllinse des Parietalauges hineinpaßt. Es hat die Gestalt eines Rotations - Sphäroids, dessen Äquator horizontal ist, d. h. der Rückenfläche des Kopfes parallel liegt. Die Abflachung des Auges zeigt sich schon ziemlich deutlich, aber weniger als auf den folgenden Stadien. Es liegt zwischen dem Vorder- und Mittelhirn, entspricht also dem Zwischenhirn oder Thalamencephalum und befindet sich etwas vor der eigentlichen Epiphysis. Es ist von Mesodermgewebe umgeben, aus dem sich später der Parietalknochen entwickelt. Seine untere oder retinöse Fläche ruht auf einer fibrösen, von Zellen durchsetzten Schicht, welche später zu den Gehirnhäuten wird.

Der hintere und untere Rand des Auges, welchen man als Occipitalrand bezeichnen könnte, lehnt sich an die Spitze der Epiphysis an und stellt so eine Verbindung mit dem Gehirn her. — Das Auge zeigt eine innere Höhle, welche auf den Schnitten die Gestalt einer Ellipse hat, deren größter Durchmesser im Äquator der Augenkugel liegt. Diese zentrale Höhle ist bei den relativ jungen Embryonen des Stadiums A mehr ausgeprägt als bei den älteren des Stadiums B. Sie hat nicht überall die nämliche Höhe, sie ist tiefer in ihrem peripherischen als im mittleren Teile, welch letzterer dem Raume zwischen Kristalllinse und Retina entspricht.

Die Wandungen des Auges sind ziemlich dick (Fig. 1) und besitzen eine wesentlich zellige Struktur. Es ist nicht möglich, eine regelmäßige Anordnung der Elemente zu deutlichen Schichten zu erkennen. Der allgemeine Bau des Auges ist auf diesem Stadium sehr einfach und zeigt durchaus keine Übereinstimmung mit dem Bau der paarigen Augen auf denselben oder noch früheren Entwickelungsstadien. Die Art der Entwickelung der Linse und der Retina ist beim Parietalauge und bei den paarigen Augen eine gänzlich verschiedene. Bei diesen letzteren entsteht die

Retina aus dem vordern oder innern Blatt der sekundären Augenblasen, während beim unpaaren Auge die Augenblase keine Einfaltung erfährt. Ihre vordere, gegen das Ektoderm gerichtete Wandung bildet die Linse, die hintere, gegen das Gehirn zu gerichtete die Retina.

Schon beim ersten Auftreten des Parietalauges, das heißt in dem Augenblick, wo der distale Teil der Epiphysis anschwillt und sich vom Basalteil trennt, lassen sich die Retina und die Linse erkennen. Sie brauchen nur noch einige histologische Veränderungen zu erfahren, um die definitiven Charaktere darzubieten. Bei den paarigen Augen ist die Linse ektodermalen Ursprungs. Beim unpaaren Auge stellt sie nicht eine unabhängige Bildung dar, denn sie ist hier weiter nichts als die vordere Wand der pinealen Augenblase.

Die Augen sind seitlich nicht mehr vorspringend. Der Kopf ist von Hautplatten bedeckt, welche sich von der Occipitalgegend bis zur Ethmoidalregion erstrecken und in ihrer Form und Anordnung mit denen des erwachsenen Tieres im allgemeinen übereinstimmen. Indessen sind diese Plättchen beim Embryo schärfer voneinander getrennt und sie heben sich mehr ab als beim vollständig entwickelten Tier.

Auf der medianen Partie der Rückenseite des Kopfes unterscheidet man die umfangreiche schildförmige Frontalplatte. Mit ihrem hintern Rande grenzt diese an die Interparietalplatte, welche ebenfalls median liegt, aber kleiner ist und die Gestalt eines Dreieckes hat, dessen Basis auf dem Frontale ruht und dessen Spitze sich an die Occipitalplatte anlegt.

Zu beiden Seiten des Interparietale liegen die Parietalia, welche die Gestalt etwas verlängerter Vierecke haben.

Wenn man die Kopfregion der eben beschriebenen beiden Stadien bei Lupenvergrößerung betrachtet, so erkennt man leicht die Stelle, wo das Parietalauge liegt. Zur größeren Bequemlichkeit will ich das jüngste Stadium, dasjenige von 25 mm Länge, mit dem Buchstaben A und das ältere mit B bezeichnen. Bei den Embryonen A ist das Parietalauge viel weniger deutlich sichtbar, wenigstens äußerlich, als bei den Embryonen B, was von der geringeren Entwickelung des Pigmentes bei den ersteren herrührt. Beim Stadium A bedingt das unpaare Auge eine leichte Emporragung in der Mittellinie der Kopfregion. Es ist ein wenig hinter den paarigen Augen zwischen dem Mittel- und dem Vorderhirn gelegen und schimmert ziemlich deutlich in Form eines sehr engen Pigmentringes durch das Integument hindurch.

Bei den Embryonen des Stadiums B ist das Parietalauge noch deutlicher vom Encephalum abgegrenzt als beim vorhergehenden Stadium. Es liegt im Foramen parietale und hebt sich dunkel von den umgebenden Geweben ab, denn seine Pigmentschicht hat jetzt eine gewisse Dicke erlangt.

Weder bei den Embryonen dieses Stadiums, noch auch beim erwachsenen Tiere ist die Linse von der Retina getrennt; beide sind vielmehr an ihrem ganzen Außenrande innig miteinander verbunden. Auf Schnitten stellen sie einen elliptischen Ring dar, dessen gegen das Gehirn zugewandte Seite zusammen mit den vorderen und hinteren Rändern die Retina bilden, während die dem Ektoderm zugekehrte Seite die Linse bildet. Die Retina besitzt also eine größere Ausdehnung als die Linse. Selbstverständlich existiert eine Grenzlinie zwischen beiden Teilen, diese ist aber nur undeutlich und bedingt nicht eine scharfe Trennung. Man bemerkt bloß an dem Punkte, wo die beiden Membranen ineinander übergehen, eine mehr oder weniger deutliche Einschnürung. Diese Einschnürung ist überdies nur am innern Rande der Linse sichtbar, welcher das Lumen der Augenblase begrenzt. Am äußern Rande setzt sich die Wölbung der Linse kontinuierlich in die der Retina fort.

Die Linse des unpaaren Auges bildet die Decke der Augenblase; sie ist in ihrer Mitte etwas verdickt (Fig. 2). Ihre innere und äußere Wölbung sind fast ganz gleich. Auf dorsoventralen Längsschnitten läßt sich jedoch feststellen, daß die äußere Wölbung regelmäßiger ist; sie steigt allmählich von der Peripherie zum dorsalen Pole der Augenkugel an, wo die Konvexität ihr Maximum erreicht. Demgegenüber ist die Wölbung der Innenfläche sehr stark an der Vereinigungsstelle der Linse und der Retina, nimmt aber ziemlich unvermittelt ab, so daß in der medianen Partie eine Art Plateau zustande kommt.

Wenn auch die histologische Struktur der Linse sehr einfach ist, so bedarf es doch zum Studium derselben sehr dünner Schnitte, da die zelligen Elemente dicht gedrängt liegen.

Die Schnitte, auf die sich die nachfolgende Beschreibung bezieht, haben eine Dicke von $^1/_{100}$ und $^1/_{200}$ mm. Die histologischen Charaktere sind ein wenig verschieden, je nachdem man den peripherischen oder den zentralen Teil der Linse untersucht. In diesem letztern treten sie am schärfsten hervor.

Die Linse wird nicht in ihrer ganzen Dicke vom Boraxkarmin in gleicher Weise gefärbt. Bei der großen Mehrzahl der Zellen treten unter dem Einflusse dieses Färbungsmittels die Kerne und Kernkörperchen deutlich hervor; die Kerne färben sich intensiv. Einige Elemente sind stärker lichtbrechend und zeigen fast keine Verwandtschaft zu dem Farbstoffe.

Nicht alle Elemente der Linse besitzen dieselben Charaktere. Die Kerne der einen (diese sind relativ selten) sind beinahe kugelig, während die der andern (weitaus zahlreichern) spindelförmig verlängert erscheinen. Die im zentralen Teile spärlichen Zellen mit kugeligen Kernen nehmen an der Peripherie an Zahl zu und gehen hier ohne scharfe Scheidelinie in die Elemente der Retina über. Die spindelförmigen Kerne der Retinazellen stehen mit ihrer Längsachse senkrecht auf dem größern Durchmesser der Linse, folglich senkrecht auf dem Äquator der Augenblase. Sie sind von ziemlich ansehnlicher Größe. Die meisten von ihnen sind etwa halb so dick als lang. Sie enthalten gewöhnlich zahlreiche Körnchen, welche sich auf der hellen Grundsubstanz des Kerns deutlich abheben. Obwohl überall zerstreut, sind sie doch in der peripherischen Schicht reichlicher. Das kugelige, stark gefärbte Kernkörperchen liegt bald im Mittelpunkt des Kerns, bald befindet es sich gegen das am meisten verdickte Ende desselben zu. - Die Zahl der Kernkörperchen in einem Kern variiert, sehr häufig findet man deren zwei oder sogar drei. Die Elemente der Linse sind nicht zu regelmäßigen Schichten angeordnet; man kann höchstens ganz im allgemeinen drei Hauptzonen unterscheiden: eine obere, deren Kerne mehr oder weniger der äußern Oberfläche der Linse anliegen; eine mittlere, in welcher diese Elemente dichter gedrängt liegen, und eine innere, der innern Oberfläche der Linse angrenzende. Die Zellen sind mehr oder weniger faserförmig verlängert, sie liegen parallel dem kurzen Durchmesser der Linse und verleihen ihr ein gestreiftes Aussehen.

Den Grenzlinien der Zellen entlang beobachtet man im Protoplasma feine körnige Züge, welche besonders an der innern und äußern Oberfläche der Linse deutlich sichtbar sind.

Die Linse des Parietalauges zeigt nicht jene fibrilläre Struktur, welche diejenige der paarigen Augen auf einem entsprechenden Entwickelungsstadium besitzt. An ihre innere, die zentrale Höhle der Augenblase begrenzende Oberfläche legen sich kleine Hervorragungen an, welche in die Höhle vorspringen und eine Art feiner Bezahnung darstellen (Fig. 1 und 2 th). Sie liegen dicht aneinander und sind verschieden groß. Sie scheinen von der Linse getrennt zu sein. Bei feiner Einstellung sieht man jedoch, daß sie nur Fortsätze der Linsenzellen sind. An der äußeren Ober-

fläche der Linse kommt eine solche Zähnelung nicht vor, das Protoplasma der Zellen legt sich einfach an dieselbe an, ohne über sie hervorzuragen.

Die vorstehende Beschreibung der Linse des Parietalauges bezieht sich auf Serien von dorsoventralen Längsschnitten. Leichte Abweichungen lassen sich konstatieren, je nachdem die Schnittebene senkrecht auf dem Äquator der Augenblase steht oder ihm parallel liegt. Die Abweichungen betreffen die größere oder geringere Dichtigkeit und Regelmäßigkeit in der Anordnung der Zellen. Sie sind so unbedeutend, daß ich nicht näher darauf eingehe.

