

Aus dem Biologischen Laboratorium der Universität Bonn.

## Experimentelle und histologische Studien an Turbellarien.

### II. Mitteilung.

#### 1. Epithelregeneration. 2. Über die Nebenaugen von *Planaria polychroa*. 3. Experimentelles und Histologisches vom Tricladenpharynx.

Von

**Paul Lang.**

Hierzu Tafel XXI und 2 Textfiguren.

### Inhalt:

	Seite
Einleitung . . . . .	339
1. Regeneration des Epithels . . . . .	340
Ergebnis . . . . .	344
2. Über die Nebenaugen von <i>Planaria polychroa</i> . . . . .	345
Ergebnis . . . . .	354
3. Experimentelles und Histologisches vom Tricladenpharynx . . . . .	355
a) Regeneration des Pharynx . . . . .	355
b) Anatomie des Pharynx von <i>Pl. polychroa</i> . . . . .	357
c) Bau und Regeneration der Pharynxtasche . . . . .	358
d) Zur Polypharyngie . . . . .	359
Ergebnis . . . . .	361
Literatur . . . . .	362
Figurenerklärung . . . . .	363

### Einleitung.

Sämtliche Experimente und Untersuchungen wurden ausgeführt an *Planaria polychroa* Schmidt. Die Versuchstiere bezog ich stets nach Bedarf frisch aus dem Botanischen Garten zu Bonn, so dass immer kurz vor der Operation gefangenes Material benutzt werden konnte. Fixiert wurden die Tiere meist in konzentrierter Sublimat-Kochsalzlösung, die auf 50—60° C erhitzt war. Daneben gab auch die Flemmingsche Flüssigkeit sehr gute Resultate. Beim Studium der Amitosen wurde zur Kontrolle stets auch diese Fixierung angewandt. Die Schnittdicke betrug meist

5  $\mu$ . Färbung: Hämalaun-Kongorot, Alkoholisches Hämatoxylin, Hämatoxylin-Heidenhain.

### 1. Regeneration des Epithels.

In einer früheren Arbeit (Lang, P. [8], S. 375 ff.) habe ich bereits die Epithelregeneration bei *Pl. polychroa* studiert. Damals konnte ich feststellen, dass zweifellos Parenchymzellen aus dem Regenerationskegel in das feine Epithelhäutchen einwandern, das sich schon einige Stunden nach der Operation über die Wunde ausgestreckt hat. Zunächst strecken sich die am Wundrande gelegenen alten Epithelzellen ausserordentlich in die Breite, wobei sie sich stark abflachen. Durch diesen Prozess wird ein schneller, vorläufiger Wundverschluss erreicht. Die von allen Seiten von der Peripherie über die Wunde sich hinstreckenden alten Epithelzellen treffen schliesslich über der Wunde zusammen und wir haben dann ein ganz dünnes Häutchen, das aus relativ wenigen platten Zellen besteht. Über der Wunde finden sich daher auch nur verhältnismässig wenige Kerne. Diese Kerne aber haben dieselbe Grösse wie die Kerne des normalen Epithels, wie ja nicht anders zu erwarten; sind es doch die Kerne der alten Epithelzellen selbst. Schon während dieses vorläufigen Wundverschlusses findet man beim Durchmustern der Präparate, dass aus dem unter der Wunde liegenden Regenerationskegel Parenchymzellen, die einen mehr oder weniger embryonalen Charakter angenommen haben, und die meist mit Rhabditen beladen sind, in das dünne Epithel, das sich über der Wunde hinzieht, eindringen. Man kann alle Stadien dieser Einwanderungen feststellen, und ich verweise bezüglich genauerer Stützen für diese Behauptung auf die zitierte Arbeit.

Dort wurde indes auch schon darauf hingewiesen, dass man diese Einwanderungen nicht so häufig beobachten kann, wie man erwarten dürfte, wenn sie allein, wenigstens zunächst den ganzen Bedarf an neuen Zellen decken sollten. Es wurde damals bereits aufmerksam gemacht auf die starken Kernanhäufungen, die sich klumpenweise in dem dünnen Häutchen finden. Noch verschiedene andere Überlegungen wiesen darauf hin, dass hier wohl Amitose im Spiel sein möchte. Da mir aber damals genügende beweisende Präparate mit Zerschnürungen der Kerne usw. nicht zur Verfügung standen, so drückte ich mich zurückhaltend so aus: „Ein

provisorischer Wundverschluss wird dadurch erreicht, dass das alte Epithel sich vom Wundrande her über die Wunde hin auszieht und in der Mitte derselben zusammenschliesst. Der weitere Ausbau dieses dünnen Epithels geschieht sicher durch einwandernde Parenchymzellen. Ob daneben noch amitotische Teilungen in dem dünnen Epithel vorkommen, ist nicht mit gleicher Sicherheit nachzuweisen, obwohl die Bilder dafür sprechen“ (S. 419).

Diese Frage habe ich nun einer eingehenden Prüfung unterzogen. Die Operationen wurden einfach so ausgeführt, dass die Tiere mit scharfem Messer zwischen Pharynx und Kopf durchschnitten wurden. Dann kamen die Hinterteile in flache Schalen mit Wasser und wenig Pflanzen. Wasser und Pflanzen wurden nach Bedarf gewechselt. Das erste Regenerat wurde bereits 20 Stunden nach der Operation abgetötet. Das folgende nach 23 Stunden usw. Auf diese Weise erhielt ich eine Serie von verschiedenalterigen Regeneraten, vom ersten Tage an bis zu acht Tagen.

Die frühere Beobachtung über die Einwanderungen von Parenchymzellen in das dünne Epithel konnte ich bestätigen. Das Hauptinteresse galt jetzt aber den amitotischen Kernteilungsbildern, die sich ziemlich häufig zeigten. Bei der Kleinheit der Zellen und Kerne ist eine starke Immersion unumgänglich nötig; ich benutzte Zeiss Im. 2 mm, Comp.-Ok. 6,8 und 12. Eine Anzahl von Beispielen für Bilder, wie ich sie relativ häufig gesehen habe, sind in den Figuren 1—14, Taf. XXI wiedergegeben. Diese Bilder zeigten merkliche Verschiedenheiten, von denen auch die Abbildungen Beispiele geben. Man findet hantelförmige Kerne, in denen die Durchschnürung nicht in einer Ebene vor sich geht, die sich vielmehr etwas in die Länge strecken und dann in einer breiten Ringzone eingeschnürt werden (Fig. 1—3). Andere Kerne sind wie durch scharfen Schnitt in der Mitte eingefurcht (Fig. 4, 7, 8). Weiter finden wir Kerne, die nur an einer Seite eine Furchung aufweisen (Fig. 10—12).

In dem 20stündigen Regenerat fand ich bereits ziemlich viel Amitosen. Aus einem Schnitt dieses Präparates ist in Fig. 1 ein Stück Epithel mit einer Amitose dargestellt. Wie Fig. 1 auch zeigt, sind hier die Kerne in dem dünnen Epithel bereits ausserordentlich dicht aneinander gedrängt. Auf diesen Punkt machte

ich bereits bei früherer Gelegenheit aufmerksam. Die Tatsache, dass sich schon in ganz jungen Stadien, wenn sich die peripheren alten Epithelzellen noch nicht über die ganze Wunde hin erstreckt haben, bereits so ausserordentlich viele Kerne in diesem Häutchen finden, ist zunächst ganz unverständlich. Wenn sich die peripheren Zellen in die Breite ausziehen, so müssten im Gegenteil die Kerne in der dünnen Epithellage weiter auseinander zu liegen kommen als im normalen Epithel. Tatsächlich finden wir aber in allen Stadien von etwa 20 Stunden an in diesem Epithelhäutchen die Kerne viel zahlreicher als im normalen Epithel. Beweise dafür habe ich früher (8) gegeben. Hier seien nur zwei Beispiele angeführt: Fig. 13 und 14. Fig. 13 stammt aus einem Regenerat von 20 Stunden, Fig. 14 aus einem etwas älteren Regenerat. Die abgebildeten Epithelstücke fanden sich unmittelbar über der Wunde. Die Kerne liegen besonders in Fig. 14 zu Klumpen gehäuft. Diese Anhäufung kann durch Einwanderungen von Parenchymzellen nicht hinreichend erklärt werden; denn abgesehen davon, dass diese Einwanderungen nicht zahlreich genug sind, um solche Mengen von Kernen zu erklären, würde auch nicht verständlich sein, wo das Plasma dieser Einwanderungszellen und die Rhabditen, die sie mit sich führen, geblieben sein sollten. Auch können die Kernanhäufungen nicht so zustande kommen, dass von den Seiten nach einzelnen Punkten hin die Kerne zusammenwandern; beim genauen Durchmustern aller Schnitte eines Regenerates zeigt sich nämlich, dass die Kerne überall in der ganzen Regenerationszone mindestens ebenso dicht liegen, wie im normalen Epithel, an vielen Stellen aber wie gesagt viel dichter. Auch in dem normalen Epithel, das die Regenerationszone begrenzt, findet man keine Kernlichtung. Zur Erklärung bleibt nur Amitose übrig, da ich beim genauen Studium von einigen hundert Regeneraten ebensowenig wie bei normalen Tieren im Epithel eine Mitose gesehen habe.

