Untersuchungen über das Verhalten des Verdauungssystems bei der Regeneration der Tricladen.

Von

Dr. Paul Steinmann,

Basel.

Mit Tafel XXII und 4 Figuren im Text.

Eingegangen am 21. Januar 1908.

Inhaltsübersicht.

	Seite
1. Geschichtliches über Tricladenregeneration	523
2. Einleitung	531
3. Allgemeine Untersuchungen über Regeneration der Tricladen. Objekte:	
<i>Procerodes segmentata</i> und <i>Planaria teratophila</i>	531
a. Elemente des Parenchyms im normalen Zustand	531
b. Das alte Gewebe während der Regeneration	533
a. Zellwanderung	533
β. Reductionen	534
c. Bau des Regenerationsgewebes	536
d. Ernährung des Regenerationsgewebes.	536
e. Wundverschluß	542
f. Einwachsen des Darmes in das Regenerat	543
g. Regeneration des Pharynx.	546
h. Von den die Lage des Pharynx bestimmenden Faktoren.	547
i. Unvollkommene Regeneration, Heteromorphosen	551
4. Regenerationsversuche an <i>Procerodes segmentata</i>	554
5. Regenerationsversuche an präpharyngealen Vorderenden von <i>Planaria teratophila</i>	558
6. Zusammenfassung	564
7. Literaturverzeichnis	565
8. Erklärung der Abbildungen	568

1. Geschichtliches.

Beim Zusammenstellen der Literatur über Regeneration bei Tricladen bediente ich mich der historischen Übersichten in amerikanischen Werken, so der Historical Review in H. RANDOLPHS Regene-

rationsarbeit (59) und der literarischen Notizen verschiedener anderer Autoren, wie MORGAN (46) und CHILD (11). Gute Dienste leisteten mir auch die umfangreichen, wenn auch nicht ganz vollständigen Zusammenstellungen bei MORGAN (51, 52) und KORSCHOLT (34), sowie bei PRZIBRAM: »Regeneration.« Ergebnisse der Physiologie. I. 1902.

Der erste, der sich mit Planarienregeneration beschäftigte, scheint PALLAS (57) 1778 gewesen zu sein. Ich finde seine Resultate nirgends angeführt. Er schreibt auf S. 28 seiner interessanten »Naturgeschichte merkwürdiger Tiere«, die besonders durch die erste Beschreibung des *Amphioxus* als *Limax* berühmt ist, folgendes:

„Ich habe sie (die schwärzlichen Wafferegel) öfters überquer zerschnitten oder auch zerrissen, allein zufällige Umstände verhinderten mich stets, den Anwachs des verstümmelten Thieres anhaltend zu beobachten. Daß sich das Vordertheil der zerschnittenen Egel wieder ergänze, davon habe ich einigemahl Proben gesehen. Einmahl sahe ich an einem solchen, fast auf die Hälfte verstümmelten Thier, nach Verfließung mehrerer Tage, daß ein vollkommenes Hintertheil wieder gewachsen war, welches bis an den Schnitt viel zarter und durchsichtiger, als der alte Vorderleib, aussahe und auch eine Zeit lang so verblieb. An abgeschnittenen Hinterleibern habe ich nie den geringsten Anschein zur Wiederergänzung bemerkt. Solche Theile lebten oft viele Tage, ohne sich recht zu vernarben oder aus der Wunde einigen Anwachs zu zeigen, und kamen allemahl um.“

Diese Schilderung der Planarienregeneration scheint völlig vergessen worden zu sein, einzig DUGÈS nimmt später darauf Bezug, ohne jedoch die Arbeit anzugeben, in der sie zu finden ist. Die Seltenheit des Werkes rechtfertigt wohl die wörtliche Wiedergabe.

SHAW (66) 1791 durchschnitt seine Versuchstiere in allen möglichen Richtungen und fand, daß sich alle Teilstücke in ganze Würmer verwandelten. Er wiederholte das Experiment mit demselben Erfolge an frisch regenerierten Individuen.

DRAPARNAULD (16) 1800/1801 beobachtete Selbstteilung an *Planaria subtentaculata* (= *Planaria gonocephala*) und bemerkt, daß sich bei spontaner und gewaltsamer Teilung beide Stücke zu ganzen Tieren auswachsen. Bei Teilungen in der Längsrichtung braucht jede Hälfte zur Regeneration 20 Tage (erste Angabe über Regenerationsdauer).

DALYELL (14) 1814 experimentierte mit mehreren Species, die heute nur sehr schwer und unsicher identifiziert werden können. Seine *Planaria flexilis*, eine marine Form, wahrscheinlich zu den

Polycladen gehörend, und »*Planaria graminea*, *velox* und *Edinensis*«, wohl Rhabdocoele, können an dieser Stelle außer acht gelassen werden. *Planaria nigra* (?) regeneriert so leicht, daß man sie »unsterblich unter der Schneide des Messers« nennen könnte. In der freien Natur sind verletzte Exemplare und Doppelbildungen dann und wann anzutreffen. Eine Schwanzverdopplung findet spezielle Beschreibung. Hohe Temperatur beschleunigt, tiefe verzögert den Regenerationsvorgang. *Planaria felina*, eine Form, die sich das ganze Jahr hindurch durch Fission vermehrt (?), besitzt keine genau festgelegte Teilungsebene und schnürt sich durch, ohne daß sich erst vorbereitende Prozesse bemerkbar machen. DALYELL macht auch Angaben über Dauer der Regeneration und über Größenverhältnisse regenerierender Teilstücke. Auch für *Planaria felina* werden Doppelbildungen beschrieben. Experimentell gelang die Erzeugung eines Doppelkopfes durch einen seitlichen Einschnitt. Der ursprüngliche Kopf ging dann durch Selbstteilung verloren und wurde durch einen neuen (dritten) ersetzt.

Auch *Planaria arethusa* (= *Planaria alpina* [Dana]) vermehrt sich durch Selbstteilung. Ein Exemplar besaß drei Pharynge, die alle zu gleicher Zeit funktionierten. Die Stelle heißt (p. 103): »Though the proboscis be naturally single, I once saw three in a monstrous planaria . . . , which were all actively employed at the same moment. Apparently no portion of it is lost by spontaneous division of the body, but how a new aperture is made for its protrusion in a regenerating fragment, I am ignorant.

Diese Stelle genügte GIRARD (21) 1893, um die DALYELLSche *Planaria arethusa* zu dem polypharyngealen Genus *Phagocata* zu stellen!

JOHNSON (29) 1822 zerschneidet Planarien in zwei oder mehr Stücke und beobachtet die Dauer der Regeneration, die er für die einzelnen Species (*Planaria torva*, *brunnea*, *cornuta* und *lactea*) als verschieden erkennt. Bei kleinen Teilstücken geht die Regeneration entweder gar nicht oder sehr langsam vor sich. Später (30) 1825 wird JOHNSON auf DALYELLS Experimente aufmerksam und bestätigt die Möglichkeit der Erzeugung von Doppelköpfen. Der Versuch gelingt jedoch nur in 1% der Fälle (wohl infolge Verheilens der seitlichen Einschnitte).

DUGÈS (17) 1828 kontrolliert die Experimente von PALLAS (57), DRAPARNAULD (16) und MOQUIN.

Der letztgenannte wiederholte und variierte nach DUGÈS die Versuche von DRAPARNAULD. Seine Arbeit scheint verloren gegangen zu sein.

DUGÈS beobachtet Selbstteilung und Doppelbildungen und findet, daß sich Stücke bis zu einem Zehntel des ganzen Tieres reproduzieren.

Ein durch die Verzweigungsstelle eines doppelschwänzigen Individuums geführter Schnitt ließ drei selbständige Individuen entstehen. Ein Stück, das durch einen halbkreisförmigen Schnitt postpharyngeal aus der Seite einer Planarie entfernt worden war, ergab ebenfalls einen ganzen Wurm. Die zwei erwähnten Fälle bildet DUGÈS auf S. 5 ab.

FARADAY (19) 1833 spaltet Planarien in der Längsrichtung und fand, daß die beiden resultierenden Vorderenden um so selbständiger wurden, je weiter der Schnitt nach hinten reichte. Die Köpfe des Doppeltieres regenerierten, abgeschnitten, beide. Durch einen transversalen Schnitt an der Verzweigungsstelle der beiden Vorderenden gelang die Erzeugung eines normalen, einköpfigen Tieres. Ein Exemplar wurde in zehn Teile gespalten, von denen jeder einen vollständigen normalen Wurm lieferte.

Die Versuche von DARWIN (15) 1844, HARVEY (24) 1857 (mir unzugänglich, Referat in v. GRAFF, Tierreich. IV.) und WYMAN (80) 1862/1863 ergaben nichts wesentlich Neues.

Die ersten histologischen Regenerationsuntersuchungen führte CARRIÈRE (9) 1881/1882 aus, anlässlich seiner Studien über die Augen einiger Süßwassertricliden. Er gibt eine Darstellung der Augenregeneration, ohne die übrigen Fragen zu berücksichtigen.

Regeneration nach erfolgter Selbstteilung und vorzeitige Regeneration besprechen ZACHARIAS (81, 82) 1885/1886 und KENNEL (33) 1888.

BORELLI (8) 1893 sieht ungeschlechtliche Fortpflanzung bei *Planaria alpina* und macht Versuche zur Feststellung der Reproduktionsfähigkeit der Planarien.

LOEB (42) 1894 beobachtete das Verhalten decapitierter Planarien und fand, daß gehirn- und augenlose Stücke auf Lichtreize sowie auf Schwerkraftreize ähnlich reagieren wie ganze Stücke, nur langsamer.

KELLER (31) 1894 studiert die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Turbellarien und das Verhältnis zwischen Regeneration und Fission. Seine Untersuchungen betreffen hauptsächlich Rhabdocoele, doch bespricht er auch Tricliden. KELLER weist zum erstenmal darauf hin, daß die Regeneration von bestimmten Zellen des Parenchyms (»Stammzellen«) ausgeht.

VAN DUYNE (18) beschreibt 1896 als »Heteromorphosen« die Erzeugung von mehreren, verschieden gerichteten Köpfen durch geeignete Operationen.

JANDER (28) 1897 untersucht die Regeneration des Pharynx von *Planaria lactea* nach künstlicher Entfernung der Spitze. Er gibt eine genaue histologische Darstellung des Parenchyms und seiner Elemente und findet, daß die Regenerationszeit mit der Größe des entfernten Stückes wächst.

VOIGT (77) 1899 bezweifelt das Vorkommen echter axialer Heteromorphosen an Planarien und beschreibt künstlich erzeugte Doppelbildungen bei *Planaria gonocephala*.

JAENICHEN (27) 1896 und HESSE (25) 1897 besprechen anlässlich ihrer Untersuchungen über das Turbellarienauge die Augenregeneration.

P. HALLEZ (22) 1899 unterscheidet zwischen »wahren« und »falschen« Heteromorphosen.

MONTI (43) 1899 stellt das Vorkommen von Heteromorphosen in den Doppelbildungen bei *Planaria alpina* fest.

Mit RANDOLPH (59) 1897 beginnt die amerikanische Forschung sich systematisch mit der Regeneration der Süßwassertricladen zu beschäftigen. Die einzelnen Arbeiten dieser umfangreichen Literatur finden sich im Literaturverzeichnis aufgeführt, sie können bei dieser Besprechung nicht als Einzelercheinungen behandelt werden. Meine Zusammenfassung wird vielmehr den einzelnen Fragen und ihrer Entwicklung folgen. Eine führende Rolle spielte bald T. H. MORGAN und seine Schule.

Von äußeren Bedingungen der Planarienregeneration wurde der Temperatur und der Ernährung Aufmerksamkeit geschenkt, auch die Zusammensetzung des Wassers wurde in Betracht gezogen.

LILLIE und KNOWLTON (40) 1898 stellten die Temperaturgrenzen fest, innerhalb welcher bei *Planaria torva* (?) noch Regeneration erfolgt. Das Minimum wurde bei 3°, das Maximum bei etwa 33° und das Optimum bei 29,7° gefunden.

Mit dem Verhältnis der Ernährung zur Regeneration beschäftigten sich vornehmlich MORGAN, BARDEEN und STEVENS.

Da sich das Regenerat auf Kosten des alten Gewebes entwickelt, ist eine Größenabnahme zu verzeichnen, die der Menge des zu regenerierenden entspricht. Ungefütterte Regeneranten vervollständigen sich langsamer als gefütterte.

LILLIE fand, daß die Regeneration im gewöhnlichen kalkhaltigen Leitungswasser gleich gut vor sich gehe wie im destillierten.

Der Hauptteil der Arbeiten beschäftigt sich mit der äußeren Formregulation.