Die Retina des Parietalauges vom Stadium A hat eine relativ beträchtliche Oberfläche (Fig. 3r). Sie bildet etwa $^3/_4$ der ganzen Augenkugel, sie ist dick, ihre innern und äußern Konturen verlaufen einander parallel. Ihre Konkavität ist gegen die innere Höhle des Auges, die konvexe Seite gegen das Gehirn zu gerichtet. Sie enthält zahlreiche Zellen, welche in der mittleren Region dieser Membran und an ihrer äußern Oberfläche besonders zahlreich angehäuft sind. An der innern, der Höhlung der Augenblase zugekehrten Seite sind sie viel spärlicher.

Die Retinazellen besitzen im allgemeinen einen kugligen Kern, doch kommen auch längliche, spindelförmige Kerne vor, wie die der Linse. Alle Kerne sind von Körnchen erfüllt und enthalten ein oder mehrere Kernkörperchen. Es zeigen sich in der Retina schon sehr kleine Pigmentkörnchen, welche nicht auf eine bestimmte Zone begrenzt sind und welche eine Art schwärzlichen Staubes bilden, der hie und da in dünnen Zügen das Innere der Retina durchdringt. In der Nähe der Verbindungsstelle der Retina und der Linse werden die Kerne spärlicher. Sie sind hier alle kuglig und gegen die äussere Oberfläche der Augenkugel zu gedrängt. Auf Querschnitten erscheint diese Außenseite garniert von einer Reihe von Kernen, die eine fast kontinuierliche, von dem übrigen Teil der Retina ziemlich scharf abgegrenzte Schicht bilden.

Auf der inneren, die zentrale Höhle des Auges begrenzenden Fläche der Retina erheben sich kleine Vorragungen, welche der Zähnelung der innern Fläche der Linse entsprechen, und wie dort mit dem Protoplasma der Retinaelemente in Zusammenhang gebracht werden müssen.

Wie man aus der vorstehenden Beschreibung ersehen kann, läßt sich die Retina des Parietalauges nicht mit derjenigen der paarigen Augen vergleichen. Sie entsteht nicht durch eine Einstülpung der vordern Wand einer primitiven Augenblase, sondern sie wird bloß vom verdickten Boden des distalen Teils der Epiphysis gebildet. Vom ontogenetischen Standpunkte aus kann sie als eine primäre Bildung betrachtet werden, in dem Sinne, daß sie direkt aus der hintern (dem Gehirn zugekehrten) Wand der Auftreibung der primitiven Zirbeldrüse entsteht. Sie entwickelt sich durch einfache Differenzierung der Zellen dieser Wand und durchläuft keineswegs ähnliche Stadien wie bei den paarigen Augen der Wirbeltiere.

Wie schon erwähnt, kommt das Parietalauge mit seinem hintern Rande auf den Basalteil der Epiphysis (Fig. 4) zu liegen. Es liegt aber nicht in der direkten Verlängerung dieser letzteren, sondern bildet mit ihr einen stumpfen Winkel. Der Basalteil der Epiphysis hat im allgemeinen denselben Bau wie das unpaare Auge. Er besitzt auch dicke Wandungen, welche eine zentrale Höhle umschließen und welche zahlreiche kuglige, oder mehr oder weniger spindelförmige Kerne enthalten. In den Kernen finden sich Körnchen und ein oder mehrere Kernkörperchen. Auch hier finden sich an der inneren Oberfläche der Drüse Hervorragungen. welche in die zentrale Höhle hineinragen und stärker entwickelt sind als im unpaaren Auge. Die Identität der histologischen Struktur des Auges und der Epiphysis und die engen Beziehungen derselben zu einander, die sich bei den Embryonen dieses Stadiums zeigen, beweisen hinreichend, daß das Parietalauge nur eine Differenzierung der Zirbeldrüse ist. Zu diesem Beweise gesellen sich noch andere hinzu, welche durch die Thatsachen der Entwickelung des Parietalauges auf noch jüngern Stadien geliefert werden.

Auf dorsoventralen Längsschnitten sieht man, daß vom vordern und obern Rand der Epiphysis ein Bündel von mit einigen Kernen vermischten Fasern abgeht und nach kurzem Verlaufe an der untern Fläche der Retina endigt (Fig. 4 n. op). Das Bündel ist durchsichtig und ziemlich schwer zu beobachten; es ist von Mesodermgewebe umgeben und von ihm teilweise verdeckt. Es dringt von außen in die Retina ungefähr an ihrer konvexesten Stelle ein. Nach seinem Eintritt in diese Membran verbindet es sich mit einer kleinen Ansammlung von Kernen. Es ist sehr schwer, den Verlauf der Fasern bis an ihr Ende zu verfolgen. Es scheint, daß sie auch mit den Retinazellen in Verbindung treten.

Das andere Ende des Bündels zieht sich dem vordern Rande der Epiphysis entlang, um sich bald in derselben zu verlieren. Die Eigenschaften des der Zirbeldrüse entlang verlaufenden Faserbündels und seine Beziehungen zur Retina lassen es als wahrscheinlich erscheinen, daß wir es hier mit einem rudimentären Augennerven zu thun haben. Das Faserbündel kann man auch auf Querschnitten beobachten, doch lassen sich dann seine Beziehungen zur Epiphysis viel schwerer feststellen.

Anguis fragilis, Stadium B.

Das Parietalauge zeigt bei diesen Embryonen im allgemeinen dieselbe Struktur wie auf dem vorhergehenden Stadium, aber die charakteristischen Eigentümlichkeiten der Retina und der Linse treten deutlicher hervor. Das ganze Auge ist flacher, aber umfangreicher geworden. Die zentrale Höhle hat sich verlängert, aber verengt; sie ist weniger deutlich als auf dem jüngern Stadium und sie wird zum großen Teil von der Linse eingenommen. Mit Bezug auf die Epiphysis liegt jetzt das unpaare Auge weiter vorn als auf dem Stadium A. Während es früher noch in der Gegend des Zwischenhirns lag, entspricht es jetzt der Lage nach der hintern Region der großen Hemisphäre. Es lehnt sich jetzt nicht mehr direkt an den Basalteil der Zirbeldrüse an. Wenn es auch noch nicht vollständig von ihm losgelöst ist, so zeigt sich doch deutlich der Beginn einer solchen Trennung (Fig. 5 p. ep). Der Basalteil der Epiphysis, welcher vom Zwischenhirn abgeht, hat eine dreieckige Gestalt. Er richtet sich zunächst gegen die Dorsalseite der Kopfregion, dann biegt er um, wird fast horizontal und verlängert sich nach vorn gegen das Parietalauge zu. Während seines Verlaufes verengert er sich und bildet schließlich nur noch einen Zellenstrang, in welchen die zentrale Höhle der Epiphysis nicht hineindringt. Dieser Zellenstrang endigt am hintern oder Occipitalrande der Augenblase.

Die Wandungen der Epiphysis zeigen denselben histologischen Bau wie bei den Embryonen A, nur sind sie verhältnismäßig dünner geworden. Die Bezähnelung längs der innern Oberfläche der Drüse ist stärker entwickelt als beim vorhergehenden Stadium. Sie hat das Aussehen eines Netzes erlangt, welches ziemlich weit in das Lumen vorspringt und sogar an gewissen Stellen dasjenige der gegenüberliegenden Wand erreicht. Dieses Netz beruht, wie beim Stadium A, auf Fortsatzbildungen der Epiphysiszellen.

Auf dem Stadium B liegt das Parietalauge nicht mehr so dorsal wie vorher. Es wölbt sich nicht mehr über die Medianlinie der Kopfregion hervor. Der Kopf hat sich beträchtlich entwickelt, und das unpaare Auge erscheint unter das Integument eingesenkt. Die Hautschicht selbst hat sich verdickt; die Frontalund Parietalplatten haben sich gebildet, so daß die Augenkugel vollständig in der Dicke der Schädelwände verborgen liegt. Sie hat die Gestalt eines Ellipsoides, dessen große Achse horizontal ist, d. h. parallel der Längsachse des Kopfes. Die Abplattung des Parietalauges hat eine Abnahme der Wölbung der äußern und innern Fläche der Linse und der Retina zur Folge. Die äußern Flächen dieser beiden Membranen sind nicht mehr konvex wie auf dem vorhergehenden Stadium, sondern fast eben, horizontal und einander parallel. Was die innern, die zentrale Höhlung begrenzenden Flächen anbetrifft, so sind sie weniger regelmäßig; die der Retina ist leicht gebuchtet; zunächst unter ihr liegt eine Pigmentschicht von ziemlich konstanter Dicke. Die innere Fläche der Linse zeigt eine etwas beträchtlichere Wölbung; ihre Konvexität ist gegen die Retina zugekehrt und füllt einen Teil der zentralen Region der Augenhöhle aus.

Die Linse nimmt ungefähr 2/3 der Dorsalseite des Parietalauges ein; sie ist annähernd plankonvex und ziemlich verlängert (Fig. 6 1). Ihr verdünnter peripherischer Rand setzt sich direkt in die Retina fort. Quer- und Längsschnitte zeigen übereinstimmend, daß keine Unterbrechung zwischen den beiden Membranen vorhanden ist. Die histologische Struktur der Linse weicht sehr wenig von derjenigen der Embryonen des Stadiums A ab. Man findet in ihr die nämlichen spindelförmigen, senkrecht zum Äquator der Augenkugel stehenden Kerne und überdies noch eine gewisse Anzahl mehr oder weniger kugliger Kerne. Alle diese Kerne haben ein körniges Aussehen und ein oder mehrere Kernkörperchen. Sie sind zahlreicher im zentralen Teil der Linse als an ihrer Peripherie, besonders stark angehäuft aber sind sie in der mittleren Region des erstern. Der äußern Fläche der Linse entlang sind sie sehr spärlich. Die Zellen der Linse sind auf diesem Stadium relativ weniger dicht gedrängt, sie erscheinen noch deutlicher faserförmig.

Obschon das Pigment fast ausschließlich der Retina angehört, so trifft man doch hie und da Pigmentkörnchen in den Zellen der Linse. Sie sind auf die im Zentrum der letztern liegenden Elemente beschränkt und treten nie in größerem Maße auf.

