

cilié. Réceptacle séminal présent. Utérus un tube transversal d'abord simple, puis poches latérales. Oeufs de 0,027 mm de diamètre; 3 enveloppes; appareil pyriforme peu développé. Oncosphère 0,010 mm. Les œufs se déversent dans l'utérus vers le 60^e ou 70^e segment. — Corpuscules calcaires dans le parenchyme cortical. — Canal excréteur dorsal placé dorsalement et en-dedans du ventral. Simple anastomose transversale en forme d'U dans le scolex.

Hôte: *Galeopithecus volans*. Collect. par Hubrecht aux Indes, L. Schneider à Sumatra et Dr. Zehntner à Java.

Genre *Bertia* R. Blanchard 1891.

Diagnose: *Anoplocephaliens* avec segments toujours plus larges que longs. Pores génitaux alternent régulièrement ou irrégulièrement. Les conduits génitaux passent dorsalement par rapport aux canaux excréteurs et au nerf latéral principal. Le tronc excréteur dorsal plus étroit garde sa position dorsale par rapport au canal ventral ou se place latéralement par rapport à celui-ci. — Une glande prostatique pédunculée manque. — Les testicules sont groupés en un champ placé contre les faces antérieure et dorsale des segments. Poche du cirre très petite ou développée en une poche musculuse qui ne dépasse pas ou peu le tronc ventral excréteur du côté respectif. — Le complexe des glandes femelles se transporte depuis la ligne médiane plus ou moins contre le bord latéral portant les pores génitaux. — Utérus, un tube transversal simple qui produit plus tard des évaginations secondaires sacchiformes. — Oeufs munis de 3 enveloppes successives dont la plus interne peut donner naissance à un appareil pyriforme.

Hôtes: Singes, Prosimiens, Rongeurs, Monotrèmes Marsupiaux et Oiseaux.

Type: *Bertia studeri* R. Blanchard 1891.

6. Über Linsenbildung nach experimenteller Entfernung der primären Linsenbildungszellen.

Von Hans Spemann.

(Aus dem zoologischen Institut zu Würzburg.)

(Mit 9 Figuren.)

eingeg. 27. November 1904.

Die im folgenden mitzuteilenden Experimente wurden angestellt als Fortsetzung und Ergänzung früherer Versuche am Froschauge. In jenen Versuchen war zunächst die Frage aufgeworfen worden, ob die aus der Epidermis entstandenen optischen Apparate des Auges, die Linse und die Cornea, unabhängig von seinem nervösen Teil sich bilden, oder ob ihre Entwicklung durch den Augenbecher ausgelöst wird. Es ließ sich mit voller Sicherheit nachweisen, daß wenigstens beim Frosch ein Einfluß von seiten der Retina auf die Epidermis nötig ist, damit die Linse sich bildet und hernach die dunkel pigmentierte

Haut über dem Auge sich zur Cornea aufhebt. Dagegen gab das Experiment keine Auskunft darüber, ob die primären Linsenbildungszellen, d. h. die Epidermiszellen, denen normalerweise später die Bildung der Linse zufällt, vor der Beeinflussung durch den Augenbecher noch indifferent, oder ob sie schon von den Zellen der Umgebung verschieden sind, ob also der Augenbecher sich seine Linse aus demjenigen Material der Epidermis aufbaut, auf das er eben stößt, oder ob er dazu Zellen vorfindet, welche gewissermaßen ihre Rolle schon zuerteilt erhielten, zu ihrer Ausführung aber noch auf ein Stichwort von seiner Seite zu warten haben.

Von tatsächlichen Beiträgen zur Lösung dieser zweiten Frage wäre zunächst ein Versuch von D. Barfurth (und O. Dragendorff) (1902) am Hühnerembryo anzuführen. Die Operation bestand in Zerstörung von Linsenanlage und Augenbecherrand mittels der heißen Nadel in der 72. Stunde der Bebrütung; nach weiteren 72 Stunden wurde der Embryo konserviert. Bei der Schnittuntersuchung fand sich auf der operierten Seite eine kleine unregelmäßig gestaltete Augenblase und genau in ihrer Höhe eine Verdickung der Epidermis, die Barfurth wohl mit Recht als Lentoid bezeichnet. In der Diskussion dieses Falles wies Fischel darauf hin, daß das Lentoid sich an einer Stelle befand, welche normalerweise nichts mit der Linsenbildung zu tun hat; Barfurth bestätigte das. Noch bei einem weiteren Embryo, der in der 48. Stunde der Bebrütung in gleicher Weise operiert wurde, ließ sich nach dreitägiger Weiterentwicklung eine Linse nachweisen von nicht ganz sicherer Herkunft. Barfurth vermutet, daß sie vom oberen Irisrand aus regeneriert worden sei.

Trotz dieser Resultate erschien eine weitere Prüfung der Frage nicht unnötig; Barfurth selbst sieht den Schwerpunkt seiner Ergebnisse in der Tatsache, daß im Embryonalstadium auch die Vögel noch Regenerationsfähigkeit besitzen, während sie den erwachsenen Tieren fast gänzlich fehlt; und gibt bezüglich der speziellen Ergebnisse zu, daß es bei der Kleinheit des Objektes nahezu unmöglich sei, etwa durch Wegschneiden einen Defekt zu setzen und durch Untersuchung des Weggeschnittenen einen sicheren Einblick in den Umfang der Verletzung zu gewinnen. Er spricht daher seine Schlüsse auch nur mit Reserve aus und stellt die Mitteilung weiterer Versuche in Aussicht.

