

ÜBER DIE
ENTWICKELUNG DER AUGENMUSKULATUR
BEIM SCHWEIN.

VON
KARL REUTER
AUS HANNOVER.

Mit 8 Abbildungen auf Tafel XXVII/XXVIII.

Im Anschluss an meine Untersuchungen über die Entwicklung der Kaumuskulatur beim Schwein¹⁾, unternahm ich es auf Veranlassung von Herrn Professor Merkel in ähnlicher Weise die Entwicklung der Augenmuskulatur bei demselben Säugetier zu bearbeiten.

Es war mir gelungen, das bereits vorhandene und zur ersten Arbeit benutzte Material mit dem Laufe der Zeit in erwünschter Weise zu ergänzen und zu vervollkommen, und ich möchte auch hierbei nicht vergessen, Herrn Tierarzt Kabitz für die Beschaffung der Embryonen meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Eine spezielle Bearbeitung der Entwicklung der Augenmuskeln beim Säugetier war bisher, soweit mir bekannt ist, noch nicht unternommen worden, und diejenigen Fragen, deren Beantwortung zur Zeit in der Litteratur in Angriff genommen worden ist, dürften durch die vorliegenden Untersuchungen eine gewisse Vervollständigung erfahren.

Was die Herstellung der Schnittserien anbetrifft, so habe ich dabei an meiner bisherigen Methode festgehalten. Die Embryonen wurden möglichst frisch in erwärmter Zenkerscher Flüssigkeit fixiert. Nachdem sie ausgewaschen waren, folgte die Behandlung mit Jod-Jodkalium in 70⁰/_o Alkohol, darauf Durch-

¹⁾ Anatomische Hefte. I. Abteilung. Heft XXII.

färbung in Hämatoxylin, sehr sorgfältige Härtung und endlich Einbettung in Paraffin. Die Schnitte wurden mit Eiweiss aufgeklebt und mit Eosin nachgefärbt.

Die Gleichartigkeit der Behandlung erleichtert die Beurteilung der verschiedenen Schnittserien ausserordentlich, und das Fehlen aller Schrumpfungerscheinungen, sowie die mit allen Details erhaltenen Kernteilungsbilder, besonders bei den jüngeren Stadien, dokumentieren die Zweckmässigkeit der angewandten Methode.

Jüngstes Stadium Ia, b. (Fig. 1, 3.)

Bei diesem jüngsten Stadium, das mir zur Verfügung stand, lässt sich die allererste Anlage der Augenmuskulatur mit den zugehörigen Nerven bereits deutlich erkennen. Von den sechs Exemplaren derselben Tracht benutzte ich zur vorliegenden Untersuchung zwei, die sich in nichts von einander unterschieden; eins derselben wurde in Sagittalschnitte zerlegt, das zweite in Schnitte, parallel zum Dache des Hinterhirns. Die Embryonen stehen ungefähr auf derselben Entwicklungsstufe, wie Keibels Stadium Nr. 64 mit einem Alter von 22 Tagen.

Die grösste Länge der Embryonen betrug 10 mm; die Stirnscheitellänge 4 mm und die Nackenlänge 6 mm. Der Embryo ist stark gekrümmt, und die Körperform lässt noch eine schwache Spiraldrehung erkennen. Die Zahl der äusserlich kenntlichen Urwirbel beträgt etwa 36.

Eine Kaumuskelanlage ist noch nicht zu erkennen. Überhaupt ist von der Muskulatur des Vorderkopfes noch nichts weiter angelegt als die Augenmuskulatur. Dieselbe besteht in dieser Zeit aus einem Konglomerat blasser, grosskerniger, protoplasmaarmer, spindelförmiger, eng zusammengelagerter Bildungszellen, die sich deutlich aus dem die Gehirnbläschen umgebenden weitmaschigen, relativ zellenarmen Mesenchym abheben (Fig. 2). Der Zellhaufen liegt in der Gegend, wo der Augenblasenstiel das

Gehirn verlässt, seitlich neben der Chorda dorsalis und medial vom Trigeminalganglion, zwischen Carotis interna und Vena jugularis eingeschlossen. In Bezug auf die Augenblase liegt er schräg hinter und oberhalb derselben (Fig. 1 und 2). Er hat die Form eines gestielten Halbmondes, resp. eines Y, dessen Schenkel einen Kreisbogen bilden. Der Stiel ist medianwärts und nach hinten parallel zum Boden des Hinterhirns gerichtet und wird vom N. abducens fortgesetzt, welcher ziemlich gerade, horizontal nach hinten verläuft bis zu seiner Ursprungsstelle am Boden des vierten Ventrikels. Der Nerv ist in diesem Stadium noch sehr dünn und centralwärts bedeutend schwächer als in der Peripherie. An seiner Ursprungsstelle scheinen in breiter Ausdehnung dunkle Rundzellen zugleich mit seinen Fasern die Gehirnwand zu verlassen.

Die beiden Schenkel der Muskulaturanlage umfassen nach vorn und unten zu halbmondförmig den Stiel der Augenblase.