Auf dem Stadium A war die zentrale Höhle der Augenblase fast vollständig leer; die hyaline Substanz, welche vom Protoplasma der Linsenzellen herrührt, ragte nur wenig weit in das

Lumen der Augenblase vor. Beim Stadium B hat sich dies geändert; die Oberfläche der Höhle hat sich jetzt ausgedehnt, aber sie ist niedriger geworden. Sie ist ferner fast ganz ausgefüllt von der hyalinen Substanz, die sich mit Boraxkarmin nicht färbt, und deren Struktur identisch ist mit derjenigen der Substanz, welche die Höhlung des Basalteils der Epiphysis auszufüllen beginnt (Fig. 6 sh). Die durchsichtige, zwischen der Linse und der Retina lagernde Schicht hat sich aus den Vorragungen an der innern Oberfläche der Augenblase des vorhergehenden Stadiums entwickelt. Man trifft bisweilen in ihr Kerne an, welche entweder der Retina oder der Linse angehören. An der Peripherie der Augenhöhle erreicht diese hyaline Substanz ihre größte Mächtigkeit und ist auch hier am deutlichsten differenziert. Bei starker Vergrößerung zeigt sie sich in dieser Gegend als eine Schicht mehr oder weniger deutlicher, strahlenförmig angeordneter Stäbchen, welche auf Schnitten aussieht wie eine fächerförmige Faltung, deren Falten vom Zentrum gegen die Peripherie ausstrahlen. Diese Falten sind nicht sehr regelmäßig. Ihre äußeren Enden legen sich an die Retinamembran an. Diese Faltung des peripherischen Teiles der durchsichtigen Substanz läßt sich viel leichter auf Quer- als auf Längsschnitten beobachten. Übrigens ist sie nicht auf allen Schnitten durch das Parietalauge sichtbar; sie scheint vielmehr auf die Pole des Augenellipsoides beschränkt zu sein. — Die Retina hat ungefähr dieselbe Dicke wie die Linse. Sie bildet den Boden der Augenblase. ihrer Peripherie biegt sie plötzlich ein und verbindet sich mit der Linse (Fig. 6 r). Sie bildet also die unteren und seitlichen Wandungen der Augenkugel. Sie enthält zahlreiche Kerne, die zu mehr oder weniger geradlinigen horizontalen Serien angeordnet sind. Die Kerne sind im allgemeinen kuglig, einige sind auch spindelförmig, aber nie so langgestreckt wie in der Linse. Die Retinakerne haben noch auf diesem Stadium einen körnigen Inhalt und einen oder mehrere Kernkörperchen. Sie unterscheiden sich wenig voneinander und sind, wie schon gesagt, zu leicht gebuchteten horizontalen Serien angeordnet. Man kann bis vier solcher Schichten unterscheiden. Die erste verläuft der äußern Oberfläche der Retina entlang: sie ist regelmäßiger als die anderen, von denen sie ziemlich deutlich abgegrenzt ist. Sie entspricht der Schicht, die ich schon beim Stadium A beschrieben habe. Die vierte Schicht liegt an der innern Oberfläche der Retina und wird zum Teil durch die Pigmentablagerung verdeckt. Die beiden anderen liegen dazwischen, sie sind nicht geradlinig und entfernen sich voneinander oder nähern sich infolgedessen an verschiedenen Stellen. Eine der wichtigsten Veränderungen, welche sich in der Retina vollzogen haben, ist die Ablagerung der Pigmentsubstanz zu einer der innern Oberfläche dieser Membran entlang verlaufenden Schicht. Von dieser Schicht gehen hie und da kleine Züge ab, welche mehr oder weniger tief in die Retinawandung hineindringen.

Nach dem Gesagten hat sich, wenn wir von der Entwickelung der Pigmentsubstanz absehen, die Retina seit dem Stadium A nicht weiter differenziert. Sie ist stationär geblieben und hat sogar z. T. eine rückschreitende Entwickelung erfahren. Ihre Elemente sind zahlreicher, aber gleichartiger.

Außerdem existiert auf diesem Stadium jener Strang nicht mehr, welcher der vordern Fläche der Epiphysis entlang verläuft, in die Retina eindringt und wahrscheinlich einen rudimentären Augennerven darstellt. Das unpaare Auge ist, wie wir aus seinen embryologischen Charakteren schließen können, nicht dazu bestimmt, bei der erwachsenen Anguis eine aktive Rolle zu spielen, da ja die Retina in gewisser Hinsicht auf jüngeren Stadien mehr differenziert ist als auf älteren Stadien und da sie im Verlaufe der Entwickelung verhältnismäßig früh Eigenschaften erlangt, die sie bis zur vollständigen Ausbildung des Körpers mit geringfügigen Abänderungen beibehält. Mir scheint die Existenz eines einem rudimentären Augennerven vergleichbaren Faserstranges bei jungen Embryonen und das frühzeitige Verschwinden desselben zu beweisen, daß das unpaare Auge bei den Stammformen der Anguis unter den Sauriern Funktionen der Sinneswahrnehmung erfüllte. daß es aber seine frühere Bedeutung eingebüßt hat und im Verschwinden begriffen ist.

Das Parietalauge von Anguis fragilis ist wohl nicht beweglich gewesen; denn weder bei Embryonen noch bei Erwachsenen lassen sich irgendwelche mit ihm in Verbindung stehende Muskelfasern nachweisen. Es ist wahrscheinlich, daß dasselbe bei den Vorfahreu der Fall war. In dem Maße, als seine Leistungsfähigkeit abnahm, zog es sich in die Tiefe der Schädelwände zurück. Die oberflächliche Lage des Parietalauges läßt uns auch das Fehlen der besondern Muskulatur verständlich erscheinen, welche sich bei den paarigen Augen entwickelt.

Es hat unter den Licht- und Wärmeverhältnissen funktioniert, in welchen sich die Saurier und Amphibien zu Ende der Primärund während der Sekundärzeit befanden, und hat seine Nützlichkeit in dem Maße verloren, als diese Verhältnisse mit fortschreitender geologischer Entwickelung den heutigen ähnlicher wurden. Das Parietalauge hat sich rückgebildet, ist rudimentär geworden und hat sich nur bei denjenigen Gruppen erhalten, bei denen es in den frühern geologischen Epochen zur höchsten Entfaltung gelangt war.

Um meine Darstellung des Baues des embryonalen Parietalauges zu vervollständigen, will ich noch einige Worte über die Struktur dieses Organes beim erwachsenen Tier hinzufügen. Ich werde nicht ausführlich sein, da de Graaf es eingehend beschrieben und seine Struktur durch gute Abbildungen erläutert hat. Aber ich muß mich doch darüber äußern, weil die Ergebnisse, zu denen Spencer gelangt ist, nicht vollständig mit denen von de Graaf übereinstimmen. Ich glaubte deshalb die Beobachtungen dieser Forscher kontrollieren und mit den meinigen vergleichen zu müssen.

Das unpaare Auge der erwachsenen Anguis fragilis.

Das Parietalauge der erwachsenen Anguis ist in der dura mater eingeschlossen und liegt im Foramen parietale, das es nicht vollständig ausfüllt. Mit dem Basalteile der Epiphysis steht es nicht mehr, wie es beim Embryo der Fall war, in Zusammenhang. Es hat sich also die Trennung des unpaaren Auges von der Zirbeldrüse, welche schon auf dem Stadium B eingeleitet wurde, vollständig vollzogen. Ohne Kenntnis der Entwickelung könnte man also kaum vermuten, daß dieses Organ nur eine Differenzierung der Epiphysis ist. Die Augenblase ist nicht umfangreicher als beim Embryo, sie ist nur weniger plattgedrückt. Die histologische Struktur ist eher einfacher geworden.

DE GRAAF giebt an, daß die Linse vollständig von der Retina getrennt sei. Spencer bezweifelt die Richtigkeit dieser Angabe. Er sagt: "The eye, as far as could be told, agreed with all other forms examined in having the lens directly continuous with the posterior walls of the vesicle".) Diese Bemerkung Spencer's ist vollständig richtig. Wie schon hervorgehoben, existiert bei den beiden oben beschriebenen Entwickelungsstadien keine eigentliche Scheidelinie zwischen Retina und Linse. Auch beim erwachsenen Tiere habe ich keine solche Grenze beobachtet. Die Linse hebt sich auf Schnitten immer deutlich ab, da sie allseitig von der Ablagerung von Retinapigment umgeben ist. Aber die Grenze dieser

¹⁾ Quart. Journ. of Microscop. Sc. Oct. 1886, p. 205.

Ablagerung kann nicht als eine Scheidelinie betrachtet werden (Fig. 7). Auf dünnen Schnitten sieht man, daß die Linse sich unter der Pigmentschicht direkt in die Retina fortsetzt. Die Pigmentschicht ist viel stärker entwickelt als im Embryo; sie bedeckt etwa $^3/_4$ der Augenoberfläche und läßt nur die Linse frei.

Die Zellen, welche die Linse enthält, sind weniger zahlreich als auf den Embryonalstadien; sie sind dagegen im allgemeinen mehr langgestreckt und haben ein ausgesprochen faseriges Aussehen. Ihre Kerne stehen mit der Längsaxe fast immer senkrecht auf dem Äquator der Augenblase. Es giebt indessen Ausnahmen von dieser Regel, indem mehrere Kerne mehr oder weniger schief gerichtet sind. Diese finden sich hauptsächlich häufig in der mittleren Region der Kristalllinse (Fig. 7 und 81).

Die Einsicht in die histologische Struktur der Retina wird durch die Pigmentablagerungen, welche im Umfange der Augenblase das Aussehen strahlenförmig verlaufender Streifen haben, teilweise erschwert. Sie sind im zentralen Teile der Retina am reichlichsten und bilden eine Art Hervorragung, welche in die Augenhöhle vorspringt und sich an die innere Fläche der Linse anlegt (Fig. 8). Auf anderen Schnittserien ist die Pigmentablagerung so beträchtlich, daß sie die ganze Dicke der Retina durchsetzt. Die Retinaelemente sind weniger zahlreich und weniger gedrängt als auf dem Stadium B. Abgesehen vom Pigmentstoff, ist die Retina beim erwachsenen Tiere weniger hoch differenziert als beim Embryo. Sie besitzt nicht eine so komplizierte Struktur, wie DE GRAAF angiebt. Nach diesem Forscher würde eine innere, aus einer Reihe von Stäbchen bestehende Schicht und weiter nach außen cylindrische Zellen vorhanden sein, welche mit einem Ende auf der Pigmentschicht aufliegen. Spencer glaubt, daß diese innere Schicht weiter nichts ist als geronnene in der Zirbelblase enthaltene Flüssigkeit, die im Momente des Sterbens gebildet wird. Diese geronnene Flüssigkeit würde sich an die innere Fläche der Retina anlegen. aber keine Zusammensetzung aus cylindrischen Zellen und Stäbchen, wie DE GRAAF behauptet, zeigen.