Sehen wir uns nun die verschiedenen Formen der Kernteilungen etwas näher an. Sehr häufig fanden sich hantelförmige Kerne, wie sie in den Figuren 1, 2, 3, 6 dargestellt sind. In Fig. 3 ist beachtenswert der Abstand der vier Kerne; er ist so ziemlich der gleiche. Die drei nicht in Teilung befindlichen Kerne haben ungefähr dieselbe Grösse wie die beiden Hälften des sich teilenden Kernes zusammen. Das alles deutet darauf hin, dass

wir es mit einem der normalen Epithelkerne zu tun haben. In Fig. 6 ist ein Kern bei drei verschiedenen Einstellungen zur Darstellung gebracht. a ist das Bild bei etwas tieferer, b bei mittlerer, c bei hoher Einstellung der optischen Ebene. Der hantelförmige Kern lag also schräg zur Schnittebene.

Sehr viele amitotische Bilder hatten folgendes Aussehen: Der sich teilende Kern war weniger als in den obigen Fällen oder auch gar nicht in die Länge gezogen. Die Einschnürung des Kernes war eine mehr oder weniger tiefe, aber stets schmale Furche, die rings um den Kern herum lief. So z. B. in den Figuren 4, 5, 7. In Fig. 4 ist ein Kern bei zwei verschiedenen Einstellungen dargestellt, rechts in der Mitte des Kernes, links etwas höher. Geht man von oben mit der Mikrometerschraube an den Kern heran, so kann man den ganzen Verlauf der Einkerbung verfolgen. Ähnlich in Fig. 5. Hier ist bei a das Kernbild einer optischen Ebene dargestellt, die relativ noch etwas höher lag als das entsprechende Bild von Fig. 4. Daher sieht man die zwei Hälften des einen Kernes hier getrennt. Besonders deutlich ist auch Fig. 7. Es sind zwei amitotische Kerne dargestellt, je bei zwei verschiedenen Einstellungen (aa' und bb'). a und b sind etwa die Bilder der Kerne, wenn die optische Ebene mitten durch die Kerne hindurchgeht; a' und b', wenn sie etwas höher liegt. Bei b' ist die Furche so schmal, dass nur ein sehr kleiner Zwischenraum zwischen den zwei Hälften übrig bleibt. Bei a' stoßen die beiden Hälften sogar dicht aneinander.

Am häufigsten waren Bilder in der Art, wie sie in den Figuren 8, 9, 13, 14 dargestellt sind. Es waren keine deutlichen Furchen nachweisbar, vielmehr lagen anscheinend selbständige Kerne dicht aneinander, meist noch gegeneinander abgeplattet (Fig. 7, 13, 14). Man darf wohl annehmen, dass sie durch amitotische Teilung entstanden und noch nicht auseinandergerückt sind.

Endlich sind noch solche Formen zu erwähnen, bei denen sich die Einschnürungen nur auf einer Seite des Kernes befinden. So z. B. in den Figuren 10, 11, 12. Derartige Formen kommen nicht häufig vor. Man könnte bei ihnen sehr leicht den Verdacht hegen, es handle sich um Schrumpfung der Kerne. Dagegen spricht indes folgendes: Zunächst waren verschiedene Fixierungen angewandt worden (auch Flemming) und stets zeigten sich derartige Bilder. Insbesondere aber ist der Umstand bemerkenswert,

dass die amitotischen Bilder ausschliesslich in der Regenerationszone zu finden waren. Es dürfte sich also in allen beschriebenen Fällen um wirkliche Amitosen handeln. Eine volle Sicherheit ist natürlich nicht möglich, da man den Ablauf des Prozesses nicht im Leben beobachten kann.

Noch immer währt der alte Streit, ob die Amitose der Mitose ebenbürtig ist, oder ob sie nur in alternden Zellen auftritt, in Zellen, die dem Untergang geweiht sind, also insbesondere in Drüsenzellen, in Epithelzellen, die keiner weiteren Vermehrung fähig sind, sondern absterben, um durch andere ersetzt zu werden. Letzteres passt in gewisser Beziehung für den oben beschriebenen Fall. Jedenfalls sind auch hier die Zellen, die durch die amitotische Teilung entstanden sind, insofern dem Untergang geweiht, als sie keine mitotische Teilung mehr eingehen können. Nun sieht man aber auch im normalen Epithel niemals Mitosen. Die durch Amitose entstandenen Zellen sind demnach nicht unbeständiger als alle normalen Epithelzellen. Ganz sicher aber ist, dass auf die amitotischen Kernteilungen Zellteilungen folgen, wie man nachweisen kann, wenn man Schnitte aus verschiedenen alten Regeneraten untersucht. In dem jungen, neu regenerierten Epithelhäutchen liegen die Kerne, die dicht angehäuft und zum Teil, wie oben beschrieben, in amitotischer Teilung begriffen sind, in einem Syncytium, wie ja auch die gegebenen Bilder zeigen, insbesondere die Figuren 2, 8, 10, 11, 12. Selten kommen amitotische Teilungen vor in Zellen, die an der Peripherie der Wunde liegen und die gegen die Nachbarzellen abgegrenzt sind, wie z. B. in Fig. 9. Untersucht man nun ältere Regenerate, so findet man, dass mit dem Wachstum des Epithels über die Wunde die Kerne auseinander gerückt werden. Allmählich beginnen sich einzelne Zellen voneinander abzugrenzen, und zwar schreitet der Prozess von der Peripherie der Wunde an über die Wunde hin vorwärts, bis schliesslich wieder ein normales Zylinderepithel zustande gekommen ist.

Diese durch Amitose entstandenen Epithelzellen können sich nicht mehr weiter mitotisch vermehren, sind aber ebenso leistungsfähig wie die normalen Epithelzellen.

#### **Ergebnis.**

Die künstlich durch eine Verwundung hervorgerufene Epithelregeneration bei *Pl. polychroa* beginnt damit, dass sich die an die

Wunde angrenzenden Zellen über die Wundfläche hinschieben, bis sie sich in der Mitte berühren. In dieses dünne Epithel mit spärlichen Kernen beginnen alsbald Parenchymzellen einzuwandern, indem sie sich zwischen die lang ausgestreckten alten Zellen einzwängen. Zugleich aber teilen sich die alten und auch die von unten eingewanderten Kerne so lebhaft auf amitotischem Wege (Fig. 1—14), dass die Kerne stellenweise zu Klumpen gehäuft erscheinen. Durch allmähliches Auswachsen des Regenerates und spätere Zellteilungen wird das typische Zylinderepithel wiederhergestellt.

## 2. Über die Nebenaugen von *Planaria polychroa*.

Über die „Nebenaugen“, die bei gewissen Planarienarten vorkommen, sind in der Literatur nur einige, mehr gelegentliche Bemerkungen verstreut. Eine systematische Bearbeitung haben diese Organe bisher nicht erfahren. Und doch könnte eine solche, wie mir scheint, für die vergleichende Anatomie und die Phylogenie recht ertragreich sein. Seit einiger Zeit bin ich damit beschäftigt, Beobachtungen in dieser Hinsicht anzustellen. Da aber eine systematische Bearbeitung dieses Gegenstandes längere Zeit in Anspruch nehmen wird, sollen hier zunächst die Resultate mitgeteilt werden, die über die Nebenaugen von *Pl. polychroa* festgestellt wurden.