Die Frage, wie klein man die Teilstücke machen dürfe, um noch Regeneration zu erhalten, das Regenerationsgeschehen bei verschiedenen Schnittrichtungen: Querschnitten in allen Körperregionen, medianen und seitlichen Längsschnitten, Schrägschnitten von verschiedener Schiefe usw., alle diese Einzelheiten werden in erschöpfender Weise durch MORGAN und seine Schüler besprochen. Auch die gleichzeitige Regeneration an zwei und mehr Schnittflächen wurde in den Kreis der Betrachtungen gezogen. Es zeigte sich, daß in Querabschnitten der hinteren Körperregion die vordere Schnittfläche stärker regeneriert, die Tendenz, einen Kopf zu bilden, demnach größer ist als die Tendenz, einen Schwanz zu erzeugen.

In Querabschnitten der vorderen Region ist genau das Umgekehrte der Fall, indem ein großer Schwanz und ein kleiner Kopf entstehen. Mittlere Stücke regenerieren nach vorn und hinten ungefähr gleich viel.

Einen weiteren Gegenstand für die Formregulationsforschung bildeten die natürlichen und künstlichen Monstruositäten, die Mehrfachbildungen und die polaren Heteromorphosen, d. h. die Umkehr der Polarität, z. B. die Erzeugung eines Kopfes an der hinteren oder eines Schwanzes an der vorderen Schnittfläche. Auch Europäer wie W. VOIGT und E. SCHULTZ beteiligten sich an der Diskussion solcher Fälle. Die polare Heteromorphose wurde von MORGAN (44) 1898 bei der Regeneration am Kopf von *Planaria maculata* zum erstenmal beobachtet. Später bemerkte derselbe Forscher, daß die polarheteromorphe Regeneration sich mit Gesetzmäßigkeit bei ganz schmalen Querabschnitten zeige und daß man in hinteren Körperregionen auch heteromorphe Schwänze erzielen könne. Er stellt die Hypothese auf, daß die Entscheidung, ob Kopf oder ob Schwanz entstehe, von zwei Faktoren abhängt, von der Kopf- bzw. Schwanzbildungstendenz, die der Körperregion entspreche, aus der der Querausschnitt stamme, und dann von der Polarität, die um so stärker wirkt, je länger ein Teilstück ist. Bei ganz schmalen Ausschnitten überwiegt die Kopf- bzw. Schwanzbildungstendenz, und es wird kein normaler Wurm, sondern ein Monstrum mit Köpfen bzw. Schwänzen an beiden Schnittenden gebildet.

Verschiedene Fragen fanden ihre Lösung durch Experimente von RANDOLPH, MORGAN und BARDEEN, die auf Erzielung von Doppelbildungen gerichtet waren. Es zeigte sich, daß die Doppelköpfe im Vergleich zum normalen Kopf um so größer wurden, je tiefer der Schnitt nach hinten ging, je selbständiger demnach die beiden Hälften regenerierten. Führt man einen medianen Längsschnitt von hinten bis in die Kopfgegend, so bilden sich nach VAN DUYNE und MORGAN im Winkel zwischen den beiden Hälften ein bis zwei nach hinten gerichtete Köpfe.

Bald fiel auch der bedeutende Unterschied in der Regenerationsfähigkeit der verschiedenen Planarienarten auf. LILLIE zeigte, daß das amerikanische *Dendrocoelum lacteum* eine relativ beschränkte Regenerationsfähigkeit besitzt. Ähnliches wies SCHULTZ am europäischen *Dendrocoelum lacteum* und an *Planaria torva* nach. Später sprach MORGAN die Bildung eines »undifferenzierten« Regenerationszapfens am vorderen Schnittende eines hinteren Stückes von *Dendrocoelum* als eine heteromorphe Schwanzbildung an.

Eine besondere Stellung nimmt CHILDS in einer großen Zahl meist Landplanarien betreffenden Schriften ausgeführte Regulations-theorie ein, die das physiologisch-motorische Moment als Hauptagens bei der Formregulation in den Vordergrund stellt.

Während die hier berührten Fragen ausschließlich die äußere Formregeneration betrafen, machte sich bald auch eine andre Betrachtungsweise geltend. Man begann, die Regenerationserscheinungen histologisch zu untersuchen, man fragte nach der aktiven und passiven Beteiligung der einzelnen Organe an den regenerativen Geschehnissen.

Schon 1898 bespricht FLEXNER (20) die Regeneration des Nervensystems und macht die Entstehung der neuen Nervenzellen aus Parenchymzellen wahrscheinlich. BARDEEN (2) 1901 glaubt im Gegenteil, daß der neue Nervenstrang einfach durch Herauswachsen aus dem alten entstehe.

Die Regeneration der Augen wurde von der amerikanischen Schule meist nur nebenbei beobachtet. Sehr zahlreich sind Fälle von anormaler Augenregeneration, überzählige Augen, Auflösung der Pigmentansammlung u. dgl. Da sie jedoch meist nur als objektive Befunde beiläufig angeführt werden, kann ich an dieser Stelle von einer Einzelbesprechung absehen.

Mit der Bedeutung des Darmes für die Regenerationsvorgänge beschäftigten sich mehrere amerikanische Forscher. BARDEEN (1, 3, 4) glaubt, daß der Ort der Bildung des neuen Pharynx durch die Lage des vorderen unpaaren Darmschenkels im betreffenden Stück bestimmt ist. STEVENS und THACHER zeigen jedoch, daß der Pharynx bei postpharyngealen Stücken angelegt wird, bevor sich die paarigen Darmschenkel an der Schnittfläche zum Unpaarast vereinigt haben.

MORGAN bemerkt bei Mehrfachbildungen die Abhängigkeit der Selbständigkeit der Teile von der An- oder Abwesenheit eines Pharynx.

MORGAN und CHILD studieren die Lage des regenerierenden Pharynx in Stücken von verschiedenen Körperregionen. Es zeigt sich, daß in vorderen Stücken der Pharynx hinten, in hinteren vorn entsteht.

Eingehende histologische Untersuchungen der verschiedenen Stadien der Pharynxregeneration führten CURTIS (13) und THACHER (75) aus.

Mit der Entstehung neuer Pharynge bei polypharyngealer Form beschäftigen sich WOODWORTH (78) und MRÁZEK (55).

Die Frage nach der Herkunft der Zellen des Regenerats und nach der Bedeutung jener Zellen, die als »Stammzellen«, »formative cells«, »freie Bindegewebszellen«, »embryonale Zellen«, »Neoblasten« bezeichnet werden, ist heute noch nicht vollständig gelöst. Manche führen alle Regenerationsvorgänge auf die Tätigkeit solcher Parenchymelemente zurück, während andre die selbständige Existenz solcher Zellen leugnen. Oft wird eine aktive Wanderung weiter entfernter »Stammzellen« zum Regenerat betont, in andern Fällen sollen die Zellen des Regenerats durch fortgesetzte Teilungen der Stammzellen des Schnittendes entstehen. Der Umstand, daß der Regenerant im Laufe der Regeneration nicht nur seine Reservestoffe, die Einschlüsse der Dotterzellen aufzehrt, sondern daß auch andre Reductionen, Entdifferenzierungen höherer Zellen und Zurückführung auf primitivere embryonalere Stadien, bei Planarien vorkommen, wie das STEVENS (69), STOPPENBRINK (74) und SCHULTZ (65) gezeigt haben, scheint nicht für eine Allgemeingültigkeit der Stammzellentheorie zu sprechen, eher für eine Omnipotenz aller Zellen des Planarienkörpers. Diese Fragen verlangen noch ausgedehnte Untersuchungen und sind einstweilen nicht spruchreif.

2. Einleitung.

Die vorliegende Arbeit wurde in ihren Grundzügen an der Zoologischen Station Neapel während eines Aufenthaltes von 5 Monaten vollendet.

Als Material diente mir die an verschiedenen Stellen des Golfes von Neapel und bei Amalfi gesammelten *Procerodes segmentata* Lang, die nach WILHELMI Methode¹⁾ ohne jede Schwierigkeit bei nicht zu bewegter See in beliebiger Quantität gefangen werden kann. Daneben dehnte ich meine Versuche auch auf eine Süßwasserplanarie aus, auf die polypharyngeale *Planaria teratophila* n. sp. (Fig. 1), die ich in mehreren Bächen der Sorrentiner Halbinsel und bei Avellino fand. Eine kurze Beschreibung der Form habe ich im Zoologischen Anzeiger (68) veröffentlicht. Anatomische Details gedenke ich nächstens an einer andern Stelle zu besprechen. Ebenso wenig kann ich hier genau auf die Theorien MRAZEKS eingehen.

Den Herren Doktoren J. WILHELMI und V. BAUER, die meine Arbeit durch Ratschläge unterstützten, sage ich auch an dieser Stelle besten Dank.

3. Allgemeine Untersuchungen über Regeneration der Tricladen.

Objekte: *Procerodes* (Gunda) *segmentata*; *Planaria teratophila* n. sp.

Histologisches.

a. Elemente des Parenchyms im normalen Zustand.

Bevor wir an die Betrachtung der eigentlichen Regenerationsvorgänge gehen, müssen wir das normale Parenchym, den Ausgangspunkt aller Regenerationserscheinungen, näher ins Auge fassen. Das Parenchym der Tricladen ist schon oft untersucht worden, ohne daß die Resultate ganz befriedigen können. Manche halten das von Kernen durchsetzte Reticulum für ein Syncytium. SCHULTZ (64) vermutet, daß es ein Syncytium sei, »das auf dem Wege ist, in Zellen zu zerfallen«. JANDER (28), STOPPENBRINK (74) und BÖHMIG (7) stimmen darin überein, daß das Reticulum selbst aus zwei Substanzen besteht, den Plasmafortsätzen der Parenchymzellen und einer Intercellularsubstanz. Letztere wird von den Parenchymzellen gebildet und stellt die Hauptmasse des spongiösen Reticulums dar. Nach BÖHMIGS (7) Darstellung liegen in den Maschenräumen da und

¹⁾ WILHELMI, J., Über einige Alloiocoelen des Mittelmeeres. Mitt. d. Zool. Station Neapel. Bd. XVIII. 1908. S. 649.

dort einzeln oder in kleinen Gruppen die »Stammzellen« KELLERS (31), besonders häufig in der Region der Randdrüsen. Mitotische Kernteilung war in diesen Zellen nicht selten zu beobachten.

STEVENS (69) scheint die Stammzellen von den Parenchymzellen nicht scharf zu trennen. Sie beobachtete »sternförmige Zellen von embryonalem Charakter« und solche von »dem Habitus der Wanderzellen oder Leucocyten«. Aus den Abbildungen (Fig. 2) ist nicht viel zu ersehen.

CURTIS (13) gibt eine kurze Übersicht über die Resultate bisheriger Parenchymuntersuchungen. Demnach hätte man zu unterscheiden zwischen den eigentlichen Parenchymzellen und gewissen andern Zellindividuen mit Übergängen zwischen den beiden Zellarten. Die Einzelzellen spielen eine große Rolle bei der Regeneration. Die Frage nach ihrer Herkunft, ob differenzierte Parenchymzellen oder embryonal gebliebene Zellen, läßt CURTIS offen.

Ich fand weder bei *Procerodes segmentata* noch bei *Planaria teratophila* die Verhältnisse so einfach, wie sie BÖHMIG darstellt. Die Stammzellen, d. h. Zellen mit großen Kernen, schmalem, schwach färbbarem Plasmahof ohne Fortsätze und ohne Verbindungsstränge mit dem Reticulum des Parenchyms, in der Form und Struktur des Kernes den Parenchymzellen ähnlich und in der Regel mit dem von CURTIS (13) als typisch angegebenen, tief färbbaren Nucleolus, sind in dieser Form im normalen Parenchym selten zu finden (Fig. 3 a Taf. XXII).

Öfters findet man Zellen (Fig. 2 e) mit Nucleolus, größerem Plasmahof und Verbindungssträngen zum Parenchymgewebe. Am häufigsten sind die normal sternförmigen Zellen (f), die an Stellen, wo das Parenchym zwischen Organen eingeeengt ist, spindelförmig werden. In solchen Fällen kann der Kern ebenfalls langgestreckt, ja birnförmig auftreten (Fig. f). Bei *Planaria teratophila* habe ich neben diesen Bildungen auch vereinzelte Kerne im Reticulum gefunden, deren Plasmahof entweder ganz fehlte oder so schmal war, daß er nicht zu erkennen war. Vielleicht hat sich ihr Plasma noch nicht aus der reticularen Substanz differenziert, und wir haben es mit einem embryonalen, syncytialen Gebilde zu tun, wie das BÖHMIG hinter den Keimstöcken von *Sabussowia dioica* fand. Doch ist auch der entgegengesetzte Schluß nicht von vornherein zu verwerfen, daß sich aus dem Zellplasma reticulare Substanz gebildet habe, daß also die Syncytiumform etwas Sekundäres ist.