Der N. oculomotorius entspringt aus der ventralen Zone des Mittelhirns mit einzelnen Fasern, die sich in Form eines Pinsels zum Nervenbündel vereinigen; er tritt, von vorn und oben kommend am Ansatzpunkt der Schenkel in die Muskelanlage ein, um dieselbe durchsetzend in dem unteren Schenkel zu endigen. Seine Fasern verlieren sich zwischen den dicht aneinandergelagerten Keimzellen, ohne dass man ihre Endigung mit Bestimmtheit nachzuweisen vermöchte.

Der N. trochlearis erreicht in diesem Stadium die Muskulatur noch nicht. Es finden sich von ihm nur wenige Fasern, da wo Mittelhirn und Hinterhirn zusammenstossen; dieselben schlagen die Richtung gegen das Auge ein, und endigen nach kurzem Verlauf frei in dem mittleren Keimblatt (Fig. 1).

Die Muskulaturanlage ist mit ihrem Stiel am schärfsten als dichtes Zellkonglomerat vom umliegenden helleren Mesenchym abzugrenzen, nach vorn hingegen werden die Grenzen der beiden

Schenkel völlig verwischt, und gehen ganz unmerklich in das den Augensiel umgebende Zellgewebe über.

Man darf wohl annehmen, dass der scharf abgegrenzte, hinten liegende Teil, in welchem der N. abducens endigt, als Anlage des M. rectus lateralis anzusehen ist, während die beiden Schenkel, welche der Nervus oculomotorius innerviert, die übrigen M. recti und den M. obliquus inferior zu bilden bestimmt sind.

Bemerkenswert ist, dass die beiden genannten Anlagen, da wo sie zusammentreffen, d. h. wo der Stiel mit den Schenkeln sich vereinigt, an der Eintrittsstelle des N. oculomotorius, eine deutliche Einschnürung zeigen, wenngleich eine völlige Trennung durchaus nicht scharf erkennbar ist.

Ein nach den vorhandenen Sagittalschnitten angefertigtes Plattenmodell mag die topographischen Verhältnisse dieser ersten Augenmuskelanlage noch besser veranschaulichen (Fig. 1).

Dasselbe zeigt, dass im Gegensatz zu den später zu beschreibenden Stadien die Äste des Trigemini noch in keine Beziehung zur Augenmuskulatur treten, und dass auch von einer Anlage des Ganglion ciliare, wie eine genaue Durchmusterung der Serienschnitte beweist, nichts zu sehen ist.

Kurz gesagt, besteht die erste Augenmuskelanlage aus einem dichten, nach hinten scharf, nach vorn sehr undeutlich abgrenzbaren Zellkomplex von der beschriebenen Form. Die Bestimmung seiner einzelnen Teile lässt sich nur aus der Lage der zugehörigen Nerven schliessen, und es ist noch nichts von der Richtung resp. dem Ursprung und Ansatz der einzelnen Augenmuskeln zu erkennen. Ein Zusammenhang oder eine Entwicklung aus einer anderen Muskulaturanlage des Kopfes kann nicht nachgewiesen werden, da eine solche noch nicht vorhanden ist.

Die Anlage des M. rectus externus dürfte vielleicht als die älteste anzusehen sein, weil sie in diesem Stadium am dichtesten und gegen ihre Umgebung am schärfsten abgegrenzt ist.

Als die nächste folgt ihr die Anlage der übrigen *M. recti* und des *M. obliquus inferior*, in Gestalt der beiden beschriebenen Schenkel, während von einer Anlage des *M. obliquus superior* hier noch nicht gesprochen werden kann, weil die Innervation fehlt.

Zweites Stadium, II a, b. (Fig. 3, 4.)

Das zweite Stadium, welches Keibels Fig. 65 entspricht, habe ich bereits bei meinen Untersuchungen über die Entwicklung der Kaumuskulatur benutzt. Deshalb dürfte hier eine genauere Beschreibung des Entwicklungszustandes unnötig sein, und es seien nur einige kurze Daten angegeben.

Die Länge der Embryonen betrug vom Nacken bis zum Steiss 12 mm, vom Scheitel bis zum Steiss 13 mm, vom Stirnfortsatz bis zur Schwanzspitze in Krümmung 36 mm.

Der Körper ist weit mehr gestreckt, als beim vorhergehenden Stadium, von einer Achsendrehung ist nichts mehr vorhanden, und die Schwanzspitze ist bedeutend weiter vom Scheitel entfernt.

Von der Muskulatur des Vorderkopfes ist auch hier noch nichts weiter zu erkennen als die Bildung der Augenmuskeln. Speziell von der Kaumuskelanlage ist noch keine Spur vorhanden.

Die Augenmuskulatur hat sich gegenüber dem vorigen Stadium wesentlich verändert.

Was die histologische Struktur anbetrifft, so haben die Zellkerne das grossblasige, matte Aussehen verloren, sie sind, dunkler gefärbt, von den langgestreckten massigen Protoplasmazügen deutlich abzugrenzen. Die Zellen haben sich noch dichter zusammengruppiert, und schlagen zum grössten Teil die Richtung gegen die Augenblase ein. Der *N. opticus* wird nunmehr in der Gegend, wo die beiden Schenkel der Muskelanlage zusammentreffen, von der letzteren ganz und gar becherförmig umschlossen.