Bei der Beschreibung des Stadium B habe ich gezeigt, daß die zentrale Höhle der Augenblase von einer hyalinen Substanz erfüllt ist, welche ein Produkt des Protoplasmas der Zellen der Retina und der Linse ist, und ich habe auch gezeigt, daß diese selbe Substanz zum Teil die primitive Höhle des Basalteils der Epiphysis erfüllt. Wir finden dieselbe im Auge des erwachsenen Tieres mit denselben Eigenschaften wieder. Im Umfange der Augenhöhle ist

sie am dicksten und am deutlichsten differenziert. Sie bildet in dieser Region wie beim Stadium B eine aus mehr oder weniger deutlichen Stäbchen bestehende Schicht, welche auf Schnitten wie fächerförmig gefaltet aussieht. Die stäbchenartigen Gebilde strahlen vom Zentrum gegen die Peripherie aus und legen sich mit ihren äußeren Enden an die Pigmentschicht an (Fig. 7 und 8th). Diese Stäbchen sind nicht sehr regelmäßig, aber sie finden sich konstant sowohl beim erwachsenen Tier als beim Embryo. Sie sind es wahrscheinlich, welche zu dem Irrtum DE GRAAF'S Veranlassung gegeben haben und welche ihn verleiteten, eine Stäbchenschicht und eine Schicht cylindrischer Zellen in der Retina anzunehmen. Nach meinen Beobachtungen besitzt also DE GRAAF's innere Retinaschicht keinen zelligen Bau; sie ist aber auch nicht geronnene Flüssigkeit, denn sie findet sich schon bei jungen Embryonen und zeigt auf allen Schnittserien, die ich untersucht habe, bestimmte und konstante Eigenschaften. Bei jungen Embryonen ist sie wenig entwickelt; mit fortschreitender Entwicklung nimmt sie zu und erfüllt schließlich die Augenhöhle fast vollständig. So finden wir sie beim erwachsenen Tiere. Die hvaline Substanz, aus welcher diese vermeintliche innere Retinaschicht besteht, ist, wie ich schon dargelegt habe, ein Produkt des Protoplasmas der Retina- und Linsenzellen.

Das Parietalauge des erwachsenen Tieres unterscheidet sich von demjenigen des Embryo vornehmlich durch die starke Entwicklung der Pigmentablagerung. Auf dem Stadium A sind die Pigmentkörnchen spärlich. Auf dem Stadium B bilden sie eine die Augenhöhle begrenzende Schicht. Beim erwachsenen Tier verbreiten sie sich bisweilen in der Retina in ihrer ganzen Dicke. Auf einigen Schnitten sind die Pigmentkörnchen zu kugligen Massen vereinigt, die vornehmlich im Zentrum der Retina angehäuft sind. Eine solche Entwicklung von Pigment im Parietalauge, das unter der Haut verborgen liegt und das wahrscheinlich ganz funktionslos ist, erscheint ziemlich seltsam und um so mehr, als das Auge offenbar, wie Ontogenie und Phylogenie übereinstimmend lehren, rückgebildet ist.

II.

Lacerta agilis.

Die Embryonen von Lacerta, welche ich zu untersuchen Gelegenheit hatte, gehören größtenteils zu früheren Entwicklungs-

stadien als die von Anguis. Ich werde sie nicht alle beschreiben, sondern mich mit der Schilderung derjenigen begnügen, welche die bisher gelieferte Entwicklungsgeschichte des Parietalauges zu ergänzen geeignet sind. Die 3 mm langen Embryonen eignen sich sehr gut für das Studium der ersten Entstehung des unpaaren Auges. Dasselbe liegt in der Medianlinie der Rückseite der Konfregion. Da das Zwischenhirn noch nicht gebildet ist und die mittlere Gehirnblase die Spitze des Kopfes einnimmt, so erscheint das Auge auf diesen jungen Stadien weiter nach vorn gelagert als bei älteren Embryonen. Es liegt ungefähr in der halben Entfernung der Spitze der Kopfregion vom Nasenende derselben. Von der Decke der vorderen Gehirnblase ragt eine Erweiterung gegen die Rückenfläche zu vor und legt sich an die Ektodermschicht an. Gegen ihren mittleren Teil zu verengert sich diese Erweiterung und teilt sich so in zwei kleine Bläschen, die miteinander in Kommunikation stehen und sich gemeinschaftlich in die Gehirnhöhle öffnen (Fig. 9). Von diesen beiden noch unvollkommen entwickelten Bläschen stellt das eine, das vordere, das zukünftige Parietalauge, das andere, hintere die Epiphysis dar.

Da die Erweiterung, aus der durch Einschnürung das unpaare Auge und die Zirbeldrüse hervorgehen, nur eine Ausstülpung einer Gehirnblase ist, so wird sie auch die histologischen Charaktere derselben besitzen. Wir werden in ihr die gleichen mit körnigem Protoplasma versehenen Medullarzellen mit bald körnigem, bald homogenem Kerne antreffen. Auf diesem Stadium sind die Augenblase und die Epiphysisblase einander gleich. Auch die dorsalen und ventralen Wände der Augenblase, welche später zur Linse respektive zur Retina werden, unterscheiden sich noch nicht von einander (Fig. 9). Sie sind gleich dick und zeigen dieselbe Struktur. Übrigens ist bei diesen sehr jungen Embryonen die ventrale Wand noch nicht vollständig, da die Augenblase immer noch mit der Gehirnhöhle kommuniziert. Die Gehirnausstülpung, aus der das Parietalauge und die Epiphysis hervorgehen, hat die Form eines Ellipsoides, dessen Längsaxe horizontal, d. h. der dorsalen Fläche der Kopfregion parallel liegt. Die Einschnürung, welche sie in die beiden sekundären Bläschen teilt, steht senkrecht auf dieser Längsaxe. Auf Längsschnitten erscheint die Ausstülpung herzförmig, mit der Spitze der Hirndecke zu gerichtet, mit der Basis dem Ektoderm anliegend. Der distale und der basale Teil der Epiphysis liegen also wenigstens auf diesem Stadium nicht übereinander, sondern nebeneinander, der distale vorn, der basale hinten. Bei 4 mm langen Embryonen sind die beiden Bläschen deutlicher voneinander unterschieden. Die mittlere Einschnürung hat sich stärker entwickelt und ist zu einer vertikalen Scheidewand geworden, die aus zwei aneinanderliegenden Lamellen besteht. Gleichzeitig verlängert sich die ventrale Wand der Augenblase, welche sich früher direkt in die Gehirnwand fortsetzte, nach hinten, erreicht die vertikale Scheidewand und schnürt so das distale Bläschen sowohl von der Epiphysis als vom Gehirn vollständig ab (Fig. 10). Die gegenseitige Lage der beiden Bläschen bleibt dieselbe wie auf dem vorhergehenden Stadium, das Auge ist vorn, die Epiphysis hinten; diese letztere allein kommuniziert noch mit der Gehirnhöhle.

Auf diesem Stadium ragen die beiden Bläschen auf der Rückseite der Kopfregion noch stärker hervor. Sie liegen dicht unter dem Ektoderm, das sie leicht emporheben. Das Parietalauge hat sich etwas birnförmig verlängert. Es ist voluminöser als die Epiphysis und überdies weiter entwickelt als diese letztere, denn seine dorsale Wandung fängt an, sich zu einer Linse zu gestalten, welche in ihrer Mitte angeschwollen, an ihrer Peripherie, da, wo sie sich an die Retina anheftet, verdünnt ist. Sie ragt deshalb schon in die Augenhöhle vor (Fig. 101). Die Zellen der Linse haben die Charaktere der Medullazellen beibehalten, fangen indessen an faserförmig zu werden. Ihre Kerne liegen im verdickten Teile der Linse dicht gedrängt, an der Peripherie aber sind sie spärlicher und sind auf die äußeren Partien der Linse beschräukt.

Die ventrale Wand der Augenblase, diejenige, welche zur Retina wird, zeigt auf diesem Stadium nicht so bestimmte Charaktere wie die Linse. Histologisch unterscheidet sie sich nicht von der Retina der 3 mm langen Embryonen; sie ist nur ausgedehnter als bei diesen letzteren. Sie besteht aus den gleichen Medullazellen mit mehr oder weniger kugligen Kernen, von denen jeder ein oder mehrere Kernkörperchen besitzt. Die hyaline Substanz bildet an der ganzen Oberfläche der Augenhöhle eine in diese vorspringende Zähnelung, welche auf Längsschnitten leicht zu beobachten ist. Am hinteren Rande des Auges, der vertikalen Scheidewand entlang, welche dieses Organ vom Basalteile der Epiphysis trennt, ist die hyaline Substanz am dicksten und ragt weiter in die Augenhöhle vor.

Auf einem weiteren Entwickelungsstadium von 6 mm Länge sind die Epiphysis und das unpaare Auge vollständig voneinander getrennt. Die mittlere vertikale Scheidewand hat sich mit der ventralen Wand der primitiven Ausstülpung verlötet. Aber die beiden Blasen bleiben noch teilweise in Berührung miteinander, indem der hintere Rand des Auges sich an die Vorderwand der Zirbeldrüse anlegt (Fig. 11 und 12).

Die gegenseitige Lage der beiden Organe ist nicht mehr dieselbe wie auf dem vorhergehenden Stadium. Das Auge bleibt vorn, aber es kommt dorsalwärts von der Epiphysis zu liegen. Das Auge allein bleibt mit dem Ektoderm in Berührung. Seine Gestalt ist etwas verändert, sie ist eiförmig. Der stumpfe Pol grenzt an das Ektoderm an, der spitze ist gegen das Gehirn zu gerichtet. Die Längsaxe des Auges ist also nicht mehr horizontal wie früher, sondern vertikal. Die Retina erscheint auf diesem Stadium schon stark gewölbt. Diese Veränderung in der Gestalt der Augenblase hat eine Abnahme der Ausdehnung der Linse zur Folge. Diese ist klein, wenig von der Retina unterschieden und in ihrer Mitte nicht angeschwollen. Ihre Zellen sind mehr spindelförmig als in der Retina, sie liegen vertikal und dicht gegeneinander gedrängt.

Die Retina ist dickwandig, sie hat die Gestalt eines wenig aufgetriebenen Bechers, dessen verengte Öffnung durch die Linse verschlossen ist. Ihr hinterer Rand ruht auf der Epiphysis. Die Kerne der Retinaelemente sind kugliger als die der Linse. Die Zellen selbst sind weniger faserförmig als die Zellen der Linse. Die Kerne sind besonders zahlreich unter der äußeren Fläche und in der mittleren Region der Retina (Fig. $13\,r$). Sie bilden eine Art unregelmäßig strahlenförmiger Streifen, welche die Retinawand durchsetzen. — Die zentrale Höhle des Auges ist ziemlich geräumig; die hyaline Substanz setzt sich in sie hinein fort und erfüllt sie teilweise, besonders in der Gegend, wo die Konkavität der Retina am größten ist.

Die Epiphysis hat mit der Entwickelung des Parietalauges gleichen Schritt gehalten. Sie hat sich vertikal in die Länge gestreckt und die Gestalt eines Kegels gewonnen, dessen Basis teilweise auf der Augenblase ruht, dessen Spitze aber sich an das Gehirn anlehnt. Die zentrale Höhle hat sich ein wenig verengt und steht nicht mehr mit der Hirnhöhle in Verbindung.

