

Über den Bau und die Entwicklung der Linse.

(I. Theil.)

Von

Carl Rabl

(Prag).

Mit Tafel XXVIII—XXXI und 14 Figuren im Text.

In seiner »Organologie des Auges« macht R. LEUCKART¹ auf die innigen Wechselbeziehungen aufmerksam, welche zwischen der Schnelligkeit der Bewegung und dem Sehvermögen der Thiere bestehen. Je größer die Schnelligkeit eines Thieres ist, um so vollkommener ist auch im Allgemeinen sein Sehvermögen. Wie LEUCKART mit Recht betont, ist dies eine physiologische Nothwendigkeit und lässt sich schon aus der Natur der Gesichtswahrnehmungen ohne Weiteres ableiten.

Nun hängt aber das Sehvermögen in erster Linie von der Ausbildung der Augen ab, und dementsprechend treffen wir die vollkommensten Augen bei den schnellsten, die unvollkommensten bei den langsamsten Thieren. Wir dürfen aber noch einen Schritt weiter gehen. Es ist klar, dass ein noch so vollkommenes Auge nichts nützen würde, wenn nicht zugleich die nervösen Centralorgane, zu denen die Sehnervenfasern führen, gleich gut ausgebildet wären. Und da in dieser Hinsicht in erster Linie das Mittelhirn in Betracht kommt, so dürfen wir bei den raschen Thieren ein gut entwickeltes, bei den langsamen ein minder ausgebildetes Mittelhirn erwarten. Diese Erwartung trifft auch in der That vollkommen zu. Freilich ist es schwer, bei erwachsenen Thieren die relative Größe und Ausbildung des Mittelhirns, seine Beziehung zur Größe und Ausbildung der Augen, mit wünschenswerther Genauigkeit abzuschätzen. Dagegen gelingt dies verhältnismäßig leicht bei Embryonen.

¹ RUD. LEUCKART, Organologie des Auges. Handbuch der gesammten Augenheilkunde von A. GRAEFE und TH. SAEMISCH. I. Bd. Leipzig 1874.

Das Mittelhirn liegt bekanntlich der Scheitelkrümmung zu Grunde, und je größer dasselbe ist, um so stärker springt die Scheitelkrümmung hervor. Bei den Embryonen und Larven der Petromyzonten ist das Mittelhirn klein, unansehnlich, und eine Scheitelkrümmung fehlt so gut wie vollständig. Damit steht auch die sehr geringe Größe und mangelhafte Ausbildung der Augen in innigem Zusammenhang. Eine Scheitelkrümmung tritt zuerst bei den Selachiern auf; das Mittelhirn wölbt sich hier schon bei ganz jungen Embryonen mächtig hervor, und im Zusammenhang damit erreichen auch die Augen bald eine beträchtliche Größe. Viel geringer ist die Scheitelkrümmung der Amphibien und damit stimmt auch die verhältnismäßig geringe Größe ihrer Augen überein. Vielleicht besitzen unter allen gnathostomen Wirbelthieren die Urodelen die kleinsten Augen. Dagegen sind die Amnioten hinwieder durchweg durch eine gut entwickelte Scheitelkrümmung ausgezeichnet. Am wenigsten springt sie bei den Säugethieren, am stärksten bei den Vögeln hervor, die überhaupt die stärkste Scheitelkrümmung und das mächtigste Mittelhirn unter allen Wirbelthieren besitzen. Dem entspricht auch die Größe der Augen. Diese ist bei den Vögeln am bedeutendsten, bei den Säugethieren am geringsten.

Von dem allgemeinen Satze, dass mit der Größe und Ausbildung der Augen die Scheitelkrümmung wächst, machen nur die Teleostier und vielleicht auch die Ganoiden eine Ausnahme. Bei ihnen ist die Scheitelkrümmung sehr klein, so klein, dass sie einmal von einem Embryologen ganz in Abrede gestellt werden konnte, und doch sind die Augen schon bei ganz jungen Embryonen sehr groß und gut ausgebildet. Das Missverhältnis ist indessen nur ein scheinbares. Denn Jeder, der das Gehirn der Knochenfisch- oder Ganoidenembryonen kennt, weiß, dass trotz der mangelhaften Scheitelkrümmung das Mittelhirn doch schon frühzeitig mächtig ausgebildet ist. Dass das Mittelhirn hier keine oder nur eine geringe Wölbung hervortreibt, hat lediglich den Grund in den eigenthümlichen Organisationsverhältnissen des Vorderhirns. Hier ist bekanntlich das Pallium zu einer dünnen epithelialen Platte reducirt, während andererseits die basalen Theile mächtig entfaltet sind. Durch diese mit einer entsprechenden Streckung verbundene, mächtige Ausbildung der ventralen Theile des Vorderhirns wird die Hervorwölbung der dorsalen Hälfte des Mittelhirns, welche sonst eine Scheitelkrümmung erzeugen müsste, mehr oder weniger ausgeglichen.

So sehen wir, dass Mittelhirn und Auge in ihrer Ausbildung bei

allen Wirbelthieren Hand in Hand gehen. Dabei ist es gewiss von Interesse, dass schon in der Organisation ganz junger Embryonen die Lebensverhältnisse der erwachsenen Thiere zum Ausdrucke kommen.

Eine ganz andere Erklärung erfordern die anderen Krümmungen des embryonalen Körpers, und wenn diese auch zu dem Gegenstande dieser Abhandlung in keiner Beziehung stehen, so will ich sie doch im Anschlusse an das über die Scheitelkrümmung Gesagte hier kurz besprechen. Es dürfte dies um so mehr am Platze sein, als die bisherigen Erklärungsversuche, wie mir scheint, durchaus unzureichend sind.

Was zunächst die Nackenkrümmung betrifft, so ist bekannt, dass sie sich etwas später, als die Scheitelkrümmung entwickelt, und dass sie ziemlich genau der Grenze zwischen Kopf und Nacken entspricht. So wie der Scheitelkrümmung das Mittelhirn zu Grunde liegt, liegt der Nackenkrümmung das Hinterende der Medulla oblongata zu Grunde. Und doch kann diese nicht das veranlassende Moment der Krümmung sein; denn sonst müsste die Nackenkrümmung gerade bei den niedersten Thieren, bei denen die Medulla oblongata die relativ stärkste Ausbildung zeigt, auch am stärksten entwickelt sein. Nun finden wir aber im Gegentheil, dass den niedereren Wirbelthieren bis zu den Amphibien hinauf die Nackenkrümmung vollkommen fehlt. Auch bei den Amphibien ist sie, wenn überhaupt vorhanden, nur eben angedeutet. Gut entwickelt ist sie erst bei den Amnioten. Aber auch hier ist der Grad ihrer Ausbildung sehr verschieden. Am wenigsten ist sie bei den Reptilien ausgeprägt, viel besser bei den Säugethieren, und am stärksten bei den Vögeln¹. Sie kommt demnach nur denjenigen Wirbelthieren zu, welche einen Hals besitzen; sie fehlt den Cyclostomen und Fischen vollständig, ist

¹ Darüber sind indessen die Ansichten getheilt. So schreibt MINOT (Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen, Leipzig 1894, p. 617): »Bei den Ichthyopsiden ist sie (die Nackenkrümmung) nur sehr schwach ausgebildet, stärker bei den Vögeln und Reptilien, ihr Maximum erreicht sie jedoch erst bei den Säugethieren, und speciell beim Menschen.« Dass die Nackenkrümmung nicht, wie MINOT meint, bei den Säugethieren und speciell beim Menschen stärker ausgeprägt ist, als bei den Vögeln, davon kann man sich am besten überzeugen, wenn man eine Zeichnung eines Säugethierembryo, am besten eines menschlichen Embryo aus dem Ende der vierten oder dem Anfang der fünften Woche, neben eine solche eines Hühner- oder Entenembryo legt. Die Täuschung, in welche MINOT und lange vor ihm, wenn ich nicht irre, schon RATHKE verfallen ist, konnte dadurch hervorgerufen werden, dass die Nackenkrümmung bei den Vögeln einen mehr gleichmäßigen Bogen bildet, während sie sich zugleich über eine viel größere Strecke ausdehnt, als bei den Säugethieren.

bei den Amphibien, die bekanntlich nur einen Halswirbel besitzen, sehr wenig entwickelt, tritt bei den Reptilien deutlicher auf und ist bei den Vögeln, die unter allen Wirbelthieren den längsten Hals besitzen, am stärksten ausgeprägt. Unter den Vögeln ist bei der Ente der Nacken stärker gekrümmt, als beim Huhn, und unter den Säugethieren zeigen, so viel bekannt¹, die Cetaceen die geringste Nackenkrümmung. Es muss also wohl in der Art der Entwicklung des Halses das ursächliche Moment für das Zustandekommen der Nackenkrümmung zu suchen sein.

Nun ist der Hals entwicklungsgeschichtlich ein sehr complicirter Körpertheil². Er baut sich aus Theilen des Kopfes und Theilen des Rumpfes auf; wenn auch im Detail Manches dagegen eingewendet werden kann, so darf man doch im Allgemeinen sagen, dass sich am Hals Kopf und Rumpf in der Weise über einander schieben, dass die dorsale Hälfte des Halses, der Nacken, vom Rumpfe aus entsteht, während die ventrale Hälfte, der Hals im engeren Sinne, vom Kopf aus den Ursprung nimmt. Diese ventrale Hälfte des Halses besteht zunächst nur aus dem zweiten und den diesem folgenden Kiemenbogen; sie ist also Anfangs sehr viel weniger ausgedehnt, als die dorsale Hälfte, die von sehr frühen Stadien an aus einer größeren oder geringeren Zahl von Rumpfsegmenten, die ungefähr der Zahl der späteren Segmente des Halses entspricht, zusammengesetzt ist. Es ist also gewissermaßen der Rumpftheil des Halses um den Kopftheil herumgebogen, und zwar um so mehr, je größer das Missverhältnis zwischen beiden ist, oder, mit anderen Worten, je größer die Zahl der Segmente des Halses und je kleiner die Zahl der Kiemenbogen ist. Dieses Missverhältnis gleicht sich später allmählich aus, indem das Kiemenbogenebiet an Ausdehnung mehr und mehr gewinnt. Dabei spielt bekanntlich vor Allem der zweite Kiemenbogen eine wichtige Rolle, indem er die folgenden überwächst und sich allmählich gegen die Brust vorschiebt. In demselben Maße, als sich das Missverhältnis ausgleicht, streckt sich die Nackenkrümmung, um endlich zu verschwinden.

Was die sogenannte Brückenkrümmung betrifft, so ist dieselbe gegenwärtig noch ziemlich schwer zu erklären. Ich möchte sie am

¹ Vgl. GUSTAV GULDBERG und FRIDTJOF NANSEN, On the development and structure of the Whale. — I. On the development of the Dolphin. Bergens Museum. V. 1894.

² Vgl. meinen Vortrag »Zur Bildungsgeschichte des Halses« in der »Prager medicin. Wochenschrift« 1886, Nr. 52.

ehesten mit der Ausbildung des Kleinhirns in causalen Zusammenhang bringen; denn es scheint, dass sie bei jenen Formen am frühesten und stärksten entwickelt ist, welche das größte Kleinhirn besitzen¹.

Die Schwanzkrümmung endlich bietet dem Verständnisse kaum irgend welche Schwierigkeiten. Es bleibt ja bekanntlich bei allen Wirbelthieren die ventrale Hälfte der Caudalregion im Wachstum gegen die dorsale zurück, und man kann sogar vielleicht schon bei den Cyclostomen eine erste Andeutung einer Schwanzkrümmung erkennen. Bei dem Zustandekommen dieser Krümmung spielt aller Wahrscheinlichkeit nach die Rückbildung des postanaln Darmes eine nicht unwichtige Rolle.

Aus dem Gesagten geht wohl mit Sicherheit hervor, dass wir für die verschiedenen Krümmungen verschiedene Causal-momente in Rechnung zu ziehen haben, und dass es nicht angeht, alle von einem und demselben Gesichtspunkte aus erklären zu wollen.

Wie erwähnt, sind verschiedene Versuche gemacht worden, die Krümmungen zu erklären. So hat RATHKE² die Scheitel- und Nackenkrümmung aus dem Umstande ableiten zu sollen gemeint, dass das Achsenskelet vor dem proximalen Ende der Chorda und an der Grenze zwischen Schädel und Wirbelsäule eine größere Nachgiebigkeit besitze; in Folge dessen sollen an diesen Stellen Knickungen entstehen, die dann auch am Hirn zum Ausdruck kommen. KÖLLIKER³ erblickt die Ursache der Krümmungen in Wachstumsdifferenzen zwischen der dorsalen und ventralen Hälfte des Körpers. Er schreibt: »Was die Ursache dieser Krümmungen im Allgemeinen anlangt, so werden dieselben unstreitig dadurch bedingt, dass der Rücken und vor Allem das centrale Nervensystem . . . mehr als die Theile der Bauchseite wachsen, wodurch der Embryo nothwendigerweise nach dem Rücken zu konvex wird. Später rücken dann diese Theile im Wachstum langsamer vor und beginnen die Organe der Ventralseite sich zu entwickeln, worauf dann der Embryo gewissermaßen sich aufrollt.« In ähnlicher Weise erklärt HIS⁴ die Krümmungen als die Folgen seines »Principis ungleichen Wachsthums« und erläutert sie an den Form-

¹ Vgl. die ähnlich lautenden Angaben von HIS in »Unsere Körperform«. Leipzig 1874. p. 107.

² Citirt nach O. SCHULTZE, Grundriss der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Säugethiere. Leipzig 1897.

³ A. KÖLLIKER, Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. Leipzig 1879. p. 256.

⁴ W. HIS, l. c. p. 93 ff.

veränderungen einer sich biegenden elastischen Röhre. Dieser Auffassung schließt sich MINOT¹ vollinhaltlich an, indem er den Gegenstand mit der kurzen Bemerkung abthut: »Die Entstehungsursache aller Gehirnrümmungen ist natürlich das ungleiche Wachsthum der verschiedenen Theile des Kopfes.« Auch O. HERTWIG² geht über die Krümmungen des Embryo mit ein paar kurzen Bemerkungen hinweg. Er schreibt: »Die Ursache für die Entstehung der Krümmungen, die für die Hirnanatomie von grundlegender Bedeutung sind, ist wohl in erster Linie in einem starken Längenwachsthum zu suchen, durch welches sich das Hirnröhr namentlich in seiner dorsalen Wand vor den umgebenden Theilen auszeichnet.« Nun wird es gewiss Niemandem in den Sinn kommen, die Thatsache des ungleichen Wachsthums in Zweifel zu ziehen; aber man darf nicht glauben, eine entwicklungsgeschichtliche Erscheinung dadurch, dass man sie auf das ungleiche Wachsthum der einzelnen Theile des embryonalen Körpers zurückführt, zu »erklären«; man giebt damit keine Erklärung, sondern nur eine Umschreibung des thatsächlichen Verhaltens. —

Es wurde früher auf das Wechselverhältnis zwischen der Schnelligkeit eines Thieres und der Ausbildung seiner Augen aufmerksam gemacht und gezeigt, dass der Grad der Ausbildung der Augen wieder in der Entwicklung des Mittelhirns zum Ausdrucke kommt. Die Differenzen in der Größe der Augen und des Mittelhirns treten aber, wie gezeigt wurde, bei den verschiedenen Thieren schon so frühzeitig in die Erscheinung, dass sie einen wesentlichen Einfluss auf die Formverhältnisse der Embryonen nehmen.

Auf den folgenden Blättern soll nun gezeigt werden, dass an der Vervollkommnung des Auges auch die Linse einen sehr wesentlichen Antheil nimmt. Da aber der feinere Bau der Linse nur aus ihrer Entwicklung verständlich wird, so habe ich der Darstellung des Baues der fertigen Linse jedes Mal eine kurze Darstellung ihrer Entwicklung vorausgeschickt. Wenn auch bekanntlich über den Bau und die Entwicklung der Linse sehr zahlreiche Arbeiten vorliegen und es fast den Anschein haben könnte, dass nichts wesentlich Neues mehr gesagt werden könne, so hoffe ich doch, dass sich der Leser bald vom Gegentheil überzeugen wird.

Es würde mir nicht sehr schwer fallen, eine ziemlich vollständige

¹ MINOT, l. c. p. 617.

² O. HERTWIG, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbelthiere. 4. Aufl. Jena 1893. Ähnliche Angaben, wie in den citirten Lehrbüchern, finden sich noch in mehreren anderen.

Darstellung der Entwicklung des ganzen Auges zu geben, wenigstens eine vollständigere, als sie bisher gegeben wurde. Obwohl dies Anfangs meine Absicht war, bin ich doch davon bald zurückgekommen, einmal, weil ich die Zahl der Tafeln, die ohnedies eine ziemlich große ist, um mindestens das Doppelte hätte vermehren müssen, dann auch, weil mich eine solche Arbeit von meinen anderen Arbeiten von mehr allgemein morphologischem Interesse allzusehr abgelenkt hätte. Indessen konnte ich doch nicht umhin, zuweilen eine Ausnahme zu machen.

I. Selachier.

A. Entwicklung. Meine Beobachtungen beziehen sich in erster Linie auf *Pristiurus melanostomus*; außerdem habe ich einige Stadien von *Torpedo marmorata* und *ocellata* untersucht.

Der jüngste *Pristiurus*-embryo, an dem etwas von einer Linsenanlage zu sehen war, hatte 45 Urvirbel. Zur Orientirung über die Entwicklung anderer Sinnesorgane theile ich mit, dass die Gehörgrube ihre größte Tiefe erreicht hatte, dass aber ihre Eingangsöffnung noch keine Tendenz zeigte, sich zu verkleinern. Die Nasengrube war seicht und von einem dicken, einschichtigen Cylinderepithel ausgekleidet. — Die Linsenanlage gab sich als eine eben merkbare Verdickung des Ektoderms über der Mitte der Augenblase zu erkennen (Taf. XXVIII, Fig. 1 l); die Zellen lagen aber noch in einfacher Schicht. Ventral von dieser Stelle wurde das Ektoderm zunächst wieder etwas niedriger, um sich aber alsbald wieder in sehr auffälliger Weise zu verdicken und zugleich zu einer kleinen, flachen Grube, der Nasengrube (*ng*), einzusenken. Die Augenblase legte sich dem Ektoderm dicht an und war hier deutlich abgeflacht. Zwischen ihr und dem Ektoderm fand sich ein sehr feiner, vollkommen zellenfreier Spaltraum. In der Wand der Augenblase waren zahlreiche Theilungsfiguren zu sehen, die alle an der dem Lumen zugewendeten Seite gelegen waren. Über den Stiel der Blase zog der Trigeminus hinweg, der auf dem abgebildeten Schnitte zweimal getroffen ist (bei *tr* und *tr'*). An der medialen Seite von *tr* sieht man (bei *m*) eine solide Zellmasse, die sich, wie die benachbarten Schnitte lehren, in die Wand der ersten Kopfhöhle fortsetzt. — Vier andere Serien durch gleichalterige Embryonen zeigten wesentlich dasselbe Verhalten.

Bei einem Embryo mit 49—50 Urvirbeln ist die Linsenplatte erheblich dicker und in der Mitte zugleich deutlich mehrschichtig geworden (Fig. 2). Dass sie in der That mehrschichtig ist, geht

nicht bloß aus der Lagerung und Anordnung der Kerne, sondern ganz besonders aus der Stellung der Theilungsfiguren hervor. Bekanntlich¹ rücken in einschichtigen Epithelien, wenn dieselben auch noch so hoch sind, die Kerne, so bald sie sich zur Theilung anschicken, stets gegen die freie Seite des Epithels, ein Umstand, der zweifellos mit der unlängst von M. HEIDENHAIN² nachgewiesenen Lage der Centrosomen in der Nähe des freien Endes der Zellen zusammenhängt. Nun trifft man zwar auch jetzt, in der verdickten Linsenplatte, einzelne Theilungsfiguren dicht unter der Oberfläche des Epithels; andere dagegen, — und dies ist eben von entscheidender Bedeutung, — sind mehr oder weniger tief unter der Oberfläche gelegen. Dies ist auch bei den beiden Tochtersternen oder Tochterknäueln der abgebildeten Figur der Fall. — Die Linsenplatte ist nach außen plan, nach innen konvex. An ihrer Außenfläche ist ab und zu (so z. B. an der linken Seite des Embryo, dem der Schnitt der Fig. 2 entnommen ist) eine Spur einer Einsenkung zu sehen. Ihre Innenfläche legt sich in eine kleine Delle der Augenblase hinein. Diese zeigt also den Beginn einer Einstülpung; ihre mediale Wand ist nicht unerheblich dünner als die laterale:

Noch dicker ist die Linsenplatte bei einem Embryo von 52 Urwirbeln (Fig. 3); zugleich zeigt sie eine deutliche, wenn auch seichte grubenförmige Einsenkung. Die Vermehrung der Zellen ist jetzt augenscheinlich eine ungemein lebhaftere; dort, wo die Platte am dicksten ist, trifft man Theilungsfiguren in allen Schichten. — Die Augenblase ist jetzt so tief eingestülpt, dass es wohl schon erlaubt ist, von einer sekundären Augenblase zu sprechen. Die beiden Schichten derselben sind, wie früher, von verschiedener Dicke. — An einem anderen, nur um etwas wenig älteren Embryo (von 53 bis 54 Urwirbeln) war die Grube an der Außenfläche der Linsenplatte viel weniger deutlich als hier.

Bei einem Embryo von 55 Urwirbeln ist die Linsenplatte noch dicker und die Linsenrinne noch tiefer als bei dem Embryo von 52 Urwirbeln (Fig. 4). Auch jetzt trifft man Theilungsfiguren in allen Schichten. Die Linsenplatte ist jetzt gegen die Umgebung schärfer abgegrenzt, als früher; namentlich nach unten ist die Grenze sehr deutlich.

¹ Vgl. meine Bemerkung auf der Versammlung der anatomischen Gesellschaft in Straßburg im Els. 1894.

² M. HEIDENHAIN, Über die Mikrocentren in den Geweben des Vogel-embryos etc. SCHWALBE's Morphol. Arbeiten. III. Bd. 1. Heft.

Erheblich weiter entwickelt ist die Linsenanlage bei einem Embryo von 63 Urwirbeln. Sie stellt hier eine annähernd kugelige, solide Zellmasse dar, die außen mit dem Ektoderm zusammenhängt und in die sich hier eine ziemlich tiefe, trichterförmige Grube einsenkt (Fig. 5). An dieser Zellmasse kann man eine peripherische Lage kubischer oder kurz cylindrischer Zellen und eine centrale Anhäufung rundlicher Elemente unterscheiden. An einzelnen Stellen bemerkt man in dieser Zellmasse Theilungsfiguren. — Von den beiden Wänden der Augenblase ist die mediale in der Mitte, also ungefähr in der Höhe der Linsenanlage, dünner und deutlich einschichtig; von da nimmt ihre Dicke gegen den Umschlagsrand zu. Die laterale oder innere Wand zeigt überall die gleiche Dicke. Zwischen ihr und der Linsenanlage findet sich wieder nur ein minimaler Spaltraum, ganz ohne zellige Elemente. — Eine Serie durch einen Embryo von 62 Urwirbeln zeigte wesentlich dasselbe Verhalten. Dessgleichen eine Horizontalschnittserie durch einen Embryo mit 63 Urwirbeln. Nur war hier die Grube nicht so tief und der Zusammenhang der Linsenanlage mit dem Ektoderm nicht mehr in so großer Ausdehnung erhalten.

Die Ablösung der Linsenanlage von ihrem Mutterboden macht nun rasche Fortschritte. Bei einem Embryo von 63 bis 64 Urwirbeln ist der Zusammenhang mit dem Ektoderm auf eine sehr kleine Stelle eingengt (Fig. 6) und die trichterförmige Grube daselbst ist fast völlig geschwunden. Eine Andeutung davon ist nur mehr an dem Schnitte, welcher dem abgebildeten in der Serie folgt, vorhanden. In der Nachbarschaft ist das Ektoderm abgeflacht. — Ganz solid ist die Zellmasse jetzt nicht mehr. Man sieht vielmehr bei aufmerksamer Betrachtung in der Nähe der Stelle, an welcher die meisten Theilungsfiguren liegen, ein ganz minimales, spaltförmiges Lumen. Dasselbe ist nur auf wenigen Schnitten zu sehen und seine Lage in der medialen Hälfte der fraglichen Zellmasse lässt keinen Zweifel darüber aufkommen, dass es mit der Grube, die sich früher von außen her in die Zellmasse einsenkte (vgl. Fig. 4 und 5), in keinem genetischen Zusammenhange steht. Mit dem Auftreten dieses kleinen Lumens ist der erste Anfang der Umbildung der im Übrigen noch ganz soliden Zellmasse in das hohle Linsenbläschen gegeben.

Bei einem Embryo von 66—68 Urwirbeln hat sich die Verbindung der Linsenanlage mit dem Ektoderm vollkommen gelöst und dieses zieht als niedriges Epithel flach darüber hinweg (Fig. 7). In der medialen Hälfte der Linsenanlage findet sich, als Fortbildung des

kleinen Lumens des früheren Stadiums, eine enge, spaltförmige Höhle, aus deren Form und sonstigem Verhalten mit Sicherheit zu entnehmen ist, dass sie durch Dehiscenz der Zellen entstanden ist. An den Wänden der Höhle sieht man nämlich, wie auch an dem abgebildeten Schnitte, mannigfache Erhebungen und Vertiefungen, die genau in einander passen, ein Umstand, der nur durch die Annahme einer Dehiscenz seine Erklärung finden kann. Die mediale, der Augenblase zugewendete Wand des Linsenbläschens besteht nunmehr aus einem einschichtigen, hochcylindrischen Epithel; die laterale, dem Ektoderm zugewendete, wird dagegen zum überwiegenden Theile aus ganz unregelmäßig geformten Zellen aufgebaut. Nur die ganz an der Peripherie gelegenen Zellen lassen auch hier die Tendenz, sich epithelial anzuordnen, erkennen, und zwar um so deutlicher, je näher der medialen Wand sie liegen.

Zwischen der medialen Fläche der Linse und dem inneren Blatte der sekundären Augenblase ist eine Höhle entstanden von der in der Figur dargestellten Form. Die äußere Wand der Augenblase ist jetzt überall deutlich einschichtig, jedoch nimmt ihre Dicke, wie früher, von der Mitte gegen den Umschlagsrand allmählich zu.

Ein anderer Embryo von 67—68 Urwirbeln zeigte im Wesentlichen das auf Fig. 6 dargestellte Verhalten; er war also in Beziehung auf die Entwicklung seiner Augen etwas zurückgeblieben. — Ein Embryo von ungefähr 70 Urwirbeln bot wesentlich dieselben Bilder, wie der Embryo von 66—68 Urwirbeln; nur war am Ektoderm die Stelle, an der die Verbindung der Linsenanlage bestanden hatte, noch in Form einer leichten Verdickung zu erkennen.

Die Höhle des Linsenbläschens nimmt ziemlich rasch an Größe zu. Bei einem Embryo von ca. 74 Urwirbeln (Fig. 8) erscheint sie auf dem Querschnitte ungefähr dreieckig und setzt sich oben und unten noch in eine feine Spalte fort. Die Wand des Bläschens hat fast überall den Charakter eines hohen, einschichtigen Cylinderepithels; nur außen, wo die Linse dem Ektoderm anliegt, sind die Zellen noch nicht epithelial geordnet. Mit dieser Wand steht die Zellmasse in Verbindung, die weit in das Lumen des Bläschens vortragt. — Der Raum zwischen Linse und sekundärer Augenblase ist bei diesem Embryo etwas enger, als bei dem, dem der Schnitt der Fig. 7 entnommen war. In ihm sieht man ein sehr feines, dem Anscheine nach strukturloses Häutchen, das, wie eine Untersuchung mit Ölimmersion ergibt, aus zwei Lamellen besteht, zwischen welchen eine feinkörnige Masse eingeschlossen ist. — Ein Embryo von 76

und ein zweiter von ungefähr 78 Urwirbeln zeigten wesentlich das gleiche Verhalten.

In dem nächsten von mir untersuchten Stadium, bei einem Embryo von ungefähr 87 Urwirbeln, ist die Linse erheblich größer geworden und ihre Höhle hat an Umfang und Ausdehnung beträchtlich gewonnen (Fig. 9). Die Zellen sind fast durchwegs epithelial angeordnet. Nur unterhalb der Mitte der äußeren Wand findet sich noch ein unregelmäßiger Zellhaufen, der mit dieser Wand an mehreren Stellen innig zusammenhängt. — Die innere Wand ist dicker geworden, indem ihre Zellen in die Länge gewachsen sind und sich zu Fasern umzuwandeln begonnen haben. Gegen das Lumen springt die innere Wand polsterartig vor, während sie an ihrer Außenfläche eine eben merkliche Einsenkung aufweist. Über diese Fläche ziehen wieder zwei ungemein zarte, strukturlose Häutchen hinweg, welche einen engen Spaltraum zwischen sich fassen, der, wie früher, von einer feinkörnigen Masse erfüllt ist. Ein ähnlicher Spaltraum findet sich zwischen dem inneren Häutchen und der Oberfläche der Linse; jedoch enthält derselbe keinen geformten Inhalt. Die Bedeutung der beiden Häutchen, die sich, wie bemerkt, schon bei einem Embryo von ungefähr 74 Urwirbeln bemerkbar machten, ist schwer mit Sicherheit zu entscheiden; ich halte es für das Wahrscheinlichste, dass das innere Häutchen die in Bildung begriffene Linsenkapsel ist, die sich bei der Härtung von der Oberfläche der Linse abgehoben hat, während das äußere vielleicht eine von der Innenfläche der sekundären Augenblase abgelöste Basalmembran vorstellen könnte. — Der große, zwischen Augenblase und Linse gelegene Raum war wohl sicher von Flüssigkeit erfüllt; Zellen sind in ihm jetzt eben so wenig wie früher zu sehen.