Worauf es bei dem Experiment ankommt, ist, wie ich schon einmal ausführte (1901. S. 64), »den Augenbecher an einer andern Stelle als normal an die Haut gelangen zu lassen. Entstände dann bloß eine Linse, und zwar an der Berührungsstelle, so wäre die örtliche Abhängigkeit der Linsenwucherung vom Augenbecher bewiesen. Ich begann meine Experimente vor mehreren Jahren mit derartigen Verlagerungsversuchen, jedoch ohne Erfolg. Statt den Augenbecher an andre Stellen der Epidermis zu verlagern, könnte man versuchen, andre Teile der Epidermis über den Augenbecher zu bringen. Man könnte also z. B. versuchen, die Epidermis über der primären Augenblase durch

ein Stück Bauchhaut zu ersetzen; die Bornschen Erfolge lassen ein Gelingen nicht als unmöglich erscheinen. Der Versuch wird immerhin nicht leicht auszuführen sein«.

Beide Versuche sind inzwischen von W. H. Lewis (1903) erfolgreich ausgeführt worden. Es ist das um so freudiger zu begrüßen, als dem amerikanischen Forscher in den verschieden gefärbten Larven der beiden Froscharten *Rana sylvatica* und *Rana palustris* ein ideales Material für Transplantationsversuche zu Gebote stand, das ja schon einmal in Harrisons Hand zu einem Experiment von überzeugender Klarheit gedient hat. Von Lewis' Versuchsreihen¹ interessieren uns zunächst die folgenden:

Es wurde über der primären Augenblase vor dem ersten Auftreten der Linse ein Hautlappen abgehoben und dann die primäre Augenblase (wohl nur zum Teil?) entfernt, hierauf der Hautlappen wieder zur Anheilung gebracht. Ergebnis: wenn der Augenbecher die Epidermis wieder erreichte, so entstand eine Linse; im andern Fall unterblieb die Linsenbildung.

Ferner wurde der Augenbecher an eine mehr caudal gelegene Stelle des Embryo transplantiert. Hierbei geriet er in den meisten Fällen in die Tiefe und entwickelte sich zwar weiter, erhielt aber keine Linse; einmal aber blieb er in der Nähe der Haut, und es bildete sich eine Linse.

Endlich wurde die Augenblase an ihrem Platze belassen, aber die Epidermis über ihr durch ein Stück Bauchhaut einer andern Species ersetzt (Haut von *Rana sylvatica* auf Auge von *Rana palustris*). In den meisten Fällen blieb der Augenbecher in der Tiefe und verhielt sich wie beim vorhergehenden Experiment: einmal aber erreichte er die Haut und bewirkte die Bildung einer Linse.

Von den Schlüssen, welche Lewis aus diesen Versuchen zieht, sind für uns namentlich die folgenden von Wichtigkeit.

1) Zur Entstehung der Linse ist der Einfluß des Augenbeckers auf die Haut unerlässlich. 2) Für die Umwandlung der primären Augenblase in den Augenbecher ist weder die Anwesenheit einer Linse nötig noch die normale Umgebung, noch die Verbindung mit dem Hirn. — Beides eine willkommene Bestätigung des von mir auf anderm Wege gefundenen. — 3) Der Reiz von seiten des Augenbeckers braucht keine bestimmte Stelle der Haut zu treffen, damit eine Linse entstehe; alle Teile des Ektoderms sind wahrscheinlich in gleicher Weise zur Linsenbildung befähigt, ja das Ektoderm von *Rana palustris* kann sogar durch das von *Rana sylvatica* ersetzt werden.

Damit wäre auch diese bisher noch offene Frage mit aller wünschenswerten Sicherheit entschieden, und zwar im Sinn der von C.

¹ Nach der Inhaltsübersicht auf dem Anat. Anz. vom 30. November 1904 ist inzwischen die ausführliche Arbeit von W. H. Lewis erschienen unter dem Titel: Experimental Studies on the Development of the Eye in Amphibia; in the American Journal of Anatomy, Vol. III. Nr. 4. Dieses Heft war mir bis jetzt nicht zugänglich.

Herbst (1901) aufgestellten Hypothese und im Einklang mit den Schlüssen, welche Fischel und Barfurth aus des letzteren Experimenten zogen.

Als ich die Arbeit von Lewis zu Gesicht bekam, hatte ich gerade einige Versuchsreihen abgeschlossen, denen dieselbe Fragestellung, aber eine etwas andre Methode zugrunde lag. So weit meine Beobachtungen einen sicheren Schluß zulassen, kann ich die Ergebnisse von Lewis vollauf bestätigen; in mancher Hinsicht kam er weiter als ich, während ich hinwiederum eine nicht unwichtige neue Tatsache beizubringen vermag.

Zunächst ein paar Worte über die Methode. Sie bestand darin, daß ich teils vor dem ersten Auftreten der Linsenanlage die Kuppe der primären Augenblase mit den Linsenbildungszellen entfernte, teils die erste Linsenanlage selbst sofort nach ihrem Sichtbarwerden. Die Wunde wurde dann gedeckt von Zellen, welche mit der normalen Linsenbildung nichts zu tun haben. Als Material benutzte ich diesmal nicht, wie bei meinen früheren Experimenten, *Rana fusca*, sondern *Triton taeniatus*, mit bestem Erfolg. Die Keime lassen sich schon in frühen Stadien ohne wesentlichen Schaden für die weitere Entwicklung aus ihren Hüllen nehmen und so der Operation zugänglich machen. Mit zwei kleinen Messerchen, die wie die Blätter einer Schere gegeneinander bewegt werden, läßt sich die Kuppe der Augenblase leicht fassen und sehr exakt abquetschen. Nach der Operation kleben die Wundränder fest zusammen; sie wurden vorsichtig voneinander gelöst. Man sieht dann auf die Innenwand der primären Augenblase und die Höhlung des Augenspiegels und kann aus der gegenseitigen Lage dieser Teile genau erkennen, was man bei der Operation entfernt hat. Fig. 1 zeigt einen Schnitt durch einen solchen Keim, der unmittelbar nach der Operation konserviert wurde. Der Bereich, in welchem später die Linsenanlage sichtbar wird, ja auch seine nächste Umgebung, sind sicher entfernt.

