Regenerationsversuche an der tripharyngealen *Planaria anophthalma*.

Von

Al. Mrázek,

Prag.

Mit 9 Figuren im Text.

Eingegangen am 24. September 1913.

Inhaltsübersicht.

	Seite
1. Einleitung	252
2. Charakteristik der <i>Planaria anophthalma</i> Mráz.	253
3. Transport und weitere Behandlung des Untersuchungsmaterials	254
4. Regenerationsvermögen der <i>Planaria anophthalma</i>	256
5. Regenerationsversuche an <i>Planaria anophthalma</i>	257
6. Regenerationsversuche an <i>Planaria alpina</i>	263
7. Zusammenfassung der Ergebnisse der ausgeführten Regenerationsversuche	263
8. Theoretisches über die Polypharyngie der Planarien	265
9. Literaturverzeichnis	276

1. Einleitung.

Lange Zeit hindurch blieb die nordamerikanische *Phagocata gracilis* die einzige Form, von welcher es bekannt wurde, daß sie normalerweise polypharyngeal sei. Erst vor einigen Jahren habe ich dann gezeigt, daß es auch in Europa polypharyngeale Planarien gibt, und zugleich auch auf die große Bedeutung solcher Formen für die Probleme der Artbildung usw. hingewiesen (MRÁZEK 1903, 1904, 1907).

Leider mußte ich mich bei meinen Studien außer den während des Sammelns an den lebenden Tieren gemachten Beobachtungen nur auf die Untersuchung des konservierten Materials beschränken. An eine analytisch-experimentelle Untersuchung, so wünschenswert sie auch gewesen wäre, konnte zunächst nicht gedacht werden, aus

dem einfachen Grunde, weil die polypharyngealen Planarien die entfernten Berge Montenegros bzw. des Balkans bewohnen. Da sie überdies noch stenotherme Kaltwasserformen sind, so schien auch ein längerer Transport der Tiere kaum durchführbar. Ein ähnlicher Versuch, den ich im Jahre 1902 gemacht habe, scheiterte auch vollkommen. Auch STEINMANN (1908), der doch seine *Planaria teratophila* in der Umgebung Neapels fand, hat bei dem doch relativ kurzen Transport und bei der weiteren Zucht der Tiere auf der Zoologischen Station zu Neapel mit großen Schwierigkeiten kämpfen müssen.

Trotzdem habe ich bei meinem letzten Besuch in Montenegro, Anfang April 1912, einen Versuch gemacht, die polypharyngealen Planarien zum Zweck experimenteller Studien lebend nach Prag zu bringen, und dieser Versuch glückte ausgezeichnet. Ich konnte eine genügende Zahl der nach Hause gebrachten Tiere über ein Vierteljahr lang am Leben erhalten, so daß eine Reihe von Versuchen angestellt werden konnte, deren Ergebnisse in der vorliegenden Arbeit niedergelegt sind.

In Montenegro leben zwei verschiedene polypharyngeale Planarien, *Planaria montenigrina* Mráz. und *Planaria anophthalma* Mráz. Nur die letztere bildete das Material meiner Untersuchungen. Diese Beschränkung auf die eine Form war freilich durch rein äußere Umstände bedingt, schadet aber keineswegs. Ja im Gegenteil, *Planaria anophthalma* eignet sich, wie es sich im Laufe der Untersuchung zeigte, eben deshalb, weil sie spezifisch tripharyngeal ist, das heißt einen zeitlich beschränkten Ablauf der Polypharyngie aufweist, vorzüglich zur Analyse gewisser Probleme.

2. Charakteristik der *Planaria anophthalma* Mráz.

Planaria anophthalma ist eine blinde, pigmentlose, tripharyngeale Form, höchstwahrscheinlich nur eine Rasse oder Derivat entweder direkt der *Planaria alpina* oder einer mit *Planaria alpina* nächstverwandten Stammform. Ich habe sie außerdem noch als eine Form subterraneen Ursprungs bezeichnet, d. h. ich nehme an, daß dieselbe einige ihrer Eigenschaften (Blindheit, Pigmentlosigkeit) parallel mit ihrer subterraneen Lebensweise erworben hat, und daß dieselbe ähnlich wie andere derartige Formen oberirdisch, und zwar im Quellwasser, sekundär vorkommt. Es ist wahrscheinlich oder möglich, daß dieselbe in dem betreffenden Karstgebiet eine weitere Verbreitung

haben wird, vorläufig ist sie aber nur von einem einzigen Fundort, aus der Quelle Voda Radujevina bei dem Dorfe Njeguši, bekannt. Hier habe ich die Form im Jahre 1906 entdeckt und hier fand ich dieselbe nach 6 Jahren unverändert wieder¹⁾. Bei dem »teratologischen« Charakter der *Planaria anophthalma* ist es gewiß nicht überflüssig, dies ausdrücklich zu betonen. *Planaria anophthalma* ist eine vollkommen stabile, tripharyngeale Form. Exemplare mit weniger (zwei) Pharyngen, wie ich sie früher gesehen habe, muß ich jetzt, nach meinen neueren Erfahrungen, besonders auch nach den Ergebnissen meiner Regenerationsversuche, als solche betrachten, die einen Pharynx verloren haben.

Biologisch dürften wohl die montenegrischen polypharyngealen Planarien mit *Planaria alpina* übereinstimmen, d. h. an ähnliche äußere Lebensbedingungen (kristallklares kaltes Wasser der Bergbäche usw.) gebunden sein.

3. Transport und weitere Behandlung des Untersuchungsmaterials.

Nur der modernen Errungenschaft der Thermosflasche ist es zu verdanken, daß es gelang, die Tiere trotz der so bedeutenden Entfernung lebend von Montenegro bis nach Prag zu bringen. Am 2. April 1912 wurden etwa 80 Stück Planarien verschiedenster Größe in eine Thermosflasche in etwa 250 ccm Wasser getan. Da ich mich noch unterwegs aufgehalten habe, kam ich in Prag erst am 9. April an. Nach der Ankunft in Prag wurde die Flasche geöffnet, aber nachdem ich mich vergewisserte, daß die Würmer wohl erhalten waren, ließ ich dieselben zunächst noch zwei weitere Tage in der Flasche²⁾. Dann wurde das Material in zwei flachen Glasdosen, deren Boden mit einer Schicht reinen Quarzsandes bedeckt war, in ungefähr 100 und 200 ccm Brunnenwasser verteilt. Die mit Glasdeckel bedeckten Dosen bildeten das Reservoir, dem die zur Untersuchung benötigten Individuen jeweils entnommen wurden. Hier wurden die Planarien

¹⁾ Wie in ähnlichen Verhältnissen üblich, wechselt die Häufigkeit bzw. die Individuenzahl beträchtlich. Ich fand diesmal die Tiere in der Quelle viel spärlicher vor und die meisten wurden im Abfluß gesammelt. Die Lokalität wurde kurz vor unserer Ankunft verschneit und das Sammeln der Würmer war ziemlich schwierig. Daß ich doch eine genügende Anzahl derselben erbeuten konnte, verdanke ich hauptsächlich der tatkräftigen Hilfe meiner Frau.

²⁾ Ich benutzte diese zwei Tage zu den Vorbereitungen für die geplanten Versuche und hauptsächlich auch zur Beschaffung eines Vergleichsobjektes in einer Anzahl von *Planaria alpina*.

mit in zwei bis drei Stücke zerschnittenen Gammari gefüttert, die Überreste der Nahrung wurden jedoch immer baldmöglichst mit einer Pipette wieder entfernt, um Fäulnis zu verhüten. Sonst aber wurde das Wasser nie gewechselt.