Dieselbe hat ihren langen Stiel verloren, der durch die Vena jugularis kurz nach vorn zusammengedrängt ist (Fig. 3). Dafür sind die beiden Schenkel kräftiger und deutlicher abzugrenzen, sie haben lateralwärts gegen den Augapfel hin an Masse zugenommen, so dass sie jetzt bis in die Gegend des Trigeminalganglion reichen. Hier wird vom oberen Schenkel durch den nach vorn verlaufenden ersten Ast des Quintus ein Stück abgeschnitten. Der Nerv hat sich in zwei Äste, den N. ethmoidalis und N. infratrochlearis geteilt.

Entsprechend den Verhältnissen beim ausgebildeten Tier geht der N. nasolacrymalis unter dem M. rectus superior und M. obliquus superior hindurch zur Nasengegend, so dass wir den hier oberhalb dieses Nerven abgeschnitten liegenden Zellenkomplex als Bildungsstätte des M. rectus superior und M. obliquus superior anzusehen hätten (Fig. 3).

Das letztere wird noch durch die Endigung des nunmehr in seinem ganzen Verlauf entwickelten N. trochlearis bestätigt.

Dieser Nerv, dessen Ursprung im vorhergehenden Stadium eben kaum zu erkennen war, erreicht jetzt den äussersten oberen Schenkel der Muskulaturanlage, um in derselben zu endigen. Gegenüber den kräftiger gewordenen N. N. oculomotorius und abducens ist er noch relativ dünn. Er kommt fast senkrecht von oben und kreuzt nicht weit von seinem Ende den Verlauf des von vorn und oben kommenden N. oculomotorius. Auch nach vorn zur Stirngegend hin hat sich die Muskulatur da, wo sie am Scheitelpunkt der beiden Schenkel den Sehnerven umschliesst, verbreitert und einen Auswuchs erzeugt, den wir seiner Lokalisation nach als späteren M. rectus medialis auffassen müssen.

Der untere Schenkel zeigt an seinem Ende eine kolbige Verdickung, welche bis zur epithelialen ersten Anlage des Ductus nasolacrymalis reicht, so dass also dieser Zellkomplex als Bildungsstätte des M. obliquus inferior aufzufassen wäre.

Als Resultat der fortschreitenden Entwicklung bei diesem Stadium müssen wir demnach an erster Stelle die Innervation des *M. obliquus superior* betrachten. Derselbe liegt als der äusserste Teil des oberen Schenkels, entsprechend der Lage des *M. obliquus inferior* am unteren Schenkel, am weitesten nach vorn von der Ursprungsstelle entfernt, während der im ersten Stadium relativ weit nach hinten liegende Zellkomplex des *M. rectus externus* jetzt näher an den *N. opticus* herangedrängt ist und um denselben im Verein mit der gemeinsamen Anlage des *M. rectus inferior, superior* und *medialis* einen geschlossenen Ring bildet (Fig. 2, 3).

Die gesamten Muskeln hängen in der Gegend ihres ersten Auftretens, wo Stiel, oberer und unterer Schenkel ihrer primitiven Anlage sich vereinigen und die zugehörigen Nerven empfangen, als ein untrennbares Ganze mit einander zusammen. Dagegen sind sie lateralwärts zur Augenblase hin durch weitmaschigeres Bindegewebe von einander getrennt und umgreifen gleichsam wie die Kelchblätter einer Knospe den Augapfel, in dessen Skleralhülle sie ganz unmerklich übergehen.

Was endlich die Endigung der drei motorischen Nerven in der Muskulaturanlage anbetrifft, so lässt sich darüber auch bei diesem Stadium noch nichts genaueres angeben, da ihre einzelnen Fasern mit ihren letzten Ausläufern zwischen den Bildungszellen unmerklich zu verschwinden scheinen.

Drittes Stadium, III a, b. (Fig. 5.)

Die Länge der Embryonen, von denen frontale wie Sagittalschnittserien angefertigt wurden, betrug vom Nacken bis zum Steiss 14 mm, vom Stirnhöcker bis zum Steiss 16 mm. Dieses Stadium entspricht im wesentlichen Keibels Fig. 66.

Die Körperform zeigt die nahezu vollendete Streckung des Rumpfes; die Zahl der Urwirbel ist nicht mehr deutlich zu be-

stimmen. In den Extremitäten sieht man bereits Muskulaturanlagen. Die erste Kaumuskelanlage ist vorhanden, und die Augenmuskeln haben sich gegenüber dem vorigen Stadium sehr viel weiter entwickelt.

Als erster hat sich der *M. obliquus superior* in seiner ganzen Anlage vom übrigen Muskelkomplex definitiv getrennt, durch dazwischen gewachsenes gefäßreiches Bindegewebe. Ebenso nimmt der *M. obliquus inferior* jetzt einen gesonderten Verlauf. Er war, wie vorher beschrieben, ursprünglich als eine kolbige Verdickung am Ende des unteren Schenkels der primitiven Muskulaturanlage gebildet und erstreckt sich jetzt von hier, von seinem Ansatzpunkte, nach innen zum Ende des Thränennasenganges, wo er in der Gegend der Bildungsstätte des knorpeligen *Os ethmoideum* seine Insertion findet.