Bei der entscheidenden Wichtigkeit gerade dieses Punktes möchte ich noch einen Einwand abwehren, den ich mir anfangs selbst machte. Es wäre nämlich denkbar, daß die Linsenanlage nicht durch Vermehrung der über der primären Augenblase gelegenen Epidermiszellen zustande käme, sondern durch ihr Zusammenrücken aus der Umgebung. In diesem Fall wäre man nicht sicher, bei der Operation mit der Kuppe der Augenblase auch alle zur Linsenbildung etwa determinierten Zellen entfernt zu haben. Gegen diese Entstehungsweise der Linsenwucherung spricht nun aber die Tatsache, daß man in ihr, wenigstens bei *Triton taeniatus*, so zahlreiche Kernteilungsfiguren antrifft, daß die Zellenanhäufung ganz oder wenigstens zum größten Teil auf Vermehrung der an Ort und Stelle befindlichen Elemente zurückzuführen ist. Ich glaube also mit Sicherheit behaupten zu dürfen, daß bei der Operation sämtliche primären Linsenbildungszellen sauber entfernt wurden.

Der Eingriff wird überraschend gut ertragen, es ging kaum ein

Exemplar zugrunde. Die Wunde schließt sich bald (Fig. 2), ob durch Sprossung von den Wundrändern aus oder einfach durch ihr Zusammenrücken, habe ich bis jetzt nicht festgestellt. Die weiteren Vorgänge entziehen sich bei der Undurchsichtigkeit des Objektes der genaueren direkten Beobachtung; man muß daher mit größeren Mengen arbeiten und an Schnittserien untersuchen. Dabei ergab sich nun folgendes.

In einer großen Anzahl von Fällen hat sich die operierte Augenblase wieder hergestellt und zu einem Auge von annähernd normalen Proportionen, aber verkleinerten Dimensionen, weiter entwickelt. Seine Pupillaröffnung umfaßt die Anlage einer Linse, entstanden aus Zellen der Epidermis, welche, ursprünglich im äußeren Umkreis der Augen-

Fig. 1.

Fig. 2.

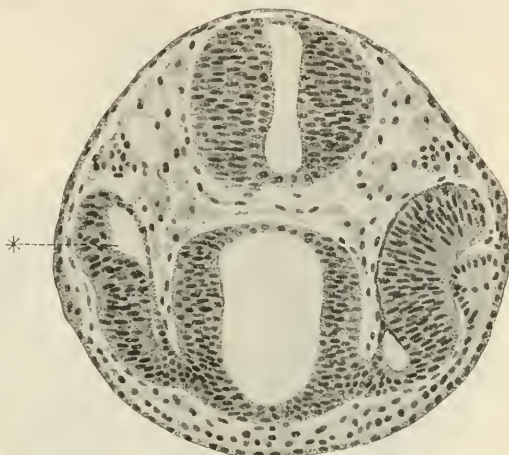
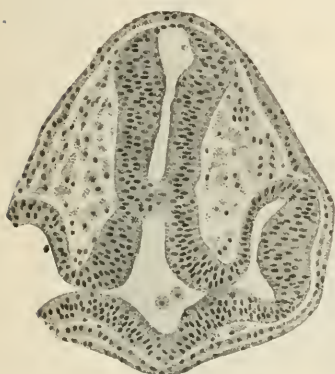


Fig. 1. Querschnitt durch Kopf von ganz jungem *Triton taeniatus* 04, 1b; primäre Augenblasen im Begriff, sich in die Augenbecher umzuwandeln; von Linsenanlage noch nichts zusehen. Unmittelbarer Erfolg der Operation, bei welcher die primären Linsenbildungszellen und ein Teil des Augenbechers der rechten Seite entfernt wurden. Vergr. 60:1. Fig. 2. Querschnitt durch den Kopf einer etwas älteren *Triton*-Larve (04, 2b). Normales Auge der linken Seite weiter entwickelt, Augenbecher und solider Linsenzapfen. Operiertes Auge der rechten Seite in Restitution begriffen, Wunde der Epidermis und der Retina (bei *) geschlossen; zwischen beiden Teilen eine Schicht Bindegewebszellen, welche die Auslösung einer neuen Linsenbildung verhindert hätte. Vergr. 100:1.

blase gelegen, sich nach der Operation über dem Augenbecher zusammengeschlossen hatten. Diese neue Linsenanlage ist zunächst wie bei der normalen Entwicklung (vgl. Fig. 2 rechts) eine solide zapfenförmige Einwucherung der tieferen Epidermisschicht, Fig. 3 (nach dreitägiger Entwicklung), schnürt sich dann unter Ausbildung eines kleinen Lumens als Bläschen ab, Fig. 4, und entwickelt sich weiter wie normal (vgl. Fig. 3 rechts) unter Umwandlung der hinteren Wand in die Linsenfaser, der vorderen Wand in das Linsenepithel, Fig. 5 (nach sechstägiger Entwicklung). Kleine Abweichungen vom Normalen scheinen vorzukommen, was uns aber hier nicht weiter interessiert.

Zwischen Linse und Grund des Augenbechers liegen keine andern Zellen; daraus läßt sich wohl schließen, daß der Augenbecher vor der Ausbildung der Linsenanlage die Epidermis wenigstens stellenweise unmittelbar berührte.

Diese Fälle vertragen sich also mit der Ansicht, daß bei *Triton taeniatus* wie bei *Rana fusca* der Augenbecher die Linsenbildung auslöst. Vor allem aber beweisen sie, daß diese Auslösung auch an den Zellen in der Umgebung des Auges stattfinden kann, die mit der Linsenbildung normalerweise nichts zu tun haben. Dadurch aber wird es im höchsten Grade wahrscheinlich, daß auch bei der normalen Entwicklung der Augenbecher kein besonders determiniertes Material zur Linsenbildung vorfindet, sondern diesen Prozeß da auslöst, wo infolge der vorhergehenden Ein- und Ausfaltungen die Berührung eben stattfindet. Hiernit bestätige ich also die Angaben von Lewis, der freilich diese Potenz der Epidermis in viel weiterem Umkreis nachweisen konnte.