Ebensowenig scheint mir klargestellt, ob die Zellen vom Typus der Stammzellen (Fig. 2 a) undifferenzierte Relikte aus dem embryono-

nen Stadium sind, oder sekundär aus den Parenchymzellen durch Verlust der Fortsätze entstanden, als eine Art ruhender Parenchymzellen angesehen werden müssen. Der Umstand, daß die typische Stammzelle sich mit der typischen Parenchymzelle durch Übergänge verbinden läßt, kann weder für die eine, noch für die andre Ansicht sprechen. Auch scheint mir nicht bewiesen, daß die das Regenerat aufbauenden Zellen unbedingt Abkömmlinge der Stammzellen sein müssen. Ich halte die Frage für müßig, ob die sternförmigen Parenchymzellen mit ihren amöboiden Fortsätzen, oder die Stammzellen mit ihrem abgerundeten Plasmahof »embryonaler« sind. Die Zellformen, die am regenerierenden Ende in so großer Zahl vorkommen, sind weder den einen noch den andern direkt ähnlich. Mitotische Kernteilung kann in Parenchymzellen und in Übergangsstadien (*e, d, c* Fig. 2) beobachtet werden. Eine eigentliche, ruhende Stammzelle mit abgerundetem Plasmahof habe ich nie in Teilung gesehen. Bis jetzt ist ein sicherer Nachweis nicht erbracht, daß die Regenerationszelle (Fig. 2 *b, c*) von der Stammzelle (*a*) oder von Parenchymzellen abstammt. Übrigens verliert diese Frage dadurch an Bedeutung, daß Stamm- und Parenchymzellen gar nicht prinzipiell verschiedene Gebilde sind, wie man das meist anzunehmen scheint. Durch Einziehen der Fortsätze entsteht sofort aus der Parenchymzelle eine Stammzelle. Der Nucleolus scheint nur in einer bestimmten Entwicklungsphase aufzutreten und zeigt sich (s. Fig. 2) bei sehr verschiedenen Zellformen. Daß STOPPENBRINK (74) versichert, die Stammzellen der Tricladen seien »völlig indifferente Zellen embryonalen Charakters«, hilft uns wenig, solange er keine Gründe für diese Ansicht beibringt, ebensowenig nützt uns der Hinweis auf BRESSLAUS Befunde, nach denen bei der Embryonalentwicklung der Rhabdocoelen und Alloiocoelen sich embryonale Stammzellen auffällig vermehren, die man später im ganzen Körper verteilt antrifft.

b. Das alte Gewebe während der Regeneration.

In dem Parenchymgewebe in der Nähe des Schnittendes bemerkt man schon nach einigen Stunden Zellteilungen. In späteren Stadien, etwa 2 bis 3 Tage nach der Operation, treten auch in größerer Entfernung die typischen Mitosen auf. BÖHMIG hat übrigens auch im normalen Parenchymgewebe Zellteilungen gesehen. Die sich teilenden Zellen sind meist spindelförmig. Ihr Plasma zeigt deutliche Fortsätze und ist ziemlich intensiv färbbar. Sie gleichen auffallend den Zellen des Regenerats (Fig. 2 *b, c*). Ob sie, wie MORGAN annimmt, nach dem

Regenerate selbständig auswandern, oder ob sie irgendwelche Rolle bei der Entdifferenzierung des alten Gewebes spielen, weiß ich nicht. SCHULTZ (64) bestreitet das Wandern von Zellen im Parenchym, da er überhaupt die Anwesenheit freier Zellen im Parenchym bezweifelt.

STEVENS (69) beschreibt dieses Auswandern in Wort und Bild; doch scheinen mir ihre Argumente nicht beweisend. Daß auf Schnitten die Längsachse der Zellen nach dem regenerierenden Ende zielt, kann leicht aus den Druckverhältnissen erklärt werden. Wenn die Teilung der Zellen in der Richtung des Längenwachstums vor sich geht, so müssen die Bilder ebenfalls so aussehen, wie sie STEVENS (69) darstellt, ohne daß man deswegen eine aktive Auswanderung anzunehmen braucht.

Entdifferenzierung, Reduction. Während der Regeneration befindet sich das regenerierende Tier in einem Hungerzustand. Wir haben also Anzeichen von Entdifferenzierung, Auflösung von Organ-komplexen usw. zu erwarten. STEVENS (69), STOPPENBRINK (74) und SCHULTZ (65) haben sich mit diesen Vorgängen befaßt, kommen jedoch nicht zu gleichen Resultaten. Während STEVENS an *Planaria simplicissima* (*lugubris*) die Dotterzellen in der Nähe des Schnittendes zuerst zerfallen sah und dann erst nach und nach die entfernteren, findet STOPPENBRINK bei *Planaria lactea* nichts dergleichen. SCHULTZ, dessen Hungerversuche an ganzen Tieren gemacht wurden, spricht sich nicht über diese Frage aus. Ich kann STOPPENBRINKS Angaben, daß die Entfernung vom Schnittende den Gang der Entdifferenzierung nicht beeinflußt, daß vielmehr bald nach der Regeneration entferntere und nähere Organe angegriffen werden, für meine beiden Formen bestätigen.

Bei *Procerodes segmentata* begannen die Dotterstöcke nach 6 oder 7 Tagen sich aufzulösen. Das Plasma wird körnchenfrei, die Dotterkugeln verschmelzen. Nach 10 Tagen fand ich den größten Teil der Dotterzellen aufgelöst. Die durch HEIDENHAINS Eisenhämatoxylin sehr stark färbbaren Kugeln bleiben zum Teil in den Membranen der Dotterzellen und wandern als »Reservestoffträger« aus (siehe weiter unten), zum Teil treten sie ins freie Parenchym und scheinen dort resorbiert zu werden. Der Platz, wo die Dotterstöcke waren, wird nun vom spongiösen Reticulargewebe des Parenchyms ausgefüllt. An solchen Stellen fehlen anfangs die Kerne vollständig.

Die Hoden fand ich nicht so resistent wie SCHULTZ. An einem 12 tägigen Vorderende von *Planaria teratophila* konnte ich die Degeneration dieser Organe in verschiedenen Stadien beob-

achten. Bei einer vollständig geschlechtsreifen *Procerodes* genügt offenbar das durch die Auflösung der Dotterstöcke gewonnene Material zum Aufbau der fehlenden Hälfte. Ich fand bei einem 12tägigen präpharyngealen Vorderende, das den Pharynx vollständig regeneriert hatte und im Begriff stand, das Copulationsorgan neu zu bilden, die Dotterstöcke vollständig resorbiert, die Hoden aber intakt. Eine genaue Darstellung der Vorgänge bei der Hodendegeneration kann ich an dieser Stelle nicht geben, da mir eine lückenlose Reihe der Stadien fehlt und da ich nicht sicher sagen kann, ob alle von mir beobachteten degenerierenden Hoden überhaupt voll entwickelt gewesen waren. Ich muß daher die Vorgänge nur im Prinzip skizzieren. Die Spermatogonien stellen gleich beim Beginn der Rückbildungsprozesse die Produktion der Samenfäden ein. Ihr Chromatin ballt sich zusammen, das Plasma schwindet. Im Innern der Zellhäute bemerkt man später kompakte voluminöse Klumpen der tief färbbaren, degenerierten Kernsubstanz. Dann und wann treten diese Klumpen in den Hohlräumen des Parenchyms auf. Die fertigen Spermatozoen halten sich ziemlich lange unverändert, ballen sich dann aber zusammen und lösen sich ebenfalls in Substanzklumpen auf. Diese wandern dann teils frei, teils in Membranen und lebenden Zellen nach dem Darm. Solche Verhältnisse sind auf Taf. XXII Fig. 3 zu sehen.

Da ich nur präpharyngeale Vorderenden genau untersuchte, ist mir das Schicksal des Copulationsapparates und der Gänge unbekannt. Die proximalen Teile der Vasa deferentia konnte ich selbst in den ersten Stadien nicht nachweisen. Sie scheinen sehr rasch zu oblitescieren. An einem 14tägigen Vorderende von *Planaria teratophila* sah ich ein degenerierendes Ovar, das jedoch wahrscheinlich nie ganz reif gewesen war. Die Kerne der kleinen gleichartigen Zellen waren in Degeneration begriffen und stark färbbar.

Am Darmepithel ist die Degeneration sehr schwer nachzuweisen, degenerierende Kerne sah ich nie. Auffallend ist, daß SCHULTZ in seiner Beschreibung der Darmdegeneration nichts von den Zellkernen berichtet. Alles, was ich beobachten konnte, war eine Abnahme der Einschlüsse, Verschwinden der MINOTSchen Körnerkolben, die sich zum Teil allerdings bis zur Beendigung der Regeneration unverändert erhielten, dann eine Erweiterung des Darmlumens und Vergrößerung der Darmzellenvacuolen.

STEVENS fand im Darmlumen von *Planaria simplicissima* während der Regeneration rundliche, vacuolenhaltige Körper, die sie für los-

getrennte distale Teile von Darmzellen ansieht. Ich habe solche Gebilde im Darm von *Procerodes* (s. Fig. 3) und *Planaria teratophila* häufig angetroffen und halte sie für entleerte MINOTSche Körnerkolben.

c. Bau des Regenerationsgewebes.

Das Regenerationsgewebe ist infolge seines großen Reichtums an Kernen nur auf dünnen Schnitten, 3–5 μ , in seinem Aufbau zu erkennen. In den ersten Stadien (24–60 Stunden nach der Operation) erweist es sich als ein gleichartiges, undifferenziertes Parenchymgewebe. In einem Reticulum, das hier aus kompakten Strängen besteht und wenig Vacuolen zeigt, sind enggedrängt die Regenerationszellen (Fig. 2 b, c) gelagert. Die Kerne, meist mit tief färbbarem Kernkörperchen, sind oval, bei *Procerodes* dann und wann rundlich, werden von einem schmalen Plasmahof umgeben und besitzen meist zwei, bisweilen auch nur einen mit Hämalan oder HEIDENHAIN sich stark färbenden Ausläufer. Besonders die spitz ausgezogenen Enden, die teils im Reticulum endigen, teils miteinander in Verbindung zu treten scheinen, erhalten durch die genannten Färbmethoden eine sehr intensive Tinktion. In diesen Zellen sieht man häufig Kernteilungsbilder. Siehe auch Fig. 3 r.

Die große Zahl der Zellen im Regenerat macht dickere Schnitte, 10 μ , undurchsichtig, so daß man den Eindruck gewinnt, es handle sich um ein Syncytium mit einer großen Zahl dicht gedrängter Kerne. So lassen sich wohl die Angaben von LEHNERT und SCHULTZ erklären, nach denen das Regenerationsgewebe eine Zellwucherung darstellen soll, die längere Zeit ohne deutliche Zellgrenzen als solide Masse erscheint.

d. Ernährung des Regenerationsgewebes.

Über die Ernährung des Regenerats finde ich zwei prinzipiell verschiedene Ansichten in der Literatur. LEHNERT (35) findet, daß Transport und Umlagerung der das Regenerat von *Bipalium kewense* aufbauenden Elemente mit Hilfe kleiner, rundlicher bis eiförmiger Körper, der Stoffträger, geschieht. »Sie entstehen durch Zerfall von Geweben, und sie zerfallen auch selbst wieder an Stellen, wo neue Gewebe gebildet werden. Ob sie von ihren Entstehungsorten nach den Verbrauchsstellen selbständig wandern oder transportiert werden, weiß ich nicht. Ihr Hauptursprungsort ist das Darmepithel, nächst diesem das Grund- und Muskelgewebe. Die Stoffträger sind stark lichtbrechend und färben sich in Pikrokarm溇präparaten hell gelbgrün, in Pikrokarm溇-Hämatoxylinpräparaten tief blauschwarz.«

Ähnlich ist die Auffassung von STEVENS (69). Die Zerfallsprodukte der verschiedenen Organe werden nach dieser Autorin durch eosinophile Wanderzellen oder Leucocyten transportiert, zum Teil auch von den Darmzellen aufgenommen.

»Changes in the old Part:

3) Disintegration of yolk cells and consumption of the resulting fragments by endoderm and leucocytes. Portions of these yolk cells, some of them containing nuclei may be seen in the active endoderm cells, loose among the parenchyma cells and in the grasp of the reserve endoderm cells and of leucocytes.«

SCHULTZ (64) und STOPPENBRINK (73) sind dagegen anderer Meinung.