Die gesamten *Mm. recti* hängen noch alle ungetrennt in der Orbita zusammen. In der Gegend der Vereinigung des *Opticus* mit dem *Bulbus* beginnen die einzelnen Muskeln sich von einander zu trennen und gehen in ihre Sehnen über, welche etwa bis zur Umschlagsstelle der *Conjunctiva* reichen und hier glatt im Bindegewebe sich verlieren.

Bedeutend klarer tritt jetzt auch die Struktur der Muskeln hervor. Deutliche, mit Eosin leicht färbbare Faserzüge haben sich zwischen den allerdings noch sehr zahlreichen Bildungszellen eingelagert. Auch das Sehnengewebe ist als solches scharf charakterisiert. Es besteht aus bedeutend feineren Fasern und zeichnet sich durch seine Armut an Zellkernen vor den Muskeln aus. Die Fasern der letzteren lassen eine Querstreifung nicht erkennen.

Die *N.N. trochlearis* und *abducens* weisen keine Besonderheiten auf, hingegen zeichnet sich der *N. oculomotorius* dadurch aus, dass er sich in seine Endäste zur Versorgung der einzelnen Muskeln zu teilen beginnt, und dass an dieser Teilungsstelle und

weiterhin im Verlauf des langen zum *M. obliquus inferior* gehenden Astes dicht gelagerte, durch dunkle Färbung deutlich hervortretende Zellen sichtbar werden, welche wir als erste Bildung eines Ganglion anzusehen haben. Diese Zellen liegen zum geringeren Teil in der Bahn des Nerven selbst, die Mehrzahl liegt ihm dicht an, und man erhält bei oberflächlicher Betrachtung den Eindruck, als seien sie von aussen an den Nerven herangeschoben. Sie gleichen in Form und Färbung den Zellen des ebenfalls jetzt auftretenden *Ganglion linguale* und *sphenopalatinum*, sowie den bei diesem Stadium allgemein in Bildung begriffenen Zellen des Grenzstranges des *Sympathicus*. Einen Zusammenhang mit dem letzteren konnte ich allerdings nicht auffinden.

Die Äste des *Trigeminus* sind grösstenteils vorhanden, und man erkennt jetzt deutlich den *N. frontalis*, *supra-*, *infratrochlearis*, *ethmoidalis* und *lacrymalis*. Eine Vereinigungsschlinge von *N. supra-* und *infratrochlearis* fehlt. Endlich zieht sich ein feiner eben erkennbarer Nervenzweig, welcher unmittelbar an dem Austrittswinkel zwischen ersten und zweiten Ast des *V* entspringt, direkt nach unten um die Aussenseite des *M. rectus externus* zum vorhin beschriebenen Ganglion. Es stellt dieser Nerv ohne Frage die *Radix longa* des *Trigeminus* dar, denn eine andere Verbindung zwischen einem *Ganglion ciliare* und dem *Trigeminus* ist weder hier noch am ausgebildeten Tier (vergl. unten) zu erkennen.

Die Ganglienzellen der *Oculomotoriusbahn* sieht man noch weit schöner an einem etwas älteren Embryo von 18 mm Länge, welcher mit Keibels Nr. 68 völlig identisch ist (Fig. 5).

Viertes Stadium, IV.

Bei diesem (4.) Stadium, das äusserlich durch seine deutlich entwickelten *Mammae* charakterisiert ist, hat sich das Knorpelskelett durch Ablagerung von Zwischensubstanz scharf markiert,

und man kann nunmehr den Ursprung der Augenmuskeln an der knorpeligen Schädelbasis aufs schönste erkennen.

Sie entspringen mit ihren Fasern am Perichondrium. Die *Mm. recti* kommen gemeinschaftlich vom Foramen opticum. Etwas mehr nach innen entspringt von der vorderen kleinen Keilbeinwurzel der *M. obliquus superior*.

Seine Endsehne macht bereits jetzt einen Bogen von innen nach aussen und verdickt sich an dieser Stelle durch zunehmende Anlagerung von Bindegewebe zur späteren Trochlea.

Fünftes Stadium. (Fig. 6.)

Diese Embryonen wurden, abweichend von den vorher beschriebenen, in Pikrinschwefelsäure fixiert, erfuhren im übrigen aber dieselbe Behandlung. Schnittdicke 25μ . Ihre Länge betrug vom Nacken bis zum Steiss 25 mm und sie sind vielleicht etwas jünger als Keibels Figur 69. Das Knorpelskelett steht im Stadium vollster Ausbildung, und es finden sich an einzelnen Stellen (Unterkiefer) bereits die ersten Ossifikationspunkte der Belegknochen vor.

Bei diesem Stadium beginnt die Bildung des *Mm. retractor bulbi* erkennbar zu werden. Dieser Muskel entsteht aus dem inneren Mantel des Augenmuskelkelches durch Abspaltung von vorn nach hinten. Im Grunde der Orbita hängt er noch mit den *Mm. recti* zusammen. Auch der *M. rectus lateralis* giebt seinen Tribut von Fasern an ihn ab, und er empfängt sowohl vom *N. abducens* wie vom *oculomotorius* seine Zweige. Der *M. retractor* ist demnach eine relativ späte Acquisition, aber selbst zur Zeit der Bildung dieses Muskels ist vom *M. levator palpebrae* noch keine Spur zu finden. Das zu diesem Stadium angefertigte Plattenmodell erläutert diese Verhältnisse ziemlich deutlich (Fig. 6).