Fig. 3.

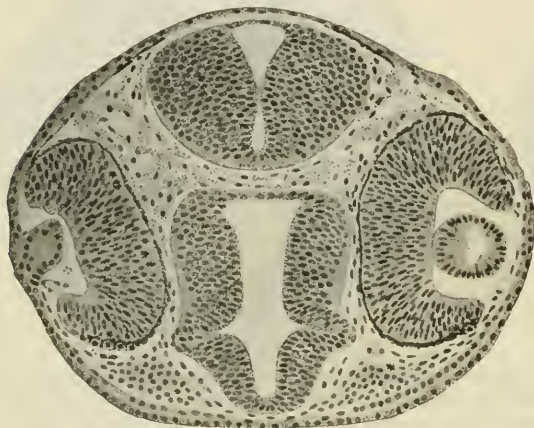


Fig. 4.



Fig. 3. Etwas ältere *Triton*-Larve 04,10c. Normales Auge der linken Seite weiter entwickelt, Linsenbläschen von der Epidermis abgeschnürt und durch Bindegewebs-

zellen von ihr getrennt; Bildung von Linsenfasern. Operiertes Auge wieder hergestellt, kleiner als das normale; Neubildung einer Linse aus der Epidermis. Vergr. 100:1. Fig. 4. Operiertes Auge der rechten Seite; Linsenbläschen im Begriff, sich abzulösen (04, 10a). Vergr. 100:1.

Hier möge gleich angeführt werden, daß man auch dann Neubildung einer Linse aus der Epidermis erhält, wenn man die Operation in etwas späterem Stadium vornimmt, nachdem die Einwucherung des Linsenzapfens bereits begonnen hat. Die verdickte Stelle der sonst ziemlich durchsichtigen Epidermis erscheint als weißlicher Fleck in der Mitte der Pupille. Sie kann sehr exakt entfernt werden. Die Bildung einer neuen Linse ist hier aber seltener; wohl sicher nicht wegen einer etwaigen höheren Differenzierung der Gewebe, vielmehr weil die Störungen häufiger sind, welche es auch nach früher vorgenommener Operation nicht zur Regeneration der Linse aus der Epidermis kommen lassen.

Das wesentliche dieser Störungen scheint mir darin zu liegen, daß

der Augenbecher nicht mehr in unmittelbaren Kontakt mit der Epidermis kommt. In allen den Fällen, wo Linsen Neubildung unterblieb, ließ sich eine dickere oder dünnere Schicht von Bindegewebszellen zwischen den beiden Organen nachweisen, von den Fällen an, wo der Augenbecher stark gefaltet ziemlich in der Tiefe blieb (Fig. 6), bis zu solchen, wo er beinahe ganz wieder hergestellt die Epidermis fast erreichte (Fig. 7).

Die Einfaltung der Retina findet sich sehr häufig als eine Nebenfolge der Operation; die Kante der Falte scheint den freien Schnitt-rändern der operierten Augenblase zu entsprechen. Die getrennten Teile der Retina, in ihren normalen Spannungsverhältnissen gestört,

Fig. 5.



Fig. 6.



Fig. 7.

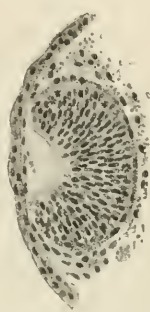


Fig. 5. Normale Weiterentwicklung der neu gebildeten Linse (04, 12b). Vergr. 200:1.

Fig. 6. Starke Faltenbildung an der Retina des operierten Auges, das durch Bindegewebszellen von der Epidermis getrennt blieb und keine neue Linse erhielt (04, 12a). Vergr. 100:1.

Fig. 7. Gut restituiertes Auge, das durch Bindegewebe von der Epidermis getrennt blieb und keine Linse erzeugte (04, 10f). Vergr. 100:1.

rollen sich jeder für sich ein, gerade wie es die Medullarplatte unter ähnlichen Bedingungen tut. Ähnliche Beobachtungen hat D. Barfurth (1902, S. 190) am operierten Auge des Hühnchens gemacht, A. Fischel (1902) an operierten *Triton*-Augen. Den ersten Beginn einer solchen Faltenbildung zeigt wohl Fig. 2 (S. 423) (2 Tage nach der Operation). An der mit * bezeichneten Stelle stoßen zweifellos die ursprünglich freien Ränder der Wunde zusammen, von denen der obere etwas dünner war und noch ist als der untere. Fig. 6 zeigt hochgradige Faltenbildung in klarster Weise, 6 Tage nach der Operation. — An und für sich hindert diese Störung der Entwicklung nicht die Entstehung einer neuen Linse, wofür ich mehrere Beispiele anführen könnte²; dagegen wird sie

² So ist auch am regenerierten Auge der Fig. 3 eine Falte entstanden, auf dem abgebildeten Schnitt nur ganz schwach, viel deutlicher auf den folgenden zu sehen; die Linse gehört dem oberen Abschnitt der Retina an.

oft der Grund sein, warum der Augenbecher nicht in richtiger Weise an die Oberfläche gelangt und deshalb die Linsenbildung unterbleibt.

Von diesen extremen Fällen hochgradiger Faltung führen Übergänge zu solchen wie Fig. 7, bei denen eine weitgehende oder völlige Wiederherstellung des Augenbechers stattgefunden hat, ohne daß jedoch die Neubildung einer Linse eingeleitet wäre. Alle diese Fälle haben, wie gesagt, das gemeinsam, daß es nicht zur unmittelbaren Berührung zwischen Augenbecher und Epidermis gekommen ist; in Fig. 7 ist zwischen beiden Teilen nur eine ganz dünne einschichtige Lage von Bindegewebszellen; auf den benachbarten Schnitten liegen außerdem noch einige Zellen in der Kammer. Es ist nicht schwer verständlich (vgl. Fig. 1), daß sich beim Schluß der Wunde eine solche Zellschicht zwischen die beiden eigentlich zusammengehörenden Teile schieben kann, und zwar um so leichter, je mehr bei der Operation weggeschnitten und je später sie vorgenommen wurde.