Auf einem weiteren Stadium (Embryo von 10 mm Länge) ist das Auge immer noch eiförmig, mit der Längsaxe senkrecht gestellt, es ist aber breiter geworden. Die Linse hat sich besser von der Retina differenziert; sie ist in ihrer Mitte angeschwollen und springt hier in die Augenhöhle vor. Sie ist im Vergleich zur Ausdehnung der Retina noch klein, ihre Elemente sind noch mehr

faserförmig verlängert (Fig. 14l). Die Retina nimmt ungefähr $^4/_5$ der Oberfläche der Augenblase ein. Sie ist immer noch stark gewölbt und die konvexe Seite ist gegen das Gehirn zu gerichtet. Auf der höchsten Stelle der Wölbung ist ihre Wand am dicksten. Ihre Elemente besitzen einen mehr oder weniger kugligen, bisweilen spindelförmigen Kern, der zahlreiche Körnchen und ein oder mehrere Kernkörperchen enthält, wie auf den vorhergehenden Stadien. Die Augenhöhle hat an Ausdehnung gewonnen, ist aber niedriger geworden. Sie ist umgrenzt von der verschieden dicken hyalinen Substanz.

Auf dem letzten Stadium von Lacerta, welches ich nun noch beschreiben will (Länge des Embryo 28 mm) hat sich der Kopf gestreckt, und die mittlere Gehirnblase liegt in seinem hinteren Teile, nicht mehr an seinem Scheitel. Die Kiemenspalten sind nicht mehr sichtbar. Die Haut ist mit kleinen Schuppen bedeckt. Der Körper hat sich beträchtlich verlängert, und der vorher eingerollte Schwanz hat sich aufgerollt. Der Kopf hat sich verbreitert, ist aber noch nicht von Hautplatten bedeckt. Die in der Kopfregion aufgetretenen Modifikationen haben eine Veränderung der relativen Lage des Parietalauges herbeigeführt. Da das Vorderhirn sich beträchtlich entwickelt hat und da das Mittelhirn gegen die Occipitalgegend verschoben ist, so nimmt jetzt das Zwischenhirn die Lage ein, welche das Mittelhirn auf den früheren Stadien innehatte, und das Auge erscheint infolgedessen nach hinten verlagert.

Das unpaare Auge liegt also auf diesem Stadium auf dem Scheitel der Kopfregion; es ist umfangreicher, zugleich aber relativ niedriger geworden. Sein Längsdurchmesser liegt jetzt wieder parallel der Rückenfläche des Kopfes. Die Wölbung der Retina ist weniger stark als vorher, und die dem Gehirn zugewandte Konvexität hat sich so ziemlich verstrichen. Die Linse hingegen ist umfangreicher und nimmt fast die ganze Rückenfläche des Parietalauges ein. Sie ist in der Mitte angeschwollen und ihre innere Oberfläche ragt in die Augenhöhle vor, welche sie zum Teil ausfüllt. Ihre äußere Oberfläche ist leicht konkav und vom Ektoderm durch eine Mesodermschicht getrennt.

Die Linse setzt sich auf diesem Stadium wie auf den vorhergehenden direkt in die Retina fort. Es läßt sich keine Grenzlinie zwischen beiden beobachten, nur ist die Stelle, wo die Linse sich mit der Retina verbindet, durch eine leichte Einschnürung angedeutet, welche vornehmlich an der Innenfläche sichtbar ist. Die

Zellen der Linse sind noch mehr faserförmig als bei den jüngeren Embryonen (Fig. 151). Die Kerne sind senkrecht auf den Äquator der Augenblase angeordnet, doch verlaufen sie nicht alle in einer Richtung. Auf Längsschnitten z. B. scheinen sie auf zwei Gruppen verteilt zu sein. Die Zellen einer jeden dieser beiden Gruppen haben dieselbe Richtung. Die beiden Richtungen der beiden Gruppen sind symmetrisch mit Rücksicht auf eine Axe, welche durch das Zentrum der Linse gehen würde, und wenn man sie nach außen verlängert denkt, so würden sie sich mit der verlängerten Linsenaxe schneiden. Die Kerne der Zellen des verdickten Teils der Linse liegen nicht schief, sondern senkrecht, parallel zur kurzen Axe der Linse.

Die Retina ist nicht überall gleich dick — sie ist dicker an ihrem hinteren und unteren Rande, der noch mit dem Basalteile der Epiphysis in Verbindung steht (Fig. 16r). Es ist noch fast kein Pigment in der Retina abgelagert, jedenfalls weniger als bei den Embryonen von Anguis fragilis vom Stadium A. Die Zellen der Retina zeigen kuglige oder elliptische Kerne, deren Umrisse nicht sehr regelmäßig sind und die noch immer die Kernkörperchen und den körnigen Inhalt besitzen. Sie sind zahlreich, nicht zu deutlichen Schichten, sondern eher zu strahlenförmig verlaufenden Reihen angeordnet. Man beobachtet indessen der äußeren Fläche der Retina entlang eine Lage von Kernen, welche sich von den übrigen Kerngruppen ziemlich deutlich abgrenzt und welche jener Schicht entspricht, die ich bei den Stadien A und B von Anguis beschrieben habe. Die hyaline Substanz tapeziert und füllt die Höhle der Augenblase teilweise aus.

Die Epiphysis hat dieselbe Gestalt wie auf dem vorhergehenden Stadium, aber sie hat sich verlängert und verbreitert (Fig. 17 ep). Sie entspringt aus dem Zwischenhirn, welches zwischen der vorderen und der mittleren Gehirnblase eingekeilt ist. An der Stelle, wo sie sich mit dem Gehirn verbindet, ist die Wand des letzteren verdickt und die Schicht weißer Marksubstanz mächtig entwickelt. Die Epiphysis richtet sich schief nach vorn und oben, um am unteren und hinteren Augenrande zu endigen. Sie zeigt dieselbe histologische Struktur wie bei den jüngeren Embryonen. Ich habe umsonst auf diesem Stadium nach einem rudimentären Augennerven gesucht, wie er bei den Embryonen von Anguis vom Stadium A vorkommt. Freilich ist das Auge bei Lacertaembryonen von 28 mm absolut weniger umfangreich und weniger entwickelt als bei einem ungefähr gleich langen Anguisembryo. Es ist also

möglich, daß dieser rudimentäre Nerv später auftritt. Leider habe ich diese Frage nicht entscheiden können, da ich mir keine älteren Embryonen verschaffen konnte. Bei der erwachsenen Lacerta liegt das Parietalauge in der dorsalen Medianlinie des Kopfes nahe der Occipitalregion. Man erkennt es leicht an dem Vorhandensein eines weißlichen Fleckes auf der Hautplatte dieser Region. Es liegt im Foramen parietale eingebettet und ist ziemlich schwer zu isolieren. Es liegt der Dura mater an und ragt über sie hervor. Im wesentlichen zeigt es dieselben Charaktere wie das unpaare Auge der erwachsenen Anguis und unterscheidet sich von diesem nur durch die geringere Entwickelung der Pigmentablagerung. Die Linse setzt sich wie auf dem vorhergehenden Stadium kontinuierlich in die Retina fort. Auf der inneren Fläche der Augenblase ist die Verbindungsstelle dieser beiden Membranen durch eine ziemlich tiefe Einschnürung angedeutet. Die ausgesprochen faserförmigen Zellen der Linse besitzen immer noch einen körnigen, spindelförmigen Kern.

Die Retina ist beim erwachsenen Tiere relativ weniger dick als beim Embryo. Die innere Oberfläche wird von einer Pigmentschicht austapeziert, die weniger stark entwickelt ist als bei Anguis. Die Retinaelemente scheinen spärlicher zu sein als bei den Embryonen. Wegen der Ablagerung von Pigmentkörnchen läßt sich ihre Struktur nur auf sehr dünnen Schnitten erkennen. Die meisten Kerne haben ihr körniges Aussehen und ihren Kern eingebüßt und das Aussehen von in der Retinamembran zerstreuten Körperchen angenommen. Sie sind nicht zu Schichten angeordnet, sondern finden sich in der Mitte sowohl, als an der inneren und äußeren Oberfläche der Retina.

Die Epiphysis liegt bei der erwachsenen Lacerta agilis hinter dem Parietalauge der Occipitalregion mehr genähert. Sie lehnt sich an die Hirnwand an und entsendet einen kleinen Strang in der Richtung gegen das Auge zu. Der Verlauf dieses Stranges ist sehr schwer zu verfolgen, derselbe scheint an der Augenblase selbst zu endigen. Er ist sehr zart und enthält Zellen, welche mit denen der embryonalen Zirbeldrüse übereinstimmen. Die zentrale Höhle des Auges ist teilweise von einer hyalinen Substanz erfüllt, die vom Protoplasma der Zellen der Retina und der Linse herrührt und, ähnlich wie bei Anguis, strahlenförmig angeordnete, stäbchenähnliche Gebilde zeigt, die jedoch weniger deutlich sind als bei Anguis.

III.

Zusammenfassung und Schlussfolgerungen.

Nach den vorstehenden Beobachtungen steht es ganz außer allem Zweifel, daß das Parietalauge eine einfache Differenzierung der Zirbeldrüse darstellt. Wie wir gesehen haben, teilt sich das Divertikel, welches der primitiven Epiphysis entspricht, bei Lacerta agilis frühzeitig in eine vordere und eine hintere Blase. Diese beiden Blasen, deren vordere das zukünftige Auge, die hintere die eigentliche Zirbeldrüse darstellt, liegen nebeneinander. weiteren Verlaufe der Embryonalentwickelung entfernt sich das Auge immer mehr vom Gehirn und kommt auf die Rückseite der Epiphysis zu liegen. In dem Maße, als sich der Embryo dem erwachsenen Zustande nähert, entfernt sich die Zirbel infolge des Wachstums verschiedener Gehirnregionen vom unpaaren Auge, bleibt aber mit ihm durch einen zelligen Strang in Verbindung. Bei Lacerta scheint sich dieser Strang beim erwachsenen Tiere zu erhalten, bei Anguis aber atrophiert er und endigt in kurzer Entfernung vom Auge.