Die Versuchstiere bzw. die Teilstücke wurden in ganz kleinen Glasdosen (die kleinsten hatten nur 3,5 cm im Durchmesser) ebenfalls auf Sand und in ganz kleiner, niedriger Wassermenge ohne jeglichen Wasserwechsel gehalten. In derselben Weise wurde auch parallel *Planaria alpina* behandelt. Der Erfolg war ein derartiger, daß ein besserer nicht möglich ist. Die Sterblichkeit war gleich Null! Kein einziges der Teilstücke ist gestorben, und die aus den Regeneraten hervorgegangenen neuen Würmer blieben teilweise, sofern sie nicht konserviert wurden, bis Juli am Leben.

Meine Versuche wurden vielleicht begünstigt durch die kalte Witterung, die bei uns in der ersten Hälfte des April 1912 geherrscht hat. Anfangs betrug die Temperatur im Zimmer, in welchem die Versuchsobjekte sich befanden, 8—10° C. Aber später stieg die Temperatur und blieb eine Zeitlang 14° C., um vorübergehend bis auf 20° C. zu steigen. Eine primitive Abkühlungsvorrichtung, die vielleicht auch noch überflüssig war, bestand darin, daß die Glasdosen mit den Versuchstieren auf einer aus Asbestpappe hergestellten Unterlage sich befanden, die fortwährend feucht erhalten wurde.

Wenn ich mich etwas ausführlicher über die Methode der Behandlung der operierten Stücke ausgelassen habe, so geschah das aus dem Grunde, weil ich glaube, daß meine persönlichen (übrigens schon viel früher gewonnenen) Erfahrungen manchem Fachgenossen von gewissem Nutzen sein werden.

STEINMANN hat z. B. bei dem Halten der operierten Stücke der *Planaria teratophila* mit großen Schwierigkeiten kämpfen müssen, und dies auch dann, wenn die Tiere im Freien bei einer Temperatur von nur 10° C. gehalten wurden. Der Kontrast zwischen meinen Erfahrungen, bei welchen kein einziges Teilstück zugrunde ging (auch solche nicht, die überhaupt nicht regenerierten, wie z. B. die Schwanzstücke und die längs halbierten Tiere), und denjenigen STEINMANNs ist gewiß auffallend, da die *Planaria anophthalma* wohl kaum weniger »empfindlich« sein dürfte als *Planaria teratophila*. Es scheint mir, daß die Versuchsanordnung STEINMANNs technisch prinzipiell verfehlt war.

Bei allen Bewohnern des kalten und klaren fließenden Wassers ist nach meiner langjährigen Erfahrung am schwierigsten bzw. am

gefährlichsten der Transport. Hat man aber schon die Tiere einmal glücklich lebend im Laboratorium, so ist es gewöhnlich sehr leicht, dieselben dann weiter durchzubringen, besonders wenn man über einen einigermaßen kühleren Raum verfügt. Wird man außerdem noch durch die kühlere Temperatur der Saison unterstützt, wie z. B. im Frühjahr oder Herbst, so ist das Halten der Kaltwasserformen eine Spielerei!

Man darf aber selbstverständlich die Tiere nicht in einem »großen Aquarium« halten (STEINMANN, S. 558). Da hilft natürlich keine Kühltasche! Viele sogenannte Kaltwasserformen sind nicht stenotherm im eigentlichen Sinne des Wortes, sind empfindlich oft nur gegen jähen Temperaturwechsel und lassen sich bei langsamer Gewöhnung auch bei bedeutend höheren Temperaturen als diejenigen, unter welchen sie in der freien Natur gewöhnlich vorkommen, halten. Sie sind aber sauerstoffbedürftig, und die nötige Sauerstoffmenge kann man denselben in einem größeren Gefäß nicht so leicht verschaffen. Kühltasche, Durchlüftungsapparate, Wasserwechsel usw. sind immer unzureichend. Sie sind aber auch überflüssig und leicht zu entbehren.

Reines, steriles Wasser in möglichst niedriger Schicht, aber mit einer relativ großen Oberfläche ist die Lösung des Problems. In 2—3 cm² kann man die Regenerate vorzüglich halten, viele Wochen lang! Wasserwechsel hat unter solchen Umständen nur dann einen Sinn, wenn es sich darum handelt, die eventuelle Wirkung der im Wasser sich häufenden Produkte des Stoffwechsels zu eliminieren.

4. Regenerationsvermögen der *Planaria anophthalma*.

Da bekanntlich verschiedene Planarien bezüglich ihres Regenerationsvermögens spezifische Verschiedenheiten zeigen, so ist es wohl angebracht, zunächst über das Verhalten der *Planaria anophthalma* im allgemeinen zu berichten.

Das Regenerationsvermögen unseres Objekts ist kein unbegrenztes. Das Vorderende regeneriert leicht, aber postpharyngeal hört die Regenerationskraft beinahe gänzlich auf. Die hinteren Teilstücke hatten noch nach einem Monat nach der Operation die Wunde nicht geschlossen oder nur kaum zugeheilt. In einem einzigen Falle erhielt ich hier ein Regenerat überhaupt, und zwar eine Heteromorphose! (Vgl. Fig. 4.)

Im Vergleiche mit der *Planaria alpina*, die doch nächstverwandt

mit unserer Planarie (bzw. deren Stammform) ist, regeneriert *Planaria anophthalma* viel unvollkommenerer, soweit ich aus den gleichzeitig an beiden Formen durchgeführten Beobachtungen schließen kann.

Bei *Planaria alpina* regenerierten in meinen Versuchen auch sämtliche postpharyngeale Teilstücke und haben sich nach Ablauf etwa eines Monats in bereits normale Individuen egalisiert. Auch verlief die Regeneration an den präpharyngealen Teilstücken der *Planaria alpina* scheinbar schneller. Doch ist in dieser Beziehung ein definitiver, gesicherter Schluß nicht möglich, da mein Material der *Planaria anophthalma* doch nur ein beschränktes war und der Schluß leicht auch durch eine subjektive Impression beeinflußt sein könnte. Bei *Planaria alpina* hebt sich das farblose Regenerat scharf von dem pigmentierten alten Gewebe ab und ließ sich deshalb bereits bei dem ersten Auftreten leicht beobachten, während bei der farblosen *Planaria anophthalma* die allerersten Anfänge einer Regeneration schwer zu unterscheiden sind. Auch könnten die verschiedenen physiologischen Zustände beider Formen hier eine Rolle spielen. Die Individuen der *Planaria anophthalma* waren schon mehr als eine Woche ihrem natürlichen Fundort entrissen und mußten außerdem noch einen weiten Transport während dieser Zeit durchmachen.

Zur sicheren Entscheidung dieser Fragen würden wohl genauere Untersuchungen an den Fundstellen der polypharyngealen Planarien anzustellen sein. Könnte man aber wirklich von einem verminderten, ev. abgeänderten Regenerationsvermögen der polypharyngealen Planarien gegenüber ihrer monopharyngealen Ausgangsform sprechen, so wäre dadurch ein wichtiger Anhaltspunkt für die Beurteilung der Entstehung der Polypharyngie überhaupt gewonnen. (Vgl. darüber weiter unten im Kapitel: Theoretisches über die Polypharyngie.)

5. Regenerationsversuche an *Planaria anophthalma*.

Da die Zahl der Individuen, die mir zur Verfügung standen, doch nur eine relativ sehr beschränkte war, so mußte ich mich auch in meinen Regenerationsversuchen beschränken und habe deshalb vorzugsweise nur die Regeneration der Pharynge verfolgt. Meine Versuche lassen sich in zwei Hauptkategorien einteilen.

Bei der ersten Reihe handelte es sich um Verfolgung der Regeneration der Pharynge nach der vollkommenen Entfernung sämtlicher alten Pharynge, wo also die Pharyngealkammer vollständig in den Teilstücken fehlte.

In der präpharyngealen Region ging die Regeneration ziemlich gut vonstatten, einerlei wie der Schnitt geführt wurde. Die Schnittrichtungen sind an der untenstehenden Textfig. 1 zu ersehen. Wurde das Vorderende zuerst in der Linie *cd* durchgeschnitten, so wurde gewöhnlich nach einiger Zeit von solchen Teilstücken die Zone II samt dem Regenerat abgetrennt, fixiert und auf Schnittserien untersucht. Das übrig gebliebene Vorderende (Zone I) regenerierte dann von neuem, und derselbe Prozeß (Abtrennung der hinteren Partie mit

Fig. 1.