Daß dieses Fehlen der Berührung für das Unterbleiben der Linsenbildung verantwortlich zu machen ist, kann, wenn man die positiven Fälle mit hinzu nimmt, wohl kaum einem Zweifel unterliegen; aus den negativen Fällen allein ließe es sich nicht mit Sicherheit schließen. So lange nämlich mit der Möglichkeit gerechnet werden muß, daß bloß gewisse Zellen der Epidermis zur Linsenbildung befähigt sind, ist die nächstliegende Erklärung für das Fehlen der Linse die Entfernung eben dieser Linsenbildungszellen. Nachdem aber die positiven Fälle die Fähigkeit auch der andern Epidermiszellen zur Linsenbildung erwiesen haben, fällt diese Erklärung weg, und es bleibt das Wahrscheinlichste, den Grund im fehlenden Kontakt zu suchen. Die Ergebnisse dieser Versuche sprechen also, wie die ganz ähnlichen von Lewis, im gleichen Sinn wie meine früher mitgeteilten Anstichversuche, ohne jedoch ganz ihre Beweiskraft zu erreichen.

Über die Mittel, mit denen der Augenbecher die Bildung der Linse und Cornea bewirkt, ist noch nichts Tatsächliches beigebracht worden, dagegen sind zwei andre, früher (1901. S. 77) von mir aufgeworfene Fragen ihrer Lösung näher gerückt.

Zunächst die Frage, »ob der auslösende Einfluß direkt vom Augenbecher zur Epidermis geht oder auf einem Umweg durch andre Teile des Organismus«. Diese zweite, wenn auch nicht wahrscheinliche, so doch immerhin vorhandene Möglichkeit läßt sich ausschließen, wenn der Augenbecher, aus seiner normalen Umgebung genommen, an andre Stellen der Epidermis gebracht wird und dann immer noch die Bildung einer Linse hervorruft. Das Experiment ist, wie schon oben erwähnt, von Lewis ausgeführt worden; aus seinem positiven Ergebnis läßt sich nicht nur mit Lewis der Schluß ziehen, »daß die Verbindung mit dem Gehirn und die normalen Umgebungen auf der Seite des Kopfes nicht nötig sind für die Einstülpung der Augenblase«, sondern es läßt sich daraus auch die Entbehrlichkeit dieser Faktoren für die Linsen-

bildung folgern, womit wohl der weitere Schluß gegeben ist, daß der linsenbildende Reiz direkt von den Zellen der Retina auf die der Epidermis übergeht, nicht auf einen Umweg, z. B. durch das Nervensystem.

Die andre Frage ist die, »ob zur Linsenbildung bloß ein einmaliger Anstoß von seiten des Augenbeckers oder ein dauernder Einfluß nötig ist; ob der Augenbecher gewissermaßen die Linse bei der Epidermis in Arbeit gibt, oder ob er sie sich selbst aus den Zellen der Epidermis aufbaut. Das ließe sich entscheiden, wenn man den Augenbecher in verschiedenen Stadien der Linsenentwicklung schonend entfernen könnte«. Etwas ähnliches ist nun geschehen bei einem vor kurzem veröffentlichten Experiment A. Schapers (1904). Der zu anderm Zweck vorgenommene Versuch bestand darin, daß bei Larven von *Rana esculenta* von etwa 4 mm Länge durch einen Horizontalschnitt ein Rückenstreifen entfernt wurde, der das ganze Rückenmark mit Einschluß des Hinterhirns und meist auch eines dorsalen Segments des Mittel- und Zwischenhirns enthielt. Bei den in Betracht kommenden Fällen ging der Schnitt dicht über den Augenbechern hinweg, ohne sie jedoch wesentlich zu verletzen. Beim Schluß der Wunde verschiebt sich die Epidermis über den Augenbechern und mit ihr die eben sichtbar gewordenen Linsenanlagen, die so aus dem Augenbecher herausgezogen werden. Sie finden sich nachher bei der Schnittuntersuchung dorsalwärts verlagert, trotzdem aber manchmal in gewissem Sinn typisch weiter entwickelt. Eine Ablösung von der Epidermis scheint zwar nicht stattzufinden, sei es, daß mit der Entfernung vom Augenbecher gewisse notwendige Einflüsse fehlen, sei es, daß die abnormen Bedingungen nach der Operation gewisse schädliche Einflüsse mit sich bringen. Dagegen kann ein Teil der Linsenanlage, im Bereich der Epidermis bleibend, sich in Linsenfasern umbilden. Im normalen Entwicklungsverlauf tritt nach Schapers Zeichnungen diese Differenzierung der hinteren Bläschenwand in Linsenfasern erst nach der Ablösung von der Epidermis ein; wenn die Ablösung also infolge der Operation unterblieb, so wird auch die Faserbildung nicht schon eingetreten sein, solange noch die Linsenanlage an ihrer normalen Stelle sich befand; mit andern Worten, aus dem Schaperschen Experiment folgt mit großer Wahrscheinlichkeit, daß mit der durch den Augenbecher hervorgerufenen Linsenwucherung auch schon die später einsetzende Differenzierung zu Linsenfasern gegeben ist; daß also die als abhängige Differenzierung eingeleiteten Prozesse z. T. wenigstens als Selbstdifferenzierung weiter laufen. In diesem Sinne äußerte sich schon früher Fischel (1902. S. 199) vermutungsweise, während ich mich beim Fehlen spezieller Tatsachen auf die Formulierung der Frage beschränkte.