Bei einem, um ein Geringes jüngeren Embryo, an dem ich 83 Urwirbel zählte, war die Linse und überhaupt das ganze Auge ein klein wenig weiter entwickelt, als in dem eben beschriebenen Fall.

Der jüngste Embryo, bei welchem die Wände des Linsenbläschens durchaus epithelialen Bau zeigten, hatte ungefähr 95 Urwirbel (Fig. 10). Die Elemente des Zellhaufens, der in früheren Stadien mit der äußeren Wand im Zusammenhang stand und einen Bestandtheil derselben bildete, haben sich also zwischen die anderen Epithelzellen eingeordnet. Eine andere Möglichkeit erscheint bei einem Vergleich der Figg. 7—10 ausgeschlossen; denn es ist nirgends auch nur die geringste Spur eines Zerfalls jener Zellmasse oder einer Auflösung derselben zu sehen. — Man mag darüber getheilter Mei-

nung sein, ob das Epithel der äußeren Wand des Linsenbläschens jetzt als einschichtig oder mehrschichtig aufzufassen sei; Zellgrenzen sind ja nirgends deutlich zu sehen. Was mich betrifft, so halte ich es für einschichtig und zwar auf Grund der Theilungsfiguren; diese haben alle dieselbe Lage, wie in einschichtigen Epithelien. Wäre das Epithel mehrschichtig, so müssten die Theilungsfiguren mehr gleichmäßig durch die ganze Dicke der Wand vertheilt sein. — Die äußere Wand des Linsenbläschens ist in der Mitte am dünnsten; von da nimmt sie gegen den Äquator allmählich an Dicke zu, um dann, jenseits des Äquators, wieder etwas abzunehmen. — Die mediale oder innere Wand des Linsenbläschens ist erheblich dicker geworden; ihre Zellen sind zu kurzen Fasern ausgewachsen. An den mit Koehenillealaun gefärbten Präparaten ist das dem Lumen des Bläschens zugewendete Ende der Fasern dunkler gefärbt, als das entgegengesetzte. Dieses ist als basales, jenes als freies aufzufassen und es giebt sich also in diesem Stadium ein Unterschied in der Differenzirung der beiden Faserenden zu erkennen. — Die meisten Zellkerne dieser Wand sind langgestreckt; einzelne aber zeichnen sich durch ihre mehr rundliche Form, ihre schwache Tinktion und ihre scharf kontourirten Kernkörperchen aus. — Es ist gewiss von Interesse, dass schon in den jüngsten Stadien, in welchen sich ein Unterschied zwischen Linsenepithel und Linsenfasern bemerkbar macht, die Grenze zwischen beiden ziemlich weit hinter dem Äquator gelegen ist. — Hinter der Linse findet sich wieder ein mit feinkörniger Masse erfüllter Raum, der durch ein dünnes Häutchen abgeschlossen wird. Ein zweites Häutchen ist hier nicht zu sehen. Es hat sich also in diesem Fall die Linsenkapsel bei der Härtung von der Oberfläche der Linse nicht abgehoben.

Ein anderer Embryo von ungefähr gleichem Alter (mit 94 Urvirbeln) zeigte in Beziehung auf den Bau der Linse wesentlich das gleiche Verhalten. Um eine Vergleichung mit späteren Stadien zu ermöglichen, bemerke ich, dass Embryonen dieses Alters eine Länge von 14—15 mm besitzen.

Die Linse nimmt nun sehr rasch an Größe zu. Bei einem Embryo von ungefähr 17 mm Länge hat sie auf dem Schnitt das Aussehen der Fig. 11. Sie hat sowohl im Durchmesser von Pol zu Pol, wie im Äquatorialdurchmesser um ein volles Drittel gewonnen. Das stärkste Wachsthum weist die mediale Wand auf, deren Dicke auf das Doppelte gestiegen ist; in Folge dessen ist die Höhle des Bläschens, wenn auch nicht absolut, so doch relativ kleiner geworden,

als sie im vorigen Stadium war. — Im Einzelnen zeigt die Linse in diesem Stadium folgende Eigenthümlichkeiten. Die äußere Wand oder das Linsenepithel ist jetzt in großer Ausdehnung deutlich einschichtig. Man kann höchstens noch darüber im Zweifel sein, ob sie auch in der Gegend des Äquators nur aus einer einzigen oder aber aus mehreren Schichten besteht. Hinter dem Äquator nimmt die Dicke, wie früher, wieder etwas ab. Die innere oder Linsenfaserwand bildet ein mächtiges, ins Lumen des Bläschens weit vorspringendes Polster. An der medialen Fläche ist sie etwas eingesenkt und hier hat sich die Linsenkapsel als ein dünnes Häutchen abgehoben. — Die Linsenfaser zeigen zweierlei Beschaffenheit; die centralen enthalten große, mehr oder weniger kugelige Kerne mit deutlichen, scharf kontourirten Kernkörperchen; die peripherischen, eben in Bildung begriffenen, besitzen mehr langgestreckte Kerne, die sich sehr viel dunkler färben, als die Kerne der centralen Fasern, und die mehr unregelmäßige chromatische Massen enthalten. Sie sind zugleich so gebogen, dass sie ihre Konkavität gegen den Rand des Linsenepithels kehren. Dagegen sind die centralen Fasern mehr gerade gestreckt oder konvergiren etwas gegen den Boden der kleinen Delle der Hinterfläche. Wie im vorigen Stadium sind auch jetzt die freien Faserenden dunkler gefärbt, als die basalen.

Die Linse besitzt jetzt an ihrer ganzen Oberfläche eine deutliche Kapsel. Da kein Mesodermgewebe in der Nähe ist, von dem aus sie entstanden sein könnte, so kann sie nur ektodermalen Ursprungs sein. Ich betrachte sie als eine an der Linsenoberfläche zur Ausscheidung gebrachte Basalmembran. Auf die mediale Wand der Kapsel folgt wieder ein mit feinkörniger Masse erfüllter Spaltraum, der nach innen, gegen die Retina, von einem zweiten sehr dünnen, aber weniger scharf kontourirten Häutchen abgeschlossen wird. Von diesem Häutchen ziehen faserartige Fortsätze oder Stränge mehr oder weniger weit durch den zwischen Linse und Retina gelegenen, offenbar mit Flüssigkeit erfüllten Raum, ohne aber die Retina zu erreichen. Ich werde darauf weiter unten noch zurückkommen und bemerke hier nur, dass ich alle diese Eigenthümlichkeiten für sehr wichtig in Beziehung auf die Frage nach der Entwicklung des Glaskörpers halte.

Bei einem Embryo von 19 mm Länge ist die Linse wieder erheblich gewachsen (Fig. 12). Ihr Äquatorialdurchmesser beträgt jetzt 0,48 mm, der Durchmesser von Pol zu Pol 0,30 mm. Sie hat in beiden Durchmessern gegen früher um ein Drittel zugenommen. Auch

jetzt ist es die Linsenfasermasse, die das mächtigste Wachsthum zeigt. Sie ist so dick geworden, dass die Höhle des Bläschens bis auf einen engen, spaltförmigen Raum geschwunden ist. Der Unterschied zwischen den centralen und peripherischen Fasern ist noch auffallender als früher. Die Kerne liegen in der centralen Masse sehr weit aus einander. Einzelne Kerne der peripherischen Fasern trifft man in Theilung; nie aber findet man Theilungsfiguren in der centralen Masse. — Die Hinterfläche der Linse ist abgeflacht und zeigt in der Mitte eine kleine Grube oder Einkerbung, die dadurch zu Stande gekommen ist, dass die mittleren Fasern im Wachsthum zurückgeblieben sind, während sich die sich daran anschließenden verlängert haben. So bekommt es den Anschein, als ob sich an der Hinterfläche eine Einstülpung ausgebildet hätte. Ich werde darauf weiter unten noch zurückkommen.

Das rasche Wachsthum der Linse ist um so auffallender, als gar keine Gefäße in der Nähe sind, die ihr Blut zuführen könnten. Mit dieser Größenzunahme ist eine eigenthümliche Veränderung ihrer Form verbunden. Beides lässt sich aus den folgenden Maßen gut beurtheilen. Bei dem zuletzt erwähnten Embryo von 19 mm Länge betrug, wie angeführt wurde, der Äquatorialdurchmesser 0,48 mm, der Durchmesser von Pol zu Pol 0,30 mm. Bei einem Embryo von 22,5 mm Länge betragen dieselben Maße 0,54 und 0,35 mm; bei einem solchen von 25,3 mm Länge 0,66 und 0,56 mm; bei einem Embryo von 27 mm Länge 0,70 und 0,63 mm; bei einem Embryo von 30 mm Länge 0,87 und 0,79 mm; bei einem Embryo von 31 mm Länge 0,88 und 0,80 mm und endlich bei einem Embryo von 33—34 mm Länge 1,30 und 1,20 mm. Der zuletzt erwähnte Embryo war in anderer Weise gehärtet, als die übrigen und es war vielleicht die Linse etwas gequollen.

Aus diesen Maßen geht hervor, dass das Wachsthum der Linse in der Richtung der Hauptachse, d. h. in der Richtung von Pol zu Pol, ein rascheres ist, als in der Richtung des Äquatorialdurchmessers. Die Folge davon ist, dass sich die Linse mehr und mehr der Kugelform nähert. — Die äußere Fläche der Linse ist Anfangs stärker gekrümmt, als die innere; dies ändert sich allmählich und bei Embryonen von 30—31 mm Länge sind beide Flächen ungefähr gleich stark gewölbt; ja bei dem ältesten Embryo, von dem ich eine Querschnittserie besitze, ist sogar die innere Fläche deutlich stärker gewölbt, als die äußere. — Diese Formveränderung geht mit der Bildung einer Grube an der Hinterfläche Hand in Hand. Wie oben

erwähnt, kommt diese Grube dadurch zu Stande, dass die centralen Fasern im Wachstum allmählich zurückbleiben. Die Fasern, welche am nächsten der Hauptachse der Linse verlaufen, sind also die kürzesten und an sie schließen sich immer längere und längere Fasern an. Erst wenn man sich dem Rand des Linsenepithels nähert, nimmt die Länge wieder allmählich ab, bis sie in die Zellen des Linsenepithels selbst übergehen. Wie schon an dem Schnitte der Fig. 12 zu sehen ist, ist auch die Krümmung der Fasern nicht überall die gleiche. Ganz oder fast ganz geradegestreckt sind eigentlich nur die ganz central gelegenen Fasern; darauf folgen solche, deren Konkavität gegen die Hauptachse gewendet ist, dann kommen wieder mehr gerade gestreckte und den Schluss machen Fasern, deren Konkavität nach außen, gegen den Rand des Linsenepithels, gewendet ist.

Auch die Form und Lage der Grube an der Hinterfläche ist von Wichtigkeit für das Verständnis des Baues der fertigen Linse. Man bekommt darüber den besten Aufschluss an Sagittalschnitten durch den Kopf, da an solchen die Linse ziemlich genau parallel dem Äquator getroffen wird. Dabei überzeugt man sich, dass die Grube keine kreisförmige Begrenzung hat, sondern dass sie eine ziemlich breite, horizontal gestellte Spalte darstellt (Fig. 5, Taf. XXIX). Die Grube nimmt allmählich an Länge und Tiefe zu. Bei einem Embryo von 25,3 mm Länge hat sie eine Tiefe von 0,15 mm; dabei besitzt sie, wie eine Sagittalschnittserie durch einen Embryo von 24 mm Länge zeigt, eine Länge von 0,08 und eine Breite oder Höhe von 0,03 mm. Bei einem Embryo von 27 mm Länge ist sie gleichfalls ungefähr 0,15 mm tief; ihre Länge beträgt bei einem Embryo von 28 mm Länge 0,28 und ihre Breite 0,03 mm. Die Grube wächst also rasch in die Länge. Wenn sich später die Grube schließt, indem sich dorsale und ventrale Wand an einander legen, entsteht an der hinteren Fläche der Linse die bekannte horizontale Naht. Da nun aber die Linsenfasern gleichen Alters ungefähr die gleiche Länge haben, so muss auch vorn, unter dem Linsenepithel eine Naht entstehen, die aber begreiflicherweise nicht horizontal, sondern senkrecht darauf, also vertikal verlaufen muss. Wann diese vordere Linsen-naht entsteht, vermag ich nicht genau anzugeben; bei einem Embryo von 30 mm Länge scheint sie schon vorhanden zu sein. Jedenfalls ist die vordere Naht eine nothwendige Folge der hinteren und diese wieder geht, wie aus einander gesetzt wurde, aus der Verwachsung der Wände einer spaltförmigen Grube der hinteren Linsenfläche hervor.

Diese Grube ist an allen meinen Präparaten von einem feinkörnigen Gerinnsel erfüllt. An den Wänden der Grube sind die basalen Enden der Fasern, wenigstens zum Theil, kolbenförmig angeschwollen.

Leider war der erwähnte Embryo von 34 mm Länge der älteste *Pristiurus*-Embryo, den ich zu untersuchen Gelegenheit hatte. Dagegen besitze ich zwei Sagittalschnittserien durch den Kopf von Embryonen von *Scyllium canicula* von 41, bzw. 53 mm Länge, und wenn auch an diesen die Linse nicht so tadellos erhalten ist, als ich gern gewünscht hätte, so kann ich doch mit Sicherheit angeben, dass schon bei dem jüngeren der beiden die Linsenfaser eine größere Regelmäßigkeit in der Anordnung erkennen lassen, als dies bei den untersuchten *Pristiurus*-Embryonen der Fall war. Während sie nämlich bisher, abgesehen davon, dass sie von der vorderen zur hinteren Fläche der Linse zogen und dabei im Allgemeinen konzentrisch über einander gelagert waren, keine größere Regelmäßigkeit in der Anordnung zeigten (vgl. Fig. 4, Taf. XXIX), haben bei den beiden *Scyllium*-Embryonen die am meisten peripheriewärts gelegenen Fasern begonnen, sich zu radiären Lamellen zusammenzuordnen. Man kann daher auf einem Äquatorialschnitt jetzt einen großen centralen Kern unregelmäßig angeordneter Fasern und eine verhältnismäßig noch dünne peripherische Zone radiärer Lamellen unterscheiden. Zwischen beiden findet sich eine ziemlich breite Übergangszone, in welcher die Fasern allmählich jene regelmäßige Anordnung zu gewinnen streben. Wie wir sehen werden, setzt diese Regelmäßigkeit in der Anordnung der Fasern eine eben so große Regelmäßigkeit in der Anordnung der Zellen am Rande des Linsenepithels voraus. —

Von *Torpedo* habe ich, wie früher erwähnt wurde, nur wenige Stadien untersucht. Leider fehlen mir gerade die jüngsten Stadien. Von den untersuchten will ich nur drei hervorheben; sie betreffen alle *Torpedo marmorata*. Bei dem jüngsten dieser Embryonen, einem solchen von 12 mm Länge, lagen in der Höhle des Linsenbläschens ziemlich zahlreiche rundliche Zellen, die gar keinen Zusammenhang mit den Wänden des Bläschens zeigten (Fig. 1, Taf. XXIX). Theilungsfiguren waren an diesen Zellen nirgends zu sehen, obwohl solche sonst in der Linse dieses Embryo in großer Menge vorkamen. Dagegen sah es ab und zu aus, als ob die Kerne dieser Zellen im Zerfall begriffen wären. — Falls die Linsenentwicklung bei *Torpedo* im Übrigen in derselben Weise vor sich geht, wie bei *Pristiurus*, so dürfte wohl die Annahme nahe liegen, dass diese centralen

Zellen von einer Zellmasse abstammen, die ursprünglich ähnlich, wie bei *Pristiurus* mit der vorderen Wand des Bläschens in Verbindung stand.

Die Wände des Linsenbläschens sind bei *Torpedo* auffallend dick, die mediale schon bei dem Embryo von 12 mm Länge etwas dicker als die laterale. Überall liegen aber die Theilungsfiguren nahe dem Lumen, wesshalb ich das Epithel für ein einschichtiges halte. — Auch noch in anderer Hinsicht besteht ein Unterschied gegenüber *Pristiurus*. Während hier zwischen Linse und Ektoderm einerseits, zwischen Linse und Retina andererseits in den korrespondirenden Stadien keine Zellen zu finden waren, kommen solche bei *Torpedo* an den genannten Orten in ziemlich großer Zahl vor. Auf dem abgebildeten Schnitte ist ihre Zahl allerdings nur gering, aber in der ganzen Serie ist sie doch ganz erheblich.

Bei dem nächst älteren Embryo, der eine Länge von 15 mm hatte, waren nur mehr wenige Zellen in der Höhle des Bläschens enthalten (Fig. 2, Taf. XXIX). Die Kerne dieser Zellen zeigten ein sehr verschiedenes Aussehen. Häufig sah es wieder aus, als ob sie im Zerfall begriffen wären, in anderen Fällen waren sie ungemein klein und färbten sich mit Kochenillealaun fast ganz gleichmäßig und zugleich ungemein intensiv, viel intensiver, als sich sonst Kerne färben. Nirgends war eine Tendenz dieser Zellen, sich zwischen die übrigen Zellen des Linsenbläschens einzuordnen, zu bemerken, und ich trage daher kein Bedenken, anzunehmen, dass sie thatsächlich allmählich zerfallen und die Zerfallsprodukte resorbirt werden. — Die mediale Wand hat sich zu einem Polster erhoben, ihre Zellen sind also stark in die Länge gewachsen. Die laterale Wand ist dünner als früher. Ich halte beide Wände für einschichtig, und zwar wieder auf Grund des Verhaltens der Theilungsfiguren. Solche sind in der Linsenfaserswand jetzt in sehr großer Zahl zu finden. — Der enge, spaltförmige Raum zwischen Linse und Retina ist größer geworden und die Zahl der hier liegenden Zellen hat sich vermehrt. Auch nach außen von der Linse, zwischen ihr und dem Ektoderm, sind einige Mesodermzellen zu finden.

Der dritte Embryo hatte eine Länge von 18 mm. Die Linse war mehr kugelig geworden, die äußere Wand noch dünner, als früher, die innere dicker. Die Zellen der inneren Wand waren durchwegs zu langen Fasern ausgewachsen und ließen deutlich einen Unterschied in der Differenzirung der freien und basalen Enden erkennen. Das Lumen des Linsenbläschens war ganz frei von Zellen

oder Zerfallsprodukten von solchen. Die Mesodermzellen innen und außen von der Linse hatten an Menge erheblich zugenommen.

Damit will ich meine Beschreibung der Entwicklung der Selachierlinse schließen.

Was die Litteratur betrifft, so bemerkt BALFOUR¹, dass die erste Entwicklung des Auges der Selachier kein besonderes Interesse biete. »The lens arises in the usual vertebrate fashion. The epiblast in front of the optic vesicle becomes very much thickened, and then involuted as a shallow pit, which eventually deepens and narrows. The walls of the pit are soon constricted off as a nearly spherical mass of cells enclosing a very small central cavity, in some cases indeed so small as to be barely recognisable.« Daraus geht hervor, dass BALFOUR alle Eigenthümlichkeiten, durch welche sich die Linsenentwicklung der Selachier von der aller anderen Wirbelthiere unterscheidet, übersehen hat.

Ich selbst habe in meiner »Theorie des Mesoderms«² eine Reihe von Stadien beschrieben und dabei auf einige jener Eigenthümlichkeiten aufmerksam gemacht. Da das Interesse, welches diese Eigenthümlichkeiten bieten, weit über das specielle Gebiet, auf das sie sich beziehen, hinausgeht, will ich sie hier nochmals in Kürze zusammenfassen.

Zunächst bildet sich, wie wir gesehen haben, eine mehrschichtige, dicke Platte, an deren Außenfläche bald darauf eine kleine, trichterförmige Vertiefung entsteht. Indem die Platte weiter wuchert, liefert sie eine kugelige, solide Zellmasse, in welcher später eine excentrisch gelegene Höhle entsteht. Diese Höhle, die erste Anlage der Höhle des Linsenbläschens, hat mit der von außen eindringenden Grube gar nichts zu thun, sie entsteht ganz selbständig und bildet sich auch ganz selbständig weiter, während jene Grube verschwindet. Die Art und Weise, in der die Aushöhlung der soliden Zellmasse vor sich geht, hat zur Folge, dass sich zunächst die mediale Wand des Linsenbläschens differenzirt, also jene Wand, welche die specifischen Elemente der Linse, die Linsenfasern, liefert. Im Gegensatz hierzu geht bei allen anderen Wirbelthieren, so weit deren Linsenentwicklung genauer bekannt ist, die Höhle der Einstülpung direkt in die Höhle des Linsenbläschens über. Die letztere Art der Linsenentwicklung dürfen wir wohl als die einfachere, ursprünglichere, jene

¹ F. M. BALFOUR, A Monograph on the Development of Elasmobranch Fishes. London 1878. p. 184 ff.

² C. RABL, Theorie des Mesoderms. Leipzig 1897. p. 105, 135, 138, 139, 144, 145, 149.

der Selachier also als eine abgeleitete, modificirte, betrachten. Wir haben also hier wieder eines jener Beispiele vor uns, dass ein Organ, welches ursprünglich aus einer hohlen Einstülpung hervorgegangen ist, sich sekundär aus einer soliden Wucherung entwickelt.

Dieses Beispiel bietet aber noch ein weiteres Interesse. Es wird gewiss Niemandem in den Sinn kommen, die kleine Grube, die sich in die Linsenanlage der Selachier einsenkt, für eine Bildung *sui generis* zu halten; vielmehr wird Jeder in ihr ein Homologon jener Grube erblicken, die sich sonst bei der Entwicklung der Linse bildet. Nun entsteht aber die Höhle des Linsenbläschens selbständig, ohne allen Zusammenhang mit dieser Grube, und dies muss wohl den Gedanken nahe legen, dass die beiderlei Gruben doch nicht ganz und gar, in allen ihren Beziehungen, gleichwerthige Bildungen sind. Wir gelangen so zu dem Schlusse, dass die Linsengrube der Selachier nicht der ganzen Linsengrube der übrigen Wirbelthiere, sondern nur der Eingangsöffnung derselben entspricht. Sowie diese Eingangsöffnung verschwindet, indem sie sich schließt, so verschwindet die Linsengrube der Selachier, indem sie sich allmählich verflacht. Es liegen also hier ganz ähnliche Verhältnisse vor, wie bei der Gastrulation der höheren Wirbelthiere. Die Primitivrinne setzen wir dem Urmund, der Eingangsöffnung des Urdarmes, gleich, unbekümmert darum, ob sie thatsächlich noch in die Darmhöhle führt oder nicht. Es kann vielmehr gerade so, wie bei der Entwicklung der Höhle des Linsenbläschens, die Darmhöhle ganz selbständig und ohne jeden Zusammenhang mit der Primitivrinne entstehen, und doch kann diese den letzten Rest oder das Rudiment einer Einstülpungsöffnung des Darmes, eines Urmundes, vorstellen.

B. Bau. Die Linse der Selachier, wie die der Fische überhaupt wird gewöhnlich als kugelig oder nahezu kugelig beschrieben. Indessen ist die Abplattung an beiden Polen keine ganz unbeträchtliche, wie aus folgenden Zahlen hervorgeht. Bei einem jungen *Mustelus laevis* betrug der Durchmesser von Pol zu Pol oder die Linsenachse 5,4, der Äquatorialdurchmesser 6,8 mm; bei einem älteren *Mustelus* betragen die beiden Maße 9,1, beziehungsweise 10,3 mm. Bei einem *Pristiurus melanostomus* betrug die Achse 7,6, der Äquatorialdurchmesser 8,6 mm; bei einer *Chimaera monstrosa* 12,2 bezw. 13,5 mm; endlich bei einer *Raja asterias* 4,0 und 4,7 mm. Ähnliches gilt von den Knochenfischen; so habe ich beispielsweise bei einer *Trigla hirundo* eine Achse von 5,0 und einen Äquatorialdurchmesser

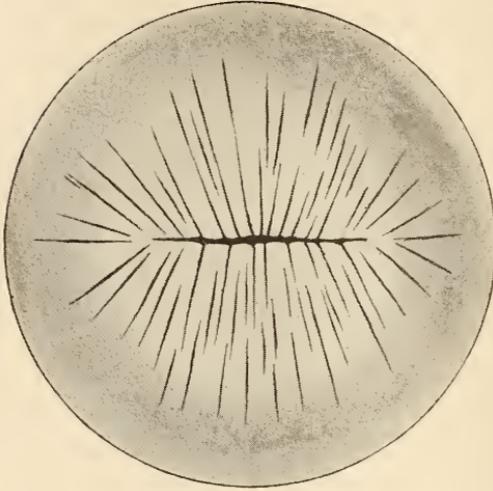
von 6,6 mm und bei einem *Lophius piscatorius* eine Achse von 8,3 und einen Äquatorialdurchmesser von 10,0 mm gefunden. Immer ist also die Achse erheblich kürzer als der Äquatorialdurchmesser. Nur bei einer *Belone acus* habe ich einmal beide Durchmesser von ungefähr gleicher Länge gefunden. Aus den angeführten Zahlen darf indessen nicht mehr geschlossen werden, als unmittelbar aus ihnen hervorgeht. Zur Berechnung eines Index, einer Verhältniszahl zwischen beiden Durchmessern, wage ich die angeführten Zahlen deshalb nicht zu verwerthen, weil ich die betreffenden Linsen nicht selbst konservirt habe. Wenn auch die Art der Konservirung im Wesentlichen bei allen die gleiche war, in so fern alle entweder in Sublimat-Pikrinsäure oder Sublimat-Platinchlorid gelegt wurden, so erfordert doch die Behandlung eine ganz besondere Sorgfalt und Aufmerksamkeit, wenn die Linsen zur Berechnung von Indices geeignet sein sollen.

Bei *Chimaera* und sämmtlichen untersuchten Squaliden waren alle Durchmesser, welche man durch die Äquatorialebene legen konnte von gleicher Länge, mit anderen Worten, ein Durchschnitt durch die Ebene des Äquators hatte eine kreisförmige Begrenzung. Anders verhielten sich die untersuchten Rajiden, *Raja asterias* und *Torpedo marmorata*; hier war der Horizontaldurchmesser um ein Geringes länger als der Vertikaldurchmesser, und ein Durchschnitt parallel dem Äquator war also kein Kreis, sondern eine Ellipse. Die Linse der Rajiden hat demnach die Form eines abgeplatteten Ellipsoids¹. Natürlich muss das eine Verzerrung der auf der Retina entworfenen Bilder zur Folge haben. Da ich jedoch nur konservirte Linsen untersucht habe, muss ich die Möglichkeit offen lassen, dass die erwähnte Eigenthümlichkeit der Rajidenlinse durch ungleichmäßige Schrumpfung zu Stande gekommen war. Auf alle Fälle bleibt es merkwürdig, dass nur bei den Rajiden und nicht auch bei den Squaliden die Linse in Folge der Härtung jene eigenthümliche Form annehmen sollte.

Die Linse zeigt an beiden Flächen eine lineare Naht (Textfig. 1). Die Naht der Hinterfläche, die meist leichter erkennbar ist, steht horizontal, die der Vorderfläche vertikal; die beiden Nähte stehen also senkrecht auf einander. Sie sind keineswegs immer geradlinig; häufig sind sie mehr oder weniger verbogen und manchmal lassen diese Biegungen eine deutliche Symmetrie erkennen (Textfig. 2 a). Nur selten fehlen die Nähte vollständig; so fand ich unter sehr zahl-

¹ Ähnliches fand ich bei *Acipenser ruthenus*.

reichen Linsen von *Mustelus* eine ohne Naht (vgl. Textfig. 2 *b*); an ihrer Stelle war an der hinteren und ähnlich auch an der vorderen Fläche eine unregelmäßige, nach mehreren Richtungen ausgezogene Grube zu sehen. Es war dies die größte aller *Mustelus*-Linsen, die

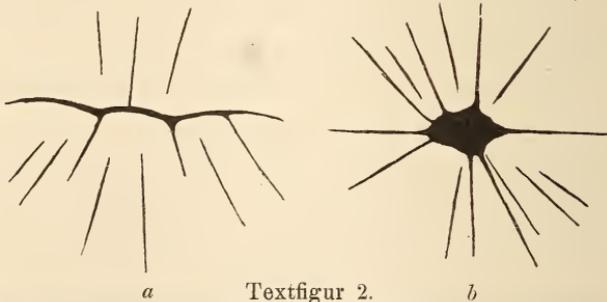


Textfigur 1.

Linse von *Mustelus laevis*, von hinten gesehen.

ich zu untersuchen Gelegenheit hatte; bei allen anderen waren die Nähte sehr deutlich. Auch bei einem *Pristiurus* fehlten einmal die Nähte, und auch hier waren die betreffenden Linsen die größten, die mir zu Gesicht kamen; bei den kleineren waren die Nähte stets gut ausgebildet. Abgesehen von diesen paar Fällen kann man sagen, dass die Länge der Nähte mit der Größe der Linsen im Allgemeinen zunimmt.