Sehr auffallend bei der Ontogenie des unpaaren Auges ist seine frühzeitige Entwickelung mit Hinsicht auf die Epiphysis. Wie man z. B. aus Fig. 10 ersehen kann, lassen sich die Eigentümlichkeiten des Auges schon deutlich erkennen, wenn die Zirbeldrüse noch ganz unentwickelt ist. Die Differenzierung der Wandungen der Augenblase in Linse und Retina erfolgt ferner bald nach dem ersten Auftreten des Auges, und die Veränderungen, welche diese beiden Membranen im weiteren Verlaufe der Entwickelung erleiden, sind relativ unbedeutend. Bei 4 mm langen Embryonen (Fig. 101) sind die Zellkerne der Linse schon verlängert, spindelförmig und stehen mehr oder weniger senkrecht auf der Längsaxe der Linse. Diese Eigenschaften behalten sie auch später bei, nur daß sie noch mehr faserförmig werden, wenn sich der Embryo dem erwachsenen Zustande nähert. Die meisten von ihnen behalten während der ganzen Entwickelung ihren körnigen Inhalt und ihre Kernkörperchen bei. Die Retinazellen sind anfänglich identisch mit den Zellen der Gehirnwandungen und weichen auch später nur wenig von ihnen ab, jedenfalls viel weniger als die Zellen der Linse. Bei den einen bleiben die Kerne kuglig, bei anderen werden sie elliptisch. Die Schichten, zu denen sie angeordnet sind, sind nicht sehr regelmäßig; auf gewissen Stadien kann man deren bis vier zählen (Fig. 6 r). Von diesen ist die an der äußeren Oberfläche der Retina liegende am deutlichsten abgegrenzt (Fig. 1, 4, 6, 15, c, e, r). Sogar auf dem Stadium B von Anguis, auf welchem das Parietalauge schon eine ziemlich dicke Pigmentschicht besitzt, haben sich die Eigenschaften der Retinaelemente nicht verändert. Ihre Kerne besitzen immer noch den körnigen Inhalt nebst den Kernkörperchen und haben eine kuglige oder elliptische Gestalt. Beim erwachsenen Tiere sind die Zellen weniger deutlich abgegrenzt und scheinen zum Teil ihre histologische Individualität eingebüßt zu haben. Ihre Kerne sind nicht mehr so körnig, ihre Kernkörperchen verschwunden. Die Kerne nehmen das Aussehen unregelmäßig gestalteter Körperchen an, die in der Retina zu unregelmäßigen Schichten angeordnet liegen.

Wenn wir diese Resultate mit der Beschreibung vergleichen, welche W. B. Spencer vom Parietalauge der Hatteria punctata gegeben hat, so fallen uns beträchtliche Abweichungen auf, besonders was die histologische Struktur der Retina anbetrifft. Spencer findet in dieser Membran eine gewisse Anzahl von Schichten, nämlich eine innere Schicht von Stäbchen, die von einer reichlichen Pigmentablagerung umhüllt sind; eine zwei- oder dreifache Schicht von Kernen, welche einerseits mit den Stäbchen, anderseits mit den äußeren Schichten und mit den Fasern des Augennerven in Verbindung stehen; eine sich sehr wenig färbende Schicht, in welcher zahlreiche kleine Pigmentkörnchen zerstreut liegen: die Molekularschicht; endlich zu äußerst Reihen von kugligen oder konischen, kernhaltigen oder kernlosen Zellen.

Bei der erwachsenen Anguis und Lacerta ist die histologische Struktur, wie wir gesehen haben, viel einfacher. Auch beim embryonalen Parietalauge dieser Saurier, welches doch in mancher Beziehung höher differenziert ist als das erwachsene, habe ich nie eine so komplizierte Anordnung zu Schichten gesehen. Ich habe gezeigt, daß die Wandungen der Augenblase bei jungen Entwickelungsstadien von Lacerta aus denselben Zellen wie die Wandungen des Medullarrohres bestehen. Während aber die Zellen der Linse bald faserförmig werden, behalten diejenigen der Retina bis zum erwachsenen Zustande mehr ihre ursprünglichen Charaktere bei. An der Innenfläche der Retina sind die Zellen undeutlich wegen der Pigmentablagerungen, die zu strahligen Zügen angeordnet sind. Aber diese letzteren sind länger und breiter als die stäbchenartigen Bildungen, die von der hyalinen Substanz gebildet werden. —

Die Kerne der Retinazellen sind beim erwachsenen Tiere nicht so deutlich zu bestimmten Schichten angeordnet wie beim Embryo (Fig. 6r): sie sind besonders zahlreich im Zentrum der Retina, da wo die Pigmentablagerung am reichlichsten ist. Nur die unter der äußeren Oberfläche der Retina liegende Schicht von Kernen ist auf allen Entwickelungsstadien deutlich abgegrenzt, ihre Kerne sind im allgemeinen länglich und mehr oder weniger schief gelagert. Da diese Schicht von Kernen von den darunter liegenden Schichten etwas getrennt ist, so tritt das körnige Protoplasma der Retinazellen an dieser Stelle besser hervor und repräsentiert die molekulare Schicht von DE GRAAF und SPENCER. Alles in allem beweisen die histologischen Charaktere des Parietalauges von Anguis und Lacerta, die beträchtliche Ablagerung von Pigment, das Fehlen eines Augennerven zur Genüge die rückschreitende Entwickelung dieses Organs und den Verlust seiner ursprünglichen funktionellen Thätigkeit. Anderseits zeigt die im Vergleich mit der Epiphysis frühzeitige Differenzierung der Augenblase, daß dieses Organ früher bei den Reptilien eine wichtige Rolle gespielt haben muß. Wenn es nun aber auch schon recht frühzeitig in der Entwickelung eine gewisse Differenzierung zeigt, so bleibt es dagegen stationär und erleidet, abgesehen von einer geringen Vergrößerung seines Umfanges und abgesehen vom Auftreten des Pigmentes, nur sehr unbedeutende Veränderungen. Zeigen diese Thatsachen nicht, daß das Parietalauge, wenigstens bei Anguis und Lacerta, als ein rudimentäres Organ betrachtet werden muß? Es erscheint also die Ansicht Spencer's, welcher, gestützt auf paläontologische und anatomische Thatsachen, das Parietalauge als ein vortertiäres Organ betrachtet, auch durch die Entwickelungsgeschichte bestätigt.

Spencer versichert, daß der Zellstrang, welcher die Augenblase mit der Epiphysis verbindet, Elemente enthält, welche große Ähnlichkeit mit denen der embryonalen Nerven der paarigen Augen haben. Sie sind im Begriffe, sich in die Länge zu strecken und in Fasern zu verwandeln. Spencer fügt hinzu, daß der Nerv des Parietalauges sehr wahrscheinlich nichts anderes ist als der umgewandelte, ursprünglich hohle Zellstrang, welcher den distalen Teil der Epiphysis mit dem basalen verbindet.

Ich bin beim Studium der Entwickelungsgeschichte des Parietalauges von Anguis zu etwas abweichenden Ergebnissen gelangt und ich zweifle daran, daß der Nerv einfach durch Differenzierung der Zellen des Epiphysisstranges in Fasern entsteht. Auf dem

Stadium B z. B. reicht dieser Fortsatz bis zur Augenblase, indem er immer dünner wird. Sein proximaler Teil ist noch hohl, aber sein Lumen ist von der hyalinen Substanz erfüllt, während der distale Teil keinen zentralen Kanal mehr besitzt. Auf Quer- und Längsschnitten läßt sich konstatieren, daß die Kerne des Fortsatzes ihren ursprünglichen Charakter beibehalten haben. Sie sind kuglig oder mehr oder weniger elliptisch, besitzen einen körnigen Inhalt und Kernkörperchen. Sie sind in nichts verschieden von denjenigen, welche in den Wandungen der eigentlichen Epiphysis vorkommen. Außerdem endigt der Epiphysisstrang bei den Embryonen von Anguis nicht am zentralen Teile der Retina, sondern an deren hinterem oder Occipital-Rande, welches eine ganz ungünstige Lage gewesen wäre, wenn er je als Nervus opticus funktioniert hätte (Fig. 5 p. ep). Wenn der Nerv des Parietalauges wirklich der Epiphysisfortsatz ist, so müßten wir während seiner ontogenetischen Entwickelung noch Spuren seiner ursprünglichen Funktion, wir müßten histologische Differenzierungen bei ihm antreffen, welche irgend eine Beziehung zur ursprünglichen Funktion haben. Das ist aber, wenigstens bei Anguis, nicht der Fall.

Gewisse beim Stadium A beobachtete Thatsachen sprechen ferner noch zu Gunsten meiner Ansicht. Bei der Beschreibung dieses Stadiums habe ich auf einen Strang aufmerksam gemacht, der vom vordern und obern Rande der Epiphysis abgeht und nach kurzem Verlaufe in die untere Seite der Retina eintritt. Wie Fig. 4 zeigt, entspringt dieser Strang nicht an der Spitze der Zirbeldrüse, welche direkt dem Occipitalrande der Augenblase anliegt. Er entfernt sich von der Zirbeldrüse und richtet sich schief nach vorn und oben, um in die Retina einzudringen. Die Beziehungen dieses Stranges zum Parietalauge lassen vermuten, daß er den rudimentären Opticus desselben darstellt. Da das Parietalauge bei Anguis einer rückschreitenden Entwickelung verfallen ist, so tritt sein Nerv nur auf gewissen Entwickelungsstadien vorübergehend auf, um nachher zu verschwinden. Auf dem Stadium B, das freilich ziemlich viel älter ist als das Stadium A, ist er nicht mehr vorhanden. Der Ursprung dieses rudimentären Augennerven ist wegen seiner großen Zartheit sehr schwer zu verfolgen. Längsschnitten habe ich seinen Verlauf dem vordern Rande der Epiphysis entlang eine Strecke weit verfolgen können; er wird dünn, legt sich an die Wand der Epiphysis an, und dann verliert man ihn aus den Augen. Ich glaube, daß der Strang nicht aus der Zirbeldrüse selbst, sondern aus einer kleinen Ansammlung von weißer Fasersubstanz entspringt, welche an ihrer Basis liegt, da wo sie sich an das Gehirn ansetzt.

Wie wir gesehen haben, teilt sich die primäre Zirbelausstülpung gleich nach ihrem Entstehen in zwei sekundäre Blasen (Fig. 9). Ich habe durch Untersuchung noch jüngerer Stadien festzustellen versucht, auf welchem Embryonalstadium diese Ausstülpung zuerst auftritt. Zum ersten Male habe ich sie bei 2 mm langen Embryonen angetroffen. Sie erscheint hier als eine ganz kleine Knospe der vordern Gehirnblase, liegt in der dorsalen Medianlinie der Kopfregion im Vergleich zu den spätern Stadien ziemlich weit vorn. Die Knospe beginnt sich auszuhöhlen; sie ist einfach, ragt über das Gehirn hervor und grenzt beinahe an die Ektodermschicht an. Es ist interessant, die Zeit des ersten Auftretens der Zirbelausstülpung zu vergleichen mit der Zeit des ersten Auftretens der primitiven Augenblasen bei den paarigen Augen. Lacerta zeigen sich die Anlagen dieser letztern schon vor dem vollständigen Verschluß des Medullarrohres der Kopfregion, was bei der Epiphysis nicht der Fall ist. Zur Zeit, wo die Zirbelausstülpung sich zu bilden beginnt, sind die paarigen Augen schon ziemlich weit entwickelt; die primären Augenblasen haben sich in die sekundären umgewandelt, und die Linse hat sich schon vom Ektoderm abgeschnürt. Sie ist ziemlich groß, erfüllt fast die ganze Augenblase und besitzt eine deutliche zentrale Höhle. wo die Zirbelausstülpung sich in zwei sekundäre Blasen teilt und wo sich das unpaare Auge bildet, was bei 3 mm langen Embryonen geschieht, sind die paarigen Augen schon ziemlich hoch differenziert. Nach diesen Thatsachen würde es scheinen, daß diese letztern ursprünglichere, phylogenetisch ältere Sinnesorgane darstellen als das Parietalauge; denn erstens entwickeln sie sich früher in der Ontogenie, und zweitens ist ihre Entwickelung - von einigen unbedeutenden Abweichungen abgesehen — bei allen cranioten Wirbeltieren dieselbe. Diese Thatsachen zeigen, daß die paarigen Augen mit ihren wichtigsten Bestandteilen in der phylogenetischen Entwickelung der Wirbeltiere sehr frühzeitig zur Ausbildung gelangten.