Aus demselben Grund möchte ich das an *Rana* und *Triton* Ermittelte zunächst auf diese Tiere beschränken, höchstens mit großer Wahrscheinlichkeit auf sämtliche Amphibien ausdehnen; es ist nicht unmöglich, wenn auch unwahrscheinlich, daß sich andre Wirbeltierklassen anders verhalten. Es ist mir zwar keine Tatsache bekannt,

welche jetzt schon diese Annahme nahe legte; auch für den Menschen Fall (1903a) ist mir trotz der letzten Ausführungen seines Autors (1903b) die von mir versuchte Erklärung (1903) immer noch die wahrscheinlichste. Eine wirkliche Entscheidung kann aber nur experimentell erreicht werden.

Was wird nun aus einem wiederhergestellten Augenbecher, wie Fig. 7 ihn zeigt, der den unmittelbaren Kontakt mit der Epidermis nicht erreicht hat?

Colucci (1890) hat bekanntlich bei *Triton* einen Teil des Auges mitsamt der Linse entfernt, und danach Regeneration der Retina und

Fig. 8a.

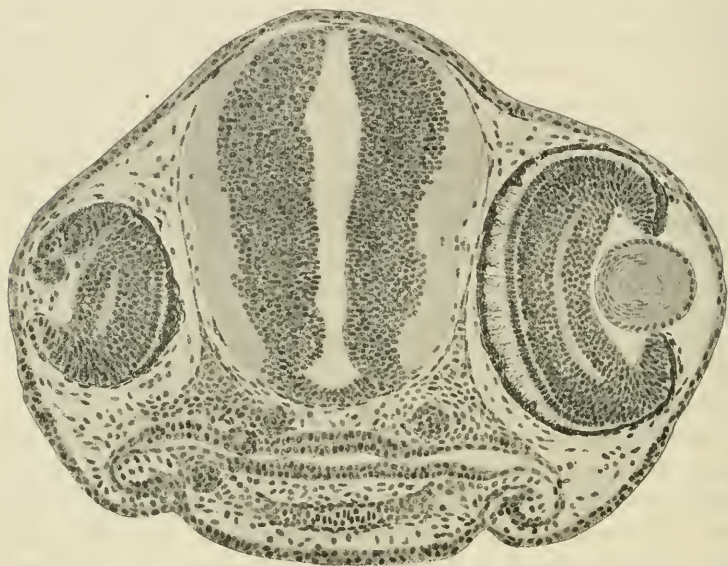


Fig 8a. Querschnitt durch Kopf von älterer *Triton*-Larve (04, 20d). Das normale Auge der linken Seite (aus einem Schnitt 50μ weiter hinten als die übrige Zeichnung) mit geschichteter Retina und weit differenzierter Linse. Das operierte Auge bedeutend kleiner, von der Epidermis durch Bindegewebe getrennt; mit beginnender Linsen Neubildung am oberen Irisrand. Vergr. 100:1.

Neubildung der Linse aus dem oberen Irisrand beobachtet. Es war zu erwarten, daß der Augenbecher auch bei meinem ganz analogen und noch dazu an jüngeren Stadien vorgenommenen Experiment von dieser seiner Fähigkeit Gebrauch machen würde, in den Fällen, wo er nicht imstande ist, sich eine neue Linse aus der Epidermis zu holen. Und in der Tat habe ich einen sicheren derartigen Fall beobachtet, Fig. 8a und b gibt ihn wieder. Der Embryo war fast gestreckt, das Schwänzchen noch abwärts gekrümmt, die Linse deutlich, als die Operation vorgenommen wurde, welche den äußeren Teil des rechten Augenbechers mit Linse entfernte. Nach siebentägiger Entwicklung wurde das Tier konserviert. Die Schnittserie zeigt das unverletzte linke Auge

mit wohl differenzierter Linse, welche die Pupillaröffnung ganz ausfüllt und von einer schönen Cornea überwölbt wird. Der operierte rechte Augenbecher ist beträchtlich kleiner, ziemlich wieder hergestellt, von der Haut durch eine Lage Bindegewebszellen getrennt. Darauf ist es jedenfalls zurückzuführen, daß eine Neubildung der Linse aus der Epidermis nicht erfolgt ist. Vom oberen Irisrand ragt nun ein von Pigment freies, deutlich abgesetztes Knöpfchen in die Pupillaröffnung herab, Fig. 8. Daß das fragliche Gebilde ein Knöpfchen ist, und nicht etwa bloß der verdickte obere Irisrand, läßt sich an den vorhergehenden und folgenden Schnitten sehen, die es im Anschnitt treffen und auf denen die Pupillaröffnung größer ist. Also genau das Bild, wie wir

Fig. 9a.

Fig. 9b.

Fig. 8b.



Fig. 8b. Oberer Irisrand und Linsenanlage des operierten Auges, stärker vergrößert; die anlagernden Bindegewebszellen weggelassen. Vergr. 200:1.

Fig. 9a. Nach G. Wolffs Methode operiertes Auge mit Linsenregeneration am oberen Irisrand (04. 16 c). Vergr. 100:1.

Fig. 9b. Linsenanlage bei stärkerer Vergrößerung. 200:1.

es aus den Arbeiten von Colucci, G. Wolff, E. Müller, A. Fischel kennen. Zum Vergleich möge Fig. 9a und b dienen; sie zeigt die Regeneration der Linse einer ganz jungen *Triton*-Larve, an welcher 7 Tage vorher der Cornealschnitt und die Linsenextraktion nach G. Wolffs Methode vorgenommen worden war.

Also bei derselben Operation Neubildung der Linse aus der Epidermis, wenn der Kontakt mit dem Augenbecher zustande kommt, Neubildung aus dem oberen Irisrand, wenn der Kontakt unterbleibt. Im ersteren Fall betätigt der Augenbecher seine Fähigkeit, die er schon bei der normalen Entwicklung hat, an andern, aber gleichwertigen Zellen der Epidermis; im zweiten Fall an Zellen der Iris, welche als ursprüngliche Ektodermzellen noch die Fähigkeit besitzen, auf den Reiz des Augenbechers mit Linsenbildung zu antworten. Damit ist aber der Weg angedeutet, der uns, meiner Ansicht nach, dem Verständnis jener merkwürdigen Regeneration näher führen kann.