SCHULTZ kritisiert LEHNERTS Stoffträger wie folgt:

»Daß freie Zellen im Parenchym vorkommen, ist ja möglich, wenigstens behauptet auch GRAFF neuerdings das Vorhandensein von ‚freien Bindegewebszellen‘, jedenfalls aber macht ihr Nachweis Schwierigkeiten, geschweige denn ihre Herkunft, die Stelle, wo sie häufiger vorkommen, zu bestimmen. Die ganze Auffassungsweise LEHNERTS scheint mir deswegen wenig überzeugend und nicht im mindesten mit dem übereinzustimmen, was wir sonst von Regenerationsanlagen wissen.«

Eine eigne Erklärung finde ich bei SCHULTZ nicht. Weniger allgemein drückt sich STOPPENBRINK aus:

»Die völlig desorganisierte Zelle wird nun mechanisch bei etwa stattfindenden Kontraktionen der Muskulatur in kleine Tröpfchen zerlegt, die man hin und wieder in einer ganzen Reihe nebeneinander antrifft. Diese Tröpfchen werden schließlich resorbiert.«

»Eine Phagocytose habe ich nicht bemerkt, ebensowenig eine Aufnahme von Dotterzellpartikeln in die Darmzellen, wie es STEVENS von *Planaria lugubris* (= *simplicissima*) beschreibt. Bei den von mir untersuchten Arten kommen keine eosinophile Wanderzellen oder Leucocyten vor.«

Ich glaube nicht, daß man den Speciesunterschied für diese verschiedenen Befunde verantwortlich machen darf. So allgemeine Prozesse, wie die Ernährung des Regenerats, müssen wenigstens im Prinzip bei allen Arten gleich verlaufen.

Auf Grund meiner eignen Untersuchungen komme ich zu ähnlichen Schlüssen wie LEHNERT und STEVENS. Da meine Objekte systematisch sich sehr fernstehen (*Procerodes segmentata* und *Planaria teratophila*) und ich trotzdem die gleichen Verhältnisse fand, darf ich wohl annehmen, daß meine Befunde allgemeine Gültigkeit haben,

und daß STOPPENBRINK, der sich ja nicht speziell mit Regeneration befaßt hat, in diesem Punkte sich geirrt hat. Es ist auch leicht möglich, daß bei Hungerreduktionen am ganzen Tier die Reservestoffe an Ort und Stelle resorbiert werden, da ja bei dem Fehlen eines speziellen Verbrauchsortes ein weiterer Transport unnötig erscheint. Vielleicht hat dann STOPPENBRINK seine Befunde an Hungertieren ohne Nachprüfung auf Regeneranten übertragen.

Übrigens erheben sich gegen STOPPENBRINKS Auffassung auch theoretische Bedenken. Der Planarienkörper ist im Leben sehr elastisch und turgescens. Diese Eigenschaft kann bei der Zartheit der den Körper aufbauenden Gewebe nur durch die Wirkung der Osmose erklärt werden. Letztere setzt aber semipermeable Membranen und Bezirke von verschieden hohem Konzentrationsdruck voraus. Würde nun im vorderen Teile eines regenerierenden Vorderendes ein Hode resorbiert, so müßte das zu einer Erhöhung des osmotischen Druckes im Vorderende führen. Erst nach und nach, durch langsame Ausgleichung kämen die Nahrungsstoffe auch dem Regenerat zugute. Da nun aber die starke Zellwucherung am Regenerationsende große Stoffmengen benötigt, und da, wie STOPPENBRINK selbst gezeigt hat und wie ich bestätigen kann, nicht zuerst die dem Schnittende zunächst gelegenen, sondern alle Dotterstücke oder Hoden zu gleicher Zeit, unter Umständen sogar die entfernteren vor den näheren, resorbiert werden, müßte man schon rein theoretisch eine Wanderung der Nahrungsstoffe annehmen. Letztere habe ich nun an meinen Untersuchungsobjekten deutlich beobachten können. Es scheint, daß die Wanderungen hauptsächlich in den Darmzellen, vielleicht auch im Darmlumen vor sich gehen. Fig. 3 Taf. XXII zeigt die Wanderung von »Stoffträgern« nach dem Darm (*d*). Die Elemente des zerfallenden Hodens *h* erscheinen zum Teil im anliegenden Parenchym, zum Teil im Lumen des regenerierenden Darmes. Die Stoffe erscheinen teils frei, teils in lebenden Zellen eingeschlossen, letztere sind wohl die Stoffträger im Sinne LEHNERTS und differenzieren sich aus Parenchymzellen. Eosinophile Wanderzellen oder Leucocyten konnte ich nie finden. Die Dotterzellen bleiben beim Zerfall oft in ihren Zellmembranen, die sich abrunden und Blasen bilden. Nicht selten trifft man doppelte und dreifache Kugeln. Ihr Inhalt ist etwas kleiner als die Membran und färbt sich außerordentlich stark (Fig. 3, im Darmlumen). Nicht selten findet man frei im Darmlumen MINORSche Körnerkolben mit oder ohne »Körner«. Ich halte diese Gebilde für aus Darmzellen differenzierte, mit Reservestoffen beladene Stoffträger.

LANG, KENNEL und BÖHMIG sehen zwar in den Körnerkolben Drüsen, im Gegensatz zu LJIMA und VON GRAFF, die sie für Reservestoffträger halten. BÖHMIG (7) stützt seine Ansicht durch die Beobachtung, daß nach einem Hungern von 8 Wochen die Körner in den Kolben noch nicht verschwunden sind. Sein Versuchsobjekt war *Planaria gonocephala*, eine Form, die ein solches Hungervermögen besitzt, daß man nach 2 Monaten nicht erwarten kann, ihre Reservestoffe vollständig verbraucht zu finden (STOPPENBRINK ließ *Planaria gonocephala* 9 Monate hungern). Ich halte daher BÖHMIGS Beweis nicht für bindend. Dagegen scheint mir der Umstand, daß die Körner sich genau so färben wie die Reservestoffe, für die LJIMA-GRAFFSche Auffassung zu sprechen. Im übrigen braucht die starke Vermehrung von Körnerkolben nicht auf Nahrungsüberfluß zu deuten. Ich sehe in den Gebilden Transportvehikel von Stoffen. Daher könnte ihr massenhaftes Auftreten ebensogut eine Folge des Hungerns, der Desorganisation von Dotterstöcken usw. sein, wie ein Zeichen der Überfütterung. Bestimmend für diese Auffassung sind für mich Verhältnisse, wie sie in Fig. 4 Taf. XXII wiedergegeben sind. Die Figur stellt ein Regenerationsende von *Procerodes segmentata* dar, 89 Stunden nach der Operation. In der Nähe des Regenerationsgewebes und zum Teil auch in demselben finden sich MINORSche Körnerkolben, teils vollständig leer, teils noch mit einigen Körnern. Man könnte denken, es handle sich um ein Kunstprodukt, um eine Folge der Kontraktion beim Abtöten, welche die Kolben in das Regenerat gepreßt hätte, aber die Art, wie die Kolben im Gewebe liegen und ihre große Zahl (der eine Schnitt gibt nur einen kleinen Teil wieder) schließen eine solche Möglichkeit aus.

Da nun die Stoffträger zwar nicht tote, aber doch nicht selbstbewegliche Körper sind, können sie nicht durch aktive Wanderung, wie das LEHNERT und STEVENS annehmen, zum Regenerat gelangen. Auch wenn sie beweglich wären, müßte man einen von der Wundfläche ausgehenden anziehenden Reiz supponieren, um ihr Wandern in dieser Richtung zu erklären. Die Verhältnisse liegen jedoch kaum so einfach.

Ich will im folgenden darzulegen suchen, durch welche Kräfte, wie ich glaube, die Ernährung des Regenerats vor sich geht.

An wohlgefütterten Tieren bemerkt man, daß die im Darm enthaltene Nahrung in einem bestimmten Regenerationsstadium nach dem Regenerat transportiert wird. Sowohl am lebenden Tier als an Quetschpräparaten und Schnitten fand ich oft den ganzen Darm leer,

nur die Zone, wo der Darm in das Regenerat einwächst, vollgepfropft. In späteren Regenerationsstadien allerdings findet man solche Aufhäufung selten.

Wäre der Darm ein einfacher Hohlraum, so müßten sich die Nahrungsstoffe überall gleichmäßig verteilen. Die Fähigkeit, die Nahrungsstoffe an bestimmten Stellen zu konzentrieren, muß also ein Charakteristikum des Darmes sein.

Eine Wimperbewegung fehlt dem Darm der Tricladen. Eigenmuskulatur des Darmes kommt bei *Procerodes segmentata* nicht vor. Die Körpermuskulatur kann für eine so einseitige Verteilung der Nahrung nicht verantwortlich gemacht werden. Es bleibt somit nur eine Erklärung übrig: osmotische Strömungen. So nur kann man die Auswanderung von Stoffträgern begreifen, die ja nicht direkt im Bereich des Darmes sind, sondern erst aus dem Parenchym dahin auswandern müssen.

Die starke Zellvermehrung im Regenerationsgewebe bewirkt, daß das Regenerationsende nahrungansaugend auf die übrigen Gewebe des Körpers einwirkt.

Die Annahme, daß die Kräfte, die dem Regenerat die Nahrung zuführen, osmotischer Natur sind, findet eine Stütze durch spezielle Versuche zur Feststellung der Wirkung verschiedenen Salzgehaltes auf die Regenerationsvorgänge.

Angeregt durch die Experimente von LOEB (41) an *Tubularia*, untersuchte ich die Regeneration von *Procerodes segmentata* gleichzeitig in Wasser von drei verschiedenen Konzentrationshöhen.

Am 22. Oktober wurden 90 gefütterte, voll ausgewachsene und geschlechtsreife *Procerodes* etwas oberhalb der Pharynxwurzel durchgeschnitten. 30 von den Vorderenden wurden in einem Becken mit reinem Seewasser gebracht, 30 in ein Gemisch von $\frac{1}{3}$ destilliertem Wasser und $\frac{2}{3}$ Seewasser und weitere 30 in Salzwasser von 5‰, das durch Eindampfen von gewöhnlichem Seewasser gewonnen worden war.

Von Zeit zu Zeit wurden in das Becken mit verdünntem Seewasser einige Kubikzentimeter destilliertes Wasser gegossen. Ebenso wurde dem Becken mit konzentriertem Salzwasser eine Dosis konzentrierter Salzlösung zugesetzt.

Am 31. Oktober wurden die drei Kolonien untersucht und zum Teil geschnitten. Es zeigte sich, daß in dem Becken mit gewöhnlichem Seewasser alle Tiere einen deutlichen Pharynx regeneriert hatten. Im verdünnten Wasser war ein sehr großer Saugrüssel gebildet worden, der kaum in der Pharynxhöhle Platz fand. Die

Exemplare im Becken von 5% Salzwasser, dessen Gehalt sich am Schluß auf etwa 5½% erhöht haben mochte, zeigten keine Spur von Pharynxregeneration, es war beim bloßen Verschuß der Wunde geblieben. Diese Befunde (Textfig. 1) erinnern an die Resultate LOEBs an *Tubularia*. Auch bei diesen Tieren liegt das Optimum für die Regeneration bei einer niedrigeren Konzentration als der des normalen Seewassers. Mit dem Steigen des Salzgehaltes nimmt die Regenerationsfähigkeit rapid ab. LOEB schließt daraus, daß »die Turgeszenz eine große Rolle beim Wachstum spielt«. Er scheint also anzunehmen, daß ein Aufenthalt in verdünntem Wasser eine Quellung, in

Fig. 1.

9tägige Regeneration an präpharyngealen Vorderenden.
 a in verdünntem Seewasser, b in normalem Seewasser, c in Seewasser mit Salzzusatz.
 Mediane Sagittalschnitte. ANSCHUTZ Zeichenapparat.

konzentriertem eine Schrumpfung hervorruft. Quellung hält er für wachstumsfördernd, Schrumpfung für wachstumshindernd. Quellung und Schrumpfung sind jedoch, wie ich glaube, nur vorübergehende Erscheinungen beim Überführen von einem Medium in das andre. Nach kurzer Zeit dürfte wohl ein Ausgleich der Druckverhältnisse zustande kommen. Daß nun eine vorübergehende Quellung in den Geweben dauernd die Wachstumsfähigkeit vermehrt und daß umgekehrt eine einmalige Schrumpfung dieselbe vermindert, scheint mir fraglich. Auf jeden Fall müßte man die Sache experimentell nachprüfen, indem man die Regeneranten nach kurzem Aufenthalt in verdünntem bzw. konzentriertem Seewasser langsam wieder in normale Bedingungen brächte. Durch eine gleichzeitig in Betrieb gesetzte

Kontrollkolonie in normalem Seewasser könnte man dann nachweisen, ob der vorübergehende Aufenthalt in verdünntem bzw. konzentriertem Wasser, d. h. die Quellung bzw. Schrumpfung, fördernd bzw. hindernd auf das Wachstum einwirke.