Bei einem *Mustelus*, dessen Linsen einen Äquatorialdurchmesser von 6,8 mm hatten, waren die Nähte ungefähr 3,2 mm lang; an einer



Textfigur 2.

a, Hintere Linsennaht von *Pristiurus*. *b*, Figur an der hinteren Fläche einer *Mustelus*-Linse.

Pristiurus-Linse mit einem Äquatorialdurchmesser von 8,6 mm fand ich sie ungefähr eben so lang; bei *Chimaera* fand ich eine Naht von 6 mm Länge bei einem Äquatorialdurchmesser von 13,5 mm. Ganz ähnlich verhielten sich die Knochenfische; bei einer *Trigla*-Linse von 6,6 mm Äquatorialdurchmesser war die hintere Naht ungefähr 3,0 mm lang, und bei einem *Lophius* von 10 mm Äquatorialdurchmesser

5,0 mm. Kleine Abweichungen von der Regel kommen ja immerhin vor, indessen sind dieselben ohne jede Bedeutung.

Jeder, der schon Linsen konservirt hat, weiß, wie leicht dieselben springen; er weiß wohl auch, dass sie an die Hinterfläche sehr viel leichter und häufiger springen als vorn. Dies hat einerseits darin den Grund, dass die Linsenfasern an der hinteren Naht weniger fest an einander schließen, als an der vorderen, andererseits aber auch darin, dass die Linsenkapsel hinten viel dünner ist als vorn und daher dort viel leichter einreißt.

Von den Linsennähten sieht man an konservirten Linsen sehr regelmäßig angeordnete Strahlen auslaufen (vgl. Textfig. 1 und 2). Es sind dies, wie wir noch sehen werden, Spalten, welche mehr oder weniger tief zwischen die Radiärlamellen der Linse einschneiden. —

Die Linse der Selachier besteht, wie die der Wirbelthiere überhaupt, aus dem Epithel, den Linsenfasern und der Kapsel.

Das Epithel überzieht nicht bloß die ganze Vorderfläche, sondern reicht noch ziemlich weit über den Äquator auf die Hinterfläche hinüber. Hier breitet es sich nicht überall gleich weit bis zur Mitte aus, sondern lässt eine elliptische Stelle frei. Die lange Achse der Ellipse steht horizontal, entspricht also ihrer Lage nach der hinteren Naht. Bei einem jungen *Mustelus*, dessen Linsen einen Äquatorialdurchmesser von 6,8 mm hatten, war diese epithelfreie Strecke der Hinterfläche ca. 6 mm lang und 5 mm breit. An mit Kochenillealaun gefärbten Linsen kann man die Epithelgrenze ganz leicht mit freiem Auge sehen. Legt man eine solche Linse aus Alkohol auf kurze Zeit in Wasser, so gelingt es leicht, das Epithel in großen, zusammenhängenden Fetzen abzuziehen. An solchen Epithelfetzen, sowie auch an Meridionalschnitten durch die Linse kann man sich von folgenden Thatsachen überzeugen. Das Epithel ist in der Mitte der Vorderfläche am dünnsten und nimmt ganz allmählich gegen den Äquator und vielleicht noch darüber hinaus an Dicke zu (Taf. XXIX, Fig. 6). Es geht dabei aus einem einschichtigen Plattenepithel allmählich in ein Cylinderepithel über. Am Äquator sind die Zellen mindestens dreimal so hoch, als in der Nähe des vorderen Poles. Dagegen nimmt die Größe der Zellareale von der Mitte der Vorderfläche bis zum Äquator und darüber hinaus allmählich ab; so kommt es, dass die Kerne in der Mitte der Vorderfläche durch große Abstände von einander getrennt sind (Taf. XXIX, Fig. 7), während sie am Äquator und an der hinteren Fläche so dicht neben einander stehen, dass nur äußerst enge Zwischenräume zwischen ihnen bestehen bleiben

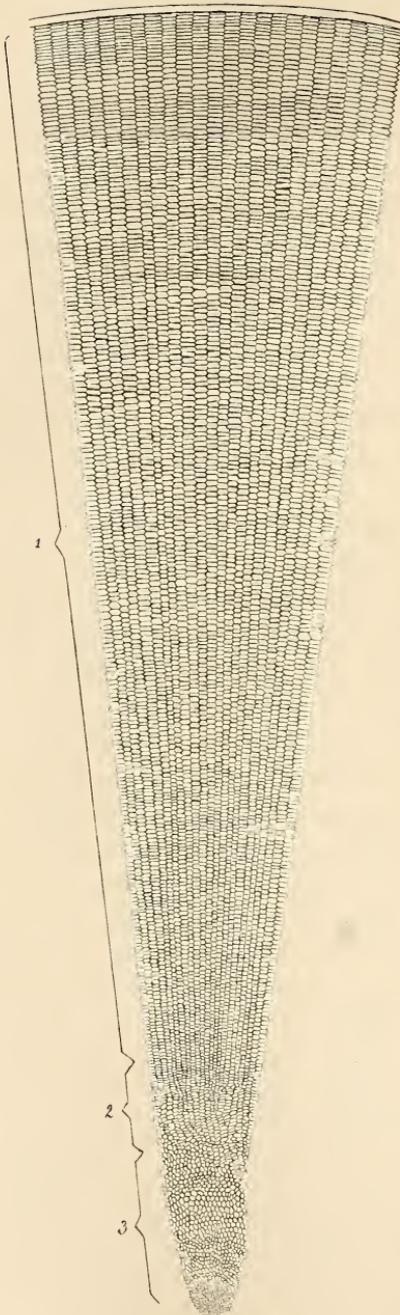
(Taf. XXIX, Fig. 8, linke Hälfte). In der Mitte der Vorderfläche nehmen die Kerne fast die ganze Dicke des Epithels ein; am Äquator dagegen und hinter demselben stehen sie ungefähr in halber Höhe der Zellen und ihr Durchmesser beträgt kaum ein Drittel von dem senkrechten Durchmesser des Epithels. Zuweilen liegen hier die Kerne näher der freien, als der basalen Seite der Zellen. Ich brauche dazu kaum zu bemerken, dass nach der Art der Entwicklung der Linse die der Linsenkapsel zugewendete Seite der Zellen als basale, die entgegengesetzte als freie aufzufassen ist. — Die Zellen des Linsenepithels lassen an der ganzen Vorderfläche, sowie auch an einem Theil der Hinterfläche keinerlei Regelmäßigkeit in der Anordnung erkennen. Ungefähr zwölf bis fünfzehn Zellen von der Epithelgrenze entfernt beginnen sie sich aber zu außerordentlich regelmäßigen Reihen zu ordnen, die genau meridional gestellt sind und an deren hinteren Enden die Umbildung der Zellen zu Fasern erfolgt (Taf. XXIX, Fig. 8). Meridionalschnitte durch diesen Theil des Linsenepithels zeigen, dass die Zellen sammt den Kernen hier schief stehen, so dass sie sich zum Theil dachziegelförmig decken (Taf. XXVIII, Fig. 13). Demnach besteht also an der hinteren Linsenfläche eine zwölf bis fünfzehn Zellen breite Zone meridional gestellter Zellreihen, die an dem einen Ende, nach vorn zu, ganz allmählich und ohne scharfe Grenze in das ungeordnete Epithel übergehen, während an dem anderen Ende die Zellen sich zu den Linsenfasern umbilden (Taf. XXIX, Fig. 8). Es ist klar, dass die regelmäßige Anordnung der Epithelzellen dieser Übergangszone auch in der Anordnung der Linsenfasern zum Ausdruck kommen muss.

Von der Umbildung der Epithelzellen zu Linsenfasern erhält man an Meridionalschnitten den besten Aufschluss. Solche sind auf Taf. XXVIII, Fig. 13 bei starker und auf Taf. XXIX, Fig. 6 bei schwacher Vergrößerung gezeichnet. Man überzeugt sich an ihnen zunächst, dass eine ganz scharfe Grenze zwischen Epithelzellen und Linsenfasern nicht existirt; immerhin wird man aber nicht weit fehlgehen, wenn man die Grenze etwa an die mit *eg* (Taf. XXVIII, Fig. 13) bezeichnete Stelle legt. Mit *r* ist auf derselben Figur die Gegend bezeichnet, in welcher das ungeordnete Epithel in die Zone meridional gestellter Zellreihen übergeht. Die Zellen wachsen bei der Umbildung in Fasern an beiden Enden in die Länge; dabei scheint zunächst das freie, nach innen gerichtete Ende dem basalen etwas voranzueilen. Die Zellkerne werden, indem sie sich der

Form der auswachsenden Fasern anpassen, länger und dünner und stellen sich mehr und mehr parallel der Oberfläche.

Die Kernzone zeigt einen eigenthümlichen Verlauf. Sie wendet sich von der Epithelgrenze zunächst eine Strecke weit nach hinten, biegt dann in scharfem Winkel nach vorn um, zieht darauf in geringer Entfernung von der Oberfläche und zugleich parallel mit ihr bis in die Gegend des Äquators und wendet sich hier zum Schlusse nach innen, um sich allmählich aufzulösen und zu verschwinden (vgl. Taf. XXVIII, Fig. 13 und Taf. XXIX, Fig. 6). An der hinteren Umbiegungsstelle sind die Kerne außerordentlich dicht gehäuft; viel weniger dicht am Äquator, wo sie allmählich jene Veränderungen erfahren, welche zu ihrem Schwunde führen. Diese werde ich in dem von der Linse der Amphibien handelnden Abschnitte genauer beschreiben.

Meridionalschnitte durch die Linse erwecken leicht die Vorstellung, dass die Linsenfasern zu Schichten geordnet sind, welche »wie die Schalen einer Zwiebel« konzentrisch über einander liegen. Indess sind die konzentrischen Linien, die man an solchen Schnitten sieht und von denen einige an den auf Taf. XXVIII und XXIX gezeichneten Figuren dargestellt sind, nicht die Grenzlinien ganzer Schichten von Linsenfasern, sondern lediglich die Kontouren einzelner Linsenfasern. Dieselbe Vorstellung einer konzentrischen Schichtung wird auch durch die bekannte Thatsache hervorgerufen, dass man von gehärteten oder getrockneten Linsen mehr oder weniger umfängliche Platten abbröckeln kann, die konzentrisch über einander liegen. Jedoch hat dies lediglich darin den Grund, dass die Linsenfasern gleichen oder ungefähr gleichen Alters auch gleiche oder ungefähr gleiche Konsistenz, gleiche chemische und physikalische Beschaffenheit, besitzen. Wer an dieser, in alle Lehr- und Handbücher der Anatomie und Histologie übergegangenen, durchaus irrigen Annahme einer konzentrischen Schichtung der Linse festhält, wird sich an den Bildern, welche Äquatorialschnitte zeigen, nicht zurechtfinden. Diese zeigen Alles eher, als eine konzentrische Schichtung; und doch müssten sie, wenn eine solche vorhanden wäre, dieselbe eben so deutlich zeigen, wie es Meridionalschnitte thun oder vielmehr zu thun scheinen. Statt zu konzentrischen Schichten sieht man aber an solchen Äquatorialschnitten die Linsenfasern zu radiären Lamellen vereinigt; statt des Bildes einer Zwiebel erhält man das einer Apfelsine. Dabei ist die Regelmäßigkeit des Bildes eine geradezu erstaunliche. — Diese Anordnung der Fasern



Textfigur 3.

Schema einer Selachierlinse (Segment eines Äquatorialschnittes). 1, Hauptfasern, 2, Übergangsfasern, 3, Centralfasern.

zu radiären Lamellen erklärt sich ganz leicht und ungezwungen aus der Anordnung der Zellen des Linsenepithels an der Epithelgrenze. Hier finden sich die erwähnten meridionalen Reihen und am Hinterende dieser Reihen geht die Bildung der Linsenfaser vor sich. Sowie die letzte Zelle einer Reihe zu einer Linsenfaser umgebildet ist, rückt die nächste vor, darauf folgt die zweitnächste und so geht es fort, so lange die Linse wächst und sich neue Fasern bilden. Jede neugebildete Faser legt sich genau über die vorhergehende hinweg und die Gesamtheit aller aus einer meridionalen Reihe entstandenen Fasern setzt eine Radiärlamelle zusammen. Die Zahl dieser Lamellen muss also mit der Zahl der meridionalen Reihen an der Epithelgrenze übereinstimmen. — Aber nicht in ihrer ganzen Dicke kann die Linse aus solchen zu Radiärlamellen vereinigten Fasern bestehen. Wir haben früher gesehen, dass die Linsenfaser jüngerer Embryonen keine derartige Anordnung besitzen und dies stimmt auch mit der Thatsache überein, dass die Zellen des Linsenepithels am Äquator oder hinter demselben zu dieser Zeit noch nicht zu meridionalen Reihen geordnet sind. Der auf Taf. XXIX, Fig. 4 abgebildete Äquatorialschnitt einer Linse eines 24 mm langen *Pristiurus*-Embryo lässt noch nichts

von der späteren gesetzmäßigen Aufreihung der Fasern erkennen. Es liegt auch gar kein Grund zu der Annahme vor, dass diese Fasern, die später das Centrum der Linse bilden, sich im Laufe der Entwicklung umordnen und dann gleichfalls Radiärlamellen formiren; eine solche Annahme wäre geradezu widersinnig. Wir müssen uns also vorstellen, dass die centralen Linsenfäsern auch später noch unregelmäßig angeordnet bleiben. Wenn es mir auch nicht gelungen ist, vollständige, in der Mitte nicht gebröckelte Schnitte durch die Linsen erwachsener Selachier zu bekommen, so darf doch um so mehr aus dem Verhalten der embryonalen Linse auf das der fertigen geschlossen werden, als es mir bei anderen Thierformen, bei Amphibien, Reptilien und Vögeln, in der That geglückt ist, solche vollständige Schnitte anzufertigen und ich mich an diesen überzeugen konnte, dass die centralen Fasern nicht jene regelmäßige Anordnung besitzen, wie die, welche die Hauptmasse der Linse ausmachen.

Die Bildung von Radiärlamellen beginnt erst gegen Ende des embryonalen Lebens; bei Scyllium-Embryonen von 41 mm Länge hat sie eben begonnen. Sie muss natürlich durch die Bildung meridionaler Reihen am Rande des Linsenepithels eingeleitet werden. Der Übergang zwischen diesen zu Radiärlamellen aufgereihten und den centralen, ungeordneten Fasern ist ein langsamer, allmählicher und wir können daher an einem Äquatorialschnitt einer Selachierlinse (Textfig. 3) drei Abschnitte unterscheiden. Weitaus die Hauptmasse der Linse wird von den zu Radiärlamellen geordneten Fasern aufgebaut; diese bilden die eigentliche Grundlage der Linse (1); das Centrum bilden ungeordnete Fasern (3) und den Übergang zwischen beiden stellen Fasern her, welche sich allmählich zu Lamellen ordnen (2). Wir können also Hauptfasern, Centrifasern und Übergangsfasern unterscheiden.

Das nebenstehende Schema ist übrigens, abgesehen davon, dass es von allen Details absieht, noch in so fern nicht ganz genau, als die Zahl der Fasern, welche in einen solchen Sektor eines Äquatorialschnittes fallen, viel zu klein angegeben ist; auch die faserärmsten Selachierlinsen sind außerordentlich viel reicher an Fasern, als das Schema zeigt.

Die Radiärlamellen weichen ganz gewöhnlich bei der Härtung von Stelle zu Stelle aus einander und es entstehen dadurch zwischen ihnen mehr oder weniger breite und tiefe Spalten, welche, wenn sie bis an die Oberfläche reichen, im auffallenden Lichte als dunkle Streifen erscheinen, die von den Linsennähten radiär gegen den Äquator ziehen. Dagegen bilden sich nur sehr selten quere Spalten,

die senkrecht durch die Lamellen und demnach parallel zur Oberfläche verlaufen. Diese queren Spalten haben stets unregelmäßige Wände und unregelmäßigen Verlauf. Dieses Verhalten wäre ganz unverständlich, wenn die Linse, wie dies immer behauptet wird, aus konzentrischen Schichten und nicht, wie ich finde, aus radiären Lamellen aufgebaut wäre.

Die Radiärlamellen nehmen von innen nach außen an Dicke zu und damit hängt es zusammen, dass die Fasern in derselben Richtung breiter werden. Es ist dies schon aus dem Schema zu ersehen, dann aber auch aus den Figg. 10 *a* und 10 *b*, Taf. XXIX, welche beide einem und demselben Schnitte entnommen sind und von denen die erstere die Linsenfasern an der Oberfläche, die letztere dieselben aus größerer Tiefe zeigt.

Bekanntlich sind die Linsenfasern lange, abgeplattete, sechsseitige Prismen, deren breite Seiten nach außen und innen gewendet sind und deren spitze, nach den Seiten gerichtete Winkel derart in einander greifen, dass dadurch regelmäßige Zickzacklinien zu Stande kommen. Diese Linien stellen die Grenzen der einzelnen Radiärlamellen dar (vgl. die Fig. 10—16, Taf. XXIX). Indessen sind die Querschnittsbilder der Fasern ungemein verschieden. Manchmal sehen sie mehr Rechtecken, als Sechsecken ähnlich (Fig. 10 *b* und 12), ein ander Mal sind die breiten Seiten der Sechsecke nach außen (Fig. 15) oder nach innen (Fig. 16) konkav, wieder ein ander Mal trifft man Fasern von verschiedenem Querschnitt in einer und derselben Linse; kurz, man gewinnt den Eindruck, dass die Linsenfasern ungemein plastische Gebilde sind, die auf den leisesten Druck ihre Form zu verändern vermögen.

Dicht unter der Oberfläche der Linse sind die Fasern nicht nur breiter als in größerer Tiefe, sondern zugleich dünner (Fig. 9 und 10); die Dicke nimmt ganz allmählich zu, um dann in größerer Tiefe wieder abzunehmen.

Ganz allgemein kommt es vor, dass sich Radiärlamellen in ihrem Zuge von innen nach außen theilen, und ich habe in der That keine Linse gesehen, in welcher dies nicht der Fall gewesen wäre. Derartige Theilungen sind auf Taf. XXIX, Fig. 9 von *Scyllium catulus* und Fig. 15 und 16 von *Raja asterias* dargestellt. An der Theilungsstelle erleiden die Querschnittsbilder der Fasern mancherlei Abweichungen von der typischen Form, und zuweilen trifft man hier Fasern von außerordentlicher Breite.

Wenn nun aber auch solche Theilungen ganz konstant in jeder

Linse vorkommen und daher zu den regelmäßigen Erscheinungen gehören, so sind es doch immer nur verhältnismäßig wenige Radiärlamellen, welche davon betroffen werden. Weitans die Mehrzahl verläuft ungetheilt von der Übergangszone bis zur Oberfläche. Immerhin muss man aber mit diesen Theilungen rechnen; denn es ist klar, dass dadurch die Zahl der Radiärlamellen von innen nach außen zunehmen muss, oder, was im Grunde auf dasselbe hinauskommt, dass die Linsen jüngerer Thiere weniger Radiärlamellen besitzen müssen als die älterer und vollkommen erwachsener. Die Zahl der Radiärlamellen nimmt also mit dem Alter zu. Außerordentlich viel seltener als solche Theilungen von Lamellen kommen Verbindungen derselben vor, in der Weise, dass zwei Lamellen nach außen zu sich zu einer einzigen vereinigen. Wie bei der Theilung einer Lamelle erleidet auch bei einer solchen Vereinigung das Querschnittsbild der Fasern eine mehr oder weniger erhebliche Abweichung von der gewöhnlichen Form. Durch derartige Verbindungen der Lamellen muss natürlich die Zahl derselben nach außen abnehmen. Indessen sind diese Fälle ungemein selten, und an Häufigkeit mit den Theilungen der Lamellen gar nicht zu vergleichen; sie ändern daher nichts an dem allgemeinen Satze, dass die Zahl der Lamellen von innen nach außen zunimmt.

Wie diese Theilungen und Verbindungen der Radiärlamellen zu erklären sind, werde ich in dem von der Linse der Amphibien handelnden Kapitel des Genauereren aus einander setzen; hier will ich nur erwähnen, dass die Ursache derselben in dem Verhalten der meridionalen Reihen am Rande des Linsenepithels zu suchen ist.

Häufiger, als die Vereinigung zweier Lamellen zu einer einzigen kommt es vor, dass sich zwei Lamellen mit einander verbinden, um sich sofort oder nach kurzer Zeit wieder zu trennen. Im ersteren Fall stellt gewöhnlich eine einzige Faser die Verbindung der beiden Lamellen her. — Eine andere Unregelmäßigkeit in der Anordnung der Fasern zeigt uns die Fig. 16, Taf. XXIX, wo zwei, im Übrigen ganz selbständige Lamellen an einer Stelle mit einander in Verbindung treten. — Manchmal sieht man plötzlich mitten zwischen normalen Fasern eine ganz kolossale eingestreut, welche indess in der Regel die Ordnung nur auf kurze Zeit stört. — Schwer zu beurtheilen sind Fälle, wie der in Fig. 13 von Chimaera abgebildete; es ist hier nicht mit Sicherheit zu entscheiden, ob die zwei großen ovalen Querschnitte Faserquerschnitte oder aber mit feinkörnigem Gerinnsel erfüllte Lücken sind. Die Granulirung spricht nicht gegen

die erstere Annahme; denn eine solche ist ungemein häufig an ganz normalen Fasern zu sehen.

Die Zahl der Radiärlamellen hängt, wie gesagt, zunächst von dem Alter des Thieres ab; daher treffen wir bei jungen Thieren einer bestimmten Art weniger Lamellen als bei alten. Ferner hängt aber auch die Zahl der Radiärlamellen von der Art selbst ab, und es können z. B. zwei Linsen von gleicher Größe, aber von verschiedenen Arten eine sehr verschieden große Zahl von Radiärlamellen besitzen.

Ich habe an einer Anzahl von Linsen die Radiärlamellen gezählt und bei den Selachiern die größten Zahlen gefunden, die mir überhaupt begegnet sind. Eigenthümlicher Weise war es gerade diejenige Form, welche im System an die tiefste Stelle gestellt wird, die die größte Zahl von Lamellen aufwies; an einer *Chimaera monstrosa* fand ich nämlich ca. 3880 Radiärlamellen. Allerdings war die betreffende Linse ganz besonders groß; ihr Durchmesser betrug im Äquator 13,3 mm. Erheblich geringer war die Zahl bei einer Linse von *Pristiurus melanostomus* von 8,8 mm Äquatorialdurchmesser; sie betrug ungefähr 2900. Bei einem jüngeren *Pristiurus* mit einer Linse von nur 8,0 mm Durchmesser betrug die Zahl der Lamellen 2009. An einer Linse von *Mustelus laevis* von 6,3 mm Durchmesser zählte ich 2130 Lamellen; an einer anderen, ungefähr gleich großen Linse derselben Art 2200; an einer solchen von 9,8 mm Durchmesser, also von einem viel älteren Thiere, 2820. An einer Linse von *Acanthias vulgaris* von 6,3 mm Durchmesser fand ich 1747; an einer solchen eines älteren Embryo, deren Durchmesser 4,4 mm betrug, dagegen nur 1632. An der Linse eines *Spinax niger* von 6,1 mm Durchmesser waren 1172 Radian vorhanden, und an der Linse eines sehr jungen, ca. 14 cm langen *Scyllium catulus* 1040. Endlich habe ich noch an der Linse einer *Raja asterias* von 4,5 mm größtem Durchmesser 1211 Radiärlamellen gezählt. Die Linsen von *Torpedo marmorata*, die ich schnitt, habe ich leider nicht senkrecht zur Achse getroffen und kann daher die Zahl der schief durchschnittenen Lamellen nicht sicher angeben; aber ich möchte doch bemerken, dass sie mir geringer zu sein scheint als bei *Raja*.

Aus den angeführten Zahlen lässt sich ein Schluss in phylogenetischem Sinne, etwa dahin gehend, dass bei tiefer stehenden Formen die Zahl der Radiärlamellen eine größere, bei höher stehenden eine kleinere wäre, nicht ziehen. Die Erfahrungen bei anderen Wirbelthieren sprechen, wie wir noch sehen werden, entschieden dagegen.

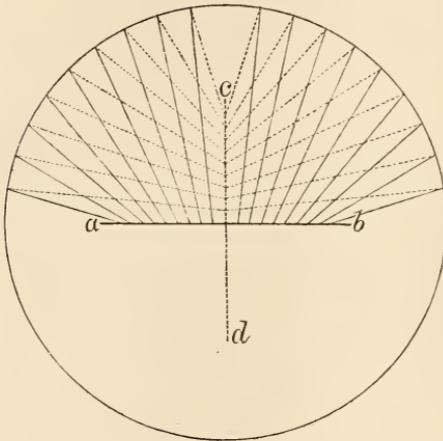
Ich habe auf Taf. XXIX, Fig. 10 *b* bis Fig. 16 kleine Stellen aus

Äquatorialschnitten durch Linsen verschiedener Selachier gezeichnet und man kann an denselben die Breite und Dicke der Fasern und die Dicke der Radiärlamellen mit einander vergleichen. Die betreffenden Stellen waren ungefähr gleich weit (ca. 0,5 mm) von der Oberfläche entfernt und wurden sämtlich bei derselben Vergrößerung (ZEISS, Apochrom. Ölimm. 1,40) gezeichnet. Am schmalsten und zugleich am dünnsten sind die Fasern bei Chimaera (Fig. 13); ungefähr eben so schmal, dabei aber dicker sind sie bei Mustelus (Fig. 10 b); etwas breiter sind sie bei Acanthias (Fig. 14); noch breiter bei Pristiurus (Fig. 11); sodann folgt Raja (Fig. 15 und 16), und am breitesten und vielleicht zugleich auch am dicksten sind sie bei Spinax (Fig. 12).

Um die Faserbreite richtig zu beurtheilen, muss man sich übrigens erinnern, dass die Dicke der Radiärlamellen und damit zugleich die Breite der Fasern von innen nach außen zunimmt. Wenn man nun an einer Linse von Chimaera von 13,3 mm Durchmesser ungefähr 0,5 mm unter der Oberfläche Fasern von derselben Breite findet, wie bei einer Linse von Mustelus von 6,3 mm Durchmesser, so muss man sagen, dass die Linsenfäsern der beiden Arten zwar absolut gleich breit, aber doch bei Mustelus relativ sehr viel breiter sind als bei Chimaera. Wenn man ferner findet, dass bei der erwähnten Mustelus-Linse die Fasern nur etwa halb so breit sind als bei einer fast eben so großen Linse von Spinax (Durchmesser 6,1 mm) (vgl. Fig. 10 b und 12), so steht diese Thatsache im vollen Einklang mit dem Zahlenverhältnisse der Radiärlamellen beider Linsen (2200 : 1172). —

Wenn man eine Linse, die längere Zeit in Alkohol gelegen hat, in Wasser legt und dann die Kapsel abzieht, so gelingt es leicht, mit einer Pincette ein Bündel von Fasern zu fassen und abzuziehen. Geht man dabei von der hinteren Linsenfläche aus und fasst man ein Bündel, das in der Mitte der hinteren Linsen-naht, also am hinteren Linsenpol beginnt, so kann man es über den Äquator auf die vordere Fläche verfolgen und findet, dass es hier am Ende der Naht aufhört; fasst man umgekehrt ein Bündel, das am Ende der hinteren Linsen-naht beginnt, so kann man es über den Äquator bis zur Mitte der vorderen Fläche verfolgen; fasst man endlich ein Bündel, das ungefähr in der Mitte zwischen dem hinteren Linsenpol und dem Ende der Naht beginnt, so kann man es bis zu einer korrespondirenden Stelle der vorderen Naht verfolgen. Die Linsenfäsern zeigen also den in dem umstehenden Schema angezeigten Verlauf. In demselben

sind die Naht und die Fasern der hinteren Fläche mit vollen, die der vorderen mit punktierten Linien angegeben. Je weiter der Weg einer Faser an der hinteren Fläche ist, um so kürzer ist er an der vorderen und umgekehrt. — Der hier im Schema angegebene Verlauf der Fasern entspricht genau dem Verlauf der Spalten, wie er an der getreu nach dem Objekt gezeichneten Textfig. 1 (p. 516) zu sehen ist. Die Fasern gleichen Alters haben also ungefähr gleiche Länge. Fehlerhaft aber ist es, von Fasern einer und derselben



Textfig. 4.

Schicht zu reden; denn Schichten giebt es in der Linse nicht. Diese sind Kunstprodukte, von denen das histologische Bild nichts weiß. Da sich nun aber die Fasern zu Lamellen vereinigen, so können auch diese nicht genau meridional gestellt sein, sondern müssen vielmehr windschief verbogen sein. Freilich kann davon an einem einzelnen Schnitte durch die Linse nichts zu merken sein; aber man müsste sich davon überzeugen können, wenn man eine

lückenlose Serie von Äquatorialschnitten von einer Linse anfertigte, die Schnitte skizzierte und dann die Skizzen zu einem Gesamtbilde vereinigte.