An Erklärungsversuchen hat es schon bisher nicht gefehlt, namentlich nachdem G. Wolff (1895) die merkwürdige Erscheinung auf Grund scharfsinniger Deduktionen neu entdeckt, rein herausgeschält und in ihrer prinzipiellen Bedeutung erkannt hatte³. Schon Colucci (1890) hatte betont (S. 620), daß Linse und Irisrand beide ektodermaler Herkunft seien, und hatte darin ein erklärendes Moment gesehen. Das ist es auch wohl insofern, als es verständlich macht, daß in der Iris überhaupt noch die Potenzen zur Linsenbildung vorhanden sind; es wäre noch merkwürdiger, wenn die Linse aus Bindegewebszellen entstände. Mehr aber besagt diese Erklärung nicht, und nicht einmal das leistet der Nachweis Fischels, daß nicht nur die Zellen des oberen Irisrandes, sondern auch die Retinazellen befähigt sind, Linsenfasern zu bilden. Als Ursache für die Aktivierung dieser Fähigkeiten betrachtet Fischel die mechanische Reizung des Irisrandes bei der Entfernung der Linse, und er hält diese Erklärung aufrecht auch gegenüber dem neueren Versuch G. Wolffs (1901), bei dem die Linse durch die hintere Wand des Bulbus entfernt wurde. Eine Alteration des ganzen Auges, und damit auch der Iris, wird allerdings auch dann stattfinden; daß aber durch sie die Linsenbildung nicht ausgelöst wird, folgt aus dem neuesten Versuch G. Wolffs (1903), bei dem der obere Irisrand ab- oder eingeschnitten, die Linse aber im Auge belassen wurde. Trotzdem dadurch sicher ein schwerer »Wundreiz« gesetzt wurde, und zwar gerade an der Stelle, welche zur Linsenregeneration prädisponiert ist, fand nur eine allmähliche Ergänzung des Irisrandes durch Nachschieben von Zellen statt, eine neue zweite Linse wurde nicht gebildet.

So wäre es also wohl irgendeine Veränderung im Auge, die nicht durch die Operation selbst, sondern durch den Verlust der Linse gesetzt wurde, was die Regeneration auslöst. Dagegen spricht allerdings die Angabe A. Fischels (1900. S. 114ff.), daß nach bloßer Verlagerung der Linse durch Druck auf die Cornea eine linsenähnliche Neubildung an der Iris entstehen könne. Eine Nachprüfung dieses Experimentes scheint mir aber nötig, ehe daraus so wichtige Schlüsse gezogen werden können, weil Fischel bloß einmal ein auch nicht ganz klares, positives Resultat erhielt, gegenüber all den negativen Fällen, die sich nach Wolffs Berechnung (1901. S. 325) auf mindestens fünf belaufen müssen. Vorderhand halte ich also die Ansicht Wolffs für die wahrscheinlichste, daß der Wegfall der Linse irgendwie vom Auge »bemerkt wird«, oder, was auf das gleiche herauskommt, Veränderungen im Auge hervorruft, welche die Regeneration im Gefolge haben.

Wie das nun möglich sei, darüber läßt sich nach unsrer jetzt erworbenen Kenntnis der normalen Entstehungsbedingungen der Linse eine

³ Über G. Wolffs entscheidendes Verdienst in der Frage braucht kein Wort verloren zu werden. Am weitesten in dieser Auffassungsweise geht wohl A. Fischel, der es in seinem vor pathologischen Anatomen gehaltenen historischen Referat »Über den gegenwärtigen Stand der experimentellen Teratologie« bei Besprechung der Linsenregeneration überhaupt für überflüssig hielt, Wolffs Namen zu nennen.

begründete Hypothese aufstellen. Der Augenbecher besitzt schon im normalen Entwicklungsgang die Fähigkeit, die Epidermis, die er berührt, zur Bildung einer Linse zu veranlassen. Mit der Entstehung der Linse verliert aber, wie meine Versuche zeigen, weder der Augenbecher die Fähigkeit, den spezifischen Reiz auszuüben, noch die Epidermis der Umgebung die ihm, auf ihn zu reagieren. Ich nehme an, daß wenigstens diese Fähigkeit des Augenbeckers auch in späteren Entwicklungsstadien erhalten bleibt. Daß er nicht nach Bildung der ersten die Entstehung einer zweiten, dritten Linse aus der Epidermis veranlaßt, könnte daher kommen, daß er die Haut nicht mehr unmittelbar berührt; wahrscheinlicher aber ist mir, daß außerdem von der vorhandenen Linse Wirkungen ausgehen — vielleicht chemischer Natur —, welche den Einfluß des Augenbeckers paralysieren. Wenn nun die Linse entfernt wird und damit auch ihre angenommenen normalen Wirkungen wegfallen, so kommt der Augenbecher in dieser Hinsicht wieder in die Lage, in der er vor der Entstehung der ersten Linse war: seine linsenbildende Fähigkeit wird wieder erwachen, falls sie in der Zwischenzeit geschlummert hat, oder sie wird wieder wirksam werden, falls sie nie aufgehört hatte, sondern nur durch eine Gegenwirkung von seiten der Linse gehemmt worden war. Jetzt kann sie aber nicht mehr die Epidermis treffen, sei es, daß diese zu weit entfernt, sei es, daß sie durch zwischenliegende Zellen isoliert ist. Das ist bei meinem, an ganz jungen Larven vorgenommenen Experiment wohl sicher der einzige Grund, warum die Linsenbildung aus der Epidermis unterblieb; bei Wolffs älteren Versuchstieren könnte die Epidermis außerdem noch zu alt zur Linsenbildung gewesen sein. Das linsenerzeugende Agens könnte nun auf die indifferenten Iriszellen, in denen es sich vielleicht ansammelt, einwirken, und in ihnen die Vorgänge anregen, welche zur Linsenbildung führen, wie es ja auch aus der Bauchhaut einer fremden Species eine Linse aufbaut. Warum gerade auf die Zellen des oberen Irisrandes, das weiß ich nicht; das ist überhaupt der dunkelste Punkt.