Ich denke mir die verschiedene Einwirkung verschiedener Salzgehalte auf die Regeneration etwas anders.

Ich nehme an, daß die Zahl der im Regenerat neu gebildeten Zellen abhängig ist von der Menge der zugeführten Nahrung. Nun besteht zwischen dem alten und neuen Gewebe ein Unterschied im osmotischen Verhalten. Die jungen embryonalen Zellen nehmen leichter Wasser auf und geben es leichter wieder ab, als die höher differenzierten Zellen des alten Gewebes. Im normalen Seewasser entspricht die dem Regenerat Nahrungsstoffe zuführende osmotische Strömung der nahrungsansaugenden Eigenschaft der embryonalen differenzierungsbedürftigen Regenerationsgewebe.

Kommt nun ein Tier in ein verdünntes Medium, so nehmen die neuen Zellen mehr Wasser auf als die alten. Durch den größeren Konzentrationsunterschied verstärkt sich die osmotische Strömung in der Richtung des Regenerats, es wird mehr Nahrung zugeführt, und die Regeneration wird gefördert.

Im konzentrierten Medium geben die embryonalen Zellen rascher und mehr Wasser ab als die des alten Gewebes. Dadurch wird der Konzentrationsunterschied vermindert, die osmotische Strömung nimmt ab und hört bei einem bestimmten Salzgehalt überhaupt auf. Die Folge ist eine Verminderung der Nahrungszufuhr und eine Hemmung der Regeneration.

Aus dieser Betrachtungsweise ergeben sich zwei Folgerungen, die beide noch unbewiesen sind, da obige Deutung einstweilen eine Hypothese ist. Immerhin scheinen sie mir interessant genug, um hier noch einmal hervorgehoben zu werden:

1) Die Nahrungszufuhr nach dem Regenerat beruht auf osmotischen Kräften.

2) Das Regenerationsgeschehen ist abhängig von der Menge der zugeführten Nahrung.

e. Wundverschluß.

Über die Art des Wundverschlusses und die Bildung des neuen Körperepithels bin ich nicht zu sicheren Resultaten gekommen. In der Literatur stehen sich zwei Ansichten gegenüber:

BARDEEN (3), THACHER (75) und STEVENS (69, 71) nehmen an,

daß sich das Epithel von den Schnittwunden aus durch direkte Zellteilung entwickle, während CURTIS (13) die Bildung des neuen Epithels auf die »formative cells« des Parenchyms zurückführt. Anfangs soll das Epithel über dem Regenerat sehr dünn sein, und erst nach etwa 4 Tagen (bei *Planaria simplicissima*) soll es das Aussehen des alten bekommen. Diesen Umwandlungsprozeß führt BARDEEN auf direkte Zellteilung zurück, während STEVENS eine Einwanderung von Parenchymzellen zwischen die Ectodermzellen beobachtete.

Ich habe den Wundverschluß bei beiden Formen, *Procerodes segmentata* und *Planaria teratophila*, untersucht, habe aber nie Bilder gesehen, wie sie STEVENS in Fig. 2 und 3 Taf. VII gibt. Bei *Procerodes* bleibt die Wunde ziemlich lange offen. Das Epithel zeigt oft an den Schnittändern eigentümliche Hervorwölbungen. Noch am dritten Regenerationstage ist die Wunde nicht mit einem ausgesprochenen Epithel bedeckt. Meist am vierten Tage zeigt sich dann eine Schicht ganz platter Zellen über der Wunde, die sich in den folgenden Tagen zum typischen Epithel umwandelt. Ob die Schicht vom anliegenden Regenerationsgewebe, das sich schon am zweiten Tage sehr deutlich zeigt, gebildet wird, oder durch eine Wucherung des angeschnittenen Epithels, kann ich nicht sagen. Eine schrittweise Umdifferenzierung von den Schnittändern her, die für letztere Auffassung spräche, habe ich nicht beobachtet.

Bei *Planaria teratophila* geht der Wundverschluß viel rascher vor sich.

f. Das Einwachsen des Darmes in das Regenerat.

Die Nahrungszufuhr ist für die Entwicklung des Regenerats von größter Wichtigkeit. So ist auch der Darm das erste Organsystem, das sich in der anfangs gleichartigen Masse des Regenerationsgewebes bemerkbar macht.

Anfangs scheint man den Vorgang der Darmentwicklung als etwas sehr Einfaches betrachtet zu haben. LEMON (36), der an *Planaria maculata* experimentierte, scheint ein einfaches Weiterwachsen des alten Darmes in die neuen Gewebe anzunehmen. Ähnliches stellt sich SCHULTZ (64) vor. »Im regenerierenden Vorderende wächst der Darm normal weiter, wenn auch im Wachstum ein wenig hinter der Weiterwucherung des Parenchyms zurückbleibend. Sein vorderes Ende wächst über das Nervensystem hinweg . . .« (S. 5). Eingehender schildert STEVENS den Vorgang. Sie sah, daß neue Darmzellen oft von »reserve cells« begleitet sind und vermutet, »that endoderm

cells are differentiated in the embryonic area, and applied to the branches which originate in the old digestive tract«. CURTIS (13) endlich hat die Bildung der neuen Darmzellen aus »formative cells« wahrscheinlich gemacht und diese Verhältnisse auf Taf. 15 Fig. 39 und 41 abgebildet.

An *Planaria morgani*, deren Darmzellen mit eigentümlichen Körnern gefüllt waren, beobachtete STEVENS (71) einen Unterschied in der Verwandtschaft zu Farbstoffen zwischen neuen und alten Darmzellen. Dadurch gewinnt CURTIS' Darstellung noch an Wahrscheinlichkeit.

Ich habe bei beiden Untersuchungsobjekten, besonders deutlich aber bei *Planaria teratophila*, gesehen, daß an den alten Darm sich die typischen Regenerationszellen anlegen. Wohl durch Wasseraufnahme vermehrt sich ihr Plasma und nimmt zugleich an Färbbarkeit ab. Die anfangs fadenförmigen Ausläufer quellen und werden plump. Wahrscheinlich verschmilzt dann das Protoplasma benachbarter Zellen; denn die nächste Stufe der Entwicklung ist eine Zelle von großem Plasmakörper und vielen Vacuolen, sie unterscheidet sich von der normalen Darmzelle nur noch durch eine größere Färbbarkeit und einen noch nicht lokalisierten Kern. Die nächst anliegenden Zellen sind schon typische Darmzellen. Ihr Kern ist in den vom Lumen entfernten Teil der Zelle gewandert. Übrigens sind bei diesen jungen Darmzellen die Zellgrenzen kaum zu sehen.

Sehr interessant ist der Weg, den der Darm bei seinem Weiterwachsen im Regenerate einschlägt. Ich habe nie gesehen, daß der angeschnittene Darmteil direkt sich verlängert. Die Weiterwucherung geht vielmehr von dem nächsten Seitenzweige aus, oder es bildet sich von selbst eine seitliche Knospe. Daher bilden sich bei einem präpharyngealen Vorderteil zwei Darmschenkel. Eine Ausnahme würde wohl die Kopfheteromorphose machen, deren Erzeugung mir jedoch nicht gelang.

Wie Textfig. 2 zeigt, wird der angeschnittene Darmschenkel zurückgebildet. Die intensive Zellwucherung am Schnittende scheint die Darmzellen zu konsumieren. Bald nimmt das kompakte Regenerationsgewebe ihre Stelle ein. Der Darminhalt zeigt sich nun in den nächsten Seitenästen, die stark zu wachsen anfangen. Sind die Stücke sehr klein und kann sich der Regenerationszapfen nicht dementsprechend vergrößern, so wachsen die Darmäste kopfwärts. Dadurch scheint sich das ganze Stück zu verlängern [vgl. die nachträgliche Regulation zur Erlangung der normalen Formverhältnisse,

MORGAN (51, 52)]. Sobald das neue Gewebe entwickelt ist, wachsen die Äste nach hinten. Anfangs sind sie unverzweigte, gerade Röhren. Dann bilden sich seitlich Knospen, die sich im weiteren Verlauf der Regeneration in die Lappen des fertigen Darmes verwandeln.

Alle neun in Textfig. 2 abgebildeten Fälle sind gleichalterig. Der verschiedene Grad der Regeneration ist auf die Größe der Stücke zurückzuführen.

Fig. 2.

Kopfregeneration bei *Procerodes*.

Geschlossen konturiert: altes Gewebe, punktiert konturiert: Regenerat.
Punktiert ist die stärkste Nahrungsansammlung im Darm.

Hat der Schnitt den Darm vor den ersten Seitenzweigen getroffen (die präocellaren abgerechnet), so bleibt die Regeneration eine unvollständige. War er gleich hinter den Seitenzweigen geführt, so wuchsen diese in der eben angeführten Weise kopfwärts. Nur in drei von sieben Fällen hatte sich ein Pharynx angelegt. Viel leichter ging die Regeneration vor sich, wenn der Schnitt erst hinter den zweiten und dritten Seitenzweigen den Darm getroffen hatte. Dann blieb auch das Wachstum in der Richtung des Kopfes aus.

Meine Versuche mit Hinterenden waren nicht glücklich. Die postpharyngeale Region von *Planaria teratophila* regenerierte sehr langsam. Die betreffenden Versuche mißglückten, indem die Regeneranten abstarben. Schwanzstücke von *Procerodes segmentata*

lieferten mir regelmäßig heteromorphe Schwänze. Der einzige Fall der Erzeugung eines Kopfes an dem vorderen Ende eines hinteren Teilstückes brauchte 20 Tage und war nach dieser Zeit durchaus noch nicht normal entwickelt. Die Schwierigkeit, Köpfe zu erzielen, ist um so auffälliger, als die Bildung von Schwänzen rasch und sicher vor sich geht. So erklärt es sich auch, warum fast nie zweiköpfige *Procerodes* in der freien Natur beobachtet wurden, während Schwanzverdopplung relativ häufig vorkommt.

Ob meine Beobachtung, daß das Weiterwachsen des Darmes nicht direkt vom verletzten Ende aus weitergeht, sondern auf dem Umweg durch eine seitliche Knospe, auch für die paarigen Darm-schenkel zutrifft, weiß ich nicht, doch scheint mir wahrscheinlich, daß der Darm sich hier gleich verhält wie in vorderen Teilstücken, und in der Literatur finde ich keine Beobachtungen, die einer solchen Annahme widersprechen.

g. Regeneration des Pharynx.

Die Bildung des Pharynx wurde von CURTIS (13), THACHER (75) und STEVENS (71), neuerdings auch von MRÁZEK (55) ziemlich übereinstimmend beschrieben. An einer bestimmten Stelle, deren Lage später besprochen werden soll, macht sich bei *Planaria simplicissima* je nach der Lage des Stückes am zweiten, dritten oder vierten Tag, bei *Planaria maculata* am zweiten Tag, eine Ansammlung von Zellen bemerkbar. Dieser Zellhaufen wächst durch Anlagerung neuer Zellen, nicht durch Zellteilung im Innern. Wenn er eine bestimmte Größe erreicht hat, so zeigt sich im anliegenden Gewebe eine Lücke, die zukünftige Pharynxkammer. Die sie begrenzenden Zellen ordnen sich bald zum Epithel. Etwas später bildet sich das Pharynxlumen, anfangs als eine Lücke im Centrum des Gewebes, dann in der Richtung der Pharynxhöhle und des entgegenwachsenden Darmes durchbrechend.

Zugleich beginnt sich auch das Epithel des Pharynxlumens zu differenzieren. Zwischen beiden Epithelien macht sich in der folgenden Periode eine Umordnung der Zellen bemerkbar, die zur Bildung der verschiedenen Muskelschichten und Drüsen führt.

Für *Planaria teratophila* stimmt die obige Schilderung sehr gut. Einzelheiten sollen später Besprechung erfahren. Bei *Procerodes segmentata* liegen jedoch die Verhältnisse etwas anders.