Zum Schlusse will ich noch ein paar Worte über die Linsenkapsel sagen. Wie ich schon erwähnt habe, halte ich dieselbe für eine von der Linse zur Ausscheidung gebrachte Basalmembran und nicht für eine mesodermale Bildung. Sie stellt ein strukturloses Häutchen dar, an dem übrigens in seltenen Fällen eine deutliche Schichtung erkennbar ist; so konnte ich an einer sehr großen Mustelus-Linse am Äquator zwei und selbst drei Schichten von gleicher Dicke wahrnehmen. Die einzelnen Schichten waren von hyaliner Beschaffenheit. — Die Dicke der Kapsel betrug an einer Mustelus-Linse von 6,3 mm Äquatoraldurchmesser in der Mitte der vorderen Fläche ungefähr 0,012 mm, am Äquator 0,016 mm, und in der Mitte der hinteren Fläche höchstens 0,004 mm. Sie war also am Äquator am beträchtlichsten; von hier nahm die Dicke nach hinten rascher als nach vorn ab; am raschesten war die Abnahme unmittelbar hinter

dem Rande des Linsenepithels. Am Äquator einer *Pristiurus*-Linse von 8,8 mm Durchmesser betrug die Dicke der Kapsel nur 0,0072 mm; am Äquator einer *Chimaera*-Linse von 13,3 mm Durchmesser dagegen betrug sie 0,036 mm.

II. Amphibien.

A. Entwicklung. Ich habe die erste Entwicklung des Auges und speciell der Linse am genauesten am Axolotl, weniger vollständig an *Triton taeniatus* untersucht. Zur Untersuchung älterer Stadien habe ich hauptsächlich Larven von *Salamandra maculosa* und *atra* und von *Triton cristatus* verwendet.

Bei der Beschreibung halte ich mich zunächst an meine Beobachtungen am Axolotl und werde hier ausnahmsweise auch Einiges über die Entwicklung anderer Theile des Auges sagen.

Der jüngste Axolotl-Embryo, der deutlich und unzweifelhaft eine Linsenanlage erkennen ließ, hatte ungefähr 24 Urvirbel. Er war in Beziehung auf die Ausbildung der anderen Sinnesorgane entschieden weiter entwickelt, als der jüngste *Pristiurus*-Embryo, der etwas von einer Linsenanlage erkennen ließ; denn nicht bloß war das Epithel der Nasengrube dicker, sondern vor Allem war das Gehörbläschen schon vollkommen vom Ektoderm abgelöst.

Die Linsenanlage bildete eine dicke, aus Cylinderzellen zusammengesetzte Platte, an deren Aufbau sich lediglich die innere oder Sinnes-schicht (»Grundschicht«) des Ektoderms beteiligte, während die äußere oder »Deckschicht« als eine einfache Lage sehr flacher Zellen unverändert darüber hinwegzog (Fig. 1, Taf. XXX). Die Zellen der Deckschicht enthielten feinkörniges Pigment, während die Linsen-anlage selbst ganz frei von Pigment war. Es ist dies deshalb auffallend, weil sowohl die Riechplatte, als namentlich die Wände des Gehörbläschens Pigment enthielten. Die Linsenplatte zeigte sich gegen die Umgebung nicht scharf abgegrenzt, ihre Zellen wurden nach der Peripherie niedriger und gingen allmählich in ein ziemlich flaches Epithel über. An der Körperoberfläche war die Stelle der Linsen-anlage durch eine Abflachung oder eben merkliche Einsenkung ausgezeichnet. — Auch die Augenblase unterschied sich nicht unwesentlich von der von *Pristiurus*-Embryonen korrespondirenden Stadiums. Während hier die beiden Wände derselben im ersten Stadium der Linsenentwicklung gleich oder nahezu gleich dick sind, sind sie beim Axolotl bereits ganz typisch verschieden. Die mediale Wand ist ungemein dünn und aus sehr flachen Zellen zusammengesetzt, die

laterale außerordentlich dick und schon deutlich von außen her an der Stelle, wo sich die Linsenplatte findet, eingebuchtet. Beide Wände enthalten geringe Mengen von Pigment; in der lateralen, zur Retina sich entwickelnden Wand ist das Pigment hauptsächlich an der der Linsenanlage zugekehrten Seite gelegen und erstreckt sich von hier in mehr oder weniger langen Zügen nach der entgegengesetzten Seite. Dies stimmt übrigens mit der Thatsache überein, dass auch in der Anlage des Centralnervensystems das Pigment hauptsächlich an der Außenseite abgelagert ist.

Der typische Unterschied zwischen den beiden Wänden der Augenblase giebt sich beim Axolotl schon lange vor dem ersten Auftreten der Linse zu erkennen. Ja, sogar schon bei Embryonen mit 13 Urwirbeln erscheint die laterale Wand der primären Augenblase dicker, als die mediale.

Das Mesoderm schiebt sich bei Embryonen mit 24 Urwirbeln zwischen Ektoderm und Augenblase ungefähr bis zum Rand der Linsenplatte vor.

Wesentlich denselben Bau zeigte die erste Anlage der Linse noch bei vier anderen Embryonen gleichen Alters; nur war zuweilen die Einsenkung an der Außenfläche des Körpers etwas tiefer, als in dem beschriebenen Fall.

Bei einem etwas älteren Embryo, dessen Urwirbel ich aber nicht gezählt habe, bot das Auge auf dem Querschnitt das auf Fig. 2, Taf. XXX wiedergegebene Bild. Die Linsenplatte war erheblich dicker und, wenn sie auch noch nicht zu einer Grube vertieft war, so ließ sie doch schon die Tendenz hierzu deutlich erkennen. Ihre Zellen waren ungemein hoch, zumeist kegelförmig und sichtlich sehr fest an einander gepresst. Ihre Kerne waren, wenn sie auch nicht alle in gleicher Höhe standen, doch fast durchwegs dem basalen Ende mehr, als dem freien, genähert. Die Deckschicht zeigte gegen früher kaum irgend eine wesentliche Veränderung. — Auf der linken Seite desselben Embryo, dem die Fig. 2 entnommen ist, war die Linse um eine Spur weiter entwickelt, indem sich hier in der That bereits eine kleine Grube gebildet hatte.

Im Übrigen zeigte das Auge dieses Embryo nicht viel Besonderes. Abgesehen davon, dass die laterale Wand der Augenblase, entsprechend der mächtigeren Ausbildung der Linsenplatte tiefer eingestülpt war, zeigte sie kaum eine Veränderung. Dagegen war es im höchsten Grade auffallend, dass das ganze Auge, obwohl es doch zweifellos weiter entwickelt war, als das des früher beschriebenen Stadiums,

doch erheblich kleiner war, als dieses. Ganz derselben Tatsache begegnen wir auch in späteren Stadien. Da dieser Gegenstand eine weitgehende, allgemeine Bedeutung besitzt, will ich bei demselben etwas verweilen. Jeder, der die Figuren der Taf. XXX, die sämtlich bei der gleichen Vergrößerung gezeichnet sind, aufmerksam betrachtet, wird die Beobachtung machen, dass, wie erwähnt, das Auge im Stadium der Fig. 2 kleiner ist als im Stadium der Fig. 1, dann aber auch in dem der Fig. 4 kleiner, als in dem der Fig. 3, ja selbst kleiner als in dem der Figg. 1 und 2, in dem der Fig. 7 endlich kleiner, als in dem der Fig. 6. Und doch kann es nicht einen Augenblick zweifelhaft sein, dass das Auge im Stadium der Fig. 4 weiter entwickelt ist, als in den Stadien der Figg. 1—3 oder im Stadium der Fig. 7 weiter, als in dem der Fig. 6. Da nun von vorn herein nicht die Möglichkeit auszuschließen war, dass das Auge bei einem im Übrigen weniger weit entwickelten Embryo besser ausgebildet sein konnte, als bei einem weiter entwickelten und umgekehrt, so habe ich auch die übrigen Organisationsverhältnisse, vor Allem die Ausbildung der anderen Sinnesorgane, in Betracht gezogen. Dabei hat sich aber gezeigt, dass eine solche Annahme durchaus unstatthaft war, dass also der Embryo der Fig. 4 auch in seinen übrigen Organisationsverhältnissen weiter entwickelt war, als die Embryonen der Figg. 1—3, und eben so auch der Embryo der Fig. 7 weiter als der der Fig. 6. — Es war nun aber noch an die weitere Möglichkeit zu denken, dass in späteren Stadien zwar das Auge kleiner, aber der Gesamtquerschnitt des Kopfes doch größer sein könnte, als bei jüngeren Embryonen. Ich habe daher bei allen Embryonen die Höhe und Breite des Querschnittes durch den Kopf gemessen; diese Messungen haben gezeigt, dass bei Embryonen mit kleinerem, aber weiter ausgebildetem Auge auch der ganze Kopf kleiner, bei Embryonen mit großem, aber weniger weit entwickeltem Auge auch der ganze Kopf größer war. Daraus geht mit aller Sicherheit hervor, dass die Größe eines Embryo noch keinen sicheren Maßstab für das Alter oder, richtiger, für die Organisationshöhe desselben abgibt. Es kann vielmehr ein kleiner Embryo weiter entwickelt sein, als ein größer¹. Nun erhob sich aber noch eine andere Frage. Vielleicht war bei dem kleineren, aber weiter entwickelten Embryo die Zahl der Zellen größer, als bei dem größeren, aber weniger weit ent-

¹ Vgl. darüber: ALFRED FISCHER, Über Variabilität und Wachstum des embryonalen Körpers. Morph. Jahrbuch. Bd. XXIV. 1896.

wickelten. Aber auch dies war nicht der Fall. Ein Vergleich der Fig. 1 und 4 lehrt ohne Weiteres, dass die Zellenzahl bei den weiter entwickelten Embryonen keineswegs größer zu sein braucht, als bei den weniger entwickelten; ja sie kann sogar etwas kleiner sein. Es kann also ein kleiner Embryo weiter entwickelt sein, als ein großer, und doch kann seine Zellenzahl eine geringere sein. Diese Thatsache ist von höchstem Interesse und regt zu weiterem Nachdenken an. Wir waren immer gewohnt, anzunehmen, dass gleich große Embryonen auch gleich weit entwickelt sind und dass gleich weit entwickelte Embryonen auch ungefähr die gleiche Zahl von Zellen haben und nun sehen wir, dass die Thatsachen diese Annahme durchaus nicht rechtfertigen. Wie diese Thatsachen zu verstehen sind, ist freilich schwer zu sagen. Gewiss wird man annehmen dürfen, dass kleinere Embryonen sich aus kleineren Eiern entwickelt haben, aber diese Annahme erklärt nicht die Thatsache, dass weiter entwickelte Embryonen nicht nothwendig mehr Zellen zu haben brauchen, als weniger weit entwickelte.

Ich fahre nun mit der Beschreibung der Entwicklung des Auges fort. Das dritte Stadium (Fig. 3, Taf. XXX) zeigt uns die Linsenplatte zu einer tiefen Grube eingesenkt. In der Höhle der Grube liegt eine Zelle, aus deren Pigmentgehalt hervorgeht, dass sie der Deckschicht des Ektoderms angehört und bei der Einstülpung nur mechanisch in die Grube hineingezogen wurde. Es können übrigens auch Zellen der Sinnesschicht in der Höhle liegen; dies ist z. B. auf der anderen Seite desselben Embryo, dem dieses Bild entnommen ist, der Fall. Solche Zellen müssen aus irgend einem uns nicht näher bekannten Grunde aus der Reihe ihrer Genossen getreten sein. — Die Augenblase ist jetzt noch tiefer eingestülpt, als früher; zwischen ihr und der Linsenanlage ist auch jetzt nur ein enger, spaltförmiger Raum ohne zelligen Inhalt vorhanden. Die laterale Wand der Augenblase enthält nur noch wenig Pigment, die mediale scheint etwas mehr zu enthalten. In beiden Wänden nimmt die Menge der Dotterplättchen allmählich ab. — Das spärliche, die Augenblase außen umgebende Mesoderm zeigt nichts Besonderes. — Bei einem zweiten Embryo desselben Stadiums war die Linsengrube auf beiden Seiten ganz leer.

Rei einem etwas älteren Embryo stand die Linsenanlage auf der rechten Seite eben im Begriff, sich vom Ektoderm abzuschneiden (Fig. 4, Taf. XXX) und auf der linken Seite war die Abschnürung augenscheinlich schon vollzogen. Solche geringe Differenzen zwischen beiden Körperseiten trifft man nicht ganz selten. Auf beiden Seiten

des erwähnten Embryo umschloss die Linse eine kleine Höhle ohne zelligen Inhalt. Auffallend weit war bei diesem Embryo schon das Mesoderm zwischen Augenblasenwand und Ektoderm vorgedrungen und reichte fast bis an die Linse heran. Im Übrigen bot dieser Embryo in Beziehung auf sein Auge — von der schon erwähnten Kleinheit der ganzen Anlage abgesehen — keine bemerkenswerthen Eigenthümlichkeiten.

Als bald löst sich das Linsenbläschen vollständig von seinem Mutterboden ab (Fig. 5, Taf. XXX) und die Sinnesschicht schließt sich über ihm, ohne eine Trennungsspur zu hinterlassen. An manchen Embryonen sieht man allerdings noch unmittelbar nach erfolgter Ablösung das Linsenbläschen sich gegen das Ektoderm andrängen und in eine Grube der Sinnesschicht einlegen.

Die Höhle des Linsenbläschens ist ziemlich unregelmäßig; an dem abgebildeten Schnitte war sie mehr dreieckig, als rund und vollkommen frei von zelligen Elementen. — Der früher spaltförmige Raum zwischen Linse und Retina hatte sich bedeutend erweitert, war aber allem Anscheine nach ganz ohne geformten Inhalt. Das Mesoderm zeigte das deutliche Bestreben, sich zwischen Linse und Ektoderm einzudrängen. Das Pigment in der äußeren Lamelle der sekundären Augenblase war entschieden in reichlicherer Menge entwickelt, als früher. In der inneren, zur Retina sich entwickelnden Lamelle war es dagegen fast vollständig geschwunden. Eben so waren nur mehr geringe Reste von Dotterplättchen in Linse und Retina zu finden. Die Mesodermzellen, welche die Augenblase von außen her bedeckten, ließen vielleicht die erste Andeutung einer Gruppierung zu einer zusammenhängenden Schicht erkennen.

Bald darauf machen sich an der Linse die ersten Unterschiede zwischen medialer und lateraler Wand bemerkbar. Die Zellen der medialen Wand wachsen zu größerer Länge aus und zwar ist es das freie, dem Lumen des Bläschens zugewendete Ende, welches diese Verlängerung erfährt (Fig. 6, Taf. XXX). In der Höhle des Bläschens können wieder, wie auch in dem abgebildeten Fall, einige Zellen liegen; wie wenig Bedeutung einem solchen Verhalten zuzuschreiben ist, geht schon daraus hervor, dass auf der anderen Seite desselben Embryo die Höhle ganz frei von Zellen war und nur eine Zelle etwas weiter in das Lumen vorsprang. Ob sich solche Zellen später wieder zwischen die übrigen Epithelzellen einordnen oder ob sie zerfallen und zu Grunde gehen, ist schwer zu sagen. Vielleicht kann beides geschehen. So sieht man in der Linse der Fig. 6

dorsal von den zwei großen, centralen Kernen ein rundliches, sehr intensiv gefärbtes Chromatinkorn, von dem ich glauben möchte, dass es von einem im Zerfall oder in Rückbildung begriffenen Zellkern stamme.

Zwischen Linse und Ektoderm liegt jetzt eine einfache Lage platter Mesodermzellen, und da diese Zellen sich später zweifellos an dem Aufbau der bindegewebigen Grundlage der Cornea betheiligen, so darf man wohl in dieses Stadium die erste Anlage der Hornhaut verlegen. Wichtig scheint es mir, dass zu dieser Zeit die Deckschicht des Ektoderms noch reichlich Pigmentkörnchen enthält.

Auch die Augenblase zeigt den Beginn einer Differenzirung. Die Retina ist nämlich an zwei Stellen des Querschnittes abgknickt und damit ist, wie wir sehen werden, eine Scheidung in die Pars optica und die Pars caeca, mit welcher letzterem Namen ich die Pars ciliaris und iridica zusammen bezeichnen will, eingeleitet. An der Grenze zwischen beiden Theilen der Retina, also an der Knickungsstelle, weichen die Kerne von innen her zurück. — Die Menge des Pigments der äußeren Wand der Augenblase hat gegen früher entschieden zugenommen. — In der Mitte der Außenfläche der Retina, da, wo sich auf dem Schnitt die äußere Wand der Augenblase von der inneren abgehoben hat (bei *st*), sitzen den Zellen kleine Buckel auf, die rundliche, mit hellem Inhalt erfüllte Vacuolen enthalten. Damit ist der erste Anfang der Differenzirung eines Neuroepithels gemacht. Es scheint mir von Interesse, dass diese Differenzirung am hinteren Pol der Augenachse den Anfang nimmt. — Der Opticus lässt bereits feine Fasern erkennen. — Das der Augenblase aufliegende Mesoderm ordnet sich deutlicher als früher zu einer Hülle derselben um.

Die weitere Ausbildung der medialen Wand des Linsenbläschens macht nun rasche Fortschritte. Im nächsten Stadium springt diese Wand schon als ein kleiner Hügel in das Lumen des Bläschens vor (Fig. 7, Taf. XXX). Dabei färben sich die freien Enden der Zellen mit Kochenillealaun erheblich dunkler, als die basalen. — Im Übrigen hat aber das Auge kaum irgend welche Fortschritte in der Entwicklung gemacht. Um so beträchtlicher sind dieselben im nächsten Stadium.

Die Linsenfasern erfüllen jetzt (Fig. 8, Taf. XXX) fast die ganze Höhle des Linsenbläschens. Sie sind unregelmäßig concentrisch über einander gelagert und die am meisten in der Peripherie gelegenen stoßen mit ihren basalen Enden am hinteren Linsenpol an einander.

Unter dem Epithel der Cornea findet sich eine dünne Fibrillen-

lage, welche zweifellos den hier liegenden Mesodermzellen den Ursprung verdankt und sich kontinuierlich in die oberflächlichste Cutisschicht fortsetzt. Ich habe mich von dieser Thatsache auch an Larven von *Salamandra maculosa* und *atra* aufs sicherste überzeugt und eben so auch an Knochenfischen (Hecht und Forelle) und stehe daher nicht an, die BOWMAN'sche Membran, die sich aus dieser ersten Fibrillenschicht entwickelt, zusammen mit der oberflächlichsten Lage von Hornhautkörperchen als Cutisschicht der Cornea zu bezeichnen.

Unter der Cornea, nahe dem Rande der Augenblase, finden sich zwei große Gefäßquerschnitte; ich werde darauf bei der Beschreibung der späteren Stadien noch zurückkommen. — Die Scheidung der Retina in eine Pars optica und Pars caeca ist noch schärfer, als früher, und beide Theile haben eine ziemlich weitgehende Differenzirung erfahren. Vor Allem gilt dies von der Pars optica. An ihr kann man schon dieselben Schichten unterscheiden, welche die fertige Retina charakterisiren. Man trifft von innen nach außen: 1) eine äußerst dünne Lage von Opticusfasern, die nur beim Sehnerveneintritt eine größere Dicke zeigt; darauf folgt: 2) eine einfache Lage von Kernen, die Zellkerne der Ganglienzellschicht; 3) ein ziemlich breiter, heller Streifen, der bei starker Vergrößerung feine Fäserchen erkennen lässt, die sich vielfach durchkreuzen, die innere reticuläre Schicht; 4) eine sehr dicke Lage von Zellkernen, die fast überall zu dreien über einander liegen, die innere Körnerschicht; 5) ein sehr dünner, eben merkbarer, heller Streifen, die äußere reticuläre Schicht; sodann 6) eine Lage von Kernen, die augenscheinlich zwei Schichten bilden, die äußere Körnerschicht, und endlich 7) die Stäbchenzapfenschicht. Diese hatte sich schon in den zwei vorhergehenden Stadien in Form von rundlichen Buckeln, welche den Kernen an der Außenfläche der Retina aufsaßen und kleine rundliche Vacuolen enthielten, bemerkbar gemacht. Jetzt sind diese Buckel fast durchwegs zu flaschenförmigen Körpern ausgewachsen, an denen man deutlich ein Innen- und ein Außenglied unterscheiden kann. — Ich wage nicht die Frage zu entscheiden, ob wir es hier mit Stäbchen oder Zapfen zu thun haben; wenn diese Gebilde auch mehr Stäbchen als Zapfen ähnlich sehen und zwischen ihnen kleinere, zapfenähnliche Gebilde nur in geringer Menge vorkommen, so unterscheiden sie sich doch auch wieder so auffallend von den Stäbchen der entwickelten Amphibienretina, dass es mir gerathen erscheint, zu sagen, es habe noch keine Differenzirung dieser Bildungen zu Stäbchen und Zapfen stattgefunden;

Stäbchen und Zapfen gehen vielleicht aus einer gemeinsamen Grundform hervor. Es soll davon weiter unten noch die Rede sein. Das Pigment in der äußeren, zum Tapetum nigrum umgewandelten Wand der Augenblase ist bedeutend vermehrt und namentlich an der der Retina zugewendeten Seite sehr mächtig entwickelt. — An der Grenze zwischen Pars optica und Pars caeca sind wieder, wie früher, kernfreie Stellen. An der Pars caeca, die sich zum überwiegenden Theile wohl zur Pars iridica entwickelt, ist die äußere, aus dem Tapetum fortgesetzte Lage dicker, als dieses, und ihre Dicke nimmt noch gegen den Umschlagsrand zu. Je höher die Zellen werden, um so ärmer werden sie an Pigment.

Das die Augenblase umgebende Mesodermgewebe bildet jetzt eine geschlossene Hülle, in der sich hier und da Pigmentkörnchen finden.

Im nächsten Stadium (Fig. 9, Taf. XXX) hat das Auge an Umfang sehr zugenommen, jedoch hat, von dieser Größenzunahme abgesehen, eigentlich nur die Linse eine namhaftere Weiterbildung erfahren. Am hinteren Pol der Linse bemerkt man eine Grube oder einen Schlitz, dessen Wände von den basalen Enden der jüngsten Linsenfaser gebildet werden. Der schon erwähnte Unterschied zwischen freien und basalen Enden der Fasern ist auch jetzt an den jüngsten Linsenfaser deutlich zu erkennen. — Auch an den Kernen zeigen sich je nach dem Alter der Fasern bemerkenswerthe Unterschiede. Während die Kerne des Linsenepithels und eben so auch die Kerne der sich unmittelbar daran anschließenden Linsenfaser ein sehr gleichmäßiges, ungemein zartes, chromatisches Gerüst enthalten, wird dieses mit zunehmendem Alter der Fasern gröber und dabei lockerer; es treten größere, weniger tingirbare nucleolenartige Bildungen auf und die Kerne erscheinen demgemäß heller, als die Kerne des Linsenepithels und der jungen Fasern.

In dem nächsten, von mir untersuchten Stadium, bei einer Larve, die im konservirten Zustande 13 mm maß, zeigte das Auge auf dem Querschnitte das in Fig. 10, Taf. XXX wiedergegebene Bild. Die Linse war ungemein groß, von ovaler Form, das stumpfe Ende nach innen, das spitze nach außen gewendet. Sie ließ auf dem Medianchnitt einen überaus regelmäßigen Bau erkennen. Ein solches Bild einer Linse sieht aus wie ein Schnitt durch eine Gastrula. Das Linsenepithel zeigte auf der hinteren Fläche den Beginn einer regelmäßigen Anordnung. Wie nämlich die Anschnitte durch die Linse deutlich erkennen lassen (vgl. Fig. 10 a), beginnen sich die Zellen an der Grenze des Epithels zu meridionalen Reihen zu ordnen. Die

nothwendige Folge davon ist, dass sich die Linsenfasern von nun an zu radiären Lamellen ordnen. Auf dem Schnitte durch die Mitte der Linse (Fig. 10) sieht man, dass sich die Kerne der Zellen, welche jene Reihen bilden, dachziegelförmig über einander legen.

Die Linsenfasern zeigen noch im Wesentlichen dieselbe Beschaffenheit, wie früher. Basales und freies Ende sind typisch von einander verschieden; das basale ist verdickt und besitzt einen feinkörnigen, zuweilen, wie es scheint, undeutlich längsstreifigen Inhalt, das freie ist sehr in die Länge gezogen, stark abgeplattet, von homogener Beschaffenheit und starkem Lichtbrechungsvermögen. An den Kernen der Linsenfasern sind dieselben Unterschiede, wie früher, zu erkennen. Häufig sieht man in den centralen Kernen helle Vacuolen, die mit dunkleren Inhaltskörnern erfüllt sind.

In der Mitte der hinteren Fläche, da, wo die basalen Enden der Fasern einander begegnen, ist wieder eine tiefe Spalte erkennbar, die sich von der Oberfläche fast bis ins Centrum der Linse verfolgen lässt. — Ob schon eine Kapsel vorhanden ist, konnte ich nicht mit Sicherheit entscheiden.

Das Epithel der Cornea ist jetzt vollkommen frei von Pigment.

Die Differenzirung der Retina hat weitere Fortschritte gemacht. Ihre Schichtung ist nicht überall gleich deutlich; in der Mitte ist sie am besten ausgebildet und sie wird um so undeutlicher, je mehr man sich der Peripherie nähert. In einiger Entfernung von der Grenze zwischen Pars optica und Pars caeca hört sie ganz auf. Namentlich die Stäbchenzapfenschicht lässt gut erkennen, wie die Differenzirung von der Peripherie zum Centrum allmählich zunimmt. Die Pars caeca lässt die Zusammensetzung aus zwei Blättern deutlich erkennen. Das äußere, das eigentlich nur der vordere Theil des Tapetum ist, ist am Rand etwas verdickt und das Pigment in ihm vermehrt. Aber auch in dem inneren, aus der eigentlichen Retina fortgesetzten Blatte hat vom Rande her die Pigmentbildung begonnen. Der äußeren Fläche der Pars iridica liegt oben und unten ein Gefäß auf und an den meisten Schnitten sieht man überdies noch einige flache, zum Theil pigmentirte, Bindegewebszellen. Dieses Bindegewebe mit den Gefäßen stellt die erste Anlage des Stroma iridis dar. Man kann aber nicht einen Augenblick zweifelhaft sein, dass die eigentliche Grundlage der Iris die Pars iridica retinae und nicht das bindegewebige Stroma ist. Es wird davon noch in einem späteren Abschnitte die Rede sein.

Ein Vergleich der Figg. 8, 9 und 10 (Taf. XXX) lehrt, dass die Gefäße, welche später zu Irisgefäßen werden, Anfangs eine etwas

andere Lage haben und erst allmählich auf die vordere Fläche der Pars iridica retinae rücken.

Eine Thatsache, von der man sich sowohl in diesem, wie in den nächst vorhergehenden Stadien leicht überzeugen kann, besteht darin, dass weitaus die meisten Theilungsfiguren der Retina an der Grenze zwischen Pars optica und Pars caeca zu finden sind. Dort, wo die Retina bereits in die einzelnen Schichten gesondert ist, habe ich in den letzten Stadien überhaupt keine Theilungsfiguren mehr finden können, obwohl doch sonst die Menge derselben in meinen Präparaten eine sehr große ist. Wir dürfen daher der Grenzzone zwischen beiden Abschnitten der Retina eine besondere Wachsthumseenergie zuschreiben. Dies gilt aber nur für die späteren Stadien, in jüngeren trifft man, wie auch die Figg. 2, 3, 4 und 6 lehren, Theilungsfiguren auch in der Mitte.

Eine Eigenthümlichkeit, die allen Stadien gemeinsam ist, besteht darin, dass, wie schon lange bekannt ist und in der jüngsten Zeit von SCHAPER ganz besonders nachdrücklich hervorgehoben wurde, die Theilungsfiguren stets an der äußeren, dem Tapetum zugewendeten Seite der Retina gelegen sind. Ob wir aus dieser Eigenthümlichkeit, welche die Retina mit dem Centralnervensystem gemein hat, indem auch hier die Theilungsfiguren stets an der dem Lumen zugewendeten Seite stehen, den Schluss ziehen dürfen, dass die Retina Anfangs den Formwerth eines einschichtigen Cylinderepithels besitze, will ich dahingestellt sein lassen.

In dem Raum zwischen Linse und Retina habe ich auf den Schnitten durch das rechte Auge im Ganzen nur drei Zellen gefunden, darunter eine in Theilung; im linken Auge konnte ich mich aber mit Sicherheit auch nicht von der Existenz einer einzigen Zelle überzeugen. An einem anderen gleich weit entwickelten Embryo fand ich in diesem Raum zwei oder drei Zellen im rechten, fünf bis sechs im linken Auge. Die Zellenzahl schwankt also. — Von der Eintrittsstelle des Opticus zieht ein feiner Faden zur hinteren Linsenfläche (vgl. Fig. 10); dort, wo er sich an diese ansetzt, war in einem Fall ein Zellkern zu sehen. Auch sonst durchziehen vereinzelte feine Fäden den erwähnten Raum.

Das, dem Tapetum außen aufliegende Mesodermgewebe zeigt den ersten Beginn einer Sonderung in zwei Schichten, indem die inneren Zellen Pigment entwickeln, die äußeren zumeist pigmentlos bleiben. Damit ist der Anfang einer Differenzirung in Chorioidea und Sklera gegeben.

Bei den beiden ältesten von mir untersuchten Axolotl-Larven, die im konservierten Zustande 15, bezw. 16,5 mm maßen, war die Linse schon mehr kugelig als oval; immerhin aber war die Hauptachse noch etwas länger als der Äquatorialdurchmesser. Die Zellen des Linsenepithels waren deutlicher, als bei den 13 mm langen Larven, an der Epithelgrenze zu meridionalen Reihen geordnet. Die innersten Linsenfasern hatten ihre Kerne verloren.