Habitusbild der *Planaria anophthalma*, welches zugleich zur Orientierung über die Schnittrichtungen bei den Regenerationsversuchen der ersten Reihe dient.

Fig. 2.

Regenerationsstummel am Hinterende eines kurzen Vorderstückes. 8 Tage nach der Operation.

dem Regenerat usw.) wurde bei einigen Stücken noch zum zweiten Male wiederholt. Auf diese Weise erhielt ich auch größeres Material zur Verfolgung der Regeneration der Pharynge.

Am 5. Tage war die Wunde schon glatt abgeheilt und ein deutliches Regenerationsgewebe sichtbar. Am 8., spätestens am 10. Tage wurde die Anlage des neuen Pharynx deutlich. Sobald aber die erste Pharyngealknospe etwas größer wurde, so ließ sich auch bereits die Anlage eines weiteren Pharynges (des ersten Nebenpharynges) erkennen. Dieser zweite Pharynx erreicht bald beinahe die Größe der ersten Pharynxknospe, während sich unterdessen schon die Anlage des dritten Pharynges zeigt. Nach 14 Tagen waren alle drei

Pharynge schon bei der Lupenbetrachtung sichtbar und damit war das eigentliche Ziel der Regeneration im Prinzip erreicht. Die weiteren Prozesse sind nur einfaches Wachstum bzw. Entfaltung der schon gebildeten Teile.

Das Charakteristische an dem ganzen Vorgang der Regeneration ist die rasche Aufeinanderfolge der neu sich anlegenden Pharynge. Bereits im ganz kleinen Regenerat, welches mit bloßem Auge als ein kleiner Stummel eben nur sichtbar ist, findet sich bereits die Anlage aller drei Pharynge (Textfig. 2).

Die Entstehung und gegenseitige Lage der neuen Pharynxknospen sind noch besser an der nächsten Textfigur 3 zu erkennen.

STEINMANN glaubte eine Zellwucherung bei der Regeneration der *Planaria teratophila* als die Andeutung einer Querteilungszone deuten zu können. Dadurch würde natürlich für meine Auslegung der Polypharyngie der Planarien aus den Erscheinungen der Fissiparität ein wichtiger und entscheidender Beweis erbracht werden. Ich habe an meinem Material eine solche Zellenanhäufung, welche in einem ähnlichen Sinne gedeutet werden könnte, nicht gefunden, aber ich bin der Ansicht, daß meine »Theorie« eines solchen morphogenetischen Anhaltspunktes eigentlich nicht bedarf.

Fig. 3.

Zwei Schnitte durch ein ähnliches Stadium wie dasjenige der Fig. 2. In *a* Hauptpharynx und der erste Nebenpharynx, in *b* Hauptpharynx und junge Knospe des zweiten Nebenpharynx.

Fig. 4.

Heteromorphose an einem kleinen Schwanzstück.

Fig. 5.

Regeneration eines Nebenpharynx.

Einen krassen Gegensatz zu der großen Regenerationsfähigkeit der präpharyngealen Stücke bildet das Verhalten der postpharyngealen Zone (Zone IV der Textfig. 1). Solche Stücke wiesen nach vier

Wochen gewöhnlich nicht die geringsten Spuren einer Regeneration auf, die Schnittfläche war kaum vernarbt und die Anlagen der Geschlechtsorgane, die bei einzelnen Individuen zur Zeit der Operation vorhanden waren, wurden offenbar resorbiert.

In einem einzigen Falle erhielt ich an einem postpharyngealen Teilstück eine Regeneration, und dieser Fall ist sehr interessant, weil es eine Heteromorphose ist (Textfigur 4). An der Schnittfläche bildete sich ein Zapfen, der aus dichtem Regenerationsgewebe zusammengesetzt war. Daß es sich um eine Heteromorphose handelt, beweist die offenbar umgekehrte Orientierung der drei Pharynge. Es ist sicher sehr charakteristisch,

daß auch hier wieder die drei Pharynge gebildet wurden.

Bei der zweiten Kategorie der Versuche wurde der Schnitt, oder bei Querstücken einer der beiden Schnitte, durch die Pharyngealkammer geführt, so daß die Pharynge in wechselnder Kombination nur teilweise entfernt wurden.

Der Endeffekt der Regeneration war immer derselbe: Es wurde der status quo wieder hergestellt, die normale Tripharyngie. So viel von dem Pharynxmaterial abgeschnitten wurde, regenerierte wieder. Die beigefügten Abbildungen veranschaulichen den Vorgang besser als eine lange Beschreibung (Fig. 5 bis 7). Die Bilder sind gezeichnet nach Präparaten, die zu einer Zeit konserviert worden sind, wo die eigentlichen Regenerationsvorgänge schon im Prinzip vollkommen fertig waren (3 Wochen bis 1 Monat nach der Operation), aber man sieht deutlich an der relativen Größe (an den Originalpräparaten natürlich auch an der histologischen Struktur) diejenigen Teile bzw. Pharynge, welche regeneriert haben. Wie bemerkt, erscheinen bei der Regeneration die Pharynge

Fig. 6.

Regenerierter noch kleiner Hauptpharynx.

Fig. 7.

Hauptpharynx und der erste Nebenpharynx haben regeneriert.

sehr bald; um aber sicher zu sein, daß nicht etwa durch die Ope-

Fig. 8.

Regeneration eines überzähligen Pharynx.

a Teil eines Schnittes, welcher durch die drei normalen Pharynge führt. *b* Anderer Schnitt derselben Serie, Hauptpharynx und regenerierten überzähligen Pharynx zeigend.

ration eine Neigung zur progressiven Polypharyngie entstanden ist, wurden einige Regenerate volle 3 Monate lang beobachtet, die inzwischen das Aussehen normaler Tiere angenommen haben. Aber auch diese Stücke blieben tripharyngeal. Weitere Pharynge wurden an ihnen nicht gebildet.

Bei allen meinen Regenerationsversuchen kam es nur in einem einzigen Falle zu einer Mehrfachbildung, zur Hervorbildung eines vierten Pharynx. Dieser Fall, den ich hier zuletzt erwähne (vgl. Fig. 8 *a*, *b*), ist aber meiner Ansicht nach von keiner besonderen Bedeutung. Es kommen ja bei der Regeneration vielfach Mehrfachbildungen vor, auch bei den normal monopharyngealen Planarien. Bei einer »teratologischen« Form, wie es die polypharyngealen Planarien sind, konnte man auf ein zahlreicheres Auftreten solcher Hyperplasien gefaßt sein, konnte hier vielleicht mit der »meristischen Variation« rechnen, aber trotzdem

blieb es bei der einzigen Ausnahme. Es kann vielleicht noch zur

Charakteristik dieser hypertypischen Regeneration angeführt werden, daß, wie auch bereits ein Vergleich der beiden Schnitte der Fig. 8 deutlich zeigt, die Anordnung der Pharynge in diesem Falle eine Abweichung von dem sonst eingehaltenen Alternieren zeigte. Der überzählige vierte Pharynx befand sich auf derselben Seite wie der dritte und dicht hinter ihm.

6. Regenerationsversuche an *Planaria alpina*.

Wie erwähnt wurde, habe ich gleichzeitig außer an *Planaria anophthalma* auch an *Planaria alpina* Versuche über die Regeneration angestellt. Diese Versuche, die zum Teil hauptsächlich zu Vergleichszwecken ausgeführt wurden, unterlasse ich hier genauer zu schildern; nur auf einen andern Teil derselben, da er von gewisser Bedeutung für einige Fragen ist, will ich die Aufmerksamkeit lenken.