Auch abgesehen hiervon, enthält die eben vorgetragene Ansicht, wie ich gern zugebe⁴, noch genug des Hypothetischen. Doch glaube ich, daß ihr Grundgedanke richtig ist, welcher besagt, daß die Linsenregeneration aus dem oberen Irisrand durch dieselben Kräfte des Augenbeckers zustande kommt, die dieser nachweislich schon bei der normalen Entwicklung betätigt; daß er also, um es in Wolffs Sinn psychologisch auszudrücken, nicht plötzlich etwas ganz Neues kann (»primäre Zweckmäßigkeit«), sondern sich nur an alte Fähigkeiten erinnert, die er schon in ähnlicher Lage bei der normalen Entwicklung regelmäßig zur Anwendung bringt.

Bin ich also hierin anderer Ansicht, als Wolff wenigstens bisher war, so teile ich seine Auffassung der eigentlich organischen Vorgänge

⁴ In meinem Vortrag auf dem Internat. Zool. Kongr. zu Bern habe ich mich hierin weniger reserviert geäußert.

als etwas, was nur nach Analogie des Psychischen zu verstehen ist. Es wundert mich eigentlich, daß diese Anschauungsweise, die ja älter ist als ihre modernen Vertreter, manchem Schwierigkeiten zu machen scheint. Fast reflektorisch wurde doch von verschiedenen Seiten zur Erklärung der Fähigkeit des oberen Irisrandes, eine Linse zu bilden, darauf hingewiesen, daß diese Zellen der gleichen ektodermalen Abkunft sind, wie die Zellen der Epidermis. Nun, mit den Zellen des Hirns sind sie doch noch näher verwandt, und von diesen oder ihren Produkten nimmt man ohne weiteres an — die heutigen Gegner der teleologischen Auffassungsweise wenigstens werden am wenigsten zaudern, das zu tun — daß die Vorgänge in ihnen mit den psychischen Vorgängen parallel laufen, also sicher teleologisch, d. h. nach Analogie mit dem Psychischen, zu beurteilen sind. Warum soll das nun bei ihren Verwandten, den Iriszellen, ja bei allen Zellen des Körpers vom Ei an, nicht auch so sein? Um so mehr, als so vieles darauf hindrängt, es anzunehmen.

Literaturverzeichnis.

- Barfurth, D. (und O. Dragendorf). 1902. Versuche über Regeneration des Auges und der Linse beim Hühnerembryo. Verh. Anat. Ges. 16. Vers. Halle a. S. 1902. Anat. Anz. XXI. Erg.-Bd.
- Colucci, V. L. 1890. Sulla rigenerazione parziale dell' occhio nei tritoni. Mem. della R. Accad. delle Sc. dell' Istit. di Bologna S. V. T. I.
- Fischel, A. 1900. Über die Regeneration der Linse. Anat. Hefte 44.
- 1902. Weitere Mitteilungen über die Regeneration der Linse. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XV. S. 1—138.
- 1903. Über den gegenwärtigen Stand der experimentellen Teratologie. Verh. d. D. Path. Ges. V.
- Herbst, C. 1901. Formative Reize in der tierischen Ontogenese. Ein Beitrag zum Verständnis der tierischen Embryonalentwicklung.
- Lewis, W. H. 1903. Experimental Studies on the Development of the Eye in Amphibia. Amer. Journ. Anat. Vol. III. Proc. Ass. Amer. An. 17th Sess. Dez. 1903.
- Menel, E. 1903a. Ein Fall von beiderseitiger Augenlinsenausbildung während der Abwesenheit von Augenblasen. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XVI. S. 328—339.
- 1903b. Ist die Augenlinse eine Thigmomorphose oder nicht? Anat. Anz. Bd. XXIV. S. 169—173.
- Müller, E. 1896. Über die Regeneration der Augenlinse nach Exstirpation derselben bei *Triton*. Arch. mikr. Anat. Bd. 47.
- Schaper, A. 1904. Über einige Fälle atypischer Linsenentwicklung unter abnormen Bedingungen. Anat. Anz. Bd. XXIV. S. 305—326.
- Spemann, H. 1901a. Demonstration einiger Präparate von Experimenten über Correlation bei der Entwicklung des Auges. Sitz.-Ber. d. Phys. med. Ges. zu Würzburg vom 2. Mai 1901.
- 1901b. Über Correlationen in der Entwicklung des Auges. Verh. Anat. Ges. 15. Vers. Bonn 1901. Anat. Anz. XIX. Erg.-Bd. S. 61—79.
- 1903. Über Linsenbildung bei defekter Augenblase. Anat. Anz. Bd. XXIII. S. 457—464.
- 1904. Über neue Linsenversuche. Sitz.-Ber. d. Phys. med. Ges. zu Würzburg vom 3. November 1904.
- Wolff, G. 1895. Entwicklungsphysiologische Studien. I. Die Regeneration der Urodelenlinse. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. I. S. 380—390.
- 1901. Entwicklungsphysiologische Studien. II. Weitere Mitteilungen zur Regeneration der Urodelenlinse. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XII.
- 1903. Entwicklungsphysiologische Studien. III. Zur Analyse der Entwicklungspotenzen des Irisepithels. Arch. f. Mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. 63. S. 1—9.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zoologischer Anzeiger](#)

Jahr/Year: 1904

Band/Volume: [28](#)

Autor(en)/Author(s): Spemann Hans

Artikel/Article: [Über Linsenbildung nach experimentieller Entfernung der primären Linsenbildungszellen. 419-432](#)