An der Retina war die Differenzirung der einzelnen Schichten weiter gediehen. Vor Allem war schon ein deutlicher Unterschied zwischen Stäbchen und Zapfen zu erkennen. Ich habe einen Schnitt durch die Mitte der Retina einer 15 mm langen Larve auf Taf. XXXI, Fig. 2 bei Ölimmersion gezeichnet.

Wie schon früher erwähnt, nimmt die Differenzirung der Retina vom hinteren Pol der Augenachse ihren Ausgang und schreitet von da nach der Peripherie weiter. Man trifft also immer an der Peripherie jüngere Zustände, als in der Mitte. Ich habe nun in Fig. 2 a, Taf. XXXI, mehrere Neuroepithelzellen von der Peripherie der Retina einer 16,5 mm langen Larve abgebildet. Das erste Bild zeigt uns ein Außenkorn, dem ein kleiner, homogener Buckel aufsitzt, der sich mit Boraxkarmin ziemlich dunkel gefärbt hat und auf welchem außen noch ein ganz kleiner, heller, ungefärbter Kegel sitzt. Daneben sieht man eine Neuroepithelzelle, deren Buckel stark in die Länge gewachsen ist und im Inneren eine Vacuole enthält. In der zweiten Reihe ist zunächst eine Zelle dargestellt, die ähnlich aussieht, wie die erste Zelle der obersten Reihe. Die zweite Zelle hat in so fern eine Weiterbildung erfahren, als zwischen dem Kern und der homogenen Masse eine ziemlich große Vacuole aufgetreten ist, in deren flüssigem Inhalte ein paar stark lichtbrechende Körner liegen. Zugleich ist der kleine Kegel länger und dicker geworden und in ihm bemerkt man gleichfalls einige helle Körner. Noch weiter sind diese Eigenthümlichkeiten in der dritten Zelle der ersten Reihe gediehen. — In der ersten Zelle der dritten Reihe ist die Vacuole, die nach außen auf den Kern folgt, von besonderer Größe und Regelmäßigkeit; die zweite Zelle stellt schon eine typische Stäbchenzelle dar. An dem Stäbchen können wir, wie auch an den Stäbchen der Fig. 2, ein Außen- und ein Innenglied unterscheiden und zwischen beiden eine quere, ziemlich dunkel tingirte Scheibe, die, wie die Bilder der Fig. 2 a lehren, zweifellos aus der homogenen Masse hervorgegangen ist, die den Kernen der jungen Neuroepithelzellen außen aufsitzt. Diese Scheibe stellt den Schaltkörper RANVIER'S dar, während die

helle Substanz zwischen ihm und dem Kern, die bei ihrem Auftreten als Inhalt einer Vacuole imponirt, RANVIER's Nebenkörper darstellt. Das Außenglied, das später noch bedeutend in die Länge wächst, und z. B. beim erwachsenen Salamander nach Fixirung in FLEMMING'scher Flüssigkeit sich in zahlreiche quere Scheiben gliedert, ist bei der Axolotl-Larve von stark lichtbrechenden Körnern durchsetzt, die in Reihen geordnet sind und dadurch dem ganzen Außenglied ein streifiges Aussehen verleihen. Es erscheint mir sehr wahrscheinlich, dass bei der Bildung und dem Wachsthum des Außengliedes der Schalkkörper eine wichtige Rolle spielt.

Über die Entstehung der sogenannten LANDOLT'schen Kolben der Amphibienretina habe ich keine Beobachtungen angestellt. —

Es ist schon von vielen Seiten die Frage erörtert worden, ob die Einstülpung der primären Augenblase und ihre Umbildung zur sekundären einfach eine mechanische Folge der Entwicklung der Linse oder aber ein Vorgang sei, der im Grunde selbständig abläuft und nur der Zeit nach mit der Entwicklung der Linse zusammenfällt. Es hat sich darüber eine ganze Litteratur angehäuft, da fast Jeder, der sich mit der Entwicklung des Auges beschäftigte, sich darüber geäußert hat. Ich will von dieser Litteratur hier absehen, da es sich dabei meistens weniger um wirklich beweiskräftige Beobachtungen, als um zum Theil vorgefasste Meinungen handelt¹; dagegen will ich eine Beobachtung mittheilen, die mir in dieser Frage ausschlaggebend zu sein scheint. Der Zufall hat mir vor mehreren Jahren einen Axolotl-Embryo in die Hand gespielt, der eine ganz eigenartige Missbildung des Kopfes zeigte. Das Ektoderm und alle ektodermalen Gebilde waren auf der linken Seite kaum halb so mächtig entwickelt als rechts. Der Kopf war in Folge dessen stark nach links gebogen. Die Nasengrube dieser Seite war klein und

¹ Nur einen von v. KUPFFER erwähnten Fall will ich hier berühren. Er betrifft einen von HERMANN BECKER beschriebenen Mikrophthalmus beim Menschen. An dem Bulbus fehlten die Linse, das Corpus ciliare, die Iris und die Pupille. Die Chorioidea adhärirte der Cornea, Tapetum nigrum und Retina waren vorn geschlossen, — alles das sind Umstände, die es möglich erscheinen lassen, dass vor der Geburt eine Verletzung des Auges stattgefunden hatte. So weit ich mir aus der Darstellung v. KUPFFER's ein Bild machen kann, scheint mir der Fall nicht so beschaffen gewesen zu sein, dass er den Satz rechtfertigte: »hier dürfte mit großer Wahrscheinlichkeit angenommen werden, dass der normale Process der Linsenbildung überhaupt nicht stattgefunden hatte«. Vgl. v. KUPFFER, Verhandl. der anatom. Gesellsch. auf der zehnten Versammlung in Berlin 1896.

ihre Wände dünn; das Gehörbläschen schien etwas nach vorn geschoben zu sein und war nur etwa halb so groß als rechterseits. Dabei war auch das ganze Gehirn auf der linken Seite, obwohl es dieselben Abschnitte, wie auf der rechten, erkennen ließ, doch außerordentlich viel dünner und schwächer. Es musste also schon bei der ersten Entwicklung des Embryo ein Defekt im Bereiche des Ektoderms der linken Seite bestanden haben. Das interessanteste Verhalten aber zeigte das Auge. Ich habe einen Schnitt, der beide Augen gleich voll traf, auf Taf. XXX, Fig. 11 abgebildet. Rechts (auf der Figur links) war das Auge ganz normal entwickelt; die Augenblase war tief eingestülpt und die Linse, welche im Anschnitte getroffen ist, hatte sich vollständig vom Ektoderm abgelöst. Auf der linken Seite war dagegen von einer Linse überhaupt nichts, oder wenigstens nichts Sicheres zu erkennen; es müsste denn sein, dass die Ektodermverdickung, die man bei l^1 an der dorsalen Seite des Kopfes sieht, und die auf der gesunden Seite kein Analogon hat, als eine rudimentäre, ganz aus der Lage gebrachte Linsenanlage aufzufassen wäre. Jedenfalls konnte aber diese Bildung keinen Einfluss auf die Entwicklung der Augenblase nehmen. Nun war auch auf der linken Seite eine sekundäre Augenblase vorhanden (ab^1); aber diese war sehr viel kleiner und viel weniger regelmäßig, als rechts. Indess konnte man, wie hier, ganz deutlich zwei Blätter, ein dünnes äußeres und ein dickes inneres, unterscheiden. Unter ihr lagen einige Mesodermzellen, aber nichts, was einer Linse auch nur im entferntesten vergleichbar war. Wir dürfen daher wohl sagen, dass die Einstülpung der primären Augenblase und ihre Umbildung zur sekundären ein Vorgang ist, der auch unabhängig von der Linsenbildung erfolgen kann, der aber, wenn diese ausbleibt, nicht mit der Regelmäßigkeit abläuft, wie unter normalen Verhältnissen. —

Bei Triton taeniatus geht die Entwicklung der Linse in wesentlich derselben Weise vor sich, wie beim Axolotl, nur setzt sie schon früher ein. Während man nach dem früher Gesagten beim Axolotl den Anfang der Linsenbildung ungefähr in das Stadium von 24 Urwirbeln zu verlegen hat, bemerkt man bei Triton taeniatus schon im Stadium von 16 Urwirbeln eine kleine Einsenkung des Ektoderms an der Stelle, wo sich die Linse bildet. Interessant ist dabei, dass solche Tritonembryonen in Beziehung auf die Ausbildung ihrer übrigen Sinnesorgane, wenigstens in Beziehung auf das Gehörbläschen und die Riechgrube, eben so hoch stehen, wie Axolotl-Embryonen

von 24 Urwirbeln. Beim Axolotl dürfte sich das Linsenbläschen im Stadium von etwa 35—36 Urwirbeln vollständig vom Ektoderm ablösen; beim Triton kann ich aber schon im Stadium von ungefähr 22 Urwirbeln keine sichere Verbindung mehr zwischen beiden erkennen. Im Übrigen jedoch bestehen kaum nennenswerthe Unterschiede zwischen Axolotl und Triton. Wie dort, macht sich auch hier bei der Umbildung der Epithelzellen in die Linsenfaser schon frühzeitig ein Unterschied zwischen freier und basaler Seite der Zellen bemerkbar, und auch hier ordnen sich die Zellen des Epithelrandes schon bald zu meridionalen Reihen.

Angesichts dieser Übereinstimmung in der Entwicklung der Linse sind die Differenzen in der Entwicklung der Retina in hohem Grade auffallend. In einem Stadium, welches dem Stadium der Fig. 10, Taf. XXX vom Axolotl entspricht, ist beim Triton die Ganglienzellschicht mindestens drei, die innere Körnerschicht mindestens fünf Zellen dick, während die äußere Körnerschicht eine einfache Lage sehr regelmäßig gestellter Zellkerne enthält. Die Ausbildung der Stäbchenzapfenschicht scheint bei beiden Formen in der gleichen Weise zu erfolgen. Während es mir aber beim Axolotl nicht gelingen wollte, Zwillingszapfen zu finden, sehe ich solche bei älteren Tritonlarven in jedem Schnitt. Wenn man die Querschnittsbilder der Retina beider Formen mit einander vergleicht, kann man sich des Gedankens nicht erwehren, dass das Sehvermögen des Triton ungleich besser sein muss, als das des Axolotl, ein Gedanke, der auch noch, wie im nächsten Abschnitt gezeigt werden wird, durch andere Erscheinungen nahegelegt wird. —

Die Entwicklung der Linse geht indessen gewiss nicht bei allen Amphibien, ja nicht einmal bei allen Urodelen in derselben Weise vor sich wie beim Axolotl und Triton. Ich habe zwei junge Embryonen von *Salamandra atra* von 8, bzw. 8,6 mm Länge (nach Pikrinsäure-Sublimathärtung) geschnitten. Während bei dem älteren der beiden die Linse ungefähr das Aussehen hatte, wie bei dem Axolotl-Embryo der Fig. 9, Taf. XXX, bot sie bei dem jüngeren das Bild der Fig. 1, Taf. XXXI. Sie erinnerte sehr an das Verhalten der *Pristiurus*-Linse, etwa im Stadium der Fig. 8 oder 9, Taf. XXVIII. Und vielleicht gestattet diese Ähnlichkeit auch einen Schluss auf eine ähnliche Entwicklung; es müsste dann die Höhle des Linsenbläschens in anderer Weise entstehen, als beim Axolotl oder Triton. Nun ist es aber noch weiterhin interessant, dass bei dem älteren der beiden Embryonen, bei dem, wie gesagt, die Linse ungefähr

das Bild der Fig. 9, Taf. XXX bot, die Retina noch nicht die geringste Spur einer Differenzirung in einzelne Schichten erkennen ließ. • Alles das sind Thatsachen, die zum Denken anregen. Ein Axolotl oder Triton verlässt schon sehr früh das Ei und hat dann für seinen Unterhalt selbst zu sorgen; er muss daher auch möglichst bald in den Gebrauch seiner Sinnesorgane gesetzt werden. Eine Salamandra atra dagegen verbringt ihre ganze Larvenzeit im Uterus der Mutter und kann sich daher, so zu sagen, mit der Entwicklung ihrer Sinnesorgane und speciell ihrer Augen Zeit lassen. —

Von der Linse einer Necturus-Larve von 21 mm Länge erwähne ich hier nur, dass das Epithel noch sehr weit auf die Hinterfläche reichte und dass die Zellen am Epithelrand deutlich zu meridionalen Reihen geordnet waren.

Eine kontinuierliche Reihe älterer Stadien habe ich nur von Salamandra atra untersucht, und zwar Larven von 2,6, 3,0, 3,9 und 4,9 cm Länge. Der Bau der Linse gleicht schon bei den jüngsten dieser Larven so sehr dem Bau der fertigen Linse, dass ich es für unnöthig halte, hier genauer darauf einzugehen.

Die Linsenentwicklung der Anuren habe ich nicht untersucht. —

Es ist wohl selbstverständlich, dass an einem so leicht zu beschaffenden Material, wie es Amphibieneier sind, schon frühzeitig Untersuchungen über die Entwicklung der Linse und des Auges überhaupt angestellt wurden. — Nachdem REMAK¹ im Jahre 1855 gefunden hatte, dass sich die Linse beim Frosch als ein »blasiger Auswuchs« der »inneren weißen Zellschicht des äußeren Keimblattes« bilde, und diese Beobachtung später von BARKAN² und LIEBERKÜHN³ mit Beziehung auf andere Batrachier bestätigt worden war, gab A. GOETTE zuerst in einem vorläufigen Bericht⁴ und dann in seinem bekannten Werk über die Entwicklungsgeschichte der

¹ R. REMAK, Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelthiere. Berlin 1855. p. 150.

² A. BARKAN, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Auges der Batrachier. Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wiss. in Wien. Math. naturw. Klasse 1866. Der Text dieser kurzen Abhandlung steht, so weit er die Linse betrifft, in einem gewissen Gegensatz zu den Abbildungen, in so fern diese die erste Linsenanlage als solide Wucherung zeigen, während im Text die Angabe REMAK's bestätigt wird.

³ N. LIEBERKÜHN, Über das Auge des Wirbelthierembryo. Kassel 1872. Schriften der Ges. zur Beförd. der gesammten Naturwiss. zu Marburg. Bd. X. 5. Abth.

⁴ AL. GOETTE, Kurze Mittheilungen aus der Entwicklungsgeschichte der Unke. Arch. für mikr. Anat. Bd. IX. 1873. p. 401.

Unke¹ eine ausführliche Darstellung der Entwicklung der Linse. In dieser trat er REMAK und BARKAN in so fern entgegen, als er die Linse »aus einer soliden Wucherung der Oberhaut hervorgehen« ließ, »welche erst nachträglich eine Höhle erhält«. Dieser Angabe trat KESSLER² entgegen, der bei Triton ganz eben so, wie es REMAK in Beziehung auf den Frosch gethan hatte, die Linse »als ursprünglich hohlen Körper« entstehen ließ. Dieser Angabe fügte er noch die Bemerkung bei, dass damit nicht gesagt sei, »dass man sich diesen Hohlkörper, die Linsenblase, leer zu denken hätte; dieselbe ist vielmehr erfüllt von einer Flüssigkeit, welche im gehärteten Präparat als feinfaseriges Gerinnsel erscheint; in diesem sind in der Nähe der Innenfläche der Blasenwand kleine Körperchen eingebettet, welche nur als ausgetretene Dotterplättchen gedeutet werden können, die sich wohl auch bisweilen so gruppieren, dass sie, umgeben von den Fäden jenes Gerinnsels, Zellen vortäuschen können«. KESSLER meint, dass seine Beobachtung vielleicht auch für die Batrachier Geltung haben möchte. Im Jahre 1886 publicirte KORÁNYI³ eine kleine Abhandlung über die Entwicklung der Linse, in der er u. A. mittheilte, dass bei Triton »das verdickte Ektoderm« der Linsen-grube »mehrere cylindrische Zellreihen« führt. — Vier Jahre später erschien eine unter LEUCKART's Leitung ausgeführte, sehr fleißige Untersuchung EMIL SCHOEBEL's⁴, die sich zwar hauptsächlich mit der postembryonalen Entwicklung des Auges beschäftigte, aber doch auch die ersten Entwicklungsstadien mit in den Kreis der Beobachtungen zog. Die Untersuchung bezog sich in erster Linie auf *Hyla arborea*. SCHOEBEL meint, dass sich zwischen Ektoderm und Augenblase vor der Bildung der Linse eine dünne Mesoderm-lamelle einschlebe. Was die Linsenbildung selbst betrifft, so findet er, dass die Zellen der inneren Ektoderm-schicht zunächst zu langen Cylinderzellen auswachsen und dass sich dann die von ihnen gebildete Platte zu einer kleinen, hohlen Grube einsenke. Dieser Bildungsmodus

¹ AL. GOETTE, Die Entwicklungsgeschichte der Unke (*Bombinator igneus*). Leipzig 1875.

² LEONH. KESSLER, Untersuchungen über die Entwicklung des Auges, angestellt am Hühnchen und Triton. Dorpat 1871. — Zur Entwicklung des Auges der Wirbelthiere. Leipzig 1877.

³ ALEX. KORÁNYI, Beiträge zur Entwicklung der Krystalllinse bei den Wirbelthieren. Internat. Monatsschr. f. Anatomie und Histologie. Bd. III. 1886. p. 235.

⁴ EMIL SCHOEBEL, Zur postembryonalen Entwicklung des Auges der Amphibien. Inaug.-Diss. aus Leipzig. Jena 1890.

finde sich nicht bloß bei Hyla, sondern, wie SCHOEBEL ausdrücklich gegen GOETTE betont, auch bei Bombinator. Er meint, es komme nur auf die richtige Schnittführung an, um sich zu überzeugen, dass es sich bei der Entwicklung der Linse der Amphibien stets um eine hohle Einsenkung und nicht um eine solide Wucherung handle. — Endlich liegt über die Entwicklung der Linse von Triton noch aus der jüngsten Zeit eine Arbeit von TOYOTARO INOUE¹ vor, die hinsichtlich der thatsächlichen Befunde alle Anerkennung verdient, wenn auch das Gesamtergebnis ein etwas dürftiges ist. INOUE findet die Entwicklung wesentlich so, wie ich sie vom Axolotl beschrieben habe; nur schließt die Darstellung schon mit dem Stadium ab, in welchem die innere Wand des Linsenbläschens dicker zu werden beginnt².

Übrigens beziehen sich nahezu alle Arbeiten über Linsenentwicklung bloß auf die allerersten Stadien. Nur die Arbeit SCHOEBEL's macht hiervon eine Ausnahme. Aber, wenn auch in seinen Ausführungen viel Richtiges vorkommt, so ist er doch vielfach durch die herrschende Lehre von der »Schalenstruktur« der Linse zu irrigen Ansichten geführt worden. SCHOEBEL erwähnt, dass die Höhle des Linsenbläschens nur in den seltensten Fällen vollständig leer sei. »In der Regel finden sich in derselben eine Anzahl Zellen, die bei der Verschmelzung der Umschlagsränder der noch mit dem Ektoderm im Zusammenhang stehenden Linsenblase als überschüssig aus dem Verbande der einschichtigen Zellenlage ausrangirt worden sind.« Der Bestand dieser Zellen sei aber nur von kurzer Dauer, da sie rasch der Auflösung und Resorption anheimfallen. — In Beziehung auf die Bildung der Linsenfasern giebt SCHOEBEL an, dass zuerst die der Achse am nächsten gelegenen Zellen die größte Wachsthumintensität aufweisen und dass diese in dem Maße abnimmt, als sich die Zellen von der Achse entfernen. Wenn ich dieser Angabe irgend eine Berechtigung zuerkennen soll, so kann ich sie nur auf Stadien beziehen, ähnlich denen, welche ich auf Taf. XXX, Fig. 6 und 7, abgebildet habe; auf alle späteren finden sie keine Anwendung. — Einige Zeit, nachdem die Faserbildung

¹ TOYOTARO INOUE, Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Linse. Inaug.-Diss. aus München. München 1895.

² Gelegentlich einer Arbeit über »die postembryonale Entwicklung der Epidermis des Siredon pisciformis« (Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXIV, 1885) gab JUSTUS CARRIÈRE auch eine kurze Beschreibung des Auges junger Axolotllarven, die indess in Betreff der Linse nichts Neues enthielt, und die ich daher hier nicht referiren zu müssen glaube.

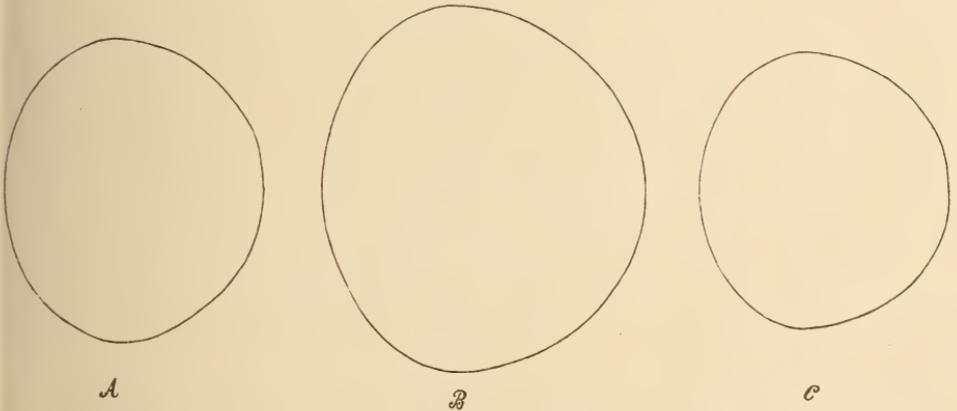
begonnen hat, soll nach SCHOEBEL die Stelle, »welche den eigentlichen Faserbildungsherd abgiebt«, oder, wie wir einfacher sagen wollen, der Epithelrand, »wenn nicht geradezu nach dem proximalen Pol gedrängt, so doch in unverhältnismäßig geringer Entfernung davon gehalten« werden. Diese Angabe enthält eine richtige und eine unrichtige Beobachtung; richtig ist, dass der Epithelrand sehr weit hinten, also sehr nahe dem hinteren Linsenpol liegt (vgl. meine Figg. 7—10, Taf. XXX); unrichtig aber ist, dass sich dieser Epithelrand erst sekundär nach hinten verschiebt. Vielmehr liegt er bei den Amphibien von allem Anfang an nahe dem hinteren Pol und rückt später langsam gegen den Äquator. Die Verschiebung geht also in umgekehrter Richtung, als SCHOEBEL angiebt, vor sich, beginnt aber freilich erst in Stadien, auf welche sich seine Untersuchung nicht mehr bezieht. Es wird davon noch weiter unten die Rede sein. —

Was die Entwicklung der übrigen Theile des Auges betrifft, so will ich hier auf eine genaue Berücksichtigung der Litteratur verzichten. Ich möchte aber erwähnen, dass auch in dieser Hinsicht die Arbeit SCHOEBEL's die zuverlässigsten Mittheilungen bringt. Nur was die Retina betrifft, will ich dessen Angaben hier kurz referiren, weil sich dieselben gleichfalls auf den Axolotl beziehen. »Die erste Differenzirung in Schichten, die sich geltend macht, liefert«, wie SCHOEBEL berichtet, »die sogenannte innere granulirte oder innere reticuläre Schicht.« »Unmittelbar darauf, oder wohl häufig auch zu gleicher Zeit« entsteht die äußere reticuläre Schicht. Erst dann soll sich das Neuroepithel differenziren. Wie aus der oben gegebenen Beschreibung hervorgeht, muss ich dieser Darstellung entgegenreten. Ich finde, dass die Differenzirung der Retina mit dem Neuroepithel beginnt. Ob sich ein Stadium findet, in welchem nur eine innere und nicht auch eine äußere retikuläre Schicht vorhanden ist, will ich dahingestellt sein lassen; ich habe keines gefunden. Die Bildung der Stäbchen und Zapfen wird von SCHOEBEL in einer Weise geschildert, die deutlich zeigt, dass ihm ganz ähnliche Bilder, wie mir, vorgelegen haben und, wenn seine Beschreibung etwas anders lautet, als die von mir gegebene, so liegt der Grund vielleicht nur in der Verschiedenheit der angewandten Methoden.

B. Bau. Das Auge der Amphibien bietet schon deshalb ein großes allgemeines Interesse, weil die Amphibien der Mehrzahl nach Formen sind, welche in ihrer Jugend, als Larven, im Wasser

leben, um erst nach zurückgelegter Metamorphose das Land aufzusuchen. Der Wechsel zweier verschieden stark lichtbrechender Medien muss auch im Bau ihrer Augen zum Ausdruck kommen; daran wird aber auch die Linse einen hervorragenden Antheil haben.

Zwar wird auch die Linse der Amphibien, wie die der Fische, zuweilen als kugelig beschrieben; so sagt z. B. KESSLER, »die Tritonenlinse unterscheidet sich von der der Eidechse durch ihre vollkommene Kugelgestalt« und SCHOEBEL giebt an, dass die entwickelte Linse der Batrachier gleichfalls kugelig sei. Bei BECKER¹ finde ich sogar folgende merkwürdige Stelle: »Den einfachsten Bau besitzen die kugeligen Linsen einiger Fische, Amphibien und Reptilien, wie Stockfisch, Triton, Salamander, Frosch und Eidechse.« Indessen kann man sich an jeder frischen und an jeder in situ gehärteten Amphibienlinse leicht vom Gegentheil überzeugen. Ja, die Linse der Amphibien ist nicht nur nicht kugelig, sondern sie zeigt sogar stets einen sehr auffallenden Unterschied zwischen Vorder- und Hinterfläche. Die vordere Fläche ist stets weniger stark gewölbt, besitzt also einen



Textfigur 5.

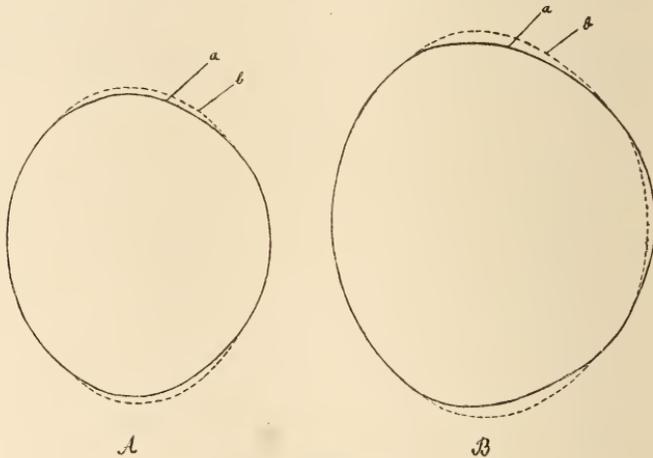
rei Amphibienlinsen in seitlicher Ansicht. *A* Salamandra maculosa, *B* Rana fusca, *C* Hyla arborea. Bulbi in toto mit FLEMING'scher Flüssigkeit fixirt.

größeren Krümmungsradius, als die hintere. Dieser Unterschied ist bei den Anuren bedeutender als bei den Urodelen. Ich habe in obestehender Figur je eine Linse von Salamandra maculosa, Rana fusca und Hyla arborea bei gleicher Vergrößerung in reiner Seitenansicht gezeichnet. Man bemerkt, dass die Linse von Rana der von Hyla

¹ OTTO BECKER, Zur Anatomie der gesunden und kranken Linse. Wiesbaden 1883.

viel ähnlicher sieht, als der des Salamanders. — Der Äquator ist überall deutlich markirt, deutlicher allerdings bei den Anuren als bei den Urodelen, und zwar in Folge der stärkeren Verschiedenheit der beiden Flächen.

Übrigens ist die Form, welche die Linsen bei der Härtung annehmen, nicht immer dieselbe. Sie ist nicht bloß von der Art der Fixirungsflüssigkeit, sondern auch von der Art ihrer Anwendung abhängig. Die drei Linsen der Fig. 5 wurden in der Weise gewonnen, dass die Bulbi, nachdem sie ganz rein präparirt waren, in toto auf 24 Stunden in FLEMMING'sche Flüssigkeit gelegt wurden. Wenn man dagegen die Bulbi, um sie leichter anschneiden zu können, als dies im frischen Zustande möglich ist, zunächst nur auf kurze Zeit, höchstens auf eine halbe Stunde, in FLEMMING'sche Flüssigkeit bringt, dann im Äquator durchschneidet und nun die vordere Bulbushälfte



Textfigur 6.

mit der Linse auf weitere 24 Stunden in die erwähnte Flüssigkeit legt, so werden die Linsen viel flacher.

Ich habe in Textfig. 6 bei *A* zwei Linsen von *Salamandra maculosa* und bei *B* zwei Linsen von *Rana fusca* über einander gezeichnet. Die Linsen *a* waren in der zuerst erwähnten Weise fixirt, die Linsen *b* in der zuletzt erwähnten. Vielleicht gehen die verschiedenen Formen verschiedenen Accommodationszuständen parallel.

Wieder anders sehen die Linsen aus, wenn man sie mit einer Sublimatmischung (Sublimat-Platinchlorid oder Sublimat-Pikrinsäure) fixirt. Man darf daher nicht erwarten, dass Messungen, welche man an in verschiedener Weise fixirten Linsen anstellt, übereinstimmende

Resultate geben. Aber auch bei gleicher Art der Fixirung begegnet man zuweilen Differenzen, für die man nicht immer den Grund anzugeben vermag. Wenn ich im Folgenden die Resultate einiger Messungen mittheile, so geschieht dies daher mit aller nur möglichen Reserve.