Vorauszuschicken sind einige Angaben der Literatur. Die erste grössere Arbeit über Dendrocoelen-Augen, in der unsere Frage behandelt wird, ist die von Carrière (1). Aus Regenerationsversuchen folgert Carrière, dass die zusammengesetzten Augen der Planarien durch die Vereinigung von Einzelaugen, wie sie z. B. *Polycelis* aufweist, hervorgegangen seien. Die Erscheinung von überzähligen Augen bei *Pl. polychroa* usw. will er darauf zurückführen: Rücken die Zellen, die den Pigmentbecher bilden sollen, näher zusammen, so beginnen die einzelnen Pigmenthüllen miteinander zu verschmelzen. Wenn nun alle diese umgewandelten, pigmentierten Zellen sich um ein Zentrum vereinigen, so wird sich ein von gemeinsamer Pigmenthülle umschlossenes Auge bilden, das normale Auge. Gruppieren sich aber diese Einzelaugen um zwei, drei oder noch mehr Zentren, so müssen Doppelaugen und Nebenaugen entstehen. Diese Nebenaugen sind nicht einfach „verkleinerte Augen“, sondern ihr geringerer Umfang rührt immer

daher, dass sie nur aus wenigen, bzw. aus einer Zelle bestehen oder entstanden sind. Ist gar kein Vereinigungszentrum vorhanden, so wird auch kein Auge gebildet werden können, sondern wir finden statt dessen einen sog. diffusen Pigmentfleck.

Jijima (6) beobachtete Nebenaugen bei *Dendrocoelum lacteum* und *Pl. polychroa*. Jänichen (5) beschreibt Nebenaugen bei *Pl. gonocephala*. Hesse (3) bringt verschiedene Angaben. An einer *Pl. alpina* bemerkte dieser Forscher auf einer Seite ein überzähliges Auge mit einer Sehzelle. Das andere Auge dieser Seite hatte dafür nur zwei Sehzellen anstatt drei, „so dass wir es offenbar mit einer Teilung eines normalen dreizelligen Auges zu tun haben“. Bei einem Exemplar von *Rhynchodemus terrestris* fand Hesse, „dass sich von dem einen Auge ein kleinerer vorderer Teil abgetrennt hatte und selbständig geworden war“. Hesse vertritt also die entgegengesetzte Ansicht wie Carrière. Dieser würde die Erklärung gegeben haben, in dem vorliegenden Fall hätten sich nicht alle „Zentren“ zu einem gemeinsamen Auge vereinigt, sondern seien getrennt geblieben.

Die gleiche Erklärung wie oben hat Hesse für die Nebenaugen von *Pl. gonocephala*. Von 42 Exemplaren hatten 15 „solche gespaltene Augen und fast ausnahmslos auf beiden Seiten“ (S. 544). Entsprechend lässt Hesse auch die Polyclisaugen aus den Planarienaugen durch Teilung entstehen, im Gegensatz wieder zu Carrière. „Ein einzelliges Auge dürfte das ursprüngliche sein; dieses kompliziert sich zunächst durch Vermehrung der Sinneszellen; dabei erfolgt ein Ausweiten des einzelligen Pigmentbechers. Wird die Zahl der Sinneszellen dann so gross, dass die Pigmentbecherzelle einer Ausweitung nicht mehr fähig ist, so teilt sich auch die Pigmentzelle und es entsteht ein mehrzelliger Pigmentbecher“ (S. 549). Durch Teilung dieses mehrzelligen Auges entstehen dann drei, vier oder mehr Augen. Hesses Ansicht über die Verwandtschaft der Turbellarien ist gekennzeichnet durch den Satz: „... Das veranlasst mich, Stellung zu nehmen gegen die (Arnold) Langsche Hypothese, dass die tricladen und rhabdocoelen Turbellarien von den Polycladen abzuleiten seien; ich stimme mehr mit von Graff überein, der umgekehrt die Tricladen und Polycladen von Rhabdocoelen ableiten will“ (S. 574).

E. Schultz (14) sah „oft bei Regeneration von *Dendrocoelum lacteum* statt zweier Augen deren drei, vier und selbst



fünf auftreten“. „Was die Erklärung dieser Tatsache betrifft, so sehe ich mit Hesse darin kein atavistisches Merkmal, wie es Carrière tat, sondern glaube, dass wir es hier mit einem teratologischen Faktum zu tun haben, wie ja solche Abnormitäten oft bei Regeneration auftreten, eine Abnormität, die bei manchen Arten erblich fixiert werden konnte und so zu vieläugigen Arten führte.“ Bezüglich der Verwandtschaft der Turbellarien teilt Schultz die Ansicht Graffs und Hesses.

In der umfassenden Behandlung der Rhabdocoelen durch Graff (2) ist auch das über die Nebenaugen dieser Tiere Bekannte enthalten: Die meisten haben zwei Augen. Unter diesen zweiäugigen gibt es solche, deren Augen aus je zwei hintereinander liegenden Pigmentbechern bestehen, die durch eine longitudinale Pigmentbrücke verbunden sind. Diese Brücke kann sehr fein werden und bei manchen Individuen ganz verschwinden, so dass dann typische zweiäugige Formen vier Augen erhalten. Auf diese Weise mag die Vieräugigkeit solcher Arten sich herausgebildet haben, bei welchen die vier Augen scharf getrennt sind. Bisweilen zeigen die hinteren Augen solcher Arten die Tendenz, in zwei Stücke zu zerfallen, und dann kann es, wie bei *Allostoma pallidum*, zur Bildung von sechs Augenflecken kommen. Formen mit drei Augen entstehen nach Graff (S. 2213) dadurch, dass der Zerfall der Augen in je zwei hintereinander liegende auf der einen Seite schon durchgeführt ist, auf der anderen nicht.

Über die Nebenaugen bei Polycladen berichtet Wilhelmi (21, S. 61 f.). Er fand oft „Augenmissbildung, Auflösung, Schwund oder Doppelbildung eines Auges“. Auch Doppelbildung beider beobachtete er bei verschiedenen paludicolen und mericolen Arten, so bei *Procerodes lobata*, *Planaria olivacea* und *Proc. wheatlandi*. In der Annahme, dass die Ursache der Doppelbildung der Augen wohl in den in natura häufig vorkommenden Kopfverletzungen zu suchen seien, versuchte er sie bei *Proc. lobata* durch Abschneiden oder Absaugen des präocellaren Kopfendes künstlich zu erzeugen; aber stets wurde ein normales Vorderende regeneriert. Ebenso bei prä- oder postocellaren seitlichen Einschnitten. Die Ursachen einseitiger Doppelmissbildungen liegen nach Wilhelmi „zweifelloos in Verletzungen“, insbesondere Verletzung eines Auges, Verletzung des Sehnerven, seitliche schräge Einschnitte in dem präpharyngealen Körperteil und Spaltung des Kopfes bis zur

Augengegend. Auch über Auflösung und Zerfall der Augen berichtet Wilhelmi und sagt S. 62: „Künstlich lässt sich die Augenauflösung und der Augenschwund durch Verletzung des Auges erzeugen“.

Alle diese in der Literatur erwähnten Beobachtungen und gelegentlichen Bemerkungen über überzählige Augen, Missbildung der Augen, Zerfall und Schwinden der Augen, über Nebenaugen usw. gehen von der Voraussetzung aus, diese Bildungen seien die Folgen irgendwelcher Verletzungen entweder der Augen selbst oder auch anderer Teile der betreffenden Tiere. Ich möchte dieser Voraussetzung im folgenden entgegenreten und sie berichtigen. Meine bisherigen Beobachtungen gelten, wie erwähnt, nur für *Pl. polychroa*; andere Formen gedenke ich später zu untersuchen.

Zunächst ist darauf hinzuweisen, dass die Nebenaugen bei *Pl. polychroa* durchaus nichts Seltenes und Aussergewöhnliches sind. Mehrere statistische Beobachtungsreihen ergaben, dass etwa 50% aller ausgewachsenen, geschlechtsreifen Tiere mehr als zwei Augen (drei oder vier) besitzen. Unter 41 frisch gefangenen Tieren waren zwanzig mit zwei, neun mit drei und zwölf mit vier Augen. Also über 50% der Tiere hatten mehr als zwei Augen. Es muss hinzugefügt werden, dass diese 41 Exemplare ausgewachsene Tiere waren. Von drei jungen Tieren ist gelegentlich notiert, dass sie zwei Augen haben.

In einer anderen Beobachtungsreihe wurden 56 normale erwachsene geschlechtsreife Tiere auf ihre Augenzahl hin untersucht. Das Ergebnis zeigt die folgende Tabelle.