Die polypharyngealen Planarien Südeuropas sind Derivate der *Planaria alpina*. Man könnte da annehmen, daß *Planaria alpina* zu teratologischen Bildungen prädisponiert ist, insbesondere als ich selbst früher gelegentliche polypharyngeale Teratome bei dieser Form fand. Um speziell die WILHELMISCHE Hypothese, daß nach Verletzung der Pharynxbasis oder der Pharyngealtasche Teratome vorkommen könnten, zu prüfen, habe ich über 50 Stück *Planaria alpina* in den verschiedensten Richtungen durch die Pharyngealtasche hindurch zerschnitten. Alle die so gewonnenen über 100 Teilstücke regenerierten sehr rasch und ganz normal. In keinem einzigen Falle erhielt ich eine Hyperregeneration der Pharynge, und auch in den Fällen, wo der alte Pharynx selbst durchgeschnitten wurde, ergänzte sich derselbe zu einem normalen Gebilde.

7. Zusammenfassung der Ergebnisse der ausgeführten Regenerationsversuche.

Aus meinen Regenerationsversuchen ergeben sich einige interessante Schlußfolgerungen.

MORGAN und SCHIEDT (1904) haben sich bei ihren Versuchen an der ebenfalls polypharyngealen *Phagocata gracilis* die theoretische Möglichkeit vorgestellt, bei der Regeneration eventuell monopharyngeale Individuen experimentell zu erzielen.

Planaria anophthalma ist von einer pigmentierten, mit Augen versehenen, monopharyngealen Stammform abzuleiten. Aber ebenso

wie die neuen Partien, das Regenerationsgewebe, obwohl die Stücke am Lichte gehalten wurden, keine Pigmentzellenbildung zeigen, ebenso wie die Regenerate augenlos bleiben, ebenso manifestiert sich *Planaria anophthalma* bei der Regeneration von vornherein als spezifisch tripharyngeal. Nach meinen Beobachtungen ist die Tripharyngie ein stabiler, spezifischer Charakter geworden, welcher mit der gesamten übrigen Organisation so innig zusammenhängt, wie irgendein anderer Körpercharakter.

Alle die Regenerationserscheinungen führten immer wieder zur Herstellung der Tripharyngie in der spezifischen Anordnung, einerlei wieviel von dem Pharynxmaterial entfernt wurde.

Die Spezifität der Tripharyngie zeigt sich auch besonders dadurch, daß zwar die Pharynge bei der Regeneration serial nacheinander entstehen, aber in einer so raschen Folge und so früh, daß bereits in ganz kleinen Regenerationskegeln die Anlagen der drei Pharynge ungefähr in ihren definitiven Lagerungsverhältnissen erscheinen.

Und dieser spezifische Determinismus, welcher sich bei der Regeneration der *Planaria anophthalma* zeigt, kann auch zur Beleuchtung einer Frage dienen, welche die entwicklungsmechanische Forschung so viel beschäftigt hat, ich meine die Frage nach den Faktoren, welche die Lage des neuen Pharynx bestimmen. Die Bildung sekundärer Pharynge läßt sich nicht gut in Einklang bringen mit den verschiedenen aufgestellten entwicklungsmechanistischen Theorien. Das hat auch bereits STEINMANN (1908, S. 551) gefühlt. Es ist müßig darüber zu streiten, ob die Bildung des Pharynx von der Anwesenheit der Darmschenkel usw. abhängig ist, wo der intestinale Druck am kleinsten usw. ist. Tatsache ist, daß der Darmtractus der Plathelminthen viele Modifikationen, was die topographischen Verhältnisse seiner einzelnen Komponenten wie Pharynx, Darmschenkel usw. anbelangt, aufweist. Innerhalb der Turbellarien kann z. B. auf die Reihe: *Planaria* — *Bothrioplana* — *Opisthomum* — *Mesostomum* — *Vortex* hingewiesen werden. Wie sich diese einzelnen Bildungen im Laufe der phylogenetischen Entwicklung aus einem gemeinsamen Schema herausgebildet haben, das ist eine Frage für sich. Bei dem regenerativen Geschehen kann man aber nicht die verschiedenen Körperkomponenten einzeln behandeln und von Abhängigkeit des Darmes vom Pharynx oder umgekehrt usw. sprechen. Die Regeneration geschieht doch zuletzt immer nur in den streng erblichen, spezifischen Schranken. Ein Stück von *Planaria* regeneriert eben wieder eine

Planaria und nicht etwa *Polycelis* usw. Und ebenso muß auch eine polypharyngeale Planarie nach ihren spezifischen Eigentümlichkeiten regenerieren!

8. Theoretisches über die Polypharyngie der Planarien.

Ich habe seinerzeit den Versuch gemacht, die Erscheinung der Polypharyngie der Planarien dem kausalen Verständnis dadurch näher zu bringen, daß ich mir dieselbe als mit den Erscheinungen der Fissiparität zusammenhängend vorstellte. Polypharyngie wäre aus der Fissiparität durch vorzeitige Regeneration bei ausgebliebener Querteilung entstanden.

Meine Theorie bzw. mein Auslegungsversuch wurde von STEINMANN angenommen, weiter ausgebaut und nach der Ansicht des Autors auch durch experimentell gewonnene Tatsachen gestützt. Es entstand jedoch »meiner Theorie« auch ein eifriger Gegner in der Person WILHELMI (1909) und ich muß mich hier zunächst mit seinen Ansichten und Kritiken befassen.

Diese Aufgabe ist mir dadurch wesentlich leichter geworden, als ich doch bereits durch meine zweite Arbeit hinlänglich bewiesen habe, daß ich an der Theorie nicht hartnäckig festhalte, also vollkommen objektiv bin. Ich würde sicherlich die »bedenklichen Einwände« (WILHELMI 1909a, S. 65) wohl zu schätzen wissen, falls dieselben wirklich so bedenklich wären, wie es der Autor glaubt. Es tut mir aber leid, erklären zu müssen, daß ich alle von WILHELMI gegen meine Auffassung gemachten Einwände für verfehlt und nicht stichhaltig halte. Etwas Bedenkliches ist jedenfalls dabei, das gebe ich gern zu, doch in einem ganz andern Sinne als WILHELMI es meinte. Seine Einwände sind in methodologischer Hinsicht wirklich bedenklich!

Zunächst ist es nicht zu verstehen, wie die bei *Planaria fissipara* obwaltenden Verhältnisse gegen meine Theorie ins Feld geführt werden können und wie auch noch hervorgehoben werden konnte (l. c. S. 70), »daß eine Unterdrückung der Fissiparität, die zur Bildung eines postpharyngealen, sekundären Pharynx führen müßte, nie beobachtet worden ist. Daß zwischen den normal polypharyngealen Planarien und der *Planaria fissipara* Unterschiede sind, das habe ich natürlich gewußt und nicht in Abrede gestellt. Aber es ist fraglich, ob diese Unterschiede so groß, so prinzipieller Natur sind, daß sie eine Verknüpfung unmöglich machen. Meine Theorie diene ja dazu,

eine Reihe von Tatsachen, darunter eben auch die Fissiparität der *Planaria fissipara* mit allen ihren Teilerscheinungen, logisch zu verknüpfen. Die abgeänderten bzw. in Wegfall gekommenen Korrelationen der Wachstumsvorgänge bei der Fissiparität bilden die entwicklungsmechanische Basis für meine Deutung, nach welcher es nur zu einer Vermehrung der Organe (hier speziell des Pharynx) gekommen ist, während das Ganze sich trotzdem als ein einziges Individuum manifestiert. Wäre die Lagerung der »überzähligen« Pharynge etwa diejenige der Textfig. 9, so wären wohl keine Zweifel möglich, eine »Theorie« wäre vollkommen überflüssig. Läßt sich nun die tatsäch-

Fig. 9.