Welches ist die Bedeutung des Parietalauges in der Ökonomie der Wirbeltiere? Kommt dasselbe ursprünglich allen Wirbeltieren zu, oder ist es nur das Resultat einer sekundären Anpassung der Epiphysis an Sehfunktionen, einer Anpassung, die sich nur bei gewissen Abteilungen der Wirbeltiere vollzogen hat? Dieses letztere scheint mir nach den Thatsachen der Ontogenie das Wahrscheinlichere zu sein. Überall bei den Fischen, Amphibien, Reptilien, Vögeln und Säugetieren findet sich die Epiphysis als ein Diverticulum des Zwischenhirns. Dieses Diverticulum kann einfach bleiben, gewöhnlich aber schwillt sein distales Ende an und in gewissen Fällen setzt es sich mit der Schädelwand in Verbindung und dringt in sie ein. Eine ähnliche Anordnung finden wir z. B. bei Acanthias. Aber die Thatsache allein, daß das distale Ende der Epiphysis sich mehr oder weniger erweitert, genügt nicht, um zu beweisen, daß diese ein degeneriertes Sinnesorgan darstellt. Wenn der distale Teil wirklich früher einmal Sehfunktionen erfüllt hat, so müßten wir während der Ontogenie irgendwelche Eigentümlichkeiten auffinden, welche an diese verlorene Funktion erinnerten. Die bis jetzt bekannten Thatsachen scheinen aber eher gegen als für eine solche Funktion zu sprechen. Die Untersuchung der Zirbeldrüse bei den Elasmobranchiern, die eine ursprünglichere Gruppe sind als die Saurier, liefert sehr wichtige Fingerzeige. Bei Acanthias tritt sie als eine Ausstülpung auf, welche sich ziemlich verlängert und an ihrem distalen Ende, welches sich in die knorpelige Schädelwand einlagert, etwas anschwillt. Bei dieser Form ist die Zirbel aber wohl entwickelt und zeigt ganz ähnliche Beziehungen zum Schädel wie das Parietalauge der Saurier. Dessenungeachtet zeigt die Epiphysis während ihrer embryonalen Entwickelung durchaus nichts. was an das Parietalauge von Anguis und Lacerta erinnern würde. Vorerst sondern sich bei Acanthias der distale und der basale Teil der Epiphysis so, daß beide Teile übereinander liegen, während sie bei den erwähnten Reptilien wenigstens anfangs nebeneinander liegen. Bei Acanthias liegt die distale Anschwellung in der Verlängerung der Zirbeldrüse (Fig. 19), mit deren Höhle sie in weiter Kommunikation steht. Die histologische Struktur beider Teile ist die nämliche; die dorsale und ventrale Wand der Anschwellung zeigen keine Andeutung einer Differenzierung in Linse und Retina, und es zeigt sich nirgends eine Pigmentablagerung. Bei Anguis und Lacerta, deren Parietalauge schon stark degeneriert ist (da es ja im erwachsenen Zustand vollständig von der Epiphysis getrennt sein kann) bildet der distale Teil mit der Zirbel einen stumpfen Winkel; er trennt sich sehr frühzeitig von ihr durch eine vertikale Scheidewand, und die beiden Höhlen kommunizieren dann nicht mehr miteinander. Die dorsale und ventrale Wand der distalen Blase differenzieren sich frühzeitig in Linse und Retina, und es findet eine reichliche Pigmentablagerung statt. Bei Acanthias wären also alle Augencharaktere am distalen Teile der

Epiphysis verschwunden. Wenn dieser aber, wie bei Anguis und Lacerta, als Sehorgan funktioniert hat, so ist schwer zu begreifen, daß er sogar im erwachsenen Zustande wohl entwickelt ist, aber nicht mehr die leiseste Andeutung der früheren Funktion erkennen läßt. Warum ist dann das Organ nicht vollständig atrophiert, warum ist im Gegenteil der distale Teil im Vergleich zum basalen relativ noch so umfangreich?

Bei den Cyclostomen, wo das unpaare Auge auch vorhanden sein müßte, ist dasselbe bis jetzt noch nicht aufgefunden worden. Nach Ahlborn besteht die Zirbeldrüse bei Petromyzon aus einem Basal- und einem Distalteil. Letzterer zerfällt selbst wieder in zwei Blasen, die man nicht mit dem Parietalauge der Reptilien vergleichen kann. Soviel wir wissen, gilt dasselbe für die Teleostier, Anuren und Urodelen. Überall zeigt sich die Epiphysis in Gestalt eines Gehirnfortsatzes, der mehr oder weniger entwickelt, am distalen Ende angeschwollen oder nicht angeschwollen ist. Die bis jetzt bekannten anatomischen und ontogenetischen Thatsachen berechtigen aber nicht zu der Annahme, daß die Epiphysis nur ein degeneriertes Schorgan sei. Obschon der distale Teil sogar bei den erwachsenen Tieren vorkommt, so zeigt er doch in fast allen Wirbeltierklassen während seiner Entwicklung nie eine Struktur, welche in ähnlicher Weise an frühere Sehfunktionen erinnern würde, wie das unpaare Auge der Saurier. Wenn die Zirbeldrüse nur ein degeneriertes Schorgan ist, das nie andere Funktionen gehabt hat, so scheint mir schwer verständlich, daß es bei den höhern Vertebraten, den Vögeln und Säugetieren, sich noch im erwachsenen Zustande erhält, da es ja doch schon bei den Vorfahren dieser Tiere rudimentär und funktionslos gewesen sein muß. Und bei den urodelen Amphibien, welche, wie die Untersuchungen von Scott und Osborn über "Early Development of the common Newt" (Quart. Journ. Micr. Sc. Oct. 1879) gezeigt haben, ziemlich primitive Formen sind, ist die Zirbeldrüse vollständig rudimentär.

Die seitherigen Betrachtungen zusammenfassend, kommen wir zu folgenden Schlußfolgerungen. Die Epiphysis ist ein altes, allen eigentlichen Vertebraten zukommendes Organ. Sie stellt eine Ausstülpung der Decke des Zwischenhirns dar, bildet sich aber, bevor dieses sich von der vorderen Gehirnblase gesondert hat. Sein distaler Teil hat sich bei einigen Wirbeltiergruppen durch eine sekundäre Anpassung zu einem Auge umgewandelt; bei den meisten anderen Gruppen ist das nicht der Fall, hat die Epiphysis nie als Sehorgan gedient. Das Parietalauge ist also keine ur-



sprüngliche Bildung; es hat sich ausschließlich bei den Sauriern, den Enaliosauriern und fossilen Amphibien entwickelt. Bei den heutigen Sauriern findet man es im degenerierten Zustande, doch zeigt sein Bau und seine Entwickelung, daß es in früheren geologischen Epochen gut ausgebildet gewesen ist.

Nach dem Gesagten existieren keine nahen Beziehungen zwischen dem Auge der Tunicaten und dem Parietalauge der Vertebraten. In der That zeigt auch eine Vergleichung der Ontogenie dieser zwei Organe wichtige Verschiedenheiten. Das Auge der Tunicaten liegt direkt an der Gehirnwand und stellt eine Verdickung derselben dar. Die Retina, welche sich zuerst bildet, entwickelt sich auf Kosten dieser Verdickung: ihre Zellen nehmen an Größe zu, werden cylindrisch und umhüllen sich an ihrem inneren Ende mit Pigment. Die Linse bildet sich erst später. Das Auge springt in die Gehirnhöhle vor, und seine Linse ist gegen die Bauchseite der Larve zu gerichtet. Bei den Wirbeltieren entwickelt sich das Parietalauge nicht aus einer Verdickung der Gehirnwand, sondern durch Differenzierung eines primären Gehirnblasendivertikels. trennt sich bald nach seiner Entstehung vom Gehirn. Die histologische Struktur der Retina unterscheidet sich beträchtlich von derjenigen der Retina der Tunicaten. Die Linse entsteht aus der vorderen Wand der Augenblase und läßt sich schon zu einer Zeit deutlich erkennen, wo die Retina kaum angedeutet ist. Das Auge liegt außerhalb der Gehirnhöhle, und seine Linse ist gegen die Rückseite der Kopfregion zu gerichtet. Wenn nun der distale Teil der Zirbeldrüse, der bei einigen Wirbeltieren sich zu einem Auge umwandelt, dem Auge der Tunicaten nicht homolog ist, kann man dann vielleicht die ganze Epiphysis für dem Tunicatenauge homolog halten? Die Entwickelungsgeschichte der Tunicaten zeigt, daß sie eine sehr stark modifizierte Abteilung sind. VAN Beneden und Julin sagen in ihren "Recherches sur la Morphologie des Tuniciers": Die Tunicaten sind, wie die Cephalochordaten und Vertebraten aus segmentierten Enterocöliern hervorgegangen, die eine ähnliche Organisation besessen haben wie die ursprünglichsten Anneliden, die Archianneliden. Die Urochorden und Cephalochorden sind offenbar miteinander näher verwandt als mit den Vertebraten. Aus den Arbeiten der erwähnten Forscher geht hervor, daß die Urochordata weder degenerierte noch ursprüngliche Vertebraten sind, sondern einen besonderen Zweig darstellen, der mit dem der Vertebraten einen gemeinsamen Ursprung hat. Die Verwandtschaft zwischen beiden ist also eine sehr entfernte. Unter

solchen Umständen sind die Homologien zwischen den verschiedenen Teilen der Kopfregion beim gegenwärtigen Stande unserer embryologischen Kenntnisse sehr schwer zu ermitteln, und es genügt keineswegs, zu konstatieren, daß sowohl das Auge der Urochordaten als die Epiphysis der Vertebraten an der Rückseite des Medullarrohres entstehen, um ihre Homologie zu beweisen; um so weniger, als ihr Lagerungverhältnis zu der dorsalen Medianlinie der Konfregion nicht das nämliche - das Auge der Tunicaten erscheint etwas nach rechts gelagert - und ihr Entwickelungsmodus ein verschiedener ist. Bei den Urochordaten bildet sich das Auge aus einer Verdickung der Gehirnwandung, während es bei den Vertebraten als eine Ausstülpung dieser Wandung entsteht. Um die Homologie der beiden Organe zu beweisen, beruft sich SPENCER darauf, daß nach de Graaf's Abbildungen die Epiphysis von Bufo cinerea in ihren ersten Entwickelungsstadien große Übereinstimmung mit dem Auge der Urochordaten zeige. Bei dieser Kröte erscheint die Epiphysis zuerst als eine Verdickung der dorsalen Wand des Zwischenhirns, deren Zellen an ihrem inneren Ende mit Pigment bedeckt sind. Dann verschwindet das Pigment, und es bildet sich die Epiphysisausstülpung. Abgesehen davon, daß uns die Zeichnung, welche DE GRAAF giebt, nicht genügenden Aufschluß über die histologische Entwickelung dieser Verdickung und über die Beziehungen der Zellen zu dem Pigment verschafft, kann man überhaupt aus dieser Beobachtung keinen Schluß auf die Homologie des Auges und der Epiphysis bei den Urochordaten und den Wirbeltieren ziehen. Der Vorgang entfernt sich zu sehr von dem, was von den übrigen Amphibien, ferner von den Fischen, Reptilien und Vögeln bekannt geworden ist, daß man ihm keine zu große Bedeutung beilegen darf.