Neben den im Verlauf des *N. oculomotorius* beschriebenen Ganglienzellen tritt jetzt auf wenigen Schnitten ein kleiner Haufen

ähnlicher Zellen hervor, welcher auf der unteren Seite des N. opticus zu liegen und mit den vorhin beschriebenen zusammenzuhängen scheint.

Embryonen von ca. 7—22 cm Länge. (Fig. 6, 7, 8.)

Ein Stadium, welches etwa Keibels Nr. 70 entspricht, dessen Länge von der Schnauzenspitze bis zur Schwanzspitze in Krümmung 7,5 cm, vom Scheitel bis zum Steiss in gerader Linie 4 cm beträgt, lässt erkennen, dass die Abspaltung des M. retractor bulbi von den Mm. recti bis zur Mitte der Orbita vorgeritten ist, hier bildet der Muskel auf Querschnitten einen um den Sehnerven geschlossenen Ring.

Am Bulbus inseriert er mit drei Zacken im periskleralen Gewebe. Sein Ursprung wird ebenfalls von drei Zacken gebildet. Ein äusserer hinterer wird von einem Ast des N. abducens versorgt. Er entspringt an der hinteren Keilbeinwurzel, resp. an der vorderen Fläche der Sella turcica, tritt durch die Fissura orbitalis superior in die Orbita und trifft hier mit den beiden vorderen Zacken zusammen, welche je von dem oberen und unteren Rande des Foramen opticum entspringen. Sehr schön sieht man diese Verhältnisse an Horizontalschnitten durch die Schädelbasis eines etwa gleichalterigen Stadiums in Fig. 7.

Auch der Ursprung des M. obliquus superior an der vorderen kleinen Keilbeinwurzel ist an einem dieser Schnitte recht schön zu sehen (Fig. 8).

Die beiden im Vorhergehenden beschriebenen Anhäufungen von Ganglienzellen sind bedeutend gewachsen, sind mit einander verschmolzen und durch Vermittelung des N. oculomotorius auch mit der vorhin beschriebenen selbständigen Trigeminiwurzel verbunden.

Ich möchte das Ganze der Kürze halber nunmehr als Ganglion ciliare bezeichnen. Dasselbe vergrössert sich im Laufe der

Entwicklung noch bedeutend, und auf Sagittalschnitten von etwa 10 cm langen Föten sieht man, wie es dem N. opticus an seiner unteren Fläche anliegt, in einer Lücke zwischen hinterer und unterer Zacke des M. retractor bulbi.

Die Muskelentwicklung zeigt hier ausser der völligen Abspaltung des M. retractor bulbi nichts wesentlich Neues. Das Bindegewebe der Orbita beginnt sich zu vermehren und die vorhandenen Lücken auszufüllen, es bildet das spätere Fett der Orbita.

Die Thränendrüsen sind bereits angelegt und innerviert; die äussere vom N. lacrymalis und die innere von verschiedenen aus dem Ganglion sphenopalatinum kommenden Nervenfasern. Die makroskopische Präparation an 220 mm langen Embryonen ergab im wesentlichen dieselben Verhältnisse wie die Serienschritte.

Durch das Auftreten des M. levator palpebrae ist nunmehr die Entwicklung der Muskulatur beendet. Der Muskel stellt sich dar als eine Zacke des M. rectus superior, an dessen innerer Kante er liegt und an dessen Ursprungssehne er beginnt. Nach vorn hin überdeckt er mit seiner breiten Sehne den genannten Muskel und endigt damit in dem oberen Augenlid. Seine Entwicklung ist demnach eine relativ sehr späte und findet in derselben Weise wie beim M. retractor bulbi durch Abspaltung vermittelst des einwachsenden Bindegewebes statt.

Das Ganglion ciliare findet sich an der bewussten Stelle als stecknadelkopfgrosses, dreiseitiges Knötchen, es sendet einzelne Fasern in die Scheide des Opticus zum Bulbus empor und ist jetzt mit dem N. oculomotorius durch ein breites Geflecht feiner Nervenfasern verbunden, welche aus demselben, kurz nach Abgabe der Äste für die Mm. recti, aus einer kleinen, an der Teilungsstelle befindlichen Anschwellung austreten. In diese Anschwellung mündet von der entgegengesetzten (Aussen-) Seite wiederum ein gleiches Geflecht von Fasern aus der bekannten Trigeminiwurzel ein.

Die gesammten im Vorhergehenden gefundenen Thatsachen werden endlich durch die Präparation der Orbita des ausgebildeten Tieres bestätigt resp. erweitert.

Bei ihm findet die Teilung des V in seinen ersten und zweiten Ast erst nach dem Austritt aus der Schädelhöhle statt. Am Dache der Orbita verläuft der aus dem gemeinschaftlichen Stamm austretende N. supra-orbitalis mit seinen Ästen, dem N. frontalis und supra-trochlearis. Ferner liegen nach aussen zu die Zweige des N. lacrymalis mit verschiedenen, teils selbständigen, teils von ihm sich abzweigenden Hautästen.