lich vorkommende Anordnung der Pharynge der polypharyngealen Planarien mit der Fissiparität in Einklang bringen? Nach WILHELMI entschieden nicht. »Diese müßte zweifellos eine segmentale Anordnung der Pharynge zeitigen«, »denn der neue Pharynx muß nicht neben, sondern vor oder hinter dem alten Pharynx zu liegen kommen«. Abgesehen von der unrichtigen Auffassung der Verhältnisse der Polypharyngie seitens WILHELMIS, zu der ich noch zurückkehren werde, behaupte ich, daß ein Bild wie das Schema der Fig. 9 wohl nur möglich ist unter Voraussetzung einer wirklich stattfindenden Querteilung, als ein durch vorzeitige Regeneration ausgezeichnetes Vorbereitungsstadium. Es ist eine unausbleibliche Folge der Gesamtorganisation des Darmapparates der Tricladen, der mechanisch sicher begrenzten Körpergröße bzw. Länge usw., daß in einem solchen Falle es früher oder später zum Zerfall der Kette, zur Querteilung kommen

müßte. Wir hätten ja hier genau dasselbe wie bei *Planaria fissipara*! Soll die Querteilung wirklich ausbleiben, soll das äußerliche Bild eines einzigen Individuums entstehen, so muß es unbedingt zu einer Koordination der Pharynge usw. kommen. Kurz und gut, die definitive Gestalt jetziger polypharyngealer Planarien, das Zusammenfließen der ursprünglich selbständigen Pharynxhöhlen, die Anordnung der Pharynge usw., sind als einfache Folgen der Wachstumsprozesse und der topographischen Verhältnisse leicht aufzufassen.

Es ist übrigens interessant zu bemerken, daß WILHELMI, welcher behauptet, daß ein Unterbleiben der Querteilung nie beobachtet worden ist, und daß dies zur serialen Anordnung der Pharynge führen müßte, selber einen Fall beobachtet hat, welcher auf diese von ihm bean-

standete Weise gedeutet werden kann. Und zufällig ist es gerade die *Planaria morgani*, welche ja der polypharyngealen *Phagocata* Ursprung gab!

Aber die abfällige Kritik WILHELMIS hat noch andere Seiten, die einer näheren Erörterung bedürfen. Auf einige Punkte hat bereits STEINMANN (1909) hingewiesen und ich kann größtenteils den Ausführungen dieses Forschers nur beipflichten.

WILHELMIS hat sich eine unrichtige Vorstellung von der Organisation der polypharyngealen Planarien gemacht. Er sagt wörtlich: »Bei gelegentlicher und konstanter Polypharyngie sind, wie schon erwähnt, nur eine Pharynxhöhle und ein Porus (Mund) vorhanden. Es handelt sich also um Verdoppelungsvorgänge, die sich lediglich in der Pharynxhöhle selbst abspielen. Bei der embryonalen und regenerativen Pharynxbildung eines Teilstückes beginnt aber die Pharynxbildung stets mit der Bildung eines Spaltes, der Pharynxhöhle, in die der Pharynx dann hineinwächst. Obwohl MRÁZEKS Theorie aber auf den Erscheinungen der Querteilung (Fissiparität) beruht, sind bei der gelegentlichen oder konstanten Polypharyngie parallele Vorgänge der Pharynxbildung nicht vorhanden.«

Hat WILHELMIS überhaupt die Arbeiten über die polypharyngealen Planarien genau gelesen? Es wurde doch, was WILHELMIS ignoriert, als Tatsachen festgestellt, daß:

1) die Pharynge der polypharyngealen Planarien im Prinzip serial angeordnet sind, und überdies noch, was viel wichtiger erscheint,

2) während der Individualentwicklung serial nacheinander entstehen;

3) und zwar in vollkommener Unabhängigkeit vom alten Pharynx, von der alten Pharynxhöhle, genau so, wie es die Kritik WILHELMIS postuliert. Erst sekundär kommt es dann zum Durchbruch und zur Verschmelzung der einzelnen, ursprünglich getrennten Pharynxhöhlen.

Diese Tatsachen wurden auch durch meine neuen Untersuchungen, die im früheren Abschnitt dieser Arbeit geschildert worden sind, von neuem bestätigt. Es kann resumiert werden, daß die Ergebnisse der entwicklungsmechanischen Forschung nicht im mindesten gegen »meine Theorie« sprechen, im Gegenteil, sich mit derselben ganz gut vertragen ¹⁾).

¹⁾ In einer andern Arbeit hat WILHELMIS (1909b) freilich seine Kritik etwas modifiziert. »Man könnte vielleicht den Einwand erheben, daß die Pharynge

Ich begreife es trotzdem sehr gut, daß man mit meiner »Theorie« nicht zufriedengestellt sein muß und daß man dieselbe ablehnen und zu einer andern Erklärungsweise der Polypharyngie Zuflucht nehmen kann. Tatsächlich hat WILHELMI auch den Versuch gemacht, die Entstehung der Polypharyngie auf eine ganz andere Weise abzuleiten. Aber es muß hervorgehoben werden, daß es nicht richtig ist, wenn die Sachlage so geschildert wird, als ob WILHELMI zu der alten HALLEZschen Ableitung der normalen Polypharyngie aus der gelegentlichen teratogenen zurückkehren würde. Ebenso ist es nicht richtig, wenn die Verhältnisse so geschildert werden, als ob die Ansichten von HALLEZ und mir sich gegenseitig vollkommen ausschließen würden. Daß polypharyngeale Planarien »teratologische« Formen sind, ist doch evident. Ich fühlte eine Lücke in den Ausführungen HALLEZ' und wollte durch meinen ersten Auslegungsversuch auf die mutmaßlichen inneren Ursachen des Zustandekommens der teratologischen Planarienformen hinweisen. Auch WILHELMI folgt nicht einfach HALLEZ, sondern hat sich seine eigene Idee über den Ursprung der Polypharyngie gebildet (1909a, S. 72—73):

»Für die Entstehung der gelegentlichen teratogenen Polypharyngie haben wir keinen andern Anhaltspunkt, als die Annahme von Verletzungen des Epithels der Pharynxhöhle oder benachbarter Parenchymzellen. Durch Wucherung der betreffenden Parenchymzellen — die, wie anerkannt ist, auf den Reiz einer Verletzung hin erfolgt — könnte sich eine parenchymatische Ausstülpung in der Pharynxhöhle bilden, die in Abhängigkeit von der Lagebeziehung sich zu einem sekundären Pharynx ausbilden kann. Für die Annahme

konstant pharyngealer Arten bei der Regeneration in selbständigen Pharynxhöhlen entstehen und daß letztere erst sekundär miteinander verschmelzen, ferner daß die Pharynge wahrscheinlich auch bei der Ontogenese in gleicher Weise entstehen. Mir scheint dieser Umstand nicht gegen meine Auffassung zu sprechen. Wenn die konstante Polypharyngie aus der teratogenen Oligopharyngie dadurch hervorgegangen ist, daß die Anlage für mehrere Pharynge erblich wurde, so kann die Entstehung der Pharynge konstant polypharyngealer Arten ontogenetisch und regenerativ doch nur nach dem normalen Modus der Ontogenese des Pharynges monopharyngealer Arten erfolgen.« Die krasse Inkonssequenz WILHELMIS ist wohl dem Leser, welcher den früher zitierten Passus (1909a, S. 72) vergleicht, sofort klar. Zuerst wird (1909a) gegen meine Theorie als schwerwiegendster, eigentlich einziger Grund angeführt, daß dieselbe mit den Tatsachen der embryonalen und regenerativen Pharynxbildung nicht harmoniert, später muß (1909b) implizite zugestanden werden, daß die ganze Argumentation eigentlich falsch war, aber das scheint dem Autor nicht gegen seine Auffassung zu sprechen!