DE GRAAF hat gezeigt, daß das Parietalauge enge Beziehungen zu dem Auge der wirbellosen Tiere darbietet. Er hat es mit dem Auge der Mollusken (Cephalopoden, Pteropoden und Heteropoden) verglichen. Wie Spencer bemerkt hat, ist diese Zurückführung nicht gerechtfertigt. Das Parietalauge und das Molluskenauge unterscheiden sich vielfach in ihrem anatomischen Bau und in ihrer Entwickelung. Sehorgane vom Typus des Parietalauges finden sich nicht bei wirbellosen Tieren, und dies ist leicht erklärlich, wenn man bedenkt, daß dieses Auge nur eine sekundäre Differenzierung der Zirbeldrüse ist, welche ausschließlich dem Zentralnervensystem der Wirbeltiere angehört. Die anatomischen und embryologischen Charaktere des Parietalauges finden sich bei keinem der Augentypen

der Mollusken und Arthropoden, deren Entwickelung uns bekannt ist. Zwischen ihm und dem Invertebratenauge existiert höchstens eine Analogie, die darin besteht, daß bei beiden Typen der Opticus an der äußern und nicht an der innern Oberfläche der Retina endigt, wie es bei den paarigen Augen der Wirbeltiere der Fall ist. Damit hört die Übereinstimmung auf, sie ist bloß funktionell, nicht morphologisch. Dasjenige Invertebratenauge, welches in seiner allgemeinen Gestalt noch am meisten an das Parietalauge erinnert, ist dasjenige einiger Anneliden (Fig. 20). Bei Serpula z. B. kommen in der Kopfregion zwei stark pigmentierte Augen vor. Sie haben die Gestalt kleiner Blasen, deren vordere pigmentlose Wand die Linse, die hintere aber die Retina darstellt. Die Pigmentablagerung ist sehr reichlich und verbirgt die histologische Struktur der Retina; indes läßt sich an ihrer Außenseite eine Zellschicht unterscheiden. Die zentrale Höhle des Auges ist von einem hyalinen Gewebe ausgefüllt, in welchem sich strahlige Falten erkennen lassen. An die äußere Fläche der Retina treten Nervenfasern hinan. Soviel wir wissen, ist dieses Auge ektodermalen Ursprungs. Ich behaupte keineswegs, daß es dem Parietalauge der Vertebraten homolog sei, aber es zeigt unter allen Invertebratenaugen die größte Ähnlichkeit mit ihm.

Zum Schluß noch einige Worte über die Beziehungen des Parietalauges zu den paarigen Augen der Wirbeltiere. Beide entstehen zu allererst als Ausstülpungen der vordern Gehirnblase. Dabei dürfen wir aber nicht vergessen, daß das Parietalauge erst durch eine sekundäre Differenzierung der Epiphysisausstülpung, aus einer Sonderung derselben in zwei Blasen, eine Augenblase und eine Zirbelblase, hervorgeht, während bei den paarigen Augen die vordere Wand der primären Augenblase sich einstülpt. Bei beiden wird die Retina auf Kosten der Wand des Medullarrohrs selbst gebildet; bei den paarigen Augen aber wird die vordere Wand der primären Augenblase zur Retina der sekundären Augenblase, während sie beim Parietalauge zur Linse wird. Zudem hat die Linse bei beiden Augenformen einen durchaus verschiedenen Ursprung. Ich habe schon hervorgehoben, daß die Zirbelausstülpung in der Entwickelung später auftritt als die paarigen Augen, wie eine Vergleichung der Figuren 18 und 21, die von dem nämlichen Embryo genommen sind, zeigt. Wenn man die Entwickelung der paarigen Augenblasen und des Parietalauges in der Reihe der Wirbeltiere vergleichend betrachtet, so gelangt man zu dem Schlusse, daß die paarigen Augen älter sind als das Parietalauge.

Die paarigen Augen sind die fundamentalen Sehwerkzeuge der Wirbeltiere, während das Parietalauge, wenn es auch einst hoch entwickelt gewesen sein mag, nur ein sekundäres Sehorgan darstellte.

Wir können die Resultate der vorliegenden Untersuchung kurz so zusammenfassen:

- 1. Das Parietalauge ist infolge einer sekundären Anpassung der Epiphysis entstanden, welche nur bei einzelnen Gruppen von Wirbeltieren eintrat. Es ist ein abgeleitetes, kein primäres Organ.
- 2. Es ist dem larvalen Auge der Tunicaten nicht homolog und wahrscheinlich entspricht es ebensowenig der Zirbeldrüse der übrigen Vertebraten.
- 3. Es ist, wie Spencer mit Recht behauptet, ein im Verschwinden begriffenes Organ, welches in frühern, geologischen Epochen viel höher entwickelt gewesen sein muss. Bei Anguis steht es, wenigstens beim erwachsenen Tiere, nicht mehr mit der Epiphysis in Verbindung. Auf embryonalen Entwickelungsstadien aber existiert ein Strang, welcher dem Basalteil der Zirbel entlang verläuft und an der Außenseite der Retina endigt. Dieser Strang ist wahrscheinlich ein rudimentärer Augennerv.
- 4. Das Parietalauge kann, wenn man die Art seiner Entwickelung in Betracht zieht, nicht mit den Augen der wirbellosen Tiere verglichen werden. Es zeigt durchaus keine morphologische Übereinstimmung mit diesen letztern, mit denen es höchstens eine entfernte Ähnlichkeit in der Art der Verbindung der Augennerven mit der Retina darbietet.
- 5. Die paarigen Augen der Wirbeltiere sind wahrscheinlich ältere, ursprünglichere Organe als das unpaare Auge.
- 6. Die Zirbeldrüse ist bei den meisten Wirbeltieren nie zu einem Sehwerkzeug differenziert gewesen; sie hat in der Ökonomie dieser Tiere noch eine andere Rolle spielen müssen und sie läßt sich nicht einfach als ein degeneriertes Auge betrachten.

Tafelerklärung.

(Tafel XXII und XXIII.)

Buchstabenerklärung.

ι.	= Linse	c. m. = Mittelnirn
r.	= Retina	c. i. = Zwischenhirn
c. e. r.	= äußere Zellschichten	c. op. = Augenhöhle
	der Retina.	pl. i. = Interparietalplatte
s. h.	= hyaline Substanz	p. ep. = Fortsatz oder Stiel der
o. p.	= Parietalauge	Epiphysis
ep.	= Epiphysis, Zirbeldrüse	p. = Pigment
ec.	= Ectoderm	p. en. = Gehirnwandung
mes.	= Mesoderm	n. op. = rudimentärer Opticus
C. ep.	= Höhle der Epiphysis	v. op. s. = secundare Augenblase
e. l.	= Zellkerne der Linse	fe. = Außenseite
e. r.	= Zellkerne der Retina	fi. = Innenseite.
c. a.	= Vorderhirn	

Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1-8, Anguis fragilis.

Fig. 1. Querschnitt durch das Parietalauge vom Stadium A.

Fig. 2. Längsschnitt durch die Linse des Parietalauges vom Stadium A.

Fig. 3. Retina desselben. Stadium A. Längsschnitt.

Fig. 4. Längsschnitt durch das Parietalauge vom Stadium A.

Fig. 5. Längsschnitt durch das Parietalauge und die Epiphysis, Stadium B. Diese bei schwacher Vergrößerung gezeichnete Figur soll ein übersichtliches Bild geben und die Lage des Auges in der Kopfregion erläutern.

Fig. 6. Parietalauge vom Stadium B. Querschnitt.

Fig. 7. Parietalauge des erwachsenen Thieres, Querschnitt. Fig. 8. Weiterer Schnitt durch das Parietalauge des erwachsenen Tieres, zeigt eine Anordnung des Pigmentes, die sich bisweilen 410

beobachten läßt. Das Pigment ist im Zentrum der Retina sehr reichlich, springt in die Augenhöhle vor und reicht bis an die Linse hinan.

Fig. 9-18, Lacerta agilis.

- Fig. 9. Augenblase und Epiphysisblase eines 3 mm langen Embryo. Längsschnitt. Beide Blasen kommunizieren miteinander und auch mit der Gehirnhöhle.
- Fig. 10. Parietalauge und Epiphysis eines 4 mm langen Embryo. Längsschnitt.
- Fig. 11. Parietalauge und Epiphysis eines 6 mm langen Embryo. Längsschnitt.

Fig. 12. Idem, ungefähr von demselben Stadium.

- Fig. 13. Parietalauge eines 6 mm langen Embryo. Der Schnitt ist der Rückenfläche des Kopfes parallel geführt worden.
- Fig. 14. Parietalauge eines 10 mm langen Embryo. Längsschnitt. Fig. 15. Parietalauge eines 28 mm langen Embryo. Längsschnitt. Fig. 16. Idem. Der Schnitt ist der Rückseite parallel geführt, um

die Beziehungen des Auges zur Epiphysis zu zeigen.

Fig. 17. Epiphysis eines 28 mm langen Embryo. Längsschnitt.

Fig. 18. Ausstülpung, welche die erste Anlage der primären Zirbeldrüse darstellt. Die Ausstülpung ist einfach. Dorsoventraler Längsschnitt durch die Kopfregion eines ungefähr 2 mm langen Embryo.

Fig. 19. Distaler Teil der Epiphysis eines 23 mm langen Embryo von

Acanthias. Längsschnitt.

Fig. 20. Längsschnitt durch das Auge einer Serpula.

Fig. 21. Paariges Auge eines ungefähr 2 mm langen Embryo von Lacerta agilis. Dorsoventraler Längsschnitt. Die Augenblase ist durch die Linse eingestülpt worden. Letztere hat sich vollständig vom Ektoderm losgetrennt, besitzt aber noch ihre centrale Höhle. Ihre allgemeine Gestalt erinnert auf diesem Stadium sehr an die des embryonalen Parietalauges.



Gustav Fischer | le a



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft

Jahr/Year: 1887

Band/Volume: NF 14

Autor(en)/Author(s): Béraneck Ed.

Artikel/Article: Über das Parietalauge der Reptilien. 374-410