Zunächst theile ich solche Maße mit, die von Linsen abgenommen wurden, die in einer Sublimatlösung gelegen hatten. Die Fixirung war in der Weise erfolgt, dass etwa eine halbe Stunde nach der Einwirkung der Flüssigkeit der Bulbus im Äquator durchschnitten und dann die vordere Bulbushälfte mit der Linse noch ungefähr 24 Stunden in der Flüssigkeit belassen wurde. Bei dieser Art der Fixirung wurden die Linsen viel flacher als bei der Fixirung mit FLEMMING'scher Flüssigkeit. Die Maße sind folgende:

	Achse in mm	Äqu.-Durchm. in mm
Axolotl, 10,2 cm langes Exemplar. Pikr.-Subl.	0,88	0,92
Axolotl, 25,5 cm langes Exemplar. Pikr.-Subl.	1,40	1,68
Triton cristatus, 6,3 cm lange Larve, ohne Schwanz- faden gemessen, in Platinchlorid fixirt	0,82	0,84
Triton cristatus, erwachsenes Exemplar. Pikr.-Subl.	1,12	1,36
Salamandra macul., 4,9 cm lange Larve. Pikr.-Subl.	0,598	0,65
Salamandra macul., erwachs. Exemplar. Pikr.-Subl.	2,32	2,84
Salamandra macul., zweites Exemplar. Pikr.-Subl. .	2,12	2,72
Salamandra macul., drittes Exemplar. Pikr.-Subl. .	2,20	2,72
Rana fusca, erwachsenes Exemplar. Plat.-Subl. . . .	3,16	4,20
Hyla arborea, erwachsenes Exemplar. Pikr.-Subl. .	2,04	2,72
Hyla arborea, zweites Exemplar. Pikr.-Subl.	2,00	2,72
Bufo variabilis, erwachsenes Exemplar. Plat.-Subl. .	2,52	3,64

Ich habe nun aus diesen Zahlen nach der Proportion:

$$\text{Achse} : \text{Äqu. Durchm.} = 1 : x$$

die Indices berechnet. Der Index x giebt also an, wie weit sich die Form einer Linse von der Kugelform entfernt. Die Indices lauten:

Siredon pisciformis, kleines Exemplar $x = 1,045$

Siredon pisciformis, großes Exemplar $x = 1,20$

Triton cristatus, Larve $x = 1,024$

Triton cristatus, erwachsen. $x = 1,214$

Salamandra maculosa, Larve. $x = 1,087$

Salamandra maculosa, erwachsen . . $x = 1,224$ (bezw. 1,236 u. 1,273)

Rana fusca, erwachsen $x = 1,329$

Hyla arborea, erwachsen $x = 1,333$ (bezw. 1,360)

Bufo variabilis, erwachsen $x = 1,444$.

Man könnte sich versucht fühlen, aus diesen Zahlen den Schluss zu ziehen, dass die Urodelen einen kleineren Linsenindex haben, als die Anuren, ein Schluss, dem ja bis zu einem gewissen Grade vielleicht die Berechtigung nicht abgesprochen werden kann. Dabei erscheint es auffallend, dass unter den Urodelen der Axolotl den kleinsten Index hat, dass dann Triton folgt und zuletzt der Salamander. Vielleicht entfernt sich also die Linse um so mehr von der Kugelform, je vollständiger die Thiere das Wasserleben aufgeben und sich dem Luftleben zuwenden.

Mit Sicherheit dagegen darf man, wie ich glaube, sagen, dass junge Thiere und Larven einen kleineren Index haben, als erwachsene, dass also die Linse im Laufe der individuellen Entwicklung sich mehr und mehr von der Kugelform entfernt. Eben so kann es keinem Zweifel unterliegen, dass die relative Größe der Linse, sowie überhaupt des ganzen Auges, d. h. die Größe im Verhältnis zur Größe des ganzen Körpers, so weit sich diese ohne genauere Messung abschätzen lässt, vom Axolotl bis zu den Anuren stetig zunimmt. Der große, mehr als 25 cm lange Axolotl hatte eine kleinere Linse und einen kleineren Bulbus als die kleine *Hyla*; ja auch der Salamander besitzt eine Linse, die kaum größer ist als die des Laubfrosches, obwohl sein Körpervolumen mindestens doppelt so groß ist. Aus diesen und ähnlichen Thatsachen dürfen wir wohl den Schluss ziehen, dass das Sehvermögen der Anuren auf einer viel höheren Stufe steht, als das der Urodelen.

Um indessen zu zeigen, wie verschieden die Zahlen je nach der Art der Fixirung ausfallen, will ich noch ein paar Messungsergebnisse mittheilen, welche ich nach Fixirung mit FLEMMING'scher Flüssigkeit erhalten habe. Zunächst habe ich eine größere Anzahl von Bulbi von *Salamandra maculosa*, *Rana fusca* und *Hyla arborea* in toto mit FLEMMING'scher Flüssigkeit fixirt und die Linse nach ungefähr 24 Stunden herausgenommen. Es ergaben sich dabei folgende Maße:

	Achse	Äqu.-Durchm.	Index
<i>Salamandra maculosa</i> <i>a</i>	2,42	2,75	1,13
<i>Salamandra maculosa</i> <i>b</i>	2,43	2,76	1,13
<i>Salamandra maculosa</i> <i>c</i>	2,51	2,88	1,14

	Achse	Äqu.-Durchm.	Index
<i>Salamandra maculosa d</i>	2,53	2,87	1,13
<i>Salamandra maculosa e</i>	2,64	3,00	1,13
<i>Rana fusca a</i>	3,00	3,61	1,20
<i>Rana fusca b</i>	3,02	3,48	1,15
<i>Rana fusca c</i>	3,16	3,64	1,15
<i>Rana fusca d</i>	3,20	3,56	1,11
<i>Hyla arborea a</i>	2,20	2,79	1,26
<i>Hyla arborea b</i>	2,41	2,68	1,11
<i>Hyla arborea c</i>	2,44	2,80	1,14

Man erhält also bei dieser Art der Fixirung durchwegs viel niedrigere Indices, als in den früher angeführten Fällen. Auffallend sind die großen Differenzen, die man zuweilen an den Linsen einer und derselben Species erhält. Im Allgemeinen zeigen aber auch hier die Anuren höhere Indices als die Urodelen. Freilich ergibt eine andere Art der Anwendung der FLEMMING'schen Flüssigkeit wieder andere Zahlen und erheblich höhere Indices. Wenn man nämlich diese Flüssigkeit zunächst nur kurze Zeit, höchstens eine halbe Stunde, einwirken lässt, so wird die Linsenachse kürzer, der Index also höher. Dies mag aus folgenden Zahlen hervorgehen:

	Achse	Äqu.-Durchm.	Index
<i>Salamandra maculosa a</i>	2,50	3,12	1,24
<i>Salamandra maculosa b</i>	2,55	3,18	1,24
<i>Rana fusca a</i>	3,12	3,92	1,25
<i>Rana fusca b</i>	3,16	3,88	1,22

Die Form, welche die Linse bei dieser Art der Fixirung annimmt, scheint am besten der Form zu entsprechen, welche die frische, aus ihrer Umgebung befreite und sich selbst überlassene Linse annimmt. Ich habe von frischen, in physiologischer Kochsalzlösung untersuchten Salamander- und Froschlinsen folgende Maße abgenommen und folgende Indices berechnet:

Bei einer Salamanderlinse fand ich eine Achse von 2,70 mm und einen Äquatorialdurchmesser von 3,35 mm, woraus sich ein Index von 1,24 mm ergibt; von einer zweiten Linse, deren Maße ich nicht notirt habe, habe ich denselben Index berechnet und von einer dritten einen Index von 1,20 mm. Bei *Rana fusca* haben die Messungen ergeben:

	Achse	Äqu.-Durchm.	Index
<i>a</i>	3,46	4,00	1,156
<i>b</i>	3,24	4,00	1,233
<i>c</i>	3,24	4,00	1,233
<i>d</i>	3,13	3,78	1,206
<i>e</i>	3,02	3,75	1,241

Die Linsen *b* und *c*, sowie *d* und *e* stammten von je einem Frosch. Bei einer sechsten Linse haben die Maße, die ich nicht notirt habe, einen Index von 1,21 mm ergeben. — Man begegnet also nicht bloß ziemlich erheblichen individuellen Unterschieden, sondern auch Unterschieden zwischen rechts und links. Dadurch wird es natürlich sehr erschwert, etwas Sicheres über die normale oder gewöhnliche Form der Linse auszusagen. Um in dieser Hinsicht zu einem bestimmteren Resultate zu kommen, würde es sich empfehlen, eine sehr viel größere Zahl von Messungen auszuführen und aus denselben ein Mittel zu ziehen. Dabei müssten selbstverständlich auch die Formveränderungen bei der Accommodation beachtet werden. —

Wie schon lange bekannt, besitzt die Amphibienlinse vorn und hinten eine kurze lineare Naht. Wie bei den Selachiern steht die hintere Naht horizontal, die vordere vertikal. In den Fällen, in denen die Nähte so deutlich waren, dass ich sie messen konnte, betrug ihre Länge ungefähr den vierten Theil des Äquatorialdurchmessers; sie sind also relativ kürzer, als bei den Selachiern. Manchmal sind sie sehr schwer oder selbst gar nicht sichtbar; aber auch in diesen Fällen lässt sich ihre Existenz aus der Spaltrichtung der Linse mit Sicherheit erschließen. Nur bei Triton habe ich sie, mit Ausnahme eines einzigen Falles, stets vermisst, und zwar sowohl bei der Larve, wie beim erwachsenen Thiere; hier lässt sich auch aus dem Faserverlauf schließen, dass eine Naht fehlt.

Wie bei den Selachiern, haben auch bei den Amphibien die Linsen die Neigung, bei der Härtung zu bersten, und auch hier geschieht dies leichter hinten als vorn; offenbar aus den gleichen Gründen. —

Nach diesen allgemeinen Bemerkungen will ich auch hier wieder der Reihe nach die drei Bestandtheile der Linse: Epithel, Linsenfasern und Kapsel besprechen.

Das Epithel überzieht bei jungen Larven nicht bloß die ganze vordere, sondern auch den größten Theil der hinteren Fläche. Allmählich zieht es sich aber von der hinteren Fläche zurück, und beim erwachsenen Thier hört es stets am Äquator auf. Es ist bei den

Larven überall von der gleichen Dicke und die Zellkerne liegen in ungefähr gleichen Abständen neben einander; die Zellareale sind also von ungefähr gleicher Größe. Ganz anders ist dies bei den erwachsenen Thieren. Hier ist das Epithel stets in der Mitte der Vorderfläche viel dünner, und seine Kerne liegen hier viel weiter aus einander als am Äquator.

Obwohl sich hierin alle untersuchten Amphibien im Wesentlichen gleich verhalten, so stehen doch in Beziehung auf die Ausbildung dieser Eigenthümlichkeiten die Anuren sehr viel höher als die Urodelen. Anuren und Urodelen bilden in dieser Hinsicht zwei scharf charakterisirte Gruppen, und die Unterschiede sind so beträchtlich, dass man durch sie in den Stand gesetzt ist, einen Meridionalschnitt durch die Linse eines Anuren sofort und mit Sicherheit von einem Meridionalschnitt durch die Linse eines Urodelen zu unterscheiden. Bei den Urodelen ist die Differenz in der Höhe der Zellen des vorderen Linsenpoles und des Äquators sehr viel geringer als bei den Anuren, und außerdem sind noch, wie weiter unten gezeigt werden wird, die Linsenfasern am Äquator in beiden Gruppen verschieden gekrümmt.

Aber auch die Repräsentanten der beiden Gruppen sind unter einander wieder verschieden. Unter den Urodelen ist die Differenz in der Höhe der Zellen beim Axolotl am geringsten, indem die Zellen am Äquator nur höchstens um ein Drittel höher sind als in der Nähe des vorderen Poles. Die größte Differenz zeigt unter den Urodelen der Salamander, indem die Zellen am Äquator ungefähr dreimal so hoch sind als am vorderen Linsenpol (vgl. die Figg. 11 *a* und 11 *b*, Taf. XXXI). Unter den Anuren zeigt *Hyla* die geringste Differenz; immerhin sind aber auch hier die Zellen am Äquator $4\frac{1}{2}$ mal so hoch, als in der Mitte der Vorderfläche. Viel größer ist die Differenz bei *Rana* und *Bufo*, die hierin ungefähr auf gleicher Stufe stehen; die Zellen am Äquator sind hier sechs- bis achtmal so hoch, als am vorderen Linsenpol (vgl. Figg. 13 *a* und 13 *b*, Taf. XXXI). Ich gebe unten die genauen Maße¹ und gehe nun zur Beschreibung der Details über.

Ich bespreche zunächst das Linsenepithel des Salamanders,

1 Epitheldicke am Pol u. am Äqu.		Epitheldicke am Pol u. am Äqu.	
<i>Siredon pisciformis</i> . . .	0,0068 0,0099	<i>Rana esculenta</i> . . .	0,0036 0,025
<i>Triton cristatus</i> . . .	0,0099 0,0166	<i>Hyla arborea</i>	0,0025 0,01162
<i>Salamandra maculosa</i>	0,0066 0,018	<i>Bufo variabilis</i>	0,0033 0,023
<i>Rana fusca</i>	0,0033 0,020		

bemerke jedoch, dass sich wesentlich eben so Triton und Siredon verhalten. Die Zellen lassen an der ganzen Vorderfläche keine besondere Regelmäßigkeit der Anordnung erkennen. Am Äquator stehen sie viel dichter als sonst, und in der Nähe der Epithelgrenze ordnen sie sich ganz so, wie bei den Selachiern, zu überaus regelmäßigen meridionalen Reihen an, die wegen der Größe der Zellen schon bei ganz schwacher Vergrößerung sehr leicht zu sehen sind (Fig. 3, Taf. XXXI). Jede Reihe besteht aus ungefähr zwölf Zellen; am Ende derselben erfolgt die Umbildung in Linsenfasern. Zellgrenzen sind an diesen meridionalen Reihen nicht zu sehen, und zwar, wie die Schnitte durch den Äquator lehren (Fig. 11 a, Taf. XXXI), deshalb nicht, weil die Zellen derart schief stehen, dass sie sich theilweise decken.

Die Zellkerne sind, wie es auch die Figuren zeigen (Figg. 3 und 11 a), in sehr auffallender Weise gelappt. In der Mitte der Vorderfläche war diese Lappung undeutlich oder fehlte vielleicht ganz; bald aber trat sie deutlich zu Tage und am Äquator und den meridionalen Reihen war sie so deutlich, wie sie auf den Figuren zu sehen ist. Das Präparat der Fig. 3 war mit Pikrinsäure-Sublimat, das der Fig. 11 mit FLEMMING'scher Flüssigkeit fixirt; es kann also wohl ausgeschlossen werden, dass die Lappung den Grund in der Art der Fixirung habe. Eine Andeutung einer Lappung war auch bei Triton am Äquator der Linse zu sehen.

Das Linsenepithel der Anuren unterscheidet sich in erster Linie von dem der Urodelen durch die viel geringere Größe der Zellen. Es ist dies nur eine Theilerscheinung der allgemein bekannten Thatsache, dass die Gewebelemente der Anuren viel kleiner sind, als die der Urodelen. Wie groß dieser Unterschied am Linsenepithel ist, ist aus einem Vergleich der Figg. 3 und 4, Taf. XXXI, ohne Weiteres zu entnehmen. Die erste stellt, wie gesagt, ein Stück des Linsenepithels von *Salamandra maculosa*, die zweite ein eben so großes Stück von *Rana esculenta* dar; beide Figuren sind bei der gleichen Vergrößerung (260fach) gezeichnet. Die Zellgrenzen sind bei *Rana esculenta* ungemein scharf und in der Nähe des vorderen Linsenpoles und in dessen Umgebung bemerkt man in den Kittlinien eigenthümliche, mit Boraxkarmin sehr intensiv tingirte Krümel oder Gerinnsel. Ähnliche Krümel, nur in viel größerer Menge, liegen unterhalb des Linsenepithels, vor Allem in der Nähe des Äquators.

Die Zellen stehen am Äquator außerordentlich dicht, die Zellareale erscheinen also in der Flächenansicht sehr klein. Trotzdem

ist das Volum dieser Zellen zweifellos sehr viel größer, als das der ganz flachen Zellen des vorderen Linsenpoles (vgl. Figg. 13a und 13b, Taf. XXXI). Diese dichtgedrängten Zellen des Äquators führen schließlich zu den meridionalen Reihen, die sich bei den Anuren eben so, wie bei den Urodelen, nur in sehr viel größerer Zahl, finden. Am Anfang der meridionalen Reihen sind die Zellgrenzen noch erkennbar, später werden sie undeutlich und endlich schwinden sie ganz. An dem abgebildeten Stück des Linsenepithels des Frosches habe ich in jeder meridionalen Reihe nur etwa fünf bis sechs Zellen gezeichnet; an anderen Stellen des Präparates war die Zahl größer und ich bin überzeugt, dass sie mindestens eben so groß ist, wie beim Salamander und Triton. Am Ende der meridionalen Reihen erfolgt wieder die Umbildung der Epithelzellen zu Linsenfasern.

Meridionalschnitte zeigen, dass sich ganz ähnlich, wie bei den Urodelen, die Zellen an der Epithelgrenze dachziegelförmig über einander legen. Bei *Bufo* sind dabei die Zellgrenzen eigenthümlich wellenförmig gebogen (Fig. 13a). Zuweilen tritt, wie auch an dem abgebildeten Schnitt, eine Zelle an der Epithelgrenze etwas aus der Reihe ihrer Genossen heraus; irgend eine Bedeutung kommt diesem Verhalten nicht zu.

Die Zahl der meridionalen Reihen ist Anfangs eine geringe; sie nimmt aber im Lauf der Entwicklung rasch zu und es war mir nun von Interesse, zu erfahren, wie diese Zunahme erfolgt und wie überhaupt das Linsenepithel wächst. Zu diesem Zweck habe ich eine größere Zahl von Linsen von *Triton cristatus* untersucht. Die Linsen stammten von Larven von 4—6 cm Länge, die in reiner Platinchloridlösung fixirt waren. Die Fixirung war so vortrefflich gelungen, dass ich dieses Material seit Jahren benutze, um die Erscheinungen der Zelltheilung zu demonstrieren. Die Linsen wurden mit DELAFIELD'schem Hämatoxylin gefärbt, dann langsam in Glycerin aufgehellt und nun in toto untersucht. Sie waren noch nahezu kugelig und das Epithel erstreckte sich noch weit über den Äquator auf die Hinterfläche. Ich habe in Fig. 5 (Taf. XXXI) ein Stück einer solchen Linse bei schwacher Vergrößerung gezeichnet. Die Linse ist so gedreht, dass der vordere Pol etwas unter die Ebene der Tafel fällt. Bei *ir* ist noch ein Rest des Irispigments zurückgeblieben. In den Umriss der Linse ist ein Stück des Epithels mit einer Anzahl von meridionalen Reihen eingetragen. Man sieht, was für einen wichtigen und wesentlichen Antheil die meridionalen Reihen an dem Aufbau der Linse nehmen. Abgesehen

von diesen Reihen lässt das Epithel keine bestimmte Ordnung erkennen. Damit soll aber keineswegs gesagt sein, dass eine solche Ordnung nicht existirt. Im Gegentheil, ich bin überzeugt, dass jede Zelle ihre gesetzmäßige Lage hat; wenn man eine Linse so dreht, dass der vordere Pol direkt nach oben sieht, so gewinnt man in der That den Eindruck, dass auch hier der Anordnung der Zellen ein bestimmtes Gesetz zu Grunde liegt.

Ich habe nun zunächst nach Theilungsfiguren gesucht. Dabei ist es mir aufgefallen, dass unter zwölf Linsen nicht eine einzige eine Theilungsfigur in einer meridionalen Reihe zeigte, obwohl doch sonst die Theilungsfiguren sehr zahlreich waren. Daraus geht hervor, dass sich die Zellen nicht mehr theilen, sobald sie einmal in die meridionalen Reihen eingerückt sind. Die Theilungsfiguren sind auch sonst nicht überall gleich häufig. Am häufigsten sind sie in dem Gürtel zwischen Zonulaansatz oder, richtiger, Irisrest, und Anfang der meridionalen Reihen. Gewöhnlich sind sie so gestellt, dass die Theilungsachse den betreffenden Meridian im rechten oder spitzen Winkel schneidet (vgl. die Figg. 5, 6 und 7, Taf. XXXI). Nur selten stößt man auf Figuren, deren Achse meridional gestellt ist.

Über die Häufigkeit der Theilungsfiguren mögen folgende Zahlen Aufschluss geben. An einer Linse zählte ich zwischen Irisrest und meridionalen Reihen 15, vor dem Irisrest 12; an einer zweiten dort 14, hier 8 Theilungsfiguren. Im ersten Fall standen von den 15 Theilungsfiguren der Äquatorialzone 10 schief und 3 senkrecht auf dem betreffenden Meridian; bei zweien war die Stellung nicht zu bestimmen. Im zweiten Fall standen von den 14 Theilungsfiguren der Äquatorialzone 11 schief, bei dreien war die Stellung nicht zu bestimmen. In toto waren also im ersten Fall 27, im zweiten 22 Theilungsfiguren vorhanden; gewiss genug, um das Wachstum der Linse befriedigend zu erklären.

Die Vermehrung der meridionalen Reihen hat also nicht in diesen selbst den Grund, d. h. sie kommt nicht dadurch zu Stande, dass sich ab und zu eine Zelle einer solchen Reihe quer zum Meridian theilt, sondern sie hat zunächst in den Theilungen und Verschiebungen den Grund, welche in der Zone zwischen Irisrest und Anfang der meridionalen Reihen stattfinden. Aus dieser Zone schieben sich die meridionalen Reihen vor. Dabei kann nun aber Verschiedenes geschehen. Entweder, es schiebt sich zwischen zwei bestehende Reihen eine neue ein, wie dies in den in Figg. 5 und 7 abgebildeten Fällen zu sehen ist, oder aber es treten an die Stelle

einer bereits bestehenden Reihe zwei neue, so dass dann eine Reihe gegen die Äquatorialzone zu sich spaltet oder, was dasselbe ist, zwei Reihen sich gegen den Epithelrand zu einer einzigen verbinden, wie dies der Fall der Fig. 8 zeigt. Beide Fälle müssen eine Vermehrung der meridionalen Reihen zur Folge haben und damit zugleich einen Einfluss auf den inneren Bau der Linse nehmen. Außerordentlich viel seltener kommt es vor, dass eine Reihe sich gegen die Epithelgrenze spaltet, dass also zwei getrennte Reihen gegen die Äquatorialzone zu sich verbinden, wie dies die Fig. 6 zeigt. Es muss dies nothwendig eine Verminderung der meridionalen Reihen zur Folge haben. Dabei können wieder allerlei Unregelmäßigkeiten vorkommen, wie eine solche auch auf der erwähnten Figur zu sehen ist; hier sieht man nämlich an der Stelle, wo sich die beiden Reihen nach vorn zu einer einfachen verbinden, zunächst einen durch seine Größe ausgezeichneten Kern, darauf folgen zwei kleinere Kerne, die so gestellt sind, dass dadurch wieder für einen Augenblick eine Spaltung der nunmehr einfachen Reihe resultirt; nach links folgt aber dann wieder eine einfache Reihe von Kernen, oder, mit anderen Worten, die Spaltung, die eben eingeleitet schien, hat sofort wieder einer Vereinigung Platz gemacht.

Durch alle diese Unregelmäßigkeiten im Einzelnen wird aber das Gesamtbild so wenig gestört, dass man dieselben, wenn man nicht speciell seine Aufmerksamkeit auf sie richtet, leicht ganz übersehen kann. Wie wenig das Gesamtbild eine Beeinträchtigung erfährt, mag aus der Fig. 5 hervorgehen, die, wie erwähnt, eine derartige Unregelmäßigkeit zur Anschauung bringt.

Wie bei den Selachiern, wird auch bei den Amphibien die regelmäßige Anordnung der Zellen an der Epithelgrenze eine eben solche Regelmäßigkeit in der Anordnung der Linsenfasern zur Folge haben. Bevor ich aber darauf eingehe, will ich noch die Art der Umbildung der Epithelzellen zu Linsenfasern besprechen.

Obgleich diese bei allen Amphibien in wesentlich der gleichen Weise erfolgt, zeigen sich doch in den beiden Hauptgruppen derselben so namhafte Differenzen im Detail, dass es nicht gut angeht, beide gleichzeitig in Betracht zu ziehen. Am einfachsten geht die Umbildung bei den Urodelen vor sich. Hier wachsen die Zellen an ihrem unteren Ende in einen bandförmigen Fortsatz aus, der sich unter dem Epithel eine Strecke weit nach vorn schiebt (Fig. 11 a). Der Fortsatz der nächstfolgenden Zelle ist etwas länger und schiebt sich weiter nach vorn, als der vorige. Und so geht es eine Zeit

lang weiter, bis dann die Zellen auch an ihrer Außenseite bandförmig auszuwachsen beginnen. Bei den Anuren wachsen die Epithelzellen zwar gleichfalls in bandartige Fortsätze aus; dies erfolgt aber zunächst mehr an ihrem äußeren, der Kapsel zugewendeten Ende (vgl. Fig. 13 a, welche diesen Process von der Kröte zeigt). Alsbald wächst aber auch hier die Zelle an dem entgegengesetzten Ende in die Länge und die beiden Enden gehen in kolben- oder kegelförmige Anschwellungen über, von denen die hintere direkt an die Kapsel, die vordere an die Unterfläche des Linsenepithels stößt.

Die Länge der Fasern nimmt also vom Epithelrande an zu; aber diese Zunahme ist keine unbegrenzte; sie hört auf, sowie die Fasern mit ihren Enden die beiden Linsennähte erreicht haben. Bei der Kröte dürfte es ungefähr die fünfzigste oder sechzigste Faser, vom Epithelrand an gerechnet, sein, welche bis an beide Linsennähte reicht. Damit ist aber nicht bloß das Längen-, sondern auch das Dickenwachsthum der Fasern beendet.

Die Krümmung der jungen Linsenfasern ist bei den Anuren eine sehr eigenthümliche. Wie die Figg. 12 und 13 a erkennen lassen, sind die Fasern, welche auf den Epithelrand folgen, deutlich S-förmig gebogen, und zwar so, dass die vordere Krümmung ihre Konkavität nach außen, die hintere ihre Konkavität nach innen kehrt. Von einer solchen S-förmigen Krümmung ist bei den von mir untersuchten Urodelen nichts zu sehen.

Auch die Kernzone verhält sich in beiden Hauptgruppen der Amphibien verschieden. Bei den Urodelen zieht sie von der Epithelgrenze zunächst eine Strecke weit nach hinten und biegt dann nach vorn und unten um, indem sich gleichzeitig die Kerne sehr häufen. Bei den Anuren (vgl. Fig. 12) erscheint sie auf Meridionalschnitten deutlich S-förmig gebogen, zeigt also eine Ähnlichkeit mit der der Selachier, die auch noch dadurch zum Ausdrucke kommt, dass in beiden Klassen die Kerne in der letzten Strecke gehäuft sind. Diese letzte Strecke reicht etwas über den Äquator nach vorn und liegt in einiger Entfernung unter dem hohen Cylinderepithel der Äquatorialzone. —

Seit der Entdeckung der Kernzone durch HERMANN MEYER¹ sind die Veränderungen, welche die Kerne erfahren, oft und z. Th. recht eingehend untersucht worden. Ich werde an geeigneter Stelle

¹ HERMANN MEYER, Beitrag zu der Streitfrage über die Entstehung der Linsenfasern. Briefliche Mittheilung an JOHANNES MÜLLER. Archiv für Anat., Physiol. u. wiss. Medicin. 1851. p. 202.

auf die wichtigsten dieser Beobachtungen noch zurückkommen. Hier möchte ich nur ein paar Worte über das sagen, was ich am Axolotl und Salamander in dieser Hinsicht gesehen habe. Ich muss aber ausdrücklich bemerken, dass ich nicht der Ansicht bin, mit dem Wenigen, was ich zu sagen habe, den Gegenstand auch nur zu einem vorläufigen Abschlusse bringen zu können; vielleicht wird aber durch meine Darstellung die Aufmerksamkeit aufs Neue auf diesen für Zellfragen so wichtigen Gegenstand gelenkt. — Das allgemeinste, zugleich aber auch interessanteste Resultat ist wohl das, dass die Kerne schwinden, sobald das Wachsthum der Fasern zum Abschluss gekommen ist; dies ist aber der Fall, sobald die Fasern mit ihren Enden die Linsennähte erreicht haben. Der Kernschwund erfolgt sehr rasch, was daraus zu entnehmen ist, dass die Veränderungen, welche zu diesem Schwunde führen, nur an einer verhältnismäßig beschränkten Zahl von Kernen wahrzunehmen sind. Da kaum daran zu zweifeln ist, dass die jungen Linsenfasern neben dem Kern auch ein Centrosoma besitzen, so erhebt sich die weitere Frage, ob auch das Centrosoma nach Abschluss des Wachsthums der Fasern schwindet und ob dasselbe früher oder später als der Kern zu Grunde geht. Jedenfalls ist es von Interesse, dass das Schwinden des Kerns zeitlich mit dem Abschluss des Wachsthums zusammenfällt. Man ist dadurch versucht, beide Erscheinungen in einem Causalnexus zu denken und sich vorzustellen, dass das Wachsthum nur so lange stattfinden kann, als ein Kern vorhanden ist, und dass es aufhören muss, wenn der Kern schwindet. Jedenfalls ist es auffallend, dass auch sonst gleichzeitig mit dem Schwunde des Kerns das Wachsthum der Zelle zum Stillstande kommt. Man braucht sich nur an die Verhornung der Epithelzellen, an die Bildung der rothen Blutkörperchen der Säugethiere und dergleichen mehr zu erinnern.