Unter dem M. rectus superior und obliquus superior hindurch nach innen verläuft der N. nasolacrymalis mit seinen Endästen, dem N. ethmoidalis und infratrochlearis, welch letzterer mit dem supratrochlearis in keiner Verbindung steht. Ein feiner Ast des N. intratrochlearis geht zur Plica semilunaris und dieselbe durchbohrend zu einer kleinen von ihr überdeckten inneren Thränendrüse, während die grössere von dieser zu unterscheidende mediale Thränendrüse aus dem Ganglion sphenopalatinum versorgt wird. Ein kleiner selbständiger Ast aus dem V verläuft mit dem N. trochlearis verbunden zum M. obliquus superior, in welchem er endigt. Auch der N. oculomotorius bekommt von ihm ein feines Ästchen mit zum M. rectus superior.

Auf der unteren Fläche erkennt man, nachdem der M. rectus inferior an seinem Ansatz durchtrennt und zurückgeschlagen ist, den Verlauf des N. oculomotorius zum M. obliquus inferior. Es zeigt sich die Verbindung dieses Nerven mit dem Ganglion ciliare und der Trigeminiwurzel durch das erwähnte Nerven-geflecht. Am Trennungswinkel zwischen ersten und zweiten Ast des V tritt der letztgenannte Nerv aus, und kurz nach ihm folgt, vom V, 2 ausgehend, der N. infra-orbitalis, welcher beim Schwein am Boden der Orbita frei nach vorn zur Haut verläuft.

Die Augenmuskeln stellen, nach dem Vorstehenden, zweifellos die älteste Muskulaturanlage des Säugetierkopfes dar. Irgendwelche Beziehungen zwischen ihnen und der Entwicklung der Kaumuskeln fehlen völlig, da die Uranlage der ersteren viel eher vorhanden ist, und in späterer Zeit beide durch dazwischenliegende Organe völlig getrennt sind. Von der Bildung eines muskulösen Primitivorganes, Ursegmentes etc., ist im ganzen Bereiche des Vorderkopfes nichts zu erkennen.

Die Augenmuskeln müssen also auch als eine völlig unabhängige, nur mit ihren Nerven in Verbindung stehende Bildung betrachtet werden, welche als Anhäufung von morphologisch ursprünglich indifferenten Keimzellen aus dem Mesenchym hervorgeht.

In zwei Punkten dürfte ihr Entwicklungsvorgang noch unser besonderes Interesse in Anspruch nehmen.

Einmal wandert die Anlage der Augenmuskeln zweifellos von hinten nach vorn, von innen nach aussen zum Sehnerven hin, eine Thatsache, die sich durch das nach vorn Gedrängtwerden des Stieles der Anlage und das Umgriffenwerden des N. opticus von seiten der beiden Schenkel deutlich an Stadium I und II konstatieren lässt (Fig. 2, 3). Zweitens aber können wir den einzelnen von ihren jeweiligen Nerven versorgten Abschnitten insofern eine gewisse Selbständigkeit nicht absprechen, als wir beobachtet haben, dass sich die Anlage des M. obliquus superior mit ihrem N. trochlearis später entwickelt als die Anlage der übrigen Augenmuskeln, und dass selbst die Anlage des M. rectus lateralis bei Stadium I durch eine kaum noch erkennbare Einschnürung eine gewisse vielleicht auch zeitliche Unabhängigkeit vermuten lässt.

Van Wyhe (2), giebt für die Selachier an, dass sich deren Augenmuskeln aus drei Myotomen entwickeln. Entsprechend ihrer Innervation entstehen aus dem ersten Myotom die Mm.

recti superior, inferior, medialis und der M. obliquus inferior. Aus dem zweiten geht der M. obliquus superior und die Kaumuskeln und aus dem dritten allein der M. rectus externus hervor.

Auch v. Kupffers (3) Angaben über die Entwicklung der Augenmuskeln bei *Ammocoetes* fordern zu einem Vergleich auf. Er sagt unter anderem: „Es hat sich ergeben, dass zwei Gruppen der Augenmuskulatur, die obere und untere, aus dem subcerebralen Teile des Trabekularbogens entstehen, und dass dieser Teil schon zwei das Auge kapselartig umgreifende Leisten entwickelt, die den beiden Gruppen entsprechen. Eine hintere Gruppe dagegen entsteht als ein Teil der Muskulatur des Velum im Zusammenhange mit einem Muskel, den man nach seinem Verlauf als einen Heber des Velum bezeichnen hönnte.“

Es dürfte wohl gerechtfertigt sein, eine Identität zwischen den drei beim Schwein vorhandenen Schenkeln und obigen drei Anlagen zu vermuten.

Auch Rabls (4) Beschreibung erinnert an die Bilder von Stadium I und II, wenn er sagt: „Endlich erstreckt sich vom Vorderende des proximalen Mesoderms schon sehr frühzeitig ein auf dem Sagittalschnitt sichelförmiger Fortsatz nach vorn, der den Stiel der primären Augenblase von hinten und unten umgreift etc.“

Weit mehr als das Thema dieser Arbeit verlangt, habe ich bei meinen Untersuchungen der Entwicklung des Ganglion ciliare Beachtung schenken müssen.