Augenzahl	2	3	4	5
Anzahl der Tiere	30	13	11	2
	30	26		

Diesmal waren etwas weniger als 50% der Tiere mit mehr als zwei Augen versehen. Dabei war noch folgendes bemerkenswert. Die meisten Tiere, die zwei Augen aufwiesen, waren kleiner als die mit einer grösseren Augenzahl versehenen. Obwohl auch sie vollkommen normal und geschlechtsreif waren, kann man aus dem Grössenunterschied, der im grossen und ganzen beobachtet wurde, schliessen, dass diese Tiere mit nur zwei Augen meist jünger waren als diejenigen, welche mehr als zwei Augen besaßen. Eine Beobachtung, die ich mehrfach anstellte, bestätigte diese

Ansicht: Es wurden z. B. von den zuletzt genannten Tieren, die nur zwei Augen hatten, zwei Exemplare isoliert weiterbeobachtet. Die Tiere waren ursprünglich zu Regenerationsversuchen bestimmt und hatten daher normale Grösse. Während der Beobachtungszeit wurden sie stets gefüttert, so dass Hunger ausgeschlossen ist. Nach 10 Tagen bereits zeigte ein Tier links einen Pigmentfleck an der Stelle, wo das linke Nebenaugen zu liegen pflegt. Das andere Tier hatte beiderseits ganz feine Pigmentflecke an den entsprechenden Stellen. Nach weiteren 12 Tagen zeigten beide Tiere zwei Nebenaugen in Form von ziemlich grossen schwarzen Pigmentflecken ohne helle Höfe. Auf letzteren Umstand komme ich nachher zu sprechen. Es wird durch diese Beobachtungen gezeigt, dass wahrscheinlich die meisten Tiere mehr als zwei Augen erhalten, wenn sie nur lange genug am Leben bleiben. Im Einklang damit steht die Tatsache, dass ich bei jungen Tieren niemals mehr als zwei Augen gesehen habe. So finde ich z. B. Notizen über etwa 40 zu diesem Zwecke zu verschiedenen Zeiten und an verschiedenen Orten gesammelte junge Planarien, die etwa ein halb bis zwei Drittel so gross waren wie normal ausgewachsene Tiere. Alle 40 Tiere waren zweiäugig.

Gemäss diesen Tatsachen vertrete ich die Ansicht, dass die Mehrzahl der Art *Pl. polychroa* vier Augen erhält, wenn nur die Tiere das genügende Alter erreichen. Dass dieses so ausserordentlich häufige Vorkommen von „überzähligen“ Augen in der Literatur nicht genug gewürdigt worden ist, kann man wohl nur so erklären, dass viele Beobachter die Tiere entweder mit unbewaffnetem Auge oder doch nur mit der Lupe betrachtet haben. Die Nebenaugen sind aber oft so klein, dass man sie nur mit stärkerer Vergrösserung nachweisen kann. Es sind sehr oft lediglich kleine schwarze Punkte, Pigmentflecke; dass es sich dabei aber nicht etwa um zufällige Pigmentbildungen handelt, wird durch ihre stets symmetrische und sich überall gleichbleibende Lage hinlänglich bewiesen.

Über solche Pigmentflecke wurde beiläufig die Beobachtung gemacht, dass sie sich nach längerer Zeit zu vollkommenen Augen mit Sehkolben entwickelten. Ob dies stets der Fall ist, muss dahingestellt bleiben.

Um die gewöhnliche Lage der Nebenaugen zu den Hauptaugen zu demonstrieren, gebe ich die Textfig. 1. Mitunter liegen

sie noch dichter an den Hauptaugen und tiefer als in der Figur; immer aber ist ihre Lage eine symmetrische zur Mittellinie.

Was den histologischen Bau der Nebenaugen angeht, so unterscheiden sie sich von den Hauptaugen nur durch die geringere Zahl der Sehkolben. Mitunter fehlen, wie schon erwähnt, die Sehkolben gänzlich. Die Nebenaugen stehen durch besondere Sehnerven mit dem Gehirn in Verbindung. Diese Sehnerven treten vor den Sehnerven der Hauptaugen ins Gehirn ein. Ein günstiger Schnitt ist in Fig. 18, Taf. XXI dargestellt. Es ist ein Sagittalschnitt durch das Vorderende eines Tieres. Das Hauptauge ist in dem Schnitt nicht getroffen, wohl aber sein Sehnerv (NO). Weiter nach vorn liegt das Nebenauge, das gerade durch die Mitte getroffen ist. Man sieht, wie sein Sehnerv (NON), durch einen Darmast (D) unterbrochen, in das Gehirn (G) einmündet. Die beiden Sehnerven haben eine ungefähr parallele Richtung ihres Verlaufes. Der ganze Verlauf kann in den Nachbarschnitten nachgewiesen werden. Es ist wichtig zu bemerken, dass die beiden Sehnerven miteinander durchaus keine Gemeinschaft haben.

Um speziell zu untersuchen, ob die Bildung der Nebenaugen auf Verletzungen der Hauptaugen oder auch nur des Kopfes der Planarien zurückzuführen sei, habe ich viele Versuche angestellt. Bei sehr vielen Tieren, denen der Kopf abgeschnitten war, erschienen nach 2 Wochen mehr als zwei Augen. Zum Beispiel regenerierten von 14 Tieren: sechs vier Augen, sechs drei Augen und zwei Tiere zwei Augen. Die beiden letzteren Tiere hatten auch 3 Wochen nach der Operation noch keine Nebenaugen entwickelt (sie wurden nicht länger beobachtet). Beachten wir noch, welche Augenzahl diese 14 Tiere vor der Operation hatten, so ergibt sich folgendes: Von den Tieren, die vier Augen regenerierten, hatten zwei vor der Operation vier Augen, zwei drei Augen und eins zwei Augen; von einem Tier ist die Zahl der Augen nicht notiert. Von denen, die drei Augen regenerierten, hatten eins vor der Operation vier Augen, zwei drei Augen und zwei zwei Augen. Von einem Tier ist wieder die Zahl nicht bekannt. Von denen endlich, die zwei Augen regenerierten, hatte eins zwei Augen vor der Operation, während bei dem anderen die Zahl nicht notiert ist.

Noch weitere Versuche werden zeigen, dass die Verletzung der Augen in keinem kausalen Zusammenhang mit dem Auftreten der Nebenaugen steht.

## Versuch I.

Eine Planarie mit zwei Augen wird geköpft. Nach 5 Tagen zeigt der Kopf noch einen Augenfleck vor dem linken Hauptauge. Das Hinterstück regeneriert in 6 Tagen zwei Augen, nach weiteren 9 Tagen vor dem linken Auge noch einen Augenfleck. Am 25. Tage nach der Operation wird das Hinterstück geköpft. Der Kopf geht ein; das Hinterstück hat nach 8 Tagen zwei Augen regeneriert. Es wird nun zum dritten Male geköpft. Der Kopf zeigt nach 2 Tagen, also am 10. Tage seiner Entwicklung, noch einen Augenfleck vor dem rechten Auge und nach weiteren 2 Tagen einen Fleck links. Das Hinterstück regenerierte in 4 Tagen zwei Augen und ging später ein.

Dass in diesem Versuch der abgeschnittene Kopf nach 6 Tagen vor den zwei Augen noch einen Augenfleck erhielt, ist schon deshalb ursächlich nicht auf die Operation zurückzuführen, weil der Schnitt eine Strecke weit hinter den Augen her geführt wurde; die Augen also bei der Operation nicht verletzt waren. Man darf daher annehmen, dass auch das nichtoperierte Tier dies Auge bekommen hätte.

## Versuch II.

31. Mai. Ein Tier hinter den Augen durchschnitten. Vor jedem Hauptauge steht noch ein Nebenaugen (Pigmentfleck).

9. Juni. Das abgetrennte Hinterstück hat zwei Augen regeneriert.

28. Juni. Das abgetrennte Hinterstück hat vor einem der Augen noch einen Augenfleck wie am ursprünglichen Kopf.

8. Juli. Das Hinterstück hinter den drei Augen durchschnitten.

17. Juli. Der hintere Teil hat zwei Augen regeneriert.

18. Juli. Vor einem Auge zeigt sich wieder ein Nebenaugen. Später eingegangen.

Obwohl hier die Operationen nicht genau gleich sein konnten, erschien doch stets ein Nebenaugen an derselben Stelle, wo das entsprechende Nebenaugen des unverletzten Tieres gelegen war.