von Verletzungen der Wandung der Pharynxhöhle bieten die so häufigen inneren Verletzungen (speziell des Darmes) eine Berechtigung. Daß speziell der Insertionspunkt des Pharynx gefährdet ist, liegt in der Funktion (Saugtätigkeit bei Ausstülpung) des Pharynx, bei der die Insertionsstelle am gefährdetsten ist. Dies zeigt auch die häufige Beobachtung, daß es einem fressenden Tiere oft nur schwer gelingt, den Pharynx von dem Nahrungsgegenstand wieder los zu bekommen; unter Umständen opfert das Tier den Pharynx, indem dieser an der Insertionsstelle abreißt — eine Beobachtung, die ich öfters gemacht habe. Daß nun eine Doppelbildung eines Pharynx in diesem Falle oder auch bei Regeneration nach künstlicher Querteilung in der Gegend der Pharynxinsertion (STEINMANN) erfolgen kann, liegt auf der Hand. Daß ferner durch die Häufigkeit dieser Erscheinung eine Anlage zur Ausbildung mehrerer Pharynge entstanden ist und diese durch hereditäre Steigerung zur Bildung konstant-pharyngealer Formen geführt hat, scheint mir kein zu kühner Schluß. Jedenfalls dürfte sich gegen diese Deutung weniger einwenden lassen, als gegen die Inanspruchnahme der Fissiparität.«

Ich habe hier die Ausführungen WILHELMIS wörtlich angeführt, um zu zeigen, wie derselbe Kritiker, welcher meinen einfachen Erklärungsversuch ablehnt (über die Stichhaltigkeit der Begründung dieser Ablehnung vergleiche oben), an Stelle dessen ein ganzes kompliziertes Hypothesengebäude aufstellt, welches auf falschen morphologischen Prämissen basiert und dessen physiologische Seite fast ausschließlich aus willkürlichen, durch nichts bewiesenen oder belegten Annahmen besteht, teilweise sogar den Ergebnissen der entwicklungsmechanischen Forschung direkt widerläuft.

Die »Verletzungshypothese« setzt sich mit kühner Naivität über allerhand wirklich bedenkliche Schwierigkeiten hinweg. Sie bedeutet einen Rückschritt gegenüber HALLEZ, welcher sich unsern modernen Auffassungen über die Entstehung neuer Formen ziemlich nähert. Mit solchen Redensarten wie Häufigkeit der Verletzungen und hereditäre Steigerung, die überdies noch bloße Annahmen sind, läßt sich der streng spezifische, erbliche Charakter der Polypharyngie nicht kausal erklären. Daß bei regenerativem Geschehen relativ zahlreiche Hyperplasien entstehen, ist bekannt und insbesondere auch für Planarien nachgewiesen. Aber ebenso wurde auch ermittelt, daß auch diese Abnormitäten ihren inneren gesetzlichen Ursachen bzw. Bedingungen folgen und daß keineswegs durch einen jeden beliebigen Eingriff sich eine jede beliebige teratologische Form erzielen läßt.

Daß eine parenchymatöse Ausstülpung lediglich in Abhängigkeit von der Lagebeziehung sich zu einem sekundären Pharynx ausbilden sollte, ist eben eine entwicklungsmechanische Absurdität.

Aber wir können schon, wenn auch nur zum Zweck des Beweises, WILHELMI zugestehen, daß überzählige Pharynge auf die von ihm supponierte Weise nach Verletzungen der Pharynxhöhle, ev. der Pharynxinsertion entstanden sind. Prüfen wir aber zunächst, wie sich unter diesen Umständen die topographischen Verhältnisse der Lagerung der überzähligen Pharynge in Einklang mit der Theorie bringen lassen. Eigentümlicherweise läßt sich die ganze frühere Argumentation anwenden, und zwar in noch stärkerem Maße auch gegen die Theorie WILHELMIS. Dieser Autor sagt zwar optimistisch: »Jedenfalls scheint mir diese Ableitung der konstanten Polypharyngie aus der gelegentlichen teratogenen Oligopharyngie näherliegend und verständlicher zu sein, da sie die Koordinierung der Pharynge und ihre Zusammenlegung in einer Pharynxhöhle erklärt« (l. c. 1909b, S. 677), doch ich kann diese seine Ansicht unmöglich teilen.

Ausgangspunkt für WILHELMI bilden die gelegentlichen teratogenen Fälle der Di- oder Tripharyngie. Bei allen solchen bisher bekannten Fällen, auch den von ihm selbst (1909a, Taf. 10 Fig. 38 bis 40) von *Proc. lobata* und *Cerc. hastata* abgebildeten, handelt es sich nur um nebeneinander liegende Pharynge, oder gar nur um einen einzigen, terminal mehr oder weniger gespaltenen Pharynx. Das ist aber ein gewaltiger Unterschied von dem Verhalten der normalen Polypharyngie, ganz abgesehen davon, daß wir ganz unaufgeklärt sind über die Details der Ontogenese der erwähnten gelegentlichen Di- und Tripharyngie (ob in einer ursprünglich gemeinsamen Pharynxhöhle oder getrennten usw. gebildet). Bei der normalen Polypharyngie zeigt die Anordnung der Pharynge zwar ein gewisses Alternieren, das hier und da eine bilaterale Symmetrie vortäuschen kann, in andern Fällen nicht immer durchgeführt sein muß (vgl. z. B. auch in KORSCHULT und HEIDER, 1910, S. 585 kopierte Fig. 423), im Grunde jedoch streng serial ist. Außerdem entstehen die Pharynge auch serial nacheinander. Um diesen Schwierigkeiten zu begegnen, müßte die Auslegung noch zu weiteren Hilfhypothesen Zuflucht nehmen, teilweise sogar zu denselben wie »meine Theorie«! Dann sehe ich aber nicht den Nutzen eines solchen Surrogats!

Der WILHELMISCHE Auslegungsversuch der Polypharyngie ist schon nach dem hier Angeführten wenig geeignet, eine befriedigende Erklärung zu liefern. Das Unhaltbare und Nichtkritische desselben

läßt sich jedoch noch auf eine andere Weise beweisen. Diese schwache Seite seiner Theorie hat auch WILHELMi bereits gefühlt und einen Versuch gemacht, die eventuellen Kritiken zu entwaffnen, ein Versuch, der leider wieder scheiterte.

Würde der Tricladenpharynx wirklich so leicht abreißen und würde die darauf folgende Regeneration so regelmäßig zu Mehrfachbildungen führen, würden diese Mißbildungen so leicht erblich usw., so wäre es wohl wahrscheinlich, daß bei allen Tricladenarten polypharyngeale Rassen anzutreffen sein müßten. Dieser Einwendung begegnet WILHELMi folgendermaßen:

»Der etwaigen Frage, warum nicht alle Tricladenarten konstant-polypharyngeale Abarten gebildet haben¹⁾, läßt sich einerseits entgegen, daß mit Rücksicht auf die in letzter Zeit schnell nacheinander erfolgten Auffindungen von polypharyngealen Abarten von *Planaria alpina* auch noch solche Abarten anderer Formen gefunden werden können, und anderseits, daß vielleicht zur Zeit der Abzweigung der polypharyngealen Formen (*Planaria montenigrina*, *teratophila*, *Phagocata gracilis*) die Artenzahl noch keine große war, und wir in der gelegentlichen teratogenen Polypharyngie (*Planaria polydroa*, *Polycelis nigra*, *Dendrocoelum lacteum*) und der schon konstanten Oligopharyngie (*Planaria anophthalma*) einen Beginn der Abartbildung zu sehen haben.«

Wie man sieht, führt die »Verletzungshypothese« in ihren Konsequenzen zur Häufung immer weiterer Hilfshypothesen, die meistens einen höchst bedenklichen, problematischen Charakter haben.

Es mag auch zugegeben werden, daß mit der Zeit vielleicht noch weitere polypharyngeale Abarten zur Kenntnis der Zoologen gelangen werden, aber es ist doch besser, statt mit der unsicheren Zukunft zu rechnen, sich umzusehen, ob eine Analyse der schon jetzt bekannten Tatsachen uns nicht etwa einen Anhaltspunkt liefert.