In der primitiven Form, in welcher die Anlage der Augenmuskeln zuerst in Erscheinung tritt, machte es mir zunächst Schwierigkeiten die Muskulaturanlage als solche zu identifizieren, zumal ich durch die von His (7) gegebene Abbildung des Ganglion ciliare bei einem entsprechenden Stadium vom Menschen, verleitet wurde, das Ganglion ciliare an falscher Stelle zu suchen und mit der ersten Anlage des M. obliquus superior zu verwechseln.

Erst die genaue Durchsicht einer grösseren Anzahl von Serien besonders älterer Embryonen lehrte mich, dass in Stadium I und II ein Ganglion ciliare noch nicht vorhanden und dasselbe später und an anderer Stelle zu suchen sei.

Die Beschreibung, welche Dixon (5) von diesem Hisschen Ganglion ciliare giebt, legt mir nach meinen Erfahrungen den Verdacht nahe, dass es sich auch bei ihm um eine Verwechslung des Ganglion ciliare mit der Anlage des M. obliquus superior handeln könnte. Ich möchte daher die seiner Beschreibung hinzugefügte Vermutung noch bekräftigen, worin er sagt:

„I was at first inclined, to believe, that this aggregation of nuclei, from its relation to the fourth nerve, represented a very early stage in the development of the superior oblique muscle of at the eyeball.“

Dies „early stage of development“ ist eben der obere Schenkel der primitiven Augenmuskelanlage und wird als solcher durch den ersten Ast des V von der übrigen Masse getrennt. Dass dabei dieser Nerv, der zunächst sein Endorgan noch nicht erreicht, blind zwischen den Zellen endigt, die ihn ungleichmässig und ohne scharfe Umgrenzung, entsprechend Dixons Beschreibung, umgeben, stimmt mit der Beobachtung bei Stadium II genau überein.

Erst bei Stadium III konnte ich die Entstehung eines Ganglion in der Bahn des Oculomotorius wahrnehmen. Es ist bedeutend kleiner als dasjenige, welches His abbildet und besteht nur aus sehr wenigen Zellen. Kein anderer der in Frage kommenden Nerven, speziell nicht der erste Ast des V besitzt in dieser Zeit ein Ganglion.

Das Ganglion ciliare ist hier bei seiner Entstehung vom N. frontalis sowohl wie vom naso-lacrymalis völlig unabhängig und tritt einzig und allein zum N. oculomotorius in innigere Beziehung, durch dessen Vermittelung es auch mit dem

V kommuniziert. Es entsteht beim Schweine so spät, dass es als aussichtslos erscheinen dürfte, dasselbe, wie dies von His (9) beim Hühnchen und beim Menschen geschehen ist, zum Zwischenstrang und zum Ganglion Gasseri genetisch in irgendwelche Beziehung zu bringen.

Der einzige hier in Frage kommende Nerv wäre der N. oculomotorius, und selbst bei ihm lässt sich über die Herkunft der Ganglienzellen so gut wie nichts aussagen, da sie zum Teil innerhalb, zum Teil ausserhalb seiner Bahn selbständig zu entstehen scheinen. Ich möchte hierbei nur kurz auf die Untersuchungen von Schwalbe (10) und Beard (11) verweisen, die in manchen Punkten meinen Beobachtungen entsprechen. Ein weiteres Eingehen auf die Entwicklung des Ganglion ciliare ist hier nicht beabsichtigt.

Soviel über die Entstehung und Charakteristik der ersten Augenmuskelanlage. Ihre weitere Entwicklung zeigt nunmehr nicht viel Besonderheiten. Nachdem der obere Schenkel durch den N. nasolacrymalis abgeschnitten und damit als Anlage des M. obliquus superior und Rectus superior charakterisiert ist, beginnt die weitere Differenzierung, welche mit der Abspaltung des inneren Kegelmantels als des sekundär entstehenden M. retractor bulbi und des noch viel später in gleicher Weise gebildeten M. levator palpebrae ihren Abschluss findet.

Bei menschlichen Embryonen aus dem dritten und vierten Monat hat von Ammon (12) die Entwicklung der Augenmuskeln makroskopisch untersucht. Nach ihm hängen dieselben zu dieser Zeit im hintersten Teil der Orbita noch in der Form eines Grundmuskels zusammen und es liegen die Insertionen der Muskeln am hinteren Drittel des Bulbus. Im vierten Monat haben sie schon sehnige Ansätze und bestehen zu dieser Zeit aus „schön vollendeten Primitivröhren“.

Dass die mikroskopische Untersuchung diese Beobachtungen schon an weit jüngeren Stadien zu machen erlaubt, dürfte aus der Betrachtung der Serienschritte hervorgehen.

Es bleibt mir nun endlich noch übrig, die wesentlichen Punkte in der Entwicklung der Augenmuskulatur in Kürze zusammenzufassen.

1. Die allererste Anlage der Augenmuskeln findet sich unterhalb des Bodens des Hinterhirns, medial vom Trigeminalganglion, zwischen Vena jugularis und Carotis interna eingeschlossen.