## Versuch III.

11. Juni. Ein Tier, das ein Nebenaugen besitzt, direkt vor dem Pharynx durchschnitten.

23. Juni. Hinterteil zwei Augen regeneriert.

31. Juni. Ein Nebenaugen an der Stelle regeneriert, wo das ursprüngliche Nebenaugen stand.

Von Verletzung der Augen kann hier natürlich nicht die Rede sein.

#### Versuch IV.

8. Juni. Eine *Pl. polychroa* hinter ihren vier Augen durchschnitten.  
16. Juni. Hinterstück zwei Hauptaugen regeneriert.  
8. Juli. Hinterstück zwei Nebenaugen regeneriert.

Bemerkenswert ist, dass bei allen Versuchen stets zuerst die Hauptaugen regeneriert werden; später erst die Nebenaugen.

#### Versuch V.

4. Juni. *Pl. polychroa* hinter den drei Augen durchschnitten.  
8. Juni. Hinterstück zwei Hauptaugen regeneriert.  
27. Juni. Hinterstück zwei Nebenaugen regeneriert.  
8. Juli. Hinterstück hinter den vier Augen durchschnitten.  
16. Juli. Der hintere Teil zwei Augen regeneriert; er wird hinter diesen zwei Augen durchschnitten.  
20. Juli. Der abgeschnittene hintere Teil hat zwei Hauptaugen und ein Nebenaugen regeneriert.

Der Versuch zeigt, dass die Tiere, auch wenn der regenerierte Kopf mehrere Male wieder abgeschnitten wird, doch stets Nebenaugen regenerieren, wenn sie nur lange genug am Leben bleiben.

#### Versuch VI.

11. Juni. Eine Planarie mit nur zwei Augen wird vor dem Pharynx durchschnitten.  
15. Juni. Das Hinterstück zwei Hauptaugen regeneriert.  
6. Juli. Das Hinterstück ein Nebenaugen regeneriert.

Also regenerieren auch solche Tiere Nebenaugen, die vor der Operation keine Nebenaugen besaßen; und doch sind hier sicher die Augen nicht verletzt worden. Ähnliche Versuchsergebnisse habe ich öfters gesehen.

#### Versuch VII.

Es ist ein vergleichender Versuch mit dreimal zwei Planarien, die alle sechs nur zwei Augen hatten. Sie waren unversehrt, gleich groß und wurden in gleicher Weise gut gefüttert.

a	b	c
13. Aug. Zwei Tiere werden in einiger Entfernung hinter den Augen durchschnitten, so dass die Augen nicht verletzt werden.	13. Aug. Wie bei a.	13. Aug. Zwei Tiere werden so durchschnitten, dass der Schnitt schräg durch beide Augen geht. Die Augen werden also ganz unregelmässig verletzt.
24. Aug. Keine Augen regeneriert.	24. Aug. Zwei Hauptaugen regeneriert.	24. Aug. Zwei Hauptaugen regeneriert.
26. Aug. Zwei Hauptaugen regeneriert.	26. Aug. Ein Tier hat zwei, das andere ein Nebenauge regeneriert.	26. Aug. Kein Nebenauge regeneriert.

Noch länger wurden die Tiere beobachtet, ohne dass sich die Augenzahl änderte. Der Versuch zeigt mit aller wünschenswerten Deutlichkeit, dass das Auftreten der Nebenaugen mit der Verletzung und der nachträglichen Regeneration nichts zu tun hat. Denn bei a und b kann von Verletzung der Augen nicht die Rede sein und doch erschienen bei b Nebenaugen. Und das Wichtigste ist, dass bei c, wo die Augen gründlich verletzt wurden, wo man also sicher Nebenaugen erwarten sollte, gar keine Nebenaugen entstehen. Also wieder: die Verletzung kann nicht Ursache des Auftretens der Nebenaugen sein.

#### Versuch VIII.

Es wurden zwecks Studium der Heteromorphose (Paul Lang [10]) mehrere Köpfe so abgeschnitten, dass „heteromorphe Köpfe“ entstehen konnten. Unter den nach längerer Zeit gebildeten „heteromorphen Köpfen“ waren auch solche, die nicht nur „zwei heteromorphe Augen“ regenerierten, sondern auch „heteromorphe Nebenaugen“. In Fig. 19 ist ein derartiger heteromorpher Kopf mit einem heteromorphen Nebenauge dargestellt. Das Nebenauge hat im heteromorphen Kopf die normale Lage wie in dem alten Kopf.

**Ergebnis.**

Durch diese Experimente ebenso wie durch die statistischen Beobachtungen glaube ich nachgewiesen zu haben, dass das Auftreten der Nebenaugen bei *Pl. polychroa* nichts Teratologisches ist. Ausser den beiden Hauptaugen der *Planaria polychroa* können bei dieser Spezies noch zwei Arten von Augen auftreten:

1. Nebenaugen: Sie liegen stets vor den Hauptaugen und der Medianlinie mehr genähert als diese. (Textfig. 1.) Stets

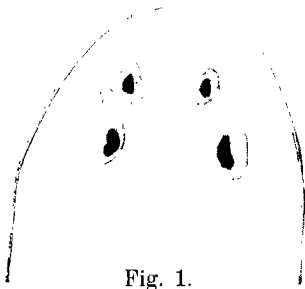


Fig. 1.

Vorderende einer *Planaria polychroa* mit zwei Haupt- und zwei Nebenaugen. Zeiss Obj. A, Ok. 1.

sind sie kleiner als die Hauptaugen. Sie können denselben Bau aufweisen wie die Hauptaugen, nur mit kleinerem Pigmentbecher und mit geringerer Zahl der Sehzellen. Oder sie stellen einfache Pigmentflecke dar ohne Sehkolben. Diese Pigmentflecke entwickeln sich oft zu Nebenaugen mit Sehzellen; doch scheint dies nicht stets der Fall zu sein. Die Nebenaugen treten sowohl bei der normalen Entwicklung wie bei der Regeneration später als

die Hauptaugen auf. Bei der normalen Entwicklung dauert es oft sehr lange, bis die Nebenaugen erscheinen. Etwa 50 Prozent aller ausgewachsenen Tiere zeigen ein oder zwei Nebenaugen. Die Nebenaugen stehen mit dem Gehirn durch besondere Nerven in Verbindung, die vor den Nervi opt. der Hauptaugen ins Gehirn einmünden (Taf. XXI, Fig. 18).

2. Anormale oder überzählige Augen: Sie haben keine konstante Lage, Form und Ausbildung und kennzeichnen sich eben dadurch als anormale Augen. So z. B. das in Textfig. 2 gezeichnete Auge, das hinter dem rechten Hauptauge liegt. Für die Entstehung dieser Augen mache ich alle jene Bildungsmöglichkeiten verantwortlich, die in der Literatur für die Bildung der „Nebenaugen“ beansprucht werden, also Verletzung der Hauptaugen (oder auch der Nebenaugen), Versprengung von Augenpigment bei der Embryonalentwicklung, Spaltung der Augen bei Verletzungen und nachträgliche Regeneration. Besonders wichtig erscheint mir auch für die Entstehung der überzähligen Augen der Hungerzustand zu sein, der oft mit der Regeneration



verbunden ist; infolge dieses Hungerzustandes wird das Auge auseinandergesprengt und das Pigment zerstreut. Wird dann nach einiger Zeit der Hungerzustand beseitigt, so können sich versprengte Teile zu Augen entwickeln.

Über eine etwaige phylogenetische Bedeutung der „Neben-  
augen“ bei *Pl. polychroa* kann erst nach dem Studium dieser  
Augen bei anderen Turbellarien gesprochen werden.

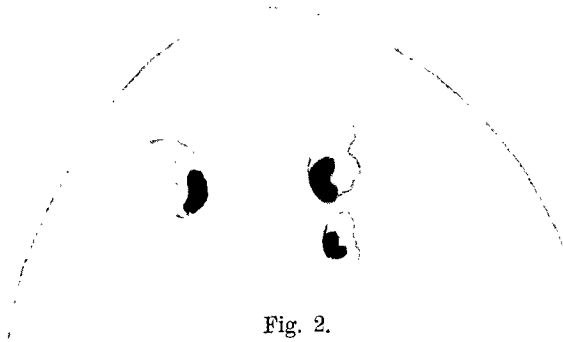


Fig. 2.