Ist es nicht auffallend, daß bei den europäischen Funden, die aus ganz voneinander entfernten und isolierten Gegenden stammen, es sich immer wieder nur um den Formenkreis der *Planaria alpina* handelt²⁾? Diese Form wurde im letzten Dezennium zum Gegenstand intensiver faunistischer Forschungen, da an sie gewisse interessante bzw. moderne zoogeographische Theorien geknüpft wurden, und des-

¹⁾ Ich möchte lieber sogar fragen, wie es kommt, daß es überhaupt noch monopharyngeale Formen gibt!

²⁾ Den nordamerikanischen Fall *Planaria Morgani* — *Phagocata*, da es sich hier nur um eine Form handelt, lasse ich vorläufig außer acht.

halb kommt den faunistischen Funden der polypharyngealen Abarten der *Planaria alpina* eine erhöhte und gesichertere Bedeutung zu. Die polypharyngealen Verwandten der *Planaria alpina* müßten, falls die »Verletzungshypothese« der Wirklichkeit entsprechen würde, entweder überall auf dem Verbreitungsbezirk der normalen *Planaria alpina* zu finden sein, oder aber als junge, erst neulich entstandene Formen eine ganz beschränkte Verbreitung haben. WILHELMI nimmt das letztere an¹⁾. »HALLEZ' Vermutung, daß für eine polypharyngeale, also noch junge Art kaum eine größere geographische Verbreitung anzunehmen sei, scheint sich nach den bisherigen Feststellungen zu bestätigen, indem für alle polypharyngealen Tricladenarten nur beschränkte Verbreitungsgebiete bekannt geworden sind« (1909a, S. 69). Dies entspricht nicht dem tatsächlichen Bestand! Die polypharyngealen Planarien Europas nehmen ein ausgedehntes Gebiet ein, auf dem sie die normale *Planaria alpina* stellenweise vollständig ersetzen. (Bezüglich der nordamerikanischen *Phagocata gracilis* sind nach den eigenen Beobachtungen WILHELMIS die Verhältnisse ähnlich. *Phagocata* ist in einzelnen Gegenden sehr gemein, viel häufiger als ihre Stammform *Planaria Morgani*.) Dieses Gebiet der polypharyngealen europäischen Planarien ist zoogeographisch höchst bedeutsam gelegen. Es begrenzt, soweit bekannt, die südliche Grenze des Verbreitungsbezirkes der *Planaria alpina*. Da, wo die normale *Planaria alpina* sich nicht mehr halten konnte oder nicht weiter vordringen konnte, da treten die polypharyngealen Formen auf. Man könnte sie mit gutem Recht als vikariierende geographische Formen bezeichnen. Welche Stellung kann die »Verletzungshypothese« gegenüber dieser interessanten zoogeographischen Tatsache einnehmen? »Meine Theorie« läßt sich mit dieser Tatsache vorzüglich in Einklang bringen, ja gibt eine plausible Erklärung dafür.

Viele Planarien sind fissipar. Wie schwer es ist, die Beziehungen der Regeneration zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung überhaupt zu ermitteln, so ist es auch insbesondere schwer bei den Planarien. Daraus ergeben sich auch die vielen Kontroversen über das Thema der ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch Querteilung bei Planarien. Diese Erscheinungen stehen offenbar in gewissen Beziehungen zu den äußeren Lebensbedingungen, und sicher ist auch, daß oft die Teilungserscheinungen ins Pathologische ausarten, zu wahren »Teilungsepi-

¹⁾ Nur nebenbei sei bemerkt, daß im Gegensatz dazu WILHELMI auf S. 73 von der eventuell möglichen Abzweigung der polypharyngealen Formen zu einer Zeit, wo die Artenzahl noch keine große war, spricht!

demien« werden, wahrscheinlich als Folge äußerer Reize der Umgebung. Nun ist es leicht vorstellbar, daß *Planaria alpina* an ihrer südlichen Grenze dadurch sich den abgeänderten Verhältnissen anpassen und sich erhalten konnte, daß sie den Gefahren solcher exzessiven Teilungen durch eine Abänderung des Teilungsvermögens bzw. der dabei beteiligten inneren Wachstumsprozesse, d. h. eben durch das Erwerben der Polypharyngie, entging. In dieser Beziehung wäre es wünschenswert zu erfahren, ob sich die südeuropäischen Planarien auf ihren Fundorten ungeschlechtlich, durch Querteilung, normal fortpflanzen können und ob bei ihnen überhaupt noch eine postpharyngeal auftretende Teilungsebene möglich ist. In Anbetracht der Schwierigkeiten einer exakten Erforschung des normalen Lebenszyklus selbst unserer einheimischen Planarienarten ist wohl eine Antwort auf die erwähnte Frage kaum so bald zu erwarten. Aber erwähnt mag werden, daß STEINMANN (1908) bei seiner *Planaria teratophila* präpharyngeale Querteilungen beobachtet hat.

Wie ich gezeigt zu haben glaube, bekämpft WILHELMI mit wenig Glück meinen ursprünglichen Auslegungsversuch der Polypharyngie, um ihn durch seine unmögliche »Verletzungshypothese« zu ersetzen. Aber ich habe zum Teil schon in meiner früheren Arbeit, hauptsächlich jedoch in der Arbeit d. d. 1907, einige Tatsachen und Ansichten angeführt, die eine Beachtung seitens WILHELMI verdienten, insbesondere weil ich ja seiner Meinung nach meine frühere Ansicht selbst aufgegeben habe.

Wenn WILHELMI (1909a, S. 72) sagt: »Die Schwierigkeiten seiner Theorie, die MRÁZEK hier selbst zum Ausdruck bringt, scheint mir durch die vorstehenden Erörterungen erwiesen zu sein, während mir die von HALLEZ und MRÁZEK angenommene Ableitung der konstanten Polypharyngie von der gelegentlichen, teratogenen durchaus verständlich erscheint«, so ist dazu zu bemerken, daß WILHELMI gerade durch seine Hypothese sich diametral sowohl von HALLEZ als auch von mir entfernt hat.

HALLEZ hat seine Meinung über den teratologischen Ursprung der *Phagocata* zu einer Zeit geäußert, wo die Mutationstheorie noch nicht bekannt war, und seine Arbeit ist interessant, nicht etwa deshalb, weil sie den teratologischen Ursprung einiger Planarien annimmt, sondern weil sie ausdrücklich von plötzlichem Entstehen neuer Formen spricht. In diesem Sinne faßt auch BLARINGHEM (1911) die Sachlage auf, der freilich nur die von HALLEZ erwähnten Fälle kennt, dem aber die neueren von mir und andern über polypharyngeale Planarien publizierten Arbeiten unbekannt geblieben sind.

Die Verletzungshypothese WILHELMIS kann natürlich nicht die sofortige Erbllichkeit des Teratoms annehmen, sie muß mit einer »Häufung der Effekte«, mit der »hereditären Steigerung« rechnen. WILHELMIS nimmt eine progressive Entwicklung der Polypharyngie an, bei welcher die *Planaria anophthalma* ein Durchgangsstadium für die weiter fortgeschrittenen Formen bildet. Und in demselben Sinne äußert sich PLATE (1908, S. 120): »Die Reihe zeigt deutlich, daß nicht plötzlich 20 Schlundköpfe aufgetreten sind als ‚Sprungvariation‘, sondern daß die meristische Variation sich allmählich gesteigert hat.« Für mich, der ich mich mit den polypharyngealen Planarien eingehend beschäftigt habe, ist dies aber keineswegs deutlich; im Gegenteil, eine solche Auffassung erscheint mir vollkommen unannehmbar!

Der Begriff der »meristischen Variation« überhaupt bedarf nach meiner Ansicht einer kritischen Revision und man muß bei seiner Anwendung sehr behutsam sein. Vieles, was früher unter dem Begriff der meristischen und individuellen Variation zusammengefaßt wurde, gehört eigentlich nicht hierher und oft unter das Kapitel Mutation¹⁾. Aber zugegeben, daß man bei den Planarien mit zahlreicheren Pharyngen von einer meristischen Variation sprechen könnte, für die Beurteilung der ganzen Kontroverse ist doch das erste Auftreten der Polypharyngie maßgebend.