2. Sie hat die Form einer gestielten Sichel und umgreift mit den beiden nach vorn gerichteten Schenkeln den Augenstiel, während der dritte hintere Schenkel vom N. abducens fortgesetzt wird. Die Spitze des oberen Schenkels bildet sich mit ihrem Nerven, dem N. trochlearis, am spätesten aus.

3. Die Muskulaturanlage wandert nach vorn gegen den N. opticus hin und verliert ihren hinteren Schenkel, welcher von der Vena jugularis nach vorn zusammengedrängt wird. Die beiden noch vorhandenen Schenkel schliessen sich zu einem Ring und das Ganze umgiebt jetzt becherförmig die Augenanlage.

4. Der kelchförmige Muskelkomplex streckt nunmehr blätterartig seine Ausläufer zum Bulbus hin, die den einzelnen Muskeln entsprechen.

5. Auf diese Weise werden zuerst Mm. recti und obliqui gebildet.

6. Die Trennung der einzelnen Muskeln schreitet vom Bulbus gegen den Grund der Orbita hin fort, indem das zwischen den einzelnen Ausläufern befindliche Bindegewebe trennend in die Muskelmasse hineinwächst.

7. Noch ehe dies vollkommen geschehen ist, spaltet sich sekundär von den Mm. recti der innere Mantel des Kelches ab und wird zum M. retractor bulbi.

8. Durch Abspaltung am medialen Rande des M. rectus superior entsteht der M. levator palpebrae zuletzt von allen Augenmuskeln, deren Entwicklung damit einen gewissen Abschluss erhält.

An dieser Stelle darf ich wiederum der angenehmen Pflicht genügen, Herrn Professor Merkel sowie Herrn Professor Källius für die mir jederzeit in so liebenswürdiger Weise geleistete Hülfe und Beistand meinen aufrichtigsten Dank zu sagen.

Litteraturverzeichnis.

1. F. Keibel, Studien zur Entwicklungsgeschichte des Schweines. II. Morphol. Arbeiten, herausg. von Schwalbe, Bd. V. 1895.
 2. Van Wjhe, Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes. Verhandl. d. Kon. Akad. van Wetensch. 1883.
 3. C. v. Kupffer, Studien zur Entwicklungsgeschichte des Kopfes der Kranioten. Heft II München 1894.
 4. C. Rabl, Theorie des Mesoderms, I. Morphol. Jahrbuch, XV. 1889.
 5. Fr. Dixon, On the development of the branches of the fifth cranial nerve in man. Scientific transactions of the Royal Dublin Society. Vol. VI, Ser. II. 1896.
 6. W. His, Geschichte des Gehirns sowie der centralen und peripherischen Nervenbahnen beim menschlichen Embryo. Abhandl. der Königl. Sächs. Ges. d. Wissensch, Bd. XIV. 1888.
 7. Derselbe, „Die ersten Nervenbahnen beim menschlichen Embryo“ und „Die morphologische Betrachtung der Kopfnerven“. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anat. Abteilung, Heft VI, pag. 447. 1887.
 8. Derselbe, Anatomie menschlicher Embryonen.
 9. Derselbe, Über die Anfänge des peripherischen Nervensystemes. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt., V, VI. 1879.
 10. G. Schwalbe, „Das Ganglion oculomotorii“. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft, Bd. XIII. 1879.
 11. Beard, The Ciliary or Motor oculi Ganglion, and the Ganglion of the Ophthalmicus Profundus in Shorks. Anat. Anzeiger. 1887.
 12. Dr. v. Ammon, Die Entwicklungsgeschichte des menschlichen Auges. v. Graefes Arch. f. Ophthalmol., Bd. IV, Abt. 1. 1879.
 13. Prof. Manz in Freiburg, Entwicklungsgeschichte des menschlichen Auges. Handb. der ges. Augenheilk. von Graefe u. Saemisch, Bd. I, Th. 2. 1876.
-

Erklärung der Abbildungen.

- Figur 1. Plattenmodell n. Sagittalschnitten von Stadium I, um die topographischen Verhältnisse der ersten Augenmuskelanlage zu veranschaulichen. Das Ganglion V und die Vena jugul. sind transparent gezeichnet.
- Figur 2. Frontalschnitte von Stad. I, erste Anlage der Augenmuskeln. Die rechtsseitige Figur (2, b) ist um 3 Schnitte weiter nach hinten gelegen. (I a, 3. No. 20, 23.)
- Figur 3. Frontalschnitt von Stad. II. Die Augenmuskeln nach vorn gerückt. (II a. 3 No. 13.)
- Figur 4. Sagittalschnitt von Stad. II (II b. 3 No. 21). N. nasolacrimalis und seine Beziehung zur Augenmuskelanlage.
- Figur 5. Ganglion ciliare in der Bahn des N. oculomotorius (IV. 6 No. 8).
- Figur 6. Rekonstruktion des Auges mit seinen Muskeln. (Abspaltung des M. retractor bulbi.)
- Figur 7. Horizontalschnitt der Schädelbasis (IX. No. 17). Ursprung des M. retractor bulbi.
- Figur 8. dto. M. obliquus superior (IX. No. 5.)
-