Vorderende einer *Pl. polychroa*.

Hinter dem rechten Hauptauge liegt ein grosses anormales Auge. Die Sehzellen dieses Auges haben dieselbe Ausbildung wie die Hauptaugen und stehen mit dem Gehirn durch Nervenfasern in Verbindung. Dieser Nerv steht in keiner Verbindung mit den N. opt. des Hauptauges; er mündet hinter jenem ins Gehirn. „Neben-  
augen“ sind bei diesem Tier nicht vorhanden.

Vergr. Zeiss Obj. A, Ok. 1.

### 3. Experimentelles und Histologisches vom Tricladenpharynx.

#### a) Regeneration des Pharynx.

In seiner grossen Arbeit vom Jahre 1897 hat R. Jander (4) nicht nur die Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Tricladenpharynx klargestellt, sondern auch die Vorgänge bei der Regeneration des abgeschnittenen Pharynx histologisch verfolgt. Seitdem sind seine Untersuchungen vielfach bestätigt worden. Eine ganz abweichende Darstellung dagegen gibt A. Korotneff (7). Korotneff hat bis ins Einzelne die Entwicklung des eingesenkten Pharynxepithels bei *Pl. angarensis*, *Sorocelis* usw. studiert. Auch er findet anfangs in der Embryonalentwicklung ein typisches Epithel mit Kernen. Diese Kerne sollen sich nun aber in der Folge ganz verschieden verhalten von dem, was alle

anderen Autoren darüber berichtet haben. Bei der Entwicklung des Epithels unterscheidet Korotneff zwei Arten von Kernen, von denen eine in drüsenhaltigen, die andere in drüsenfreien Pharynxteilen zu beobachten ist. In letzteren teilen sich die Kerne rasch hintereinander und bleiben zu Klumpen vereinigt, die in die Tiefe sinken. Andere Kerne bleiben oben, gehen zugrunde oder wandern nach der Oberfläche, wo sie herausgestossen werden. Die eingesenkten Kerne teilen sich amitotisch weiter und erzeugen teils Radialmuskeln, teils Ringmuskeln; deshalb hält Korotneff die ursprünglichen Pharynxepithelzellen auch für Myoblasten. In drüsenhaltigen Pharynxteilen teilen sich die Kerne des ursprünglichen Epithels ebenfalls amitotisch. Ein Kern wandert nach unten, wo er sich rasch weiter teilt. So „entsteht ein Schlauch, eine komplizierte Drüse, die als eine Anhäufung von Zellen mit einem Ausführungsgang zu betrachten ist“. Die in der oberen Platte zurückbleibenden Kerne liegen zunächst an der Stelle, wo die Drüse mündet; sie verstopfen den Ausführungsgang und werden schliesslich mit einem Pfropfen Schleim ausgestossen.

Da diese Angaben allem widersprechen, was bisher in der Literatur über die Pharynxentwicklung und -anatomie bekannt geworden ist, habe ich die Vorgänge bei der Regeneration noch einmal untersucht, um so mehr, als auch meine Beobachtungen über die Anatomie mit denen Korotneffs nicht ganz harmonieren. Zweierlei Versuche wurden angestellt, um das Verhalten der den Pharynx bekleidenden Zellen zu studieren: 1. über die Neuentwicklung des Pharynx in kurzen Querstücken, Kopf- und Schwanzstücken, und 2. über die Regeneration des durchschnittenen Pharynx.

Durch beide Arten von Versuchen wurden die Angaben Janders vollkommen bestätigt. Allerdings fand ich öfters Kerne und Zellen im Pharynxlumen und in der Pharynxtasche liegen, glaube dies aber folgendermassen erklären zu können: Beim Abtöten legt sich der Pharynx häufig, indem er sich schnell in die Tasche zurückzieht, in Falten; dann treffen insbesondere Sagittalschnitte oft neben dem ganzen Pharynx auch kleine Zipfel, oder schneiden nur einige Kerne ab, die dann im Bilde isoliert liegen und in der Tasche verstreut scheinen.

Über die Regeneration des durchschnittenen Pharynx brauche ich nichts Näheres zu sagen, da meine Beobachtungen genau mit

denen Janders übereinstimmen. Dagegen möchte ich eine Bemerkung über die Neuentwicklung des Pharynx in kurzen Querstücken anführen. Sie geht, wie bekannt ist, so vor sich, dass sich im Parenchym ein Lumen bildet (die Pharynxtasche), in das der neue Pharynx hineinwächst. Während die meisten Pharynxregenerate, die ich unter meinen Präparaten gesehen habe, diese Ansicht bestätigen, fand ich in einigen jungen Regeneraten das caudale Ende des Pharynx, der wie gewöhnlich in der Tasche lag, mit der hinteren Wand der Pharynxtasche verwachsen. Ob diese Verwachsung erst sekundär vor sich gegangen ist, oder ob sich Pharynx und Pharynxtasche zugleich durch Auftreten von Spalten im Parenchym gebildet haben, wobei dann der Prozess am hinteren Ende des Pharynx am spätesten eingetreten sein würde, ist an den vorliegenden Präparaten nicht zu entscheiden.

#### b) Anatomie des Pharynx von *Pl. polychroa*.

Mit den vorzüglichen Angaben von Jijima (6), Jander (4), Micoletzky (11), Ude (19) stimmt diese Schilderung in den meisten, aber nicht in allen Punkten überein; um aber die Darstellung nicht zu weitläufig zu machen, will ich auf einen Literaturvergleich verzichten.

Die Reihenfolge der Schichten des Pharynx von aussen nach innen ist:

1. Epithelplattenschicht mit Cilien, aussen dunkler und homogener als innen. Diese Platte sieht auf Schnitten wie ein Syncytium aus. Isoliert man aber einen Pharynx und bringt ihn 1 Stunde lang in 0,6 Prozent Kochsalzlösung, so kann man sehr deutlich die Zellgrenzen nachweisen (Fig. 15). Es gelingt auch recht gut, mit 0,25 Prozent Essigsäure die ganzen Epithelzellen mit ihren Kernen (Schicht 4) zu isolieren (Fig. 16). Dann erkennt man, dass die einzelnen Epithelplatten gezackte Ränder haben, mittels deren sie fest aneinanderhaften. Man sieht in der Figur neben dem Zellfortsatz noch mehrere andere Fortsätze, deren Bedeutung noch immer unklar ist.

2. Feine, aber scharfe, stark lichtbrechende Basalmembran.

3. Äussere Muskularis: Eine Schicht Längsmuskeln, zwei Lagen Ringmuskeln.

4. Kerne des Epithels.

5. Schicht der Drüsenausführgänge: a) äussere Drüsenschicht, ziemlich schmal, von Kongorot stark rot, von Eisenhämatoxylin schwarz gefärbt. Die Drüsenausführgänge münden distal am äusseren Rande; b) Nervenplexus (entgegen Jijima, der ihn bei *Pl. polychroa* direkt auf die Aussenmuskulatur folgen lässt); c) innere Drüsenschicht, drei- bis viermal so breit wie a, mit Hämatoxylin-Kongorot nicht so stark gefärbt wie bei a, mit Eisenhämatoxylin blau. Dazwischen finden sich überall noch mit Hämatoxylin-Kongorot blaufarbte Gänge.

6. Epithelkerne des Innenepithels.

7. Innere Muskularis: mehrschichtige Längs-, mehrschichtige Ringmuskeln (Fig. 20).

8. Epithelplatten mit Cilien. Diese Innencilien sind doppelt so hoch wie die „Aussencilien“ und starrer als jene. Sie gehen ein Stück in die Epithelplatte hinein. Von der anderen Seite treten die Radiärmuskeln in diese Platte ein (Fig. 20 RM).

#### c) Bau und Regeneration der Pharynxtasche.

Die ganze Pharynxtasche ist von einer eigenen Muskularis umgeben, die nichts mit der Körpermuskulatur gemein hat und auch dort scharf von jener getrennt ist, wo der Zwischenraum zwischen Pharynxtasche und Epithel sehr gering ist. Die Muskulatur enthält zunächst eine sehr feine Längsschicht, die mit der Längsmuskulatur des Pharynx zusammenhängt und die Tasche auch an dem hinteren Teil umkleidet. Sie ist besonders gut mit Eisenhämatoxylin auf Querschnitten zu erkennen. Die sie bildenden Muskelfasern sind etwa nur halb so dick wie die Fasern des Pharynx. Auf die Längsschicht folgt eine Lage von Ringmuskeln. Diese sind am vorderen und hinteren Ende der Tasche dichter nebeneinander angeordnet als in der Mitte, wo sie in grösseren oder kleineren Intervallen ziemlich unregelmässig aufeinander folgen.