Die Linsen, an denen ich die Erscheinungen des Kernschwundes untersuchte, waren theils mit Pikrinsäure-Sublimat, theils mit FLEMING'scher Flüssigkeit fixirt und dann mit alkoholischem Boraxkarmin nach GRENACHER gefärbt. Fig. 10 Taf. XXXI führt eine Reihe von Bildern des Kernschwundes vor Augen, wie man sie beim Axolotl erhält. Die Kerne der jungen und jüngsten Fasern sind kaum wesentlich von den Zellkernen an der Epithelgrenze verschieden (*a*); dann folgen in einer gewissen Tiefe Kerne, die in eigenthümlicher Weise verschrumpft sind und sich mit Boraxkarmin sehr intensiv färben (*b*). Auf diese folgen Kerne, welche fast den Eindruck machen, als wären sie etwas aufgebläht, und deren chro-

matisches Gerüst zugleich stark reducirt ist (*c*); so weit es aber erhalten ist, färbt es sich sehr intensiv. Die größeren chromatischen Massen finden sich an der Oberfläche des Kerns, während im Binnenraum nur wenig gefärbte Körner oder Balken zu sehen sind. Das Merkwürdigste ist aber, dass jetzt auch außerhalb des Kerns, neben ihm, im Zelleib chromatische Substanz aufgetreten ist. Es gewinnt dadurch den Anschein, als wäre die chromatische Substanz aus den Kernen in den Zelleib übergetreten; jedoch bleiben die Kerne dabei stets scharf kontourirt. Zwischen diesen Kernen mit reducirtem chromatischem Gerüst findet man von Stelle zu Stelle noch solche, welche eine große Menge chromatischer Körner enthalten und dabei mehr abgerundet sind (*d*). Nun werden die Kerne immer kleiner, sie schrumpfen sichtlich zusammen, während sich gleichzeitig mehr Protoplasma um sie anhäuft (*e*). Die Körner und Balken, welche im Protoplasma liegen, nehmen jetzt keine Farbe mehr an. Auf Äquatorialschnitten sehen die Kerne wie intensiv rothe Ringe aus, die um so kleiner werden, je tiefer sie liegen. — Endlich ist auch die letzte Spur der Kerne geschwunden und die Fasern zeigen nur mehr an der Stelle, wo sie gelegen hatten, eine spindelförmige Anschwellung mit körnigen oder fädigen Einlagerungen, die sich mit Boraxkarmin nicht mehr färben (*f*). In noch größerer Tiefe ist auch von diesen Anschwellungen nichts mehr wahrzunehmen. — Bei unserer Unwissenheit über die funktionelle Bedeutung der einzelnen Bestandtheile des Zellkerns ist es nicht gerathen, irgend eine Vermuthung über die Bedeutung der geschilderten Bilder auszusprechen. —

Die Linse der Amphibien besitzt eben so wenig, wie die der Selachier, einen geschichteten Bau; vielmehr ist auch hier die Hauptmasse der Fasern zu radiären Lamellen verbunden. Der Grund davon liegt, wie bei den Selachiern, in der Anordnung der Zellen an der Grenze des Linsenepithels. Hier finden sich die erwähnten meridionalen Reihen und ganz so, wie bei den Selachiern, geht auch bei den Amphibien am Ende dieser Reihen die Bildung der Linsenfaser vor sich. Es muss sich also jede neugebildete Faser genau über die vorhergehende hinüberlegen; und, indem sich dies hundert- und tausendmal wiederholt, kommt es zur Bildung der radiären Lamellen.

Die beste Übersicht über den Aufbau der Amphibienlinse giebt ein Äquatorialschnitt durch die Linse einer älteren Tritonlarve, wie ein solcher auf Taf. XXXI, Fig. 9 abgebildet ist. Wie es kam, dass diese Linse nicht brüchig war, sondern sich so vortrefflich schneiden ließ, kann ich nicht sagen. Die Larven waren in Platinchlorid-

lösung fixirt und hatten dann mehrere Jahre in starkem Alkohol gelegen.

Im Centrum einer solchen Linse sieht man die Querschnitte jener Fasern (*cf*), welche noch keine regelmäßige Anordnung besitzen. Dieser Kern der Linse ist verhältnismäßig klein, viel kleiner als bei den Selachiern, ein Umstand, der sich leicht daraus erklärt, dass bei den Amphibien die Ordnung der Zellen an der Epithelgrenze schon sehr frühzeitig beginnt. Eigentlich kann man diese centralen, auf dem Äquatorialschnitt gewöhnlich kreisförmig begrenzten Zellen kaum als Fasern bezeichnen. Sie scheinen auch sehr verschieden gestaltet zu sein.

Nach außen davon werden die Zellen platter und beginnen sich auch bald zu radiären Lamellen an einander zu legen. Wie bei den Selachiern setzen diese radiären Lamellen weitaus die Hauptmasse der Linse zusammen, und der Kern bildet, dem Volum nach, einen sehr unbedeutenden Bestandtheil derselben. Wir können demnach auch an der Amphibienlinse Centralfasern, Übergangsfasern und Haupt- oder Grundfasern unterscheiden. Außerdem wollen wir die jungen, S-förmig gekrümmten Fasern, die sich am Äquator der Anurenlinse finden und am Rande des Linsenepithels liegen, noch besonders als Randfasern bezeichnen. Sie unterscheiden sich nur in ihrer Krümmung, nicht auch in ihrer Anordnung von den Haupt- oder Grundfasern.

Die radiären Lamellen zeigen bei den Amphibien ein eigenartiges Verhalten, das uns in den Stand setzt, einen Äquatorialschnitt durch die Linse eines Amphibiums leicht von einem solchen durch die Linse eines Selachiers oder Knochenfisches zu unterscheiden. Die Lamellen theilen sich nämlich nach außen zu wiederholt und viel öfter als bei den Selachiern. Es hängt dies, wie mir scheint, vor Allem damit zusammen, dass die Bildung der meridionalen Reihen und damit der Radiärlamellen schon so früh beginnt. Aber auch Verbindungen der radiären Lamellen kommen, wenn sie auch ungleich seltener als Theilungen sind, doch viel häufiger vor, als bei den Selachiern. Auf diese Weise entsteht das auf Taf. XXXI, Fig. 9 gegebene Bild.

Auch bei den Amphibien zeigen die radiären Lamellen die Neigung, bei der Fixirung aus einander zu weichen, so dass zwischen ihnen Spalten entstehen, die zwei benachbarte Lamellen auf größere oder geringere Ausdehnung von einander trennen. Nur ganz ausnahmsweise kommt es einmal vor, dass Spalten entstehen, die mehr

oder weniger parallel der Oberfläche verlaufen, so dass eine Schichtung im althergebrachten Sinne vorgetäuscht wird.

Die Theilungen der Lamellen bringen es mit sich, dass ihre Zahl von innen nach außen wächst; sie ist also bei Larven und jungen Thieren kleiner, als bei älteren und erwachsenen, Eigenthümlichkeiten, die, wie wir gesehen haben, ganz eben so auch für die Selachier gelten.

Die Zahl der Lamellen ist individuell, namentlich aber nach den Species verschieden. Auch hierin stellen sich, wie in so vielen anderen Eigenthümlichkeiten die Urodelen in einen gewissen Gegensatz zu den Anuren. Bei den Urodelen ist die Zahl der Radiärlamellen durchwegs eine sehr viel geringere, als bei den Anuren; im Ganzen aber bleibt sie auch bei diesen weit hinter jener der Fische und speciell der Selachier zurück. — Ich gebe im Folgenden ein kurze Übersicht meiner Zählungen.

Zahl der Radiärlamellen:

Urodelen		Anuren
Triton crist.; ca. 6 cm lange Larve	60—70	Hyla arborea 529
Triton crist.; erwachsen <i>a</i>	99—100	Bufo variabilis 591
Triton crist.; » <i>b</i>	99—100	Rana esculenta 705
Triton crist.; » <i>c</i>	100	} im Mittel 100
Triton crist.; » <i>d</i>	101	
Triton crist.; » <i>e</i>	103	Rana fusca 916
Triton crist.; » <i>f</i>	98	
Triton crist.; » <i>g</i>	100	
Siredon pisciformis; 10,2 cm lang	111	
Siredon pisciformis; 18 cm lang	144	
Siredon pisciformis; 25,5 cm lang	154	
Salamandra macul.; erwachsen <i>a</i>	216	
Salamandra macul.; » <i>b</i>	222	} im Mittel 221.
Salamandra macul.; » <i>c</i>	224	

Die Zahl der Lamellen hängt natürlich von der Zahl der meridionalen Reihen ab, und wir dürfen daher annehmen, dass für diese Reihen dieselben Zahlen gelten, wie für die Lamellen.

Viel geringer als zwischen den Individuen verschiedener Arten sind die Unterschiede zwischen den Individuen einer und derselben Art. Und bei einer und derselben Art sind die Unterschiede wieder um so größer, je größer die Lamellenzahl ist. So sind beim Triton die Variationen geringer, als beim Salamander, und vielleicht dürfen

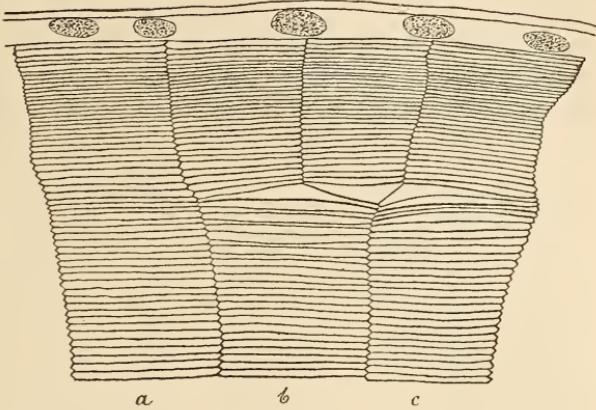
wir erwarten, dass überhaupt mit der Zahl der Lamellen die Variationsbreite wächst.

Wie bei den Selachiern muss auch bei den Amphibien die Dicke der Lamellen und damit zugleich die Breite der Fasern von innen nach außen zunehmen.

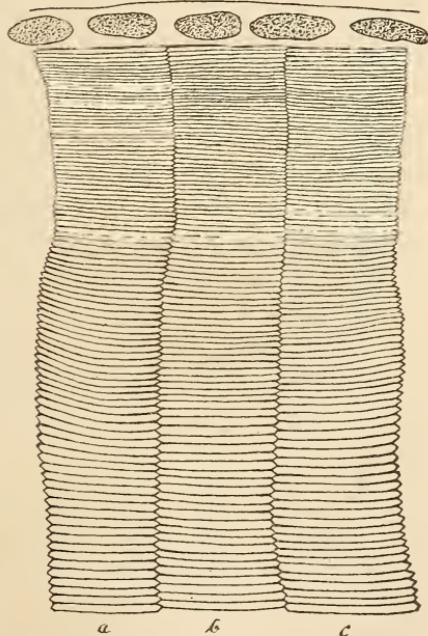
Die letztere hängt natürlich von zwei Faktoren ab: von der Größe der Linse und der Zahl der Lamellen. Kennt man den Äquatorialumfang einer Linse und die Zahl der Lamellen, so muss es natürlich auch gelingen, die Faserbreite zu berechnen;

und eben so muss man die Lamellenzahl berechnen können, wenn man die Faserbreite und den Äquatorialumfang kennt. Indessen gestaltet sich die Rechnung in Wirklichkeit nicht so einfach, als es auf den ersten Blick scheint. Denn es sind dabei eine Menge von Kautelen zu beachten, die sich schwer überblicken und in Rechnung ziehen lassen. So muss man z. B. die Schrumpfung in Rechnung bringen, welche die Linse beim Übertragen aus Alkohol in Chloroform und dann weiter beim Einbetten in Paraffin erfährt; man muss die Zahl und Weite der Spalten in Rechnung bringen, die sich bei der Konservierung zwischen den Radiärlamellen bilden u. dgl. m.

Schon die sehr beträchtlichen Unterschiede in der Zahl der

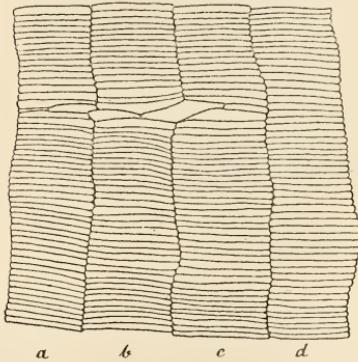


Textfigur 7.
Triton cristatus.



Textfigur 8.
Salamandra maculosa.

Lamellen — meine Tabelle weist Extreme von 98 und 916 auf — lassen eine große Verschiedenheit in der Breite der Fasern erwarten. Ich habe nun bei derselben Vergrößerung, bei der die Linsenfasern der Selachier auf Taf. XXIX gezeichnet sind (Apochrom. Ölinn. 1,40 mm), auch von den Amphibien kleine Stücke der Lamellen gezeichnet und hier neben einander gestellt. Die breitesten Fasern findet man bei Triton cristatus (Textfig. 7); nur um ein Geringes schmaler sind sie bei Salamandra maculosa (Textfig. 8), und wieder schmaler beim Axolotl (Textfig. 9). Aber auch diese übertreffen die breitesten



Textfigur 9.
Siredon pisciformis.

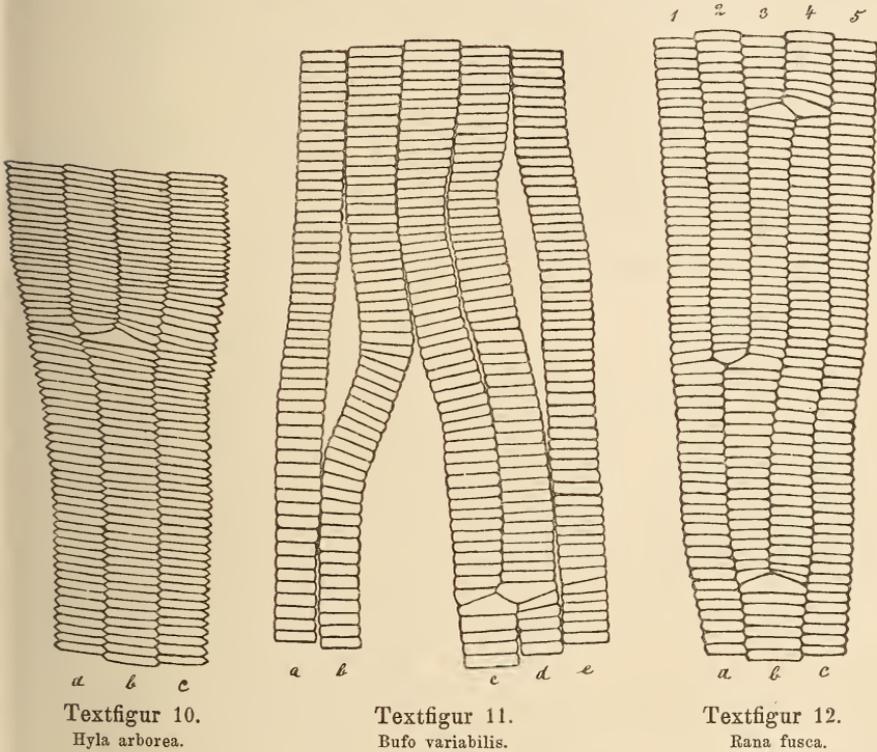
Fasern, die sich bei Anuren finden, noch sehr erheblich. Am breitesten sind sie hier bei Hyla arborea (Textfigur 10), darauf folgt Bufo variabilis (Textfigur 11) und den Schluss macht Rana fusca (Textfigur. 12). Ein Vergleich mit den Fasern der Selachier lehrt, dass auch die Fasern von Rana noch breiter sind, als die der meisten Selachier, wobei überdies nicht aus dem Auge gelassen werden darf, dass die meisten der untersuchten Selachierlinsen viel größer waren als die von Rana. — Was die Dicke der Fasern betrifft, so gilt wesentlich das von den Fasern der Selachier Gesagte. Es finden sich unmittelbar unter der Oberfläche sehr dünne Fasern, dann folgen allmählich dickere, bis dann von einer gewissen Tiefe an die Dicke wieder langsam abnimmt.

Die Breite der Fasern und damit die Dicke der Lamellen nimmt im Allgemeinen von innen nach außen zu. Ab und zu kommen aber merkwürdige Abweichungen von dieser Regel vor, und es kann eine Lamelle in ihrem Zuge von innen nach außen abwechselnd dünner und dicker werden.

Der Querschnitt der Fasern ist meistens ein flaches Sechseck, wie bei den Selachiern. Indessen kommen auch hiervon Abweichungen vor. So kann er mehr einem Rechteck als einem Sechseck ähnlich sehen (vgl. Textfig. 11 von der Kröte). Übrigens ist das Querschnittsbild ungemein variabel. Man kann in einer und derselben Linse nahe neben einander sechseckige und viereckige Fasern finden, wie dies auch bei jener Krötenlinse der Fall war. Auch sind die langen Seiten der Sechsecke oder Vierecke bald ganz eben,

bald nach außen oder nach innen konvex; auch in dieser Hinsicht kann man in einer und derselben Linse den verschiedensten Bildern begegnen. Alles das weist darauf hin, dass die Fasern außerordentlich plastische Gebilde sind.

Wie schon erwähnt, nimmt die Zahl der Lamellen von innen nach außen durch Theilung zu. Beispiele dafür findet man in der Fig. 9 Taf. XXXI an mehreren Stellen. Außerdem zeigt die Textfigur 10 eine Theilung bei *Hyla arborea* und Textfigur 12 bei *Rana*. Im letz-

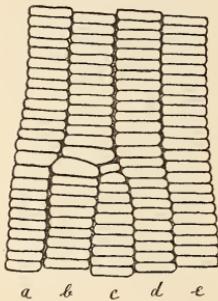


teren Fall theilt sich die Lamelle *b* nach außen in zwei gleich dicke Lamellen. An der Theilungsstelle findet sich fast regelmäßig eine durch besondere Breite und dreieckigen Querschnitt ausgezeichnete Faser. — Die Zunahme der Lamellen erfolgt aber keineswegs ausschließlich durch solche Theilungen; sie kann eben so gut durch Interkalation zu Stande kommen. Ein solches Beispiel führt uns die Textfigur. 12 von *Rana* vor Augen, wo zwischen die Lamellen 1 und 3 die Lamelle 2 interkalirt ist. Ob der in der Textfigur. 7 dargestellte Fall von *Triton* als Theilung oder als Interkalation aufzufassen ist, dürfte schwer zu entscheiden sein. Übrigens schwanken die

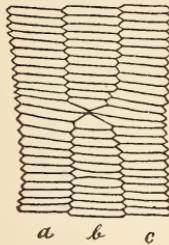
Bilder, welche man von einer Interkalation erhält, ganz außerordentlich.

Es ist klar, dass sowohl die Theilung, als die Interkalation auf das Verhalten der meridionalen Reihen zurückzuführen ist. Wie wir gesehen haben, kann die Zahl dieser Reihen entweder dadurch eine größere werden, dass an die Stelle einer einfachen Reihe zwei Reihen treten, wie dies die Fig. 8 auf Taf. XXXI zur Anschauung bringt, oder aber dadurch, dass sich, wie es die Figg. 5 und 7 zeigen, zwischen zwei bereits bestehende Reihen eine neue einschiebt. Der erste Fall wird im weiteren Verlauf eine Theilung, der zweite eine Interkalation einer Radiärlamelle zur Folge haben.

Es wurde schon erwähnt, dass Verschmelzungen zweier Lamellen ungleich seltener als Theilungen sind. Einen ziemlich typischen Fall einer Verschmelzung führt die Textfig. 13 von *Rana fusca* vor Augen. Er leitet sich von einem Verhalten der meridionalen Reihen ähnlich dem auf Taf. XXXI Fig. 8 abgebildeten ab.



Textfigur 13.
Rana fusca.



Textfigur 14.
Rana fusca.

Außer den bisher besprochenen Eigenthümlichkeiten der Lamellen kommen noch zahlreiche andere vor, die, im Einzelnen zu besprechen, wohl überflüssig ist. Einige solcher Eigenthümlichkeiten sind in Textfig. 9 vom Axolotl, 11 von *Bufo*, 12 und 14 von *Rana* dargestellt. Sie sind sämmtlich auf Störungen in der Ausgestaltung der meridionalen Reihen des Linsenepithels zurückzuführen.

In der That entrollt uns jeder Äquatorialschnitt durch eine Linse ein höchst instructives Bild von dem allmählichen Aufbau der radiären Lamellen und von ihren genetischen Beziehungen zu den meridionalen Reihen.

Was den Verlauf der Linsenfasern betrifft, so ist derselbe wesentlich der gleiche, wie bei den Selachiern. Es kann daher die Textfig. 4 mit einer ganz geringfügigen Modifikation auch für die Amphibienlinse gelten. Die Modifikation betrifft nur die Länge der Linsennähte, die, wie schon bemerkt, bei den Amphibien relativ kürzer sind, als bei den Selachiern. —

Zum Schluss habe ich noch ein paar Worte über die Kapsel zu sagen. Dieselbe ist bei den Urodelen dünner, als bei den Anuren;

am dünnsten ist sie beim Axolotl. Stets ist sie, so weit sie das Linsenepithel bedeckt, dicker, als an der hinteren Fläche. Die Dickenabnahme erfolgt langsam und allmählich. Die Differenz in der Dicke der vorderen und der hinteren Kapselhälfte ist ausnahmslos bei den Urodelen geringer, als bei den Anuren. Eine Schichtung habe ich nie deutlich wahrnehmen können. —

Was die Litteratur betrifft, so glaube ich mich kurz fassen zu dürfen. Außer HENLE hat Niemand einen tieferen Einblick in den Bau der Amphibienlinse gewonnen. Was vor HENLE, also bis zum Jahre 1882, darüber geschrieben wurde, ist bei HENLE eingehend berücksichtigt; ich habe einen großen Theil der von ihm citirten Arbeiten gelesen, aber in ihnen nichts gefunden, was eine Besprechung an dieser Stelle nothwendig erscheinen ließe. Seit dem Jahre 1882 aber ist, so viel ich weiß, über den feineren Bau der Amphibienlinse nichts mehr von Bedeutung erschienen.

In seiner ersten Arbeit über diesen Gegenstand¹ glaubte HENLE noch die Frage nach der Neubildung der Linsenfasern als eine offene hinstellen zu müssen; indessen hob er doch mit besonderem Nachdruck hervor, dass er damit »nicht beabsichtige, die Wahrscheinlichkeit, dass die neuen Fasern von der Oberfläche aus angefügt werden, zu verdächtigen«. Dieser Frage hat er dann in einer zweiten Arbeit² seine specielle Aufmerksamkeit gewidmet und ist dabei zu Ergebnissen gelangt, die von der größten Bedeutung sind und zu dem Besten gehören, was wir über den Bau und die Entwicklung der Linse wissen. Er sagt jetzt: »Dass die Linse durch Aurlagerung neuer Fasern an Volum zunimmt, kann nicht bezweifelt werden. Es ist eben so gewiss, dass die neuen Fasern aus den Epithelzellen, durch Verlängerung derselben nach beiden Seiten, hervorgehen und es durfte nach dem gegenwärtigen Stande der Zellenlehre vermuthet werden, dass, um den Nachwuchs an neuen Epithelzellen zu liefern, die alten sich durch Theilung vervielfältigen. Aber dies blieb Vermuthung. Die Angabe KÖLLIKER's und v. BECKER's, dass in der fötalen Linse die der Grenze des Epithels nächsten Zellen in einem beständigen Vermehrungsprocesse begriffen seien, vermochte ich nicht zu bestätigen, musste vielmehr die Frage, wie die Neubildung der Fasern an der Oberfläche der Linse vor sich

¹ J. HENLE, Zur Anatomie der Krystalllinse. Abhandlungen der kgl. Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen. Bd. XXIII. 1878.

² Derselbe, Zur Entwicklungsgeschichte der Krystalllinse und zur Theilung des Zellkerns. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XX. 1882.

gehe, als eine offene hinstellen. — Die Untersuchung der Linse von Frosch- und Tritonlarven hat, wenigstens für diese Thiergruppe, das Räthsel gelöst: die neuen Zellen entstehen nicht da, wo man sie suchen zu müssen glaubte, am Rande des Epithels, um direkt zum Ersatz der in Fasern auswachsenden Zellen zu dienen; man findet im Gegentheil die in Theilung begriffenen Zellen mitten zwischen ruhenden oft in beträchtlicher Entfernung von der Stelle, wo die Zellen sich in Fasern umzuwandeln beginnen.« HENLE vergleicht dann das Wachsthum des Linsenepithels mit dem Wachsthum des einschichtigen hinteren Epithels der Cornea, das gleichfalls »nicht durch Anfügung am Rande, sondern durch Einlagerung neuer Zellen erfolge, die aus Theilung von hier und da mitten zwischen den übrigen gelegenen Zellen hervorgehen und die vorhandenen vor sich her und dem Rande zuschieben müssen«.

HENLE geht aber noch weiter. Indem er die Epithelgrenze genauer untersucht, findet er die meridionalen Reihen. Die betreffende Stelle der Arbeit lautet wörtlich: »An der Linse der geschwänzten und ungeschwänzten Batrachier erstreckt sich, wie an allen kugligen Linsen, das Epithel über den Äquator hinaus und auf die hintere Fläche. Am Äquator haben die Zellen noch ganz die unregelmäßig polygonale Gestalt, wie an der vorderen Fläche; dann folgen mehrere Reihen elliptischer, fast vierseitiger Zellen, deren längerer Durchmesser quer, d. h. senkrecht zum Verlauf der Linsenfasern steht und an die queren Zellen schließen sich, so lange die Linse im Wachsen ist, Reihen längerer Zellen mit parallel zu den Fasern gerichtetem längerem Durchmesser. Die in einer Reihe gelegenen Zellen der letztern Art decken einander dachziegelförmig; sie enden in einiger Entfernung vom hinteren Pol der Linse und ziehen sich um so weiter von demselben zurück, je älter die Linse wird.« — Bis hierher ist fast Alles durchaus richtig und findet durch meine Beobachtungen seine volle Bestätigung. Unrichtig ist nur, dass, wie HENLE an mehreren Stellen seiner Arbeiten bemerkt, die Linse der erwachsenen Amphibien kugelig ist und dass an der vollkommen entwickelten Linse die meridionalen Reihen fehlen. Nun folgt aber in der Darstellung ein Irrthum, der verhängnisvoll werden und HENLE hindern sollte, zu einem wirklichen Verständnis des Baues der Linse und der Beziehungen der meridionalen Reihen zu den Radiärlamellen zu gelangen. Es heißt nämlich weiter: »Die Zellenreihen sind schmaler, als die äußersten Linsenfasern, entsprechen ihnen aber der Zahl nach ziemlich genau, so dass in der Regel jede Faser von einer Zellenreihe

bedeckt wird. Doch ereignet es sich häufig, dass die Zellenreihen sich gegen die Fasern etwas verschieben. Und dies ist erwünscht, weil man sonst Mühe hätte, diese zwischen der Kapsel und den äußersten Linsenfasern gelegenen Elemente von den in den äußeren Fasern gelegenen Kernen der sogenannten Kernzone zu unterscheiden.« Ein Blick auf die Figur, die HENLE zum Beweise für das Gesagte heranzieht, zeigt mit voller Sicherheit, dass beim Abziehen des Epithels und der äußeren Linsenfasern oder beim Zerzupfen des Präparates eine Verschiebung der meridionalen Reihen gegen die oberflächlichen Fasern stattgefunden hatte. Hätte HENLE die Linsen der Tritonenlarven in toto, nach vorhergegangener Färbung und Aufhellung in Glycerin (nicht in Nelkenöl), untersucht, so würde er sich auch überzeugt haben, dass die Zahl der meridionalen Reihen der Zahl der äußersten Linsenfasern nicht »ziemlich«, sondern absolut genau entspricht. Er würde dann aber auch um so gewisser die genetischen Beziehungen der meridionalen Reihen zu den Radiärlamellen der Linse erkannt haben, als er auf die Existenz der letzteren schon vier Jahre vorher bei der Untersuchung eines Äquatorialschnittes durch die Froschlinse aufmerksam geworden war. In seiner Arbeit »zur Anatomie der Krystalllinse« schreibt er nämlich in dem Kapitel, welches von der Art der Zusammenfügung der Linsenfasern handelt, Folgendes: »Die von außen nach innen stetig fortschreitende Verjüngung der concentrischen Schichten, aus welchen die Linse besteht, kann auf doppelte Weise zu Stande kommen; entweder muss in der genannten Richtung stetig die Breite der Fasern oder es muss in jeder folgenden Schicht die Zahl der Fasern sich mindern. Bei den Vögeln, den Reptilien und der Mehrzahl der Fische findet die erstgenannte dieser Anordnungen statt. Der Äquatorialschnitt der Vogellinse lehrt die Regelmäßigkeit kennen, mit der die Breite der Fasern gegen den Kern der Linse abnimmt. Der Durchschnitt erhält so ein sehr zierlich strahliges Ansehen. Am Äquatorialschnitt der Linse einer Eidechse betrug die Zahl der Strahlen etwa 90, d. h. 90 Fasern, von außen nach innen schmalere, lagen im Umkreis einer jeden Lamelle. Auch bei den übrigen Thierklassen nimmt die Breite der Linsenfasern von außen nach innen ab. . . Aber sie (diese Abnahme) ist nicht so regelmäßig, wie bei den Vögeln, und daneben vollzieht sich, namentlich in den äußeren und mittleren Schichten, eine Reduktion der Zahl der Fasern durch Endigung oder Zusammenfließen von Reihen in der Weise, wie sie aus dem Querschnitt der Froschlinse zu ersehen ist.« Das Bild,

auf das sich HENLE hier beruft, zeigt eine sehr große Ähnlichkeit mit meiner Textfig. 12. Es braucht kaum erwähnt zu werden, dass die »Strahlen« oder »Reihen«, die HENLE hier beschreibt, nichts Anderes, als die Durchschnitte der Radiärlamellen sind.