Durch die Verzögerung des Wundverschlusses wird auch die Organbildung am Hinterende in den ersten Tagen gehemmt. Bis

zum vierten Tage bemerkt man eine successive Zunahme des undifferenzierten Regenerationsgewebes und eine Vermehrung der Zellen in den zunächst liegenden Teilen des Parenchyms. Die Regenerationszellen schichten sich in mehreren Lagen parallel zu dem Wundrand, ihre Plasmafortsätze verfilzen sich, und es entsteht ein widerstandsfähiges Gewebe, das wohl den zu dieser Zeit immer noch nicht bewerkstelligten Wundverschluß erleichtert. In diesen Zellhaufen wachsen nun nach Rückbildung des medianen Darmteiles die seitlichen Schenkel ein, und zwischen ihnen, etwas ventral von der Rückbildungszone des medianen Darmastes, erscheint bald darauf (nach 89 Stunden Regenerationszeit) die Pharynxanlage in Knospenform (Fig. 5 Taf. XXII). Die äußersten Zellen der Knospe ordnen sich zu einer Art Epithel, bevor die Pharynxhöhle gebildet ist. Nach 113 Stunden beginnt sich das Epithel vom umliegenden Gewebe abzulösen. Die Auskleidung der Höhle bleibt zeitlich etwas hinter der Epithelbildung am Pharynx zurück. Die Tasche beginnt zuerst an der Basis des Pharynx zu klaffen. Letzterer erscheint nun als ein oben abgerundeter Kegel. Von der Außenwelt trennt ihn nur noch eine ganz schmale Gewebsbrücke und das neugebildete Körperepithel. Bei der weiteren Entwicklung umwächst der Regenerationszapfen die Pharynxanlage von der Dorsalseite, der Pharynx wächst in die Länge. In dem dünn bleibenden ventralen Epithel bricht sich ein Loch durch: die Öffnung der Pharynxtasche. Im Innern des Pharynx erscheint bald nach der Bildung der Pharynxtasche eine Zellgruppierung, die im Centrum beginnt, von da nach der Spitze und nach der Basis fortschreitet und zur Bildung des Pharynxlumens führt. Beide Prozesse: der Durchbruch der Pharynxöffnung und des Pharynxlumens begannen etwa 150 Stunden nach der Operation. Nach 10 bis 11 Tagen ist der Pharynx völlig entwickelt, doch scheint er schon am achten oder neunten Tage funktionsfähig zu sein. Ein am zwölften Tage getötetes Tier hatte bereits mit der Anlage des Copulationsorganes begonnen, dessen Regeneration ich hier unberücksichtigt lassen muß.

h. Die die Lage des neuen Pharynx bestimmenden Faktoren.

Über die Faktoren, die die Lage des neuen Pharynx bestimmen, finde ich in der Literatur verschiedene Theorien.

BARDEENS in mehreren Aufsätzen vertretene Ansicht läßt sich etwa so formulieren.

Die Bildung des Pharynx geschieht in Abhängigkeit vom Darmtractus und zwar gerade hinter der Stelle, wo der Darmdruck der geringste ist, »just posterior to the point of least intestinal pressure«, d. h. an der Vereinigungsstelle der drei Hauptschenkel des Darmes. Ein Pharynx kann nur am hinteren Ende des vorderen Darmschenkels (axial gut) entstehen, der gewissermaßen die Rolle eines Magneten spielt, indem vorn an einem Pol eine bestimmte Strömung (nutritive currents) das embryonale Gewebe zu einem Kopf umwandelt, während am hinteren Pol eine andre Strömung einen Pharynx bildet. Die Wirkung dieses Druckes stellt sich BARDEEN so vor: »The cause of the formation of embryonic tissue just posterior to the point of least intestinal pressure is equally dark . . . We might assume that certain intestinal fluids are set free by pressure.«

Dieser Theorie ist vorzuwerfen, daß sie die Dinge, die sie beweisen sollte, voraussetzt.

LILLIE hat schon gezeigt, daß der »axial gut« erst durch Kopf und Pharynx bestimmt werde, auch ist es schwierig, den »point of least intestinal pressure« in Teilstücken zu bestimmen, die das dreischenkellige Darmsystem nicht vollständig besitzen, d. h. in allen prä- und postpharyngealen Stücken sowie in Längshälften und Schrägausschnitten. Außerdem ist von LILLIE vermutet, von CURTIS, THACHER und STEVENS bewiesen worden, daß in Schwanzstückchen der Pharynx angelegt wird, bevor sich die beiden Darmschenkel vereinigt haben, bevor also ein »axial gut« zustande kommt.

LILLIE gibt die Wahrscheinlichkeit zu, daß Pharynxbildung und Darm in einer bestimmten Beziehung stehen, er vermutet, daß die Entstehung neuer Darmzellen auch die Bildung des Pharynx hervorruft: »I think that it is also probable that the stimuli inducing pharynx formation proceed from intestinal cells of new formation.« Doch ist damit die Frage nach der Lage des neuen Pharynx nicht gelöst, indem durchaus nicht an allen Stellen, wo neue Darmzellen gebildet werden, auch neue Pharynge entstehen. LILLIE läßt die Frage daher offen.

Von einem ganz andern Gesichtspunkt scheint MORGAN die Sache zu betrachten. Beim Studium von Doppelbildungen von *Planaria lugubris* (*simplicissima*) vermutet er, daß die Form und Selbstständigkeit eines Teiles von der An- oder Abwesenheit eines Pharynx in demselben abhängt. MORGAN schließt also gerade umgekehrt, als man erwarten sollte; nicht die Pharynxbildung ist abhängig von den Verhältnissen der äußeren Gewebe, sondern die Ausbildung der Ge-

webe wird bedingt durch die Anwesenheit eines Pharynx. Dadurch erscheint die Pharynxbildung als etwas Zufälliges. Von einer ähnlichen Auffassung spricht auch eine andre Stelle (44): »the way in which the old tissue transform into a new worm, and the development of a new pharynx, anywhere in the old tissue shows that the material of the body is almost as plastic at that of a undivided or dividing egg.«

In späteren Arbeiten hat MORGAN selbst gezeigt, daß in jedem Teilstück die Stelle, wo der neue Pharynx gebildet werden soll, genau bestimmt und von der Lage, die der Teil am ganzen Wurm einnahm, abhängig ist.

CHILD (12) hat diese Lagebeziehung an einer californischen Planarienart studiert und kommt zu ähnlichen Resultaten wie MORGAN. Aus dem Umstand, daß in vorderen Stücken der Pharynx hinten, in mittleren in der Mitte und in hinteren vorn liegt, daß ferner hintere Querabschnitte vorn mehr Regenerationsgewebe bilden, vordere dagegen hinten, schließt CHILD, daß jedes Stück seine funktionelle oder physiologische Mitte besitze, die nur in mittleren Stücken mit der eigentlichen Mitte übereinstimmen, in vorderen dagegen mehr hinten, in hinteren mehr vorn sei. In dieser funktionellen Mitte oder der physiologischen Pharynxregion erscheint der Pharynx. Eine weitere Erklärung, warum das so sein muß, wird nicht gegeben. Übrigens machen die hintersten Stücke von *Planaria maculata* meist eine Ausnahme von der Regel, indem der Pharynx in diesen Fällen weiter hinten liegt, als man es erwarten sollte. CHILD erklärt das aus einer Vorbereitung für die Teilung, die innere Veränderungen hervorrufe, so daß Schwanzstücke physiologisch schon vor der Teilung selbständig werden. Bei Tieren, die im Winter operiert worden waren, die also nicht im Begriff sein konnten, sich zu teilen, fand er die Verhältnisse, wie er sie theoretisch forderte, oder wie MORGAN sie bei *Planaria lugubris* beschrieben hat.

STEVENS (71) zieht obige Resultate etwas in Zweifel, da sie durch Versuche an einer »Varietät« von *Planaria maculata* und an *Planaria morgani* fand, daß der Pharynx in Schwanzstücken unter allen Umständen in etwa einem Drittel des Abstandes vom Wundrand zum Schwanzende entsteht.

Einstweilen sind uns die Ursachen, welche die Lage des neuen Pharynx bestimmen, noch sehr dunkel.

Es hieße jedoch die Hände in den Schoß legen, wollte man einfach innere Wachstumsgesetze für die Lokalisierung des Pharynx

verantwortlich machen. Wenn man auch nicht erwarten darf, vollständige Klarheit in diesen Bedingungen zu erlangen, so sollte uns doch das Experiment zeigen können, von welchem Organsystem die Bildung des Saugrüssels abhängt, ob vom Nervensystem oder vom Darm, oder ob vielleicht der ganze Planarienkörper eine Rolle spielt. Meine Versuche haben mich bis jetzt nicht befriedigt. Am meisten versprechen künstlich erzeugte Doppelbildungen, und gerade in dieser Beziehung mußte die Zahl meiner Experimente eine besonders geringe bleiben. Immerhin habe ich die Überzeugung gewonnen, daß das Darmsystem allein die Lage des zu bildenden Saugrüssels bedingt. Meine Gründe dafür kann ich schon hier auseinandersetzen.

Der Pharynx gehört zum Darmtractus, und schon deshalb ist es wahrscheinlich, daß seine Entstehung in irgend einer Weise mit der Regeneration des Darmes zusammenhängt, mit dem er zwar anfangs nicht direkt in Verbindung steht, als dessen Teil er jedoch später zu funktionieren hat. Außerdem braucht die Entwicklung dieses Organs viel Nährstoffe, und letztere gehen, wie ich im Kapitel über die Ernährung des Regenerats gezeigt habe, vom Darm aus.

Warum entsteht jedoch der Pharynx immer an der Stelle, wo die drei Darmäste sich vereinigen? Oder mit andern Worten: warum kommt immer die typische Tricladenanordnung des Verdauungssystems zustande?

In letzter Instanz wird diese Frage nicht zu lösen sein, da uns die grundlegenden Gesetze der Vererbung noch völlig dunkel sind. Dagegen kann uns die genaue Beobachtung des Vorganges die Wege zeigen, auf denen das Ziel erreicht wird. Ich glaube, daß zu den Vorbedingungen zur Saugrüsselbildung die Anwesenheit zweier ungefähr paralleler Darmäste gehört. Solche Darmfiguration in der Zone der Regeneration beobachtete ich immer, wenn irgendwo ein neuer Pharynx entstand. In präpharyngealen Vorderteilen entstand der Pharynx erst, wenn die seitlichen hinteren Darmäste angefangen hatten in das Regenerat einzudringen. Dementsprechend entsteht bei solchen Teilstücken der neue Pharynx immer am hinteren Ende. Diese Beobachtung stimmt mit denen andrer Autoren. Leider wurde die Lagebeziehung des Darmes zur Pharynxanlage nur in seltenen Fällen untersucht.

Alle von BARDEEN (1, 3, 4) beobachteten Pharynxentwicklungen lassen sich von diesem Gesichtspunkt aus betrachten.

THACHER (75) fand, daß zur Zeit der ersten Pharynxanlage in präpharyngealen Teilstücken der Hauptdarm abgerundet war und mit der Bildung der Seitenäste begonnen hatte.

STEVENS (71) findet ebenfalls, daß zur Zeit des Auftretens der zur Pharynxbildung führenden Zellanhäufung »in both prepharyngeal and tail pieces the digestive tract is advancing along the right and left sides . . .« In postpharyngealen Enden sind diese Bedingungen von selbst gegeben. Die beiden angeschnittenen Darmäste haben das Bestreben, sich median zu vereinigen. In solchen Fällen entsteht der Pharynx vorn. Vielleicht läßt sich die Rolle, welche die beiden Äste spielen, folgendermaßen erklären.

Von jedem Darmast gehen nutritive Strömungen (BARDEEN) aus. In der Regenerationszone findet man den Darm stets mit Stoffen vollgepfropft, und die nutritiven Strömungen müssen daher in jener Gegend besonders intensiv sein. Sind nun zwei solcher stark ernährenden Darmäste vorhanden, so muß es zwischen beiden eine Zone geben, wo die beiden Ströme sich stauen und wo daher besonders viel Nährsubstanz aufgehäuft wird. Dort entsteht, wie ich glaube, der Pharynx.

Allerdings muß ich hier gleich zugeben, daß bei *Planaria teratophila* diese Bedingungen nur bei der Bildung des Hauptpharynx zutreffen. Die sekundären Saugrüssel entstehen in Abhängigkeit von nur einem der beiden seitlichen Darmäste. Daß ein Seitenast dabei eine Rolle spielt, konnte ich ebenfalls nie beobachten.

i. Unvollkommene Regeneration und Heteromorphosen bei *Procerodes segmentata*.

Trotzdem *Procerodes segmentata* im allgemeinen rasch und anstandslos regeneriert, zeigt sich doch eine gewisse Beschränkung der Regenerationskraft. Während Schwänze am ganzen Körper erzeugt werden können, selbst von Köpfen, die gleich hinter den Augen abgeschnitten wurden, ist es mir nie gelungen, an hinteren Stücken, von der Pharynxgegend an rückwärts, Köpfe zu erzeugen.