Jijima (6, S. 387) spricht von einer Muskulatur nur in dem vorderen Teil der Tasche, die gegen die Mitte zu aufhöre. Micoletzky (11) beschreibt bei *Pl. alpina* eine Muskularis in der ganzen Tasche.

Was das Epithel der Pharynxtasche betrifft, so musste es befremdlich erscheinen, dass in ihm nur sehr wenig Kerne zu finden sind. Es stellt ein ganz dünnes Häutchen dar, das auch

keine Zellgrenzen aufweist. Mit Hilfe der Regeneration konnte ich den Sachverhalt klarstellen (Fig. 22). Wie das Pharynxepithel (Ph) in jungen Regenerationsstadien noch seine Kerne enthält, die dann später in die Tiefe wandern, so sind auch in dem Epithel der Tasche die Kerne in diesen Stadien noch sehr gut nachweisbar (Pt). Auch von ihnen beginnt allmählich ein grosser Teil ins Innere des Gewebes einzusinken. Fig. 22 ist ein Regenerat von 7 Tagen. Bei a ist noch ein Kern im Epithel; bei b beginnt ein anderer mit einem Teil des Zelleibes unter das Epithel herabzusinken; bei c ist der Prozess vollendet. Man erkennt den Unterschied von dem Vorgang beim Pharynxepithel. Dort bleibt der Kern mit der Epithelplatte stets durch einen Zellfortsatz in Verbindung, während die Verbindung hier (e) ganz aufgehoben wird. In Pt<sub>1-3</sub> sind noch verschiedene Stadien der Ablösung dargestellt.

#### d) Zur Polypharyngie.

Einige Süsswasserturbellarien, z. B. *Phagocata gracilis* und gewisse Formen vom *Pl. alpina*-Typus haben in einer Pharynxhöhle mehrere oder zahlreiche Pharynge. Gelegentlich kommen auch bei anderen Tricladen des Süss- und Meerwassers mehrere Pharynge in einer Tasche vor. Nach Mrazek (12, 13) beruht die Entstehung der Polypharyngie auf vorzeitiger Regeneration des Pharynx bei Unterdrückung der Querteilung, die eine Form der ungeschlechtlichen Fortpflanzung bei den betreffenden Arten bildet. Steinmann (15—18) hat diese Theorie weiter ausgebaut, während Wilhelmi (20—22) eine andere Erklärung dieser Erscheinung gegeben hat. Wilhelmi (20, S. 676) macht darauf aufmerksam, dass sich Polypharyngie gelegentlich künstlich erzeugen lässt durch Exstirpation des Pharynx an der Pharynxwurzel, „indem das durch Verletzung zur Regeneration angeregte Parenchym Wucherungen bildet, die leicht zur Entstehung von zwei oder drei Pharyngen führen“. Diese gelegentliche teratogene Oligopharyngie soll nun bei einigen Formen durch Häufigkeit erblich geworden sein.

Diese Erklärung scheint auch mir annehmbarer als die Mrazek-Steinmannsche Hypothese. Bei *Pl. polychroa* habe ich niemals Oligopharyngie beobachtet; dagegen gelang es mehrere Male, einen Doppelpharynx durch Einschnitte in die Pharynxgegend künstlich zu erzeugen. Folgende Fälle, in denen ein Doppel-

pharynx entstand, werden vielleicht zur Lösung der Frage beitragen können.

Eine Planarie wurde in der Mitte quer durchgeschnitten, so, dass der Pharynx durch den Schnitt noch eben mit abgetrennt wurde. In den vorderen Teil des Hinterendes wurde ein longitudinaler Einschnitt in die Pharynxhöhle gemacht. Nach kurzer Zeit war der so entstandene vordere Spalt wieder verwachsen. Nach zwölf Tagen wurde das Tier abgetötet und untersucht (Fig. 21). Augen waren noch nicht regeneriert, wohl aber ein ziemlich grosses Gewebstück vor der Pharynxkammer neugebildet. Ferner waren zwei Pharynge in die alte Pharynxtasche hinein regeneriert worden. Die beiden Pharynge liegen dicht nebeneinander und haben so ziemlich dieselbe Grösse. Sie hängen beide mit dem Darm zusammen, der noch nicht vollkommen regeneriert ist.

Bei einem anderen ebenso vorbehandelten Tier blieb der vorn hergestellte Spalt zum Teil offen; es entstand ein doppelköpfiges Tier (Fig. 17). Dort, wo das Tier verwachsen ist, liegen zwei Pharynge in einer Tasche. An diesem Präparat ist sehr deutlich zu sehen, wie es möglich ist, dass zwei Pharynge, die je in einer Pharynxtasche getrennt voneinander liegen, in eine gemeinsame Pharynxtasche zu liegen kommen können. Zunächst hat jeder der beiden Köpfe einen neuen Darmast und im Anschluss daran einen neuen Pharynx regeneriert. Jeder Pharynx lag in einer besonderen Tasche. Die dünne Gewebslamelle, die die beiden Taschenlumina voneinander trennte, ist aber in vorliegendem Stadium im Begriff zu schwinden. In der unteren Hälfte ist bereits ein einheitliches Lumen hergestellt, während in der oberen Hälfte die zwei Pharynge noch durch ein dünnes Gewebsblatt getrennt sind. Würde nun, was oft bei doppelköpfigen Individuen vorkommt (besonders leicht bei Hungerzuständen), der linke kleinere Kopf allmählich schwinden, so läge ein Tier vor mit zwei Pharyngen in einer Pharynxtasche, wie in dem zuerst beschriebenen Fall.

Durch diese Experimente können jedenfalls auch manche in der Natur vorkommende Fälle von mehrfachen Pharynxbildungen erklärt werden. Indem ein Tier mehrere Einschnitte irgend welcher Art bis in die Pharynxgegend erhält, beginnt in jedem dadurch gebildeten Endstück die Neubildung eines Pharynx.

Bald aber verwachsen die Enden wieder miteinander noch ehe sie vollkommen regenerieren konnten (so geschah es bei meinen Versuchen tatsächlich meistens); da aber die Neubildung der Pharynge schon begonnen hat, wird sie weiter durchgeführt, da ja die Pharynge selbst nicht miteinander verwachsen. So entstehen zwei- und mehrfache Pharynxbildungen, zunächst in besonderen Kammern. Die diese Kammern trennenden Wände schwinden später, so dass die Pharynge in eine Pharynxtasche zu liegen kommen.

### Ergebnis.

Gegenüber Korotneff (7) werden die Angaben Janders (4) über Regeneration des Pharynxepithels vollkommen bestätigt.

Abweichend von der gewöhnlichen Ansicht ist eine Beobachtung über die Neubildung des Pharynx bei der Regeneration (S. 357).

Anatomie des Pharynx (S. 357, Fig. 15, 16, 20) und der Pharynxtasche (S. 358) von *Pl. polychroa*.

In jungen Regeneraten enthält das Epithel der Pharynxtasche Kerne, die alsbald mit einem Teil ihres Zelleibes in die Tiefe wandern. Im Gegensatz zum Pharynxepithel bleiben sie aber mit der Epithelplatte nicht in Verbindung, sondern lösen sich ganz von ihr ab (Fig. 22).

Oligopharyngie kann künstlich dadurch hergestellt werden, dass die Planarien durch Abschneiden des Vorderendes bis zur Pharynxgegend und longitudinale Einschnitte in den so entstandenen Stumpf zur Bildung mehrerer Köpfe und Pharynge angeregt werden. Durch frühes Verwachsen der Spalte oder späteres Schwinden der kleineren Köpfe entsteht wieder ein einköpfiges Tier. Die Pharynge werden entweder in die alte Tasche hinein regeneriert oder in gesonderte Taschen; letztere können durch Schwinden der Zwischenlamelle zu einer Kammer werden (Fig. 17 und 21).