Um so merkwürdiger ist es, dass HENLE trotzdem an dem alt-hergebrachten Dogma vom konzentrischen Bau der Linse festhielt, ja, dass er die »konzentrischen Schichten« ausdrücklich erwähnt, obwohl die Bilder, auf die er sich bei der Beschreibung bezieht, auch nicht die geringste Spur von solchen erkennen lassen. Es ist ihm dabei offenbar ganz ähnlich ergangen, wie mir selbst, als ich vor vier Jahren, ohne die Arbeit HENLE's, die ich zwar seiner Zeit gelesen hatte, in Erinnerung zu haben, die meridionalen Reihen und die Radiärlamellen fand und auch die genetischen Beziehungen zwischen beiden kennen lernte. Obwohl ich einen besseren Einblick in den Aufbau der Linse gewonnen hatte, konnte ich mich doch noch mehr als zwei Jahre lang nicht entschließen, die Annahme einer konzentrischen Schichtung ganz fallen zu lassen. Erst als alle Versuche, eine solche Schichtung im mikroskopischen Bilde nachzuweisen, fehlgeschlagen hatten, arbeitete sich langsam die Überzeugung durch, dass der vermeintliche Schichtenbau lediglich durch die verschiedene Konsistenz der Fasern verschiedenen Alters vorgetäuscht wird.

Außer den citirten Angaben HENLE's muss ich noch einige andere, minder wichtige hervorheben, mit denen ich mich zum Theil nicht einverstanden erklären kann. So hebt HENLE an mehreren Stellen hervor, dass die Fasern beim Frosch vierseitige Prismen vorstellen. Gewiss kann diese Angabe richtig sein, in so fern als der Faserquerschnitt hier und da mehr einem Rechteck, als einem Sechseck ähnlich sehen kann. Indessen habe ich schon oben auf die große Veränderlichkeit dieses Bildes aufmerksam gemacht.

Ferner bemerkt HENLE, dass die in Reihen angeordneten Zellen des Linsenepithels »nur theoretisch als Zellen aufzufassen sind, ihrer Form nach aber viel mehr nackten Kernen gleichen«. Dass sie die Bedeutung von Zellen haben, glaubt er »deshalb annehmen zu dürfen, weil sie nach vorn und hinten an unzweifelhafte Zellen, d. h. an Körper grenzen, welche deutlich in einen Kern und einen denselben rings umgebenden hellen Saum geschieden sind, nach vorn an die mittleren Epithelzellen der vorderen Kapselwand, nach hinten an die länglichen in zwei Spitzen auslaufenden Zellen, die sich zu Linsenfäsern entwickeln«. Diese Angabe erklärt sich zum Theil

daraus, dass bei Larven und Embryonen die Zellgrenzen meist weniger scharf sind, als bei erwachsenen Tbiereu, dann aber auch daraus, dass die Zellgrenzen innerhalb der meridionalen Reihen einen schiefen Verlauf haben (vgl. z. B. Fig. 11a Taf. XXXI vom Salamander) und daher nur an senkrechten Schnitten, nicht aber im Oberflächenbilde deutlich gesehen werden können.

HENLE hat auch die regressiven Veränderungen der Zellkerne untersucht und ist dabei zu Ergebnissen gelangt, die sich zum Theil nicht schwer mit den von mir geschilderten in Einklang bringen lassen. In den äußersten Faserlagen finden sich nach HENLE Kerne, welche von denen der hintersten Zellen des Kapseleithels nicht verschieden sind. Später aber werden die Kerne »platter, meist etwas verlängert und entschieden grobkörniger; die einzelnen Körner sind größer und durch größere Zwischenräume getrennt, hell mit dunkeln Kontouren«. Darauf verlieren die Kerne ihre scharfen Kontouren, sie werden gleichsam »angefressen« und an ihrer Oberfläche entstehen Lücken, in denen die erwähnten Körner enthalten sind; die Lücken öffnen sich und die Körner gehen spurlos zu Grunde. Darauf werden die Kerne kleiner und die noch in ihnen enthaltenen Körner verfallen gleichfalls dem Untergange. Zum Schluss finde sich in manchen Fasern an der Stelle des Kerns ein heller Fleck, der wohl auch später verschwindet.

Aus dem Gesagten dürfte wohl hervorgehen, dass auch HENLE keinen recht befriedigenden Einblick in die Erscheinungen des Kernschwundes bekommen hat.

Prag, 10. Januar 1898.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXVIII.

Entwicklung der Linse von *Pristiurus melanostomus*. Vergr. der Figg. 1 bis 12 215mal.

- Fig. 1. Embryo mit 45 Urwirbeln.
- Fig. 2. Embryo mit 49—50 Urwirbeln.
- Fig. 3. Embryo mit 52 Urwirbeln.
- Fig. 4. Embryo mit 55 Urwirbeln.
- Fig. 5. Embryo mit 63 Urwirbeln.
- Fig. 6. Embryo mit 63—64 Urwirbeln.
- Fig. 7. Embryo mit 66—68 Urwirbeln.
- Fig. 8. Embryo mit ca. 74 Urwirbeln.
- Fig. 9. Embryo mit 87 Urwirbeln.
- Fig. 10. Embryo mit ca. 95 Urwirbeln.
- Fig. 11. Ca. 17 mm langer Embryo.
- Fig. 12. 19 mm langer Embryo.

Fig. 13. Meridionalschnitt durch die Linse eines erwachsenen *Mustelus laevis*. 570mal vergr. *r*, Stelle, an der die meridionalen Reihen beginnen; *eg*, ungefähre Grenze des Epithels.

Tafel XXIX.

Bau der Selachierlinse.

Fig. 1. Auge eines 12 mm langen Embryo von *Torpedo marmorata*. 215mal vergr.

Fig. 2. Linse eines 15 mm langen Embryo von *Torpedo marmorata*. 215mal vergr.

Fig. 3. Linse eines 18 mm langen Embryo von *Torpedo marmorata*. 215mal vergr.

Fig. 4. Äquatorialschnitt durch die Linse eines *Pristiurus*-Embryo von 24 mm Länge. *ep*, Linsenepithel; *f*, Linsenfaser.

Fig. 5. Äquatorialschnitt durch das Auge eines *Pristiurus*-Embryo von 28 mm Länge. Schwache Vergrößerung. *l*, Linse; *N*, hintere Linsen-naht; *r*, Retina; *tn*, Tapetum nigrum; *pf*, Processus falciformis; *gk*, geschrumpfter Glaskörper.

Fig. 6. Meridionalschnitt durch die Linse eines erwachsenen *Mustelus laevis* bei schwacher Vergrößerung.

Fig. 7. Linsenepithel von der Mitte der Vorderfläche einer Linse von *Mustelus laevis*. 570mal vergr.

Fig. 8. Linsenepithel von der Epithelgrenze, mit den meridionalen Reihen (*Mustelus laevis*). 570mal vergr.

Fig. 9. Aus einem Äquatorialschnitt durch eine Linse von *Scyllium caetulus* von ca. 14 cm Länge. 570mal vergr.

Fig. 10a. Aus einem Äquatorialschnitt durch eine Linse von *Mustelus*

laevis Linse von ca. 6,3 mm Äquatorialdurchmesser mit 2200 Radien). 570mal vergr. Von der Oberfläche.

Fig. 10 b. Aus demselben Schnitt aus größerer Tiefe.

Fig. 11. Aus einem Äquatorialschnitt durch eine Linse von *Pristiurus melanostomus* Linse von 8 mm Äquatorialdurchmesser mit 2009 Radien). 570mal vergrößert.

Fig. 12. Aus einem Äquatorialschnitt durch eine Linse von *Spinax niger* Linse 6.1 mm im Äquatorialdurchmesser, 1172 Radien). 570mal vergr.

Fig. 13. Aus einem Äquatorialschnitt durch eine Linse von *Chimaera monstrosa* (Linse 13,3 mm im Äquatorialdurchmesser, 3880 Radien). 570mal vergrößert.

Fig. 14. Aus einem Äquatorialschnitt durch eine Linse von *Acanthias vulgaris* (Linse 6,3 mm im Äquatorialdurchmesser, 1747 Radien). 570mal vergr.

Fig. 15. Aus einem Äquatorialschnitt durch eine Linse von *Raja asterias* (Linse ca. 4,5 mm im Äquatorialdurchmesser, 1211 Radien). 570mal vergr.

Fig. 16. Aus derselben Linse. Unregelmäßigkeiten der Radiärlamellen. 570mal vergr.

Tafel XXX.

Entwicklung des Auges von *Siredon pisciformis*.

Fig. 1—10. Zehn Entwicklungsstadien in gleicher Orientirung bei 215-facher Vergr.

Fig. 10 a. Anschnitt der Linse des Auges der Fig. 10. Vergr. 215.

Fig. 11. Schnitt durch den Kopf eines missbildeten Axolotl-Embryo mit 33—34 Urwirbeln. Schwache Vergr. *ab*, rechte, *ab^l*, linke sekundäre Augenblase; *l*, Linse im Anschnitt; *l¹*, Verdickung des Ektoderms.

Tafel XXXI.

Bau der Amphibienlinse.

Fig. 1. Linsenanlage eines 8 mm langen Embryo von *Salamandra atra*. 260mal vergr.

Fig. 2. Retina einer 15 mm langen Axolotl-Larve. 570mal vergr. Apochr. Ölimm. *nf*, Nervenfaserschicht; *gz*, Ganglienzellenschicht; *ir*, innere reticuläre Schicht; *ik*, innere Körnerschicht mit einigen Kernen von Stützfasern; *ar*, äußere reticuläre Schicht; *ak*, äußere Körnerschicht; *st*, Stäbchenzapfenschicht (drei Zapfen, sechs Stäbchen).

Fig. 2 a. Entwicklungsstadien der Neuroepithelzellen aus der Grenze der Pars optica retinae einer Axolotl-Larve von 16,5 mm Länge. Dieselbe Vergr.

Fig. 3. Linsenepithel von *Salamandra maculosa* (erwachsen) von der Epithelgrenze mit drei meridionalen Reihen. 260mal vergr.

Fig. 4. Linsenepithel von *Rana esculenta* (erwachsen) von der Epithelgrenze mit dem Anfang von sechs meridionalen Reihen. 260mal vergr.

Fig. 5. Linse einer ca. 6 cm langen Larve von *Triton cristatus*. Etwas schief gesehen, so dass der vordere Linsenpol unter die Ebene der Tafel zu liegen kommt. Die Zellen der meridionalen Reihen sind etwas zu schmal ausgefallen. 130mal vergr.

Fig. 6. Einige meridionale Reihen einer eben solchen Linse. Vergr. 260mal.

Fig. 7 und 8. Dersgleichen. In den Figg. 6, 7 und 8 sind die meridionalen Reihen nach rechts zu nicht ganz vollständig.

Fig. 9. Äquatorialschnitt durch eine Linse einer ca. 6 cm langen Larve von Triton cristatus. 260mal vergr.

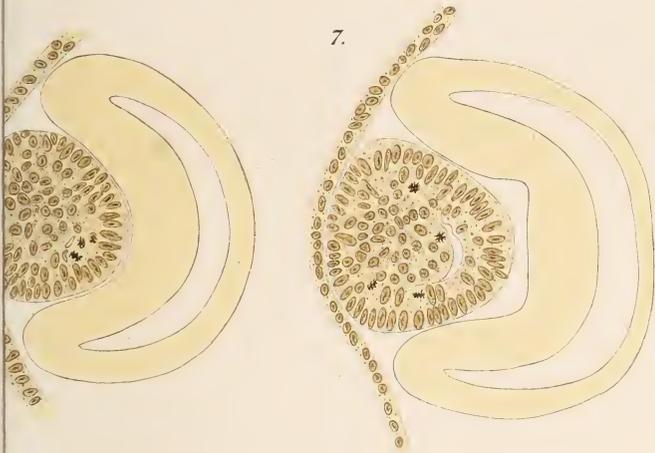
Fig. 10. Aus der Kernzone eines 18 cm langen Axolotl. Meridionalschnitt. Nahe dem Epithelrand. 570mal vergr. Apochr. Ölimm.

Fig. 11. Aus einem Meridionalschnitt durch die Linse einer erwachsenen Salamandra maculosa. 570mal vergr. Apochr. Ölimm. Fig. 11a von der Epithelgrenze; Fig. 11b von der Mitte der Vorderfläche.

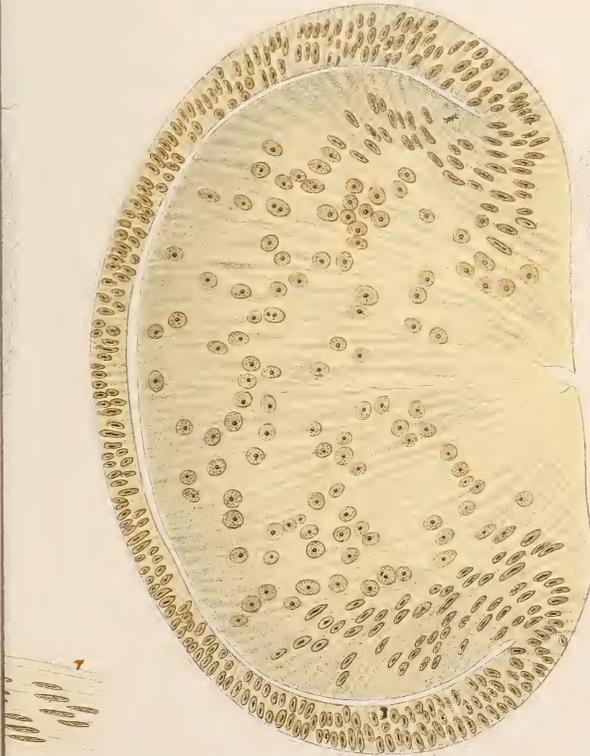
Fig. 12. Aus einem Meridionalschnitt durch die Linse einer erwachsenen Bufo variabilis. 130mal vergr.

Fig. 13. Aus demselben Schnitt. 570mal vergr. Apochr. Ölimm. Fig. 13a von der Epithelgrenze; Fig. 13b von der Mitte der Vorderfläche.

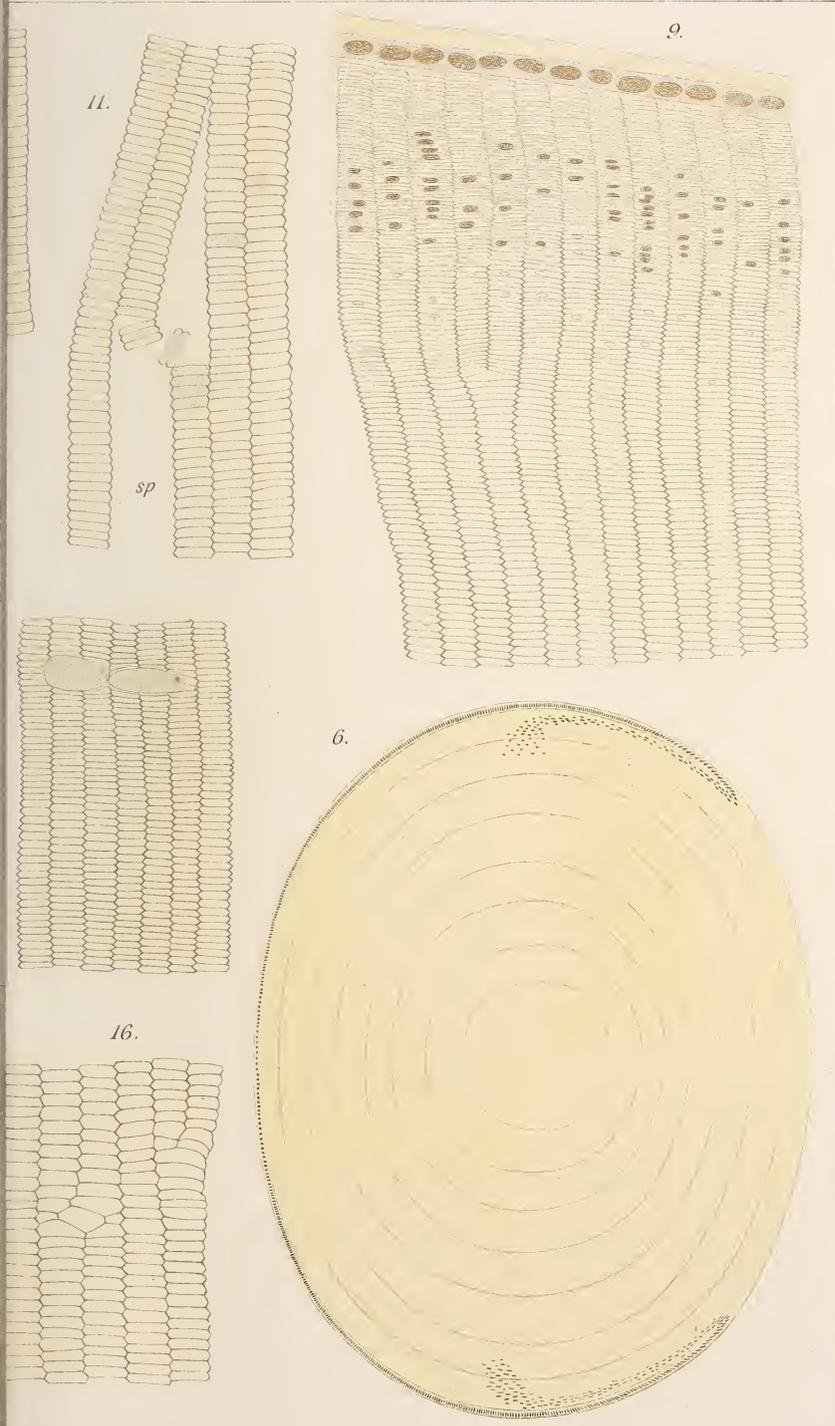
Z

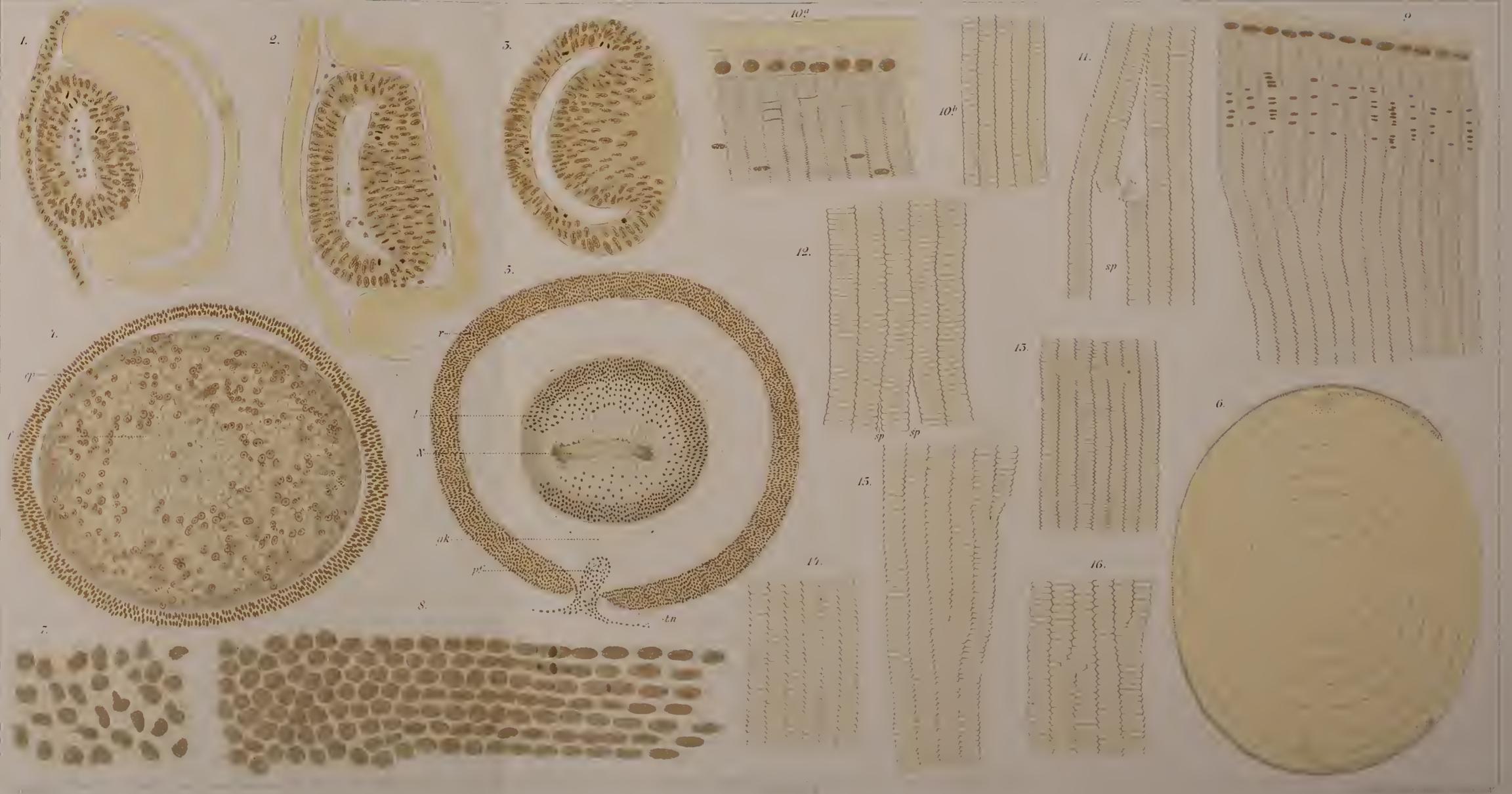


12.

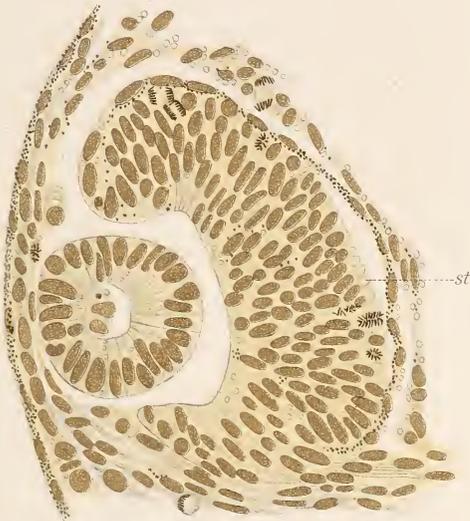








6.



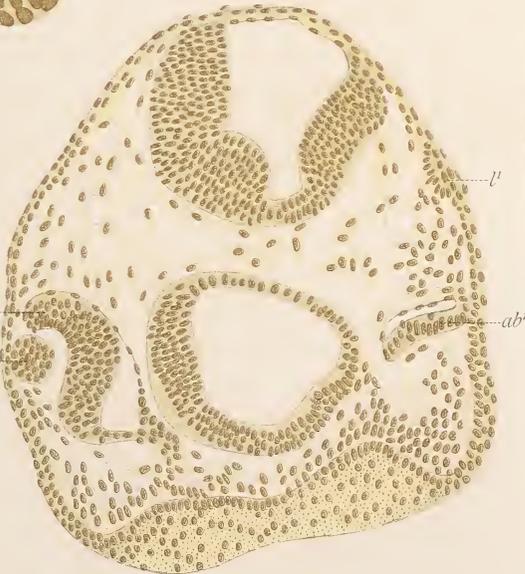
5.

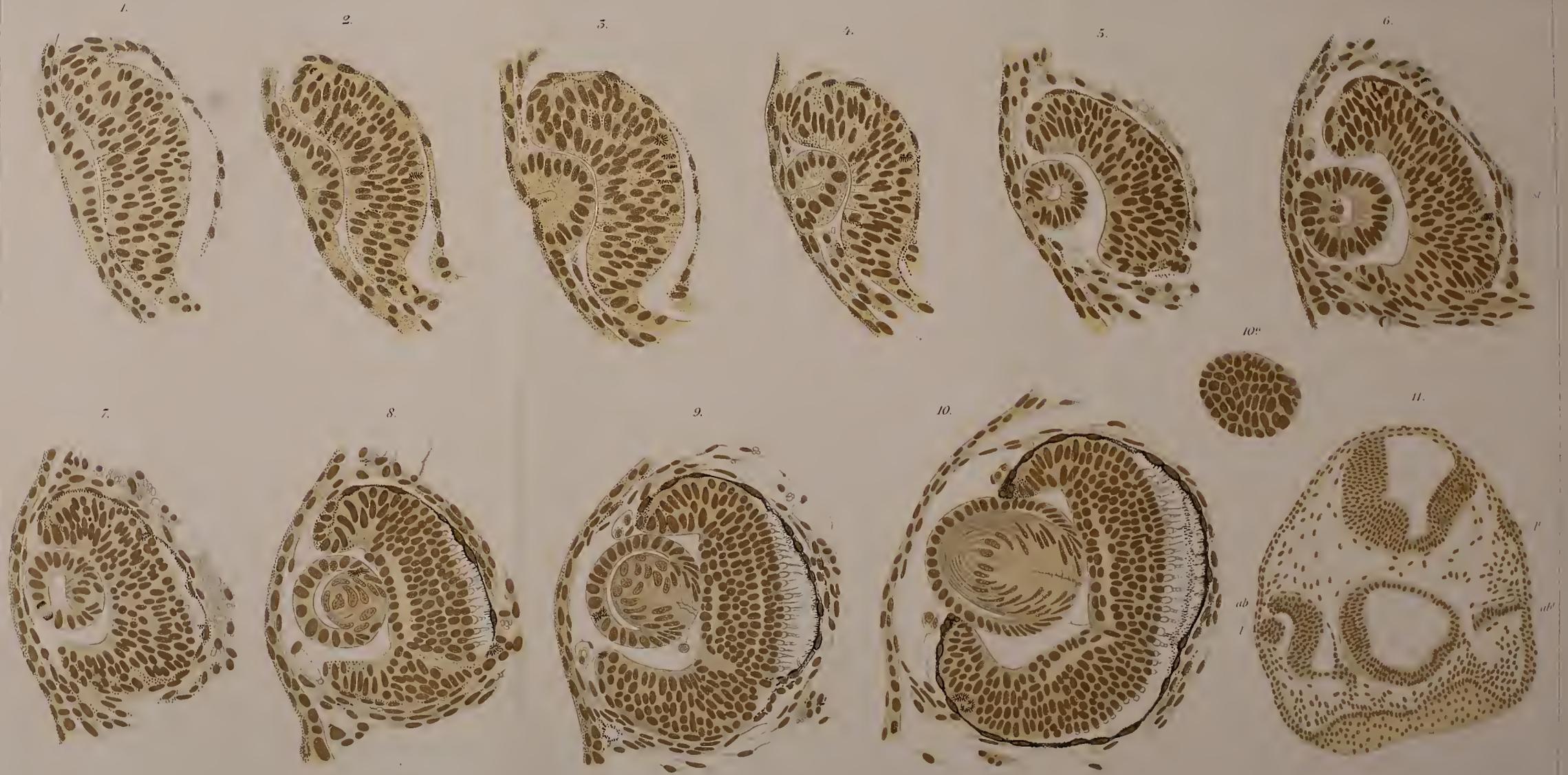


10^a



11.





10.



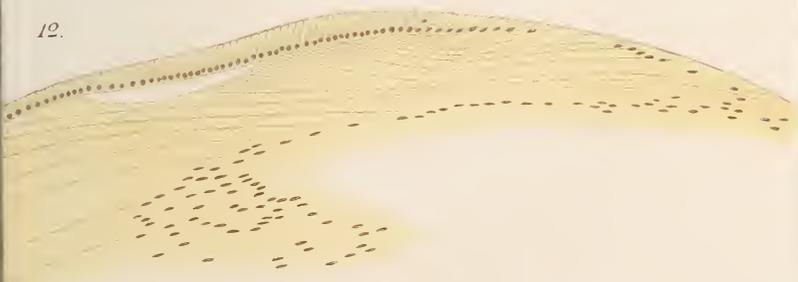
11^a



11^b



12.



15^a



15^b





ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1897-1898

Band/Volume: [63](#)

Autor(en)/Author(s): Rabl Carl

Artikel/Article: [Über den Bau und die Entwicklung der Linse. 496-572](#)