Ein ähnliches Verhalten zeigt das amerikanische und europäische *Dendrocoelum lacteum*, zwei Arten, die sich nur äußerlich gleichen. Sie weichen im Geschlechtsapparat so stark voneinander ab, daß es mir fraglich erscheint, ob sie in das gleiche Genus unterzubringen sind. Die amerikanischen Exemplare, die WILHELMI und ich vorläufig untersuchten, waren leider nicht ganz geschlechtsreif, doch geht ja auch aus WOODWORTHS (79) Beschreibung der amerikanischen Art deutlich hervor, daß es sich nicht um IJIMAS *Dendrocoelum lacteum* Oerst handeln kann.

LILLIE (38) stellte zuerst die unvollkommene Regeneration von

Dendrocoelum lacteum americ. fest. Sein Erklärungsversuch, daß die Abwesenheit des Gehirns die Weiterführung der Regeneration von Hinterenden unmöglich mache, wurde von MORGAN (50) zurückgewiesen, indem es ihm gelang, an einem Exemplar, dessen Kopf und Schwanz entfernt worden war, trotzdem der Kopf und das Gehirn bleibend fehlten, den Schwanz vollständig zu regenerieren.

Im gleichen Jahre entdeckte SCHULTZ (64) die unvollkommene Regeneration von *Dendrocoelum lacteum europ.* Er erklärte, daß durch die Muskelkontraktion beim Wundverschluß das mediane Stück, gleichsam der Vegetationspunkt, in die Mitte hineingezogen wurde und hier, von Parenchym umgeben, wahrscheinlich ohne Entwicklungsreize zu erhalten, keine Organe weiter regenerierte.

MORGAN prüfte diese Hypothese, indem er die Vorderenden nicht wagrecht abschnitt, sondern durch zwei schräge Schnitte ein zugespitztes Ende erzeugte, er fand jedoch, daß auch bei solchen Exemplaren die Regeneration des Kopfes unterblieb.

Später (28, S. 21) neigt MORGAN zu der Ansicht, daß das Gebilde, das sich bei den beiden *Dendrocoelum*-Arten an Stelle eines Kopfes entwickle, ein heteromorpher Schwanz sei. Ich halte die Frage, ob Schwanz oder unentwickelter Kopf, für müßig, solange man den Schwanz nur mit der spitzeren Endigung und den zwei Darmenden (letzteres nicht einmal konstant, s. *Dendrocoelum lacteum*, *Nausikaë*

cavatica usw.) charakterisieren kann.

Bei *Procerodes* zeigen alle postpharyngealen Teilstücke mehr oder minder deutliche Schwanzheteromorphosen. Die Anatomie solcher Stücke ist nicht leicht zu verstehen. Ich fand eigentümliche Spalträume, von einem, wie es schien, neugebildeten Epithel ausgekleidet, die ich nicht als Pharynx oder Penishöhle zu deuten wage.

Andre Stücke waren einfacher; die beiden Därme anastomierten dann und wann in der Nähe des Regenerationsendes, doch meist nur durch Seitenzweige. Ein unpaarer Darmschenkel war nie entwickelt. Die beiden Nervenstränge berührten sich ebenfalls in der Nähe des Schnittendes, doch war kein ausgebildetes Gehirn zu finden.

Der Copulationsapparat blieb in seiner typischen Form erhalten, und die Vasa deferentia strotzten von Spermatozoen, so daß sie einen bedeutenden Raum einnahmen. Außerdem waren meist noch Hoden und Dotterstöcke ausgebildet. Der Uterus fehlte nie.

Ein Stück enthielt zwei Copulationsorgane, zwei Uteri und zwei Geschlechtsöffnungen. Letztere waren beide ventral gelegen. Die Uteri waren nach den Schwanzenden, die Penislumina nach der Mitte des Tieres gerichtet. Da die Schnittrichtung nicht sehr glücklich war, kann ich nicht beide Organsysteme durch Wiedergabe eines Schnittes verdeutlichen. Die Figur ist eine schematisierte Reproduktion aus drei Schnitten. Die Größenverhältnisse und Abstände sind jedoch genau gewahrt (Textfig. 3).

Trotz wiederholter Versuche gelang diese Verdopplung des Geschlechtsapparates nur ein einziges Mal.

Die Frage nach der Ursache des beschränkten Regenerationsvermögens hinterer Teilstücke muß ich offen lassen. An eine zu geringe Menge regenerierender Elemente zu denken ist deshalb falsch, weil Köpfe, selbst wenn sie hart hinter den Augen abgetrennt wurden, sich vervollständigten. Man hat wohl eher an eine Schwierigkeit in den Ernährungsverhältnissen des Regenerats zu denken, vielleicht an die Unmöglichkeit, die beiden Darmäste zu vereinigen und in letzter Instanz an die Schwierigkeit des Wundverschlusses.

Doch das sind alles unbegründete Vermutungen, und der Umstand, daß sich *Procerodes* in dieser Hinsicht verhält wie *Dendrocoelum lacteum*, dessen Tendenz, die hinteren Darmäste postpharyngeal zu vereinigen, bekannt ist, scheint mir nicht für diese Erklärung zu sprechen.

Mit MORGANS Annahme, daß die Schwanzbildungstendenz größer ist als die Kopfbildungstendenz, ist uns nur wenig geholfen; die Frage ist dadurch nur anders ausgedrückt.

Doppelbildungen bei *Procerodes segmentata* kommen in der Natur recht häufig vor. Zwei- oder dreifache Schwänze, Spaltung und Mehrfachbildung des Pharynx, Augenanomalien; doppelte Köpfe habe ich nie gesehen. WILHELM hat unter Tausenden von Exemplaren, die er während 3 Jahren sammelte, ein einziges Individuum mit Doppelkopf gefunden. Dies wird man bei der Schwierigkeit, Köpfe zu regenerieren, kaum anders erwarten.

In den doppelten Schwänzen war auch der Copulationsapparat doppelt. Die Anatomie solcher Mißbildungen konnte ich nicht genau verfolgen.

Ihre Entstehung ist wohl auf Verletzungen zurückzuführen, die bei der eigentümlichen Lebensweise der *Procerodes segmentata* sehr häufig vorkommen. Diese Form lebt am Wasserrand im groben Sand, in der Zone, wo die Brandung den Sand stets hin und her trägt.

Künstlich kann man durch Längsspaltung doppelte Schwänze und Köpfe erzielen. Wie mir WILHELMI mitteilt, regeneriert ein in der Mitte gespaltenen Kopf jederseits die fehlende Hälfte.

4. Regenerationsversuche an *Procerodes segmentata* (Lang).

Über Regeneration an marinen Tricladen ist bis jetzt sehr wenig bekannt geworden.

DALYELL (14) 1814 experimentierte mit der marinen *Planaria flexilis*, die wahrscheinlich zu den Polycladen zu rechnen ist, für uns also nicht weiter in Betracht kommt.

RANDOLPH (59) 1897 machte einige wenig erfolgreiche Regenerationsexperimente mit *Bdelloura candida*. Eine Anzahl Bdellouren wurden in der Mitte des Körpers quer durchgeschnitten. Die Regeneration ging sehr langsam vor sich, und die Stücke starben in solcher Zahl, daß nach 44 Tagen ein einziges Vorderende übrig blieb, das jedoch völlig regeneriert erschien. Ein durch einen seitlichen Längsschnitt entstandenes Stück von einem Drittel ursprünglicher Größe vervollständigte sich in derselben Zeit zu einem Wurm, der bloß ein Auge besaß und dessen Pharynx zweigeteilt war.

Mein Objekt *Procerodes segmentata* Lang eignet sich für Regenerationsversuche gut. In Kulturen hält sie sich ausgezeichnet. Die Regenerationsfähigkeit ist eine große, wenn auch verschiedene Eigentümlichkeiten die Untersuchungen erschweren. Nicht selten findet man, daß Regeneranten sich über Nacht mit einer zähen Hülle umgeben haben. Solche eingekapselte Stücke scheinen anders zu regenerieren, wie ich glaube, langsamer und mit bedeutender innerer Organumformung. Auf jeden Fall verhindert dieser Umstand eine genaue Beobachtung der Regenerationerscheinungen, da man keinen Anhaltspunkt über das Fortschreiten derselben hat. Die Einkapselung konnte verhindert werden, wenn man die zusammengekauerten Tiere bisweilen aufstörte oder durch starke Belichtung zum Kriechen brachte.

Meine Untersuchungen beschränken sich auf frei regenerierende Tiere.

Um den Darmverlauf deutlich zu machen, befolgte ich Dr. J. WILHELMIS Rat und fütterte die Planarien vor der Operation mit Fischfleisch, das vorher einige Minuten lang in Orange gelegt worden war.

Technisches. Zur Fixierung diente ZENKERSche Lösung oder ein Gemisch von Sublimat, Wasser und 33% Salpetersäure zu gleichen Teilen. In diesem Gemisch blieben die Tiere nur eine Minute und wurden dann in absoluten Alkohol gebracht. Wasser muß vermieden werden, da verdünnte Salpetersäure starke Quellungen verursacht. Später werden die Objekte entsublimiert und erweisen sich für die gebräuchlichen Farbgemische sehr brauchbar. Die Mischung kann kalt oder warm angewandt werden. Am besten läßt man die Tricladen in einer Urschale kriechen, gießt, wenn die Bewegungen ruhig geworden sind, das Wasser ab und spritzt die Flüssigkeit entweder mit einer Pipette in der Richtung des Kriechens über das Tier oder gießt sie warm direkt über den Wurm. Histologisch bewährten sich ZENKER und Sublimatsalpetersäure. Zur Erhaltung der Form ist die zweite Methode jeder andern vorzuziehen. Ich habe sie mit Erfolg auch bei Süßwassertricladen angewandt.

Regenerationsexperimente an *Procerodes segmentata*.

Im folgenden gebe ich einen Auszug aus meinem Protokoll:

1. Experiment. 3. Oktober 1907.

10 Exemplare *Procerodes segmentata* präpharyngeal quer durchschnitten.

Beobachtungen: Die Vorderenden machen einige heftige Kriechbewegungen durch Längskontraktion, wie das stets geschieht, wenn man Tricladen durch Berührung reizt, dann setzen sie ihren Weg ruhig fort. Ihre Bewegung ist eine ruhig gleitende, ihr Benehmen und ihre Reaktion auf Licht ist genau so wie bei vollständigen Tieren.

Die Hinterenden ziehen sich nach der Operation heftig zusammen. Wenn der Schnitt den Pharynx noch getroffen hat, so wird das freie Ende aus der Wunde ausgestoßen. Nach einigen Minuten erschlaffen die Muskeln und das Stück setzt sich in Bewegung. Es kommt jedoch nur sehr langsam und ruckweise vorwärts. Eine bestimmte Orientierung fehlt. Gewöhnlich wird eine Kreisbahn mit allmählich sich änderndem Radius beschrieben. Bei Wechsel der Lichtintensität bemerkt man keine Änderung im Benehmen der Würmer, sie scheinen gegen Lichtreize absolut unempfindlich zu sein.

Über Lichtreaktionen decapitierter Planarien finde ich in der Literatur verschiedene Angaben. LOEB (42) und HESSE (25) finden, daß augenlose Teilstücke von Süßwassertricladen auf Lichtreize ähnlich reagieren wie ganze Würmer, nur langsamer und weniger präzise.

PARKER und BURNETT (58) untersuchten das Verhalten augenloser Stücke genauer und gelangten zu ähnlichen Schlüssen.

LILLIE (39) fand im Gegensatz zu obigen, daß hintere Enden seiner pigmentlosen, als *Planaria lactea* bezeichneten Tricladen nicht auf Licht reagieren. Da solche Teile auch nicht imstande sind zu regenerieren, bringt er die beiden Fakta in Zusammenhang.

Die Versuche von LOEB und HESSE ergaben, daß enthauptete Planarien in einem zur Hälfte verdunkelten Gefäß das Dunkel aufsuchen, daß sie unterschiedsempfindlich sind. Da bei diesen Versuchen nur pigmentierte Formen zur Verwendung kamen, ist vielleicht das dunkle Pigment die Ursache der Reaktion. Der Wärmereiz des Licht absorbierenden Pigments löste wohl die Bewegung aus. Solange die Würmer belichtet waren, krochen sie umher, kamen sie an eine dunklere Stelle, so hörte der Reiz auf, und das Tier kam zur Ruhe. So kann man leicht auch die Ausnahmefälle bei LOEB und HESSE verstehen, bei denen enthauptete Planarien trotz langdauernder Belichtung im hellen Teil des Gefäßes verharren. Per Zufall kamen diese Tiere nicht in den dunklen Teil, und im Lauf der Zeit erlahmte auch im hellen die Reaktion auf den Lichtreiz, so daß die Würmer in der belichteten Hälfte des Gefäßes zur Ruhe kamen.