---

### Literaturverzeichnis.

1. Carrière, J.: Die Augen von *Planaria polychroa* Schmidt und *Polycelis nigra* Ehrb. Arch. f. mikr. Anat., 20, 1882, S. 160.
2. Graff, L. von: Turbellaria in: Bonn, Klassen und Ordnungen. Vermes, 1. Abt., Acoela u. Rhabdoecelida, 1904—1908, S. 1733—2599, T. 1—30.
3. Hesse, R.: Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. II. Die Augen der Plathelm., insbesondere der tricladen Turbellarien. Zeitschr. f. wiss. Zool., 62, 1897.
4. Jander, R.: Die Epithelverhältnisse des Tricladenpharynx. Zool. Jahrb., Abt. Anat., 10, 1897.
5. Jänichen, E.: Beiträge zur Kenntnis des Turbellarienauges. Zeitschr. f. wiss. Zool., 62, 1897.
6. Jijima, J.: Untersuchungen über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Süßwasser-Dendrocoeen (Tricladen). Zeitschr. f. wiss. Zool., 1884.
7. Korotneff, A.: Cytologische Notizen (Tricladenpharynx). Zeitschr. f. wiss. Zool., 89, 1908.
8. Lang, P.: Über Regeneration bei Planarien. Arch. f. mikr. Anat., 79, 1912.
9. Derselbe: Beiträge zur Anatomie und Histologie von *Planaria polychroa*. Zeitschr. f. wiss. Zool., 55, 1913.
10. Derselbe: Experimentelle und histologische Studien an Turbellarien. 1. Mitteilung: Heteromorphose und Polarität bei Planarien. Arch. f. mikr. Anat., Bd 82.
11. Micoletzky, H.: Zur Kenntnis des Nerven- und Excretionssystems einiger Süßwassertricladen nebst anderen Beiträgen zur Anatomie von *Planaria alpina*. Zeitschr. f. wiss. Zool., 87, 1907.
12. Mrázek, A.: Über eine neue polypharyngeale Planarienart aus Montenegro (*Pl. montenegrina*). Sitzungsber. d. böhm. Ges. d. Wiss., Math.-nat. Kl., 1903.
13. Derselbe: Eine zweite polypharyngeale Planarienform aus Montenegro. Sitzungsber. d. böhm. Ges. d. Wiss., Prag 1906 ed. 1907.
14. Schultz, E.: Aus dem Gebiete der Regeneration. 2. Über Regeneration der Turbellarien. Zeitschr. f. wiss. Zool., 72, 1902.
15. Steinmann, P.: Eine polypharyngeale Planarie aus der Umgebung von Neapel. Zool. Anz., 32, 1907, S. 364.
16. Derselbe: Die polypharyngealen Planarienformen und ihre Bedeutung für die Descendenztheorie, Zoogeographie und Biologie. Internat. Revue Hydrobiol., Leipzig 1908.
17. Derselbe: Untersuchungen über das Verhalten des Verdauungssystems bei der Regeneration der Tricladen. Arch. f. Entw.-Mech., 25, 1908.
18. Derselbe: Zur Polypharyngie der Planarien. Zool. Anz., 35, 1910.
19. Ude, J.: Beiträge zur Anatomie und Histologie der Süßwassertricladen. Zeitschr. f. wiss. Zool., 89, 1908.



20. Wilhelmi, J.: Zur Regeneration und Polypharyngie der Tricladen. Zool. Anz., 32. Bd.
21. Derselbe: Fauna und Flora Golf Neapel. 32. Monographie: Tricladen 1909.
22. Derselbe: Nachtrag zur Mitteilung über die Polypharyngie der Tricladen. Zool. Anz., 35, 1910.

## Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXI.

- Fig. 1—14. Amitosen in jungen Epithelregeneraten. Zeiss Imm. 2 mm, Comp.-Ok. 6,8 oder 12.
- Fig. 1. Regenerat von 20 Stunden. Stück Epithel dicht an der Wunde mit mantelförmiger Amitose.
- Fig. 2. Bei a Amitose. Rechts liegen die Kerne dicht aneinander.
- Fig. 3. Wie Fig. 1.
- Fig. 4. Kern in Amitose; bei zwei verschiedenen Einstellungen der Mikrometerschraube gezeichnet. Man kann die Einschnürung mit der Mikrometerschraube verfolgen.
- Fig. 5. Wie 4.
- Fig. 6. Regenerat sieben Tage alt. Im regenerierten Epithel Amitose in drei verschiedenen Einstellungsebenen gezeichnet. b ist die mittlere Einstellung, a etwas tiefere, c etwas höhere Einstellung. Der Kern liegt also schräg zur Schnittebene.
- Fig. 7. Regenerat 43 Stunden. Zwei Amitosen in verschiedenen Einstellungsebenen gezeichnet: aa' und bb'.
- Fig. 8. Regenerat 20 Stunden. Zwei Amitosen im Epithel.
- Fig. 9. Amitose im Epithel dicht an der Wunde.
- Fig. 10. Regenerat zwei Tage und 19 Stunden. Amitotische Kerneinschnürung.
- Fig. 11. Wie 10.
- Fig. 12. Regenerat von 20 Stunden. Amitose im Epithel.
- Fig. 13. Kerne liegen dicht aneinander; sie haben sich wahrscheinlich amitotisch geteilt.
- Fig. 14. Wie 13.
- Fig. 15. Oberflächenstück eines Pharynx, der eine Stunde lang in 0,6% Kochsalzlösung gelegen hat. Man sieht die Zellgrenzen in der kernlosen Epithelplatte. Zeiss Imm. 2 mm, Comp.-Ok. 6.
- Fig. 16. Mit 0,25% Essigsäure isolierte Epithelzelle des Pharynx. Die Ränder der kernlosen Epithelplatte sind gezackt. Ausser dem kernhaltigen Fortsatz sieht man noch sechs Fortsätze, die allem Anschein nach Röhren sind, wie auch ihre Ausmündungen oben auf der Platte andeuten. Zeiss Imm. 2 mm, Ok. 4.
- Fig. 17. Vorderteil einer doppelköpfigen Planarie. Eine normale Planarie wurde so durchschnitten, dass der Pharynx an seiner Wurzel noch eben mit abgeschnitten wurde. Dann wurde von vorn in die Pharynxtasche hinein ein Schnitt geführt. Die Schnittflächen sind

im unteren Teil wieder verwachsen. Die zwei Pharynge waren zunächst je in einer besonderen Kammer entstanden. Die Gewebslamelle zwischen den zwei Kammern beginnt zu schwinden. Die Figur zeigt sie nur noch in der oberen Hälfte der nun gemeinsamen Kammer. Zeiss Obj. aa, Ok. 4.

- Fig. 18. Sagittalschnitt durch das Vorderende einer *Pl. polychroa*, die zwei Haupt- und zwei Nebenaugen besass. NO = Sehnerv des Hauptauges, das selbst nicht getroffen ist. NON = Sehnerv des Nebenauges NA. D = Darmäste. G = Gehirn.
- Fig. 19. „Heteromorpher Kopf“ einer *Pl. polychroa*. AK = alter Kopf der normalen Planarie, mit zwei Haupt- (HA) und zwei Nebenaugen (NA). Er wurde abgeschnitten und regenerierte einen „heteromorphen“ Kopf (HK) mit zwei Hauptaugen und einem Nebenauge (HNA). Zeiss Obj. 16 mm, Ok. 1.
- Fig. 20. Längsschnitt durch den Pharynx von *Pl. polychroa*. JE = Innenepithelplatte. RM = Radiärmuskeln, RiM = Ringmuskeln, K = Kerne des Innenepithels. Zeiss Imm.  $\frac{1}{18}$ , Ok. 1.
- Fig. 21. Ähnlich wie bei Fig. 17. Nur sind hier die Schnittflächen ganz verwachsen, ehe es zur Bildung eines Doppelkopfes kommen konnte. V = regeneriertes Vorderende. D = Darmgrenze: zwei Pharynge liegen in einer Kammer. Zeiss 16 mm, Ok. 1.
- Fig. 22. Junges Regenerat des Epithels von Pharynx (Ph) und Pharynxtasche (Pt). Bei a ist noch ein Kern im Epithel der Tasche. b, c und d sind Stadien, wo Kerne ins unterliegende Gewebe einsinken. Ebenso in Pt<sub>2</sub> und Pt<sub>3</sub>. Bei c sieht man, dass die Kerne mit dem untersinkenden Teil des Zelleibes mit der Epithelplatte nicht im Zusammenhang bleiben. Zeiss Imm. 2 mm, Comp.-Ok. 6 (Pt<sub>3</sub> mit Ok. 12).