Bei normalen Planarien finden wir (wie sonst überall anderswo in der Tierwelt) einen einzigen Pharynx. Da gibt es keine meristische Variation! Die Ausbildung eines zweiten Pharynx ist eo ipso eine Sprungvariation! Und soll aus einer spezifisch gefestigten, streng erblichen Tripharyngie eine Polypharyngie entstehen, so kann dies wieder nur durch eine Sprungvariation geschehen.

Ich habe bereits früher die Polypharyngie mit ähnlichen oder

¹⁾ Ich benutze diese Gelegenheit, um meine persönlichen Erfahrungen auf diesem Gebiet teilweise mitzuteilen. Seit mehreren Jahren verfolge ich experimentell die Vererbung der Schalenmerkmale der *Eurycypris pubera*, eines Ostracoden. Bei der einfachen statistisch vergleichenden Beobachtung würde man eine große individuelle Variation annehmen müssen. Züchtet man aber die Tiere isoliert mehrere Generationen, so kommt man zu dem Schluß, daß z. B. die Zahl der zahnartigen Vorsprünge des Vorderrandes so gut wie gar nicht variiert. Es kommen nebeneinander Rassen mit verschiedenartiger Zahl der Zähne vor. Das gegenseitige Verhältnis dieser Rassen, ihre Entstehung ist zurzeit nicht klar, müßte besonders festgestellt werden; soviel scheint aber sicher zu sein, daß es verfehlt wäre, hier eine progressive Reihe (etwa von 6 Zähnen zu 11 Zähnen) anzunehmen. Es ist keine einfache Zahlenvariation, sondern von dem gemeinsamen Ausgangspunkt, von der gegebenen strukturellen Basis, hat der Entwicklungsgang verschiedene unabhängige Richtungen angenommen!

analogen Erscheinungen insbesondere bei andern Plathelminthen verglichen. Und auf diesen Punkt komme ich wieder zurück. Besonders an dem Geschlechtsapparat der Cestoden und auch Turbellarien läßt sich eine Reihe von Verdoppelungen oder Multiplikationen der einzelnen Teile beobachten, die sich der Polypharyngie vollkommen zur Seite stellen läßt. Das wohl schönste Beispiel solcher Gestaltungsvorgänge bildet die Polycladengattung *Anonymus* mit ihren vermehrten männlichen Kopulationsorganen¹⁾. Ich finde, daß alle unter den Begriff der Sprungvariation oder Mutation fallen und daß sie auf eine andere Art nicht erklärt werden können, besonders nicht durch Traumatismen oder durch Häufung kleiner Abänderungen. Es freut mich, aus einer interessanten Mitteilung des Kollegen BRESSLAU (1911) entnehmen zu können, daß er die Verhältnisse in derselben Weise betrachtet.

Es liegt nichts Absonderliches in der Annahme, daß die Polypharyngie auch in ihrer ausgeprägten Form (z. B. mit 20 Schlundköpfen) als eine Mutation, d. h. von Anfang an fertig und erblich, entstehen konnte. Die Schwierigkeiten sind nicht größer, als bei Annahme einer progressiven Entwicklung. Es bedürfte nur einer (vielleicht ganz geringen) Änderung der Korrelationen der inneren regenerativen Wachstumsprozesse, um die Polypharyngie hervorzu-
bringen²⁾. Daß bei Formen mit zahlreichen Pharyngen die Pharynge nicht alle zugleich entstehen, sondern während des Individuallebens sich nacheinander entwickeln, sowie daß es auch oligopharyngeale Formen (die tripharyngeale *Planaria anophthalma*) gibt, berechtigt keineswegs zu der Annahme, daß die Entwicklung progressiv war, durch etwaige Etappen 3-, 5-, 7- usw. pharyngeal. Es ist mir viel wahrscheinlicher, daß die Unterschiede zwischen der tripharyngealen und polypharyngealen Planarie keine meristischen, d. h. bloß quantitative sind, sondern vielmehr durch verschiedene Wirkungsweise der hier beteiligten Faktoren bedingt sind. In dem einen Fall haben wir andauerndes, fast unbegrenztes Wachstum, im andern Falle

¹⁾ Auf diesen interessanten Fall hat mich seinerzeit Herr Prof. LANG (Zürich) brieflich aufmerksam gemacht.

²⁾ Es ist dem objektiven Leser ganz klar, daß meine ursprüngliche Deutung (vorzeitige Regeneration bei aufgegebener Querteilung), Mutationshypothese und schließlich auch die WILHELMISCHE Verletzungshypothese auf einer gemeinsamen entwicklungsphysiologischen Basis sich begegnen. WILHELMI glaubte zwar, einen einfacheren Erklärungsmodus ohne Zuhilfenahme von Fissiparität und Regeneration gefunden zu haben; aber gerade bei ihm spielt die Regeneration eine weit größere Rolle.

wird den regenerativen Wachstumsprozessen ein zeitiges Ziel gesteckt. Eine tripharyngeale Planarie ist nach dieser Auffassung keineswegs ein phylogenetisches Durchgangsstadium für eine polypharyngeale Form (da es ein solches Stadium vielleicht niemals gegeben hat), sondern eher eine auf einer früheren ontogenetischen Stufe stehen gebliebene Form¹⁾! Denselben Erscheinungen begegnen wir überall, wo es sich um seriales Wachstum handelt. Wenn man aber nach dem Warum fragt, so kommt man am Ende immer wieder zu dem Grundproblem der Spezifität der Form!

9. Literaturverzeichnis.

- BLARINGHEM, L. (1911), Les transformations brusques des êtres vivants. Paris.
- BRESSLAU, E. (1911), Über physiologische Verdoppelung von Organen. Verh. d. Deutsch. Zoolog. Ges. S. 174.
- KORSCHOLT und HEIDER (1910), Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte. Allg. Teil. 4. Lief. Jena, G. Fischer.
- LILLIE, FR. R. (1901), Notes on Regeneration and Regulation in Planarians. Amer. Journ. Physiol. Vol. 6.
- MORGAN, T. H., and SCHIEDT, AL. E. (1904), Regeneration in the Planarian *Phagocata gracilis*. Biol. Bull. Vol. 7.
- MRÁZEK, AL., (1903), Ergebnisse einer im Jahre 1902 nach Montenegro unternommenen Sammelreise. I. Einleitung und Reisebericht. Sitzungsber. d. K. B. Ges. d. Wiss. Prag. Jhg. 1903.
- (1904) Über eine neue polypharyngeale Planarienart aus Montenegro. Ibid. Jhg. 1903.
- (1907) Eine zweite polypharyngeale Planarienform aus Montenegro. Ibid. Jhg. 1906.
- PLATE, L. (1908), Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung. 3. Aufl. Leipzig, Engelmann.
- STEINMANN, P. (1907), Eine polypharyngeale Planarie aus der Umgebung von Neapel. Zool. Anz. Bd. 32.
- (1908) Untersuchungen über das Verhalten des Verdauungssystems bei der Regeneration der Tricladen. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 25.
- (1910) Zur Polypharyngie der Planarien. Zool. Anz. Bd. 35. S. 161—165.
- (1910) Der Einfluß des Ganzen auf die Regeneration der Teile. Festschr. f. HERTWIG. Bd. 3.
- WILHELMI, J. (1909a), Tricladen. Fauna u. Flora d. Golfes v. Neapel. Bd. 32. Berlin, Friedländer.
- (1909b) Zur Regeneration und Polypharyngie der Tricladen. Zool. Anz. Bd. 34. S. 673—677.

¹⁾ Man könnte bei dem speziellen Fall der *Planaria anophthalma* an eine Parallele bzw. Beziehungen zu der subterranean Lebensweise unserer Planarie (vgl. auch deren Augen- und Pigmentlosigkeit) denken.