PARKER und BURNETTS Versuche scheinen mir deshalb wenig zu beweisen, weil die Zahl der Versuchstiere eine sehr kleine war. Decapitierte Planarien reagieren sicher nicht durch eine bestimmte Einstellung zu den einfallenden Lichtstrahlen. Das geht, wie ich glaube, deutlich aus den PARKER-BURNETTSchen Versuchen hervor. Die augenlosen Hinterteile wurden in die Mitte einer in Grade eingeteilten Kreislinie gebracht. Ihre Anfangsrichtung wurde angemerkt. Nun wurde das Becken von einer Seite belichtet und der Punkt, wo die Peripherie überschritten wurde, in den einzelnen Fällen angemerkt. Die meisten Planarien krochen ungefähr in der Anfangsrichtung weiter, einige kehrten um, selbst wenn das Licht von hinten einfiel. Als wichtigste Fehlerquelle ist wohl bei diesen Experimenten die Schnittrichtung in Betracht zu ziehen, die bei den einzelnen Individuen naturgemäß nicht gleich sein konnte. Der Wundreiz und die bei der auf die Operation folgenden Kontraktion beteiligten Muskeln haben sicher auf die Bewegungsrichtung einen Einfluß.

Bei augenlosen Hinterenden von *Procerodes segmentata* konnte ich, wie gesagt, nie irgend einen Einfluß des Lichtes feststellen. WILHELM, der schon im vergangenen Jahr ähnliche Versuche mit decapitierten *Procerodes* machte, kommt zu gleichen Resultaten: Die Vorderenden verhalten sich wie ganze Tiere, während die Hinterenden nicht im geringsten auf Licht reagieren.

Die zehn Vorderenden vom 3. Oktober zeigten bis zum 5. einen unregelmäßigen Zapfen nackten Parenchyms am Schnittende, der immer mehr durch Resorption schwand. Am 8. Oktober hatten alle einen deutlichen Schwanz und Pharynx regeneriert. Am 9. fand die erste Fütterung statt. Der neue Pharynx funktioniert bereits. Die zehn Hinterenden kapselten sich bis zum 4. Oktober sämtlich ein. Ihre Regeneration wurde nicht weiter verfolgt.

2. Experiment. 3. Oktober 1907.

10 Exemplare hinter dem Pharynx durchschnitten.

Bewegungen und Verhalten zum Licht wie beim vorigen Versuch. Die Vorderenden haben nach 4 Tagen das fehlende Hinterende ersetzt. Die Hinterenden kapselten sich in diesem Fall nicht ein. Am 9. Okt. fiel mir auf, daß die meisten das Vorwärtskriechen aufgegeben hatten. Auf alle Reize antworteten sie nur durch Kontraktionen und ruckweise seitliche Bewegungen. Das Regenerat war schon am 8. in Form eines Zapfens sichtbar. Später, am 18. Oktober, wurden diese Schwanzstücke lebend und an Schnitten sowie an Quetschpräparaten untersucht; es zeigte sich, daß das Regenerat ein mehr oder weniger deutlicher heteromorpher Schwanz war. In zwei Fällen waren schon äußerlich zwei Geschlechtsöffnungen sichtbar. (Diese Fälle wurden schon früher besprochen, S. 552.)

3. Experiment. 3. Oktober 1907.

10 Exemplare durch seitliche, zur Achse des Tieres senkrechte Einschnitte von verschiedener Tiefe an mehreren Stellen verletzt.

Nach 3 Tagen sind die Wunden meist geheilt und nach 6 Tagen auch die tiefsten Narben spurlos verschwunden. Eine Doppelbildung kam nicht zustande.

4. Experiment. 3. Oktober 1907.

Bei acht Exemplaren wurde das Hinterende durch einen medianen Längsschnitt in zwei Teile gespalten.

Schon am 9. Oktober waren nur noch geringe Spuren der Verletzung zu sehen. In der Folgezeit bildete sich bei einem Individuum ein Doppelschwanz aus.

5. Experiment. 3. Oktober 1907.

Durch einen Schnitt wie beim 3. Experiment, der die Pharynxwurzel trifft, wird der Pharynx entfernt (10 Exemplare).

Am 9. Oktober haben acht Exemplare einen neuen Pharynx von verschiedener Länge gebildet. Ein Wurm hat zwei Saugrüssel, ein anderer ebenfalls zwei und die Anlage eines dritten, s. S. 563.

6. Experiment. 23. Oktober 1907.

20 Exemplare werden nahe dem Vorderrand hinter den Augen quer durchschnitten.

Die Köpfe ergänzen sich in verschiedener Weise, je nachdem der Schnitt näher oder weiter von den Augen entfernt war. Die Resultate dieses Versuches wurden an anderer Stelle genauer besprochen (Fig. 2).

Das erste Experiment wurde später wiederholt, um den Einfluß verschiedenen Salzgehaltes auf die Regeneration festzustellen und um den Vorgang der Pharynxbildung in präpharyngealen Teilstücken zu untersuchen. Bei diesem Anlaß zeigte es sich, daß die Regeneration wohl infolge der tieferen Temperatur entsprechend der vorgerückteren Jahreszeit (22. Oktober, 5. November) langsamer vor sich ging.

Gegenüber den Süßwassertricladen ergeben sich bei der äußeren Betrachtung der Regeneration keine wesentlichen Unterschiede. Mehr Schwierigkeit als den daraufhin untersuchten Planarien scheint *Procerodes* der Wundverschluß zu machen. Sobald jedoch das Epithel die Wunde bedeckt, laufen die Vorgänge sehr rasch ab. Ob dieser Unterschied eine Specieseigentümlichkeit ist oder auch andre marine Tricladen auszeichnet, weiß ich nicht. Bemerkenswert scheint die Schwierigkeit, Kopfheteromorphosen zu bilden und die große Neigung zur Erzeugung von heteromorphen Schwänzen.

5. Regenerationsversuche an präpharyngealen Vorderenden von *Planaria teratophila*.

Allgemeine Beobachtungen.

Planaria teratophila ist sehr stenotherm. Ende August erwies es sich als unmöglich, lebende Tiere nach Neapel zu bringen.

Am 25. September brachte ich in einer »Thermosflasche« mit isolierenden Doppelwänden etwa 100 Exemplare in Eiswasser lebend nach Neapel.

Am 16. November versuchte ich die Tiere ohne diese Vorsichtsmaßregel in einem weiten Glasgefäß zu transportieren. Von etwa 150 brachte ich kaum 30 mit dem Leben davon. Die Kolonie vom 25. September wurde in einem großen Aquarium mit Kühlschlange über einen Monat gehalten. Trotz aller Versuche mußte die konstante Temperatur 14—15° betragen. Die Tiere hielten sich leidlich und wurden mit Limnaeen und Fleisch gefüttert. Häufige Teilungen der ganzen und der regenerierenden Tiere, sowie eine große Sterblichkeit, besonders unter den Teilstücken, die von erwachsenen Exemplaren stammten, bewiesen jedoch, daß die gebotenen Bedingungen keineswegs ideal waren und erschwerten die Regenerationsversuche sehr. Mehr Glück hatte ich mit der Winterkolonie (vom 16. November), die ich im Freien bei einer Temperatur von durchschnittlich 10° hielt. Das Wasser mußte jedoch auch in diesem Fall zwei- bis dreimal im Tag gewechselt werden.

Angesichts so großer Schwierigkeiten mußte ich mich bei meinen Regenerationsversuchen auf das Wichtigste beschränken, auf die Beobachtung der Pharynxregeneration in pharynxlosen Vorderteilen, die sich als lebenskräftiger erwiesen als postpharyngeale Stücke.

Auszug aus meinem Protokoll über Regenerationsversuche
an *Planaria teratophila*.

Am 25. September trennte ich 20 Exemplare von *Planaria teratophila* in der Gegend der Wurzel des vordersten Pharynx durch. Die Vorderenden wurden gesammelt; die von erwachsenen Würmern stammenden in ein erstes Becken, die von jungen und jüngsten in ein zweites.

Unter den intakt gebliebenen Exemplaren bemerkte ich in den folgenden Tagen Teilungsepidemien. Die Teilungsebene entsprach ungefähr der Operationsebene, war also präpharyngeal. Die Kolonien von Vorderteilen zeigten große Verschiedenheiten. Die von Erwachsenen stammenden gingen am fünften Tage bis auf zwei zugrunde, ohne Anzeichen von begonnener Regeneration. Die jüngeren dagegen waren lebhaft und zeigten nach 5 Tagen schon deutliche weiße Regenerationszapfen. Einige Hinterenden dieser Kolonie hatten sich nun auch postpharyngeal durchgeschnürt und gingen in den nächsten Tagen ein.

Nach 6 Tagen bemerkte ich an einem Vorderende, das von einem jungen Tier stammte, die ersten Anzeichen der Pharynxanlage und zwar in diesem Falle doppelt. Auf Sagittalschnitten zeigte es sich, daß die eine Knospe mehr ventral, die andre mehr dorsal gelegen war, zwischen beiden zeigte sich ein Gewebe, das sich aus Rückbildungsprodukten von Darmzellen zusammensetzte. Der neue Darm hatte zu beiden Seiten angefangen in das Regenerat einzuwachsen.

Nach 8 Tagen wurde die erste Kolonie von Vorderenden (von erwachsenen Individuen stammend) aufgehoben, indem das einzige überlebende Exemplar getötet und untersucht wurde. Die Regeneration war sehr unvollkommen, ein kleiner etwas zur Seite neigender Zapfen indifferenten Gewebes war alles, was zu erkennen war.

Das gleichzeitig abgetötete Exemplar der jungen Vorderenden besaß einen vollständig differenzierten Pharynx.

Am folgenden Tage ging jedoch auch diese Kolonie durch Absterben der letzten zwei Exemplare ein. Die letzten Überreste der am 25. September gesammelten etwa 100 Planarien wurden am 24. Oktober untersucht. Die meisten zeigten Abnormitäten, seitliche Einbuchtungen, regenerierte Körperteile oder rückgebildete Tentakel. Von den drei Vorderenden besaßen zwei je zwei Pharynge, das dritte außerdem eine deutliche Knospe.

Die Winterkolonie wurde in ähnlicher Weise angelegt und am 18. November in Betrieb gesetzt. Bei der kleinen Zahl der mir damals zur Verfügung stehenden Planarien mußte ich mich darauf beschränken, in größeren Zwischenräumen dann und wann ein Exemplar zu konservieren. Auch jetzt war die Sterblichkeit noch ziemlich groß, doch lange nicht so schlimm wie im Herbst.

Nach 8 Tagen hatte sich ein deutlicher Regenerationszapfen gebildet, jedoch ohne histologische Differenzierung. Nach 12 Tagen zeigte sich als Zellanhäufung die erste Pharynxanlage, nach 16 Tagen hatte sich bereits die Pharynxhöhle gebildet, ein 22tägiges Stück besaß zwei Saugrüssel, und die Anlage eines weiteren war sichtbar; ein 23tägiges wies drei und eine Knospe, ein 24tägiges drei Pharynge auf.

An diesen Präparaten untersuchte ich die Ernährung des Regenerats, den Wundverschluß und die Darmregeneration. Die Resultate wurden bei der allgemeinen Besprechung bereits verwertet. An dieser Stelle will ich nur einiges über die Pharynxregeneration beifügen.

MRÁZEK hat an seiner *Planaria montenigrina* die Entwicklung normaler sekundärer Pharynge beobachtet. Da er jedoch auf einmal gesammeltes Material angewiesen war, konnte er keine vollständige Entwicklungsserie aufstellen. Wenn auch meine Experimente nicht eine lückenlose Reihe lieferten, so kann ich doch MRÁZEKS Angaben etwas ergänzen, besonders durch genauere zeitliche Messungen der Dauer der Vorgänge.

Die allererste Anlage eines Pharynx beobachtete ich an einem 23tägigen Stück, und zwar war es der vierte Pharynx, der angelegt wurde.

Die Hauptpharynxhöhle, in welche die drei bereits gebildeten Pharynge hineinragen, zeigt anfangs nach hinten halbkugelige Gestalt. Die erste Phase der Bildung eines neuen Pharynx ist ein kegelförmiges Auswachsen der Pharynxtasche in caudaler Richtung mit einer Neigung nach der ventralen Seite.

Dieses Wachstum scheint auf einer starken Vermehrung des Taschenepithels zu beruhen. Das Parenchymgewebe, das verdrängt werden muß, ist locker und enthält wenig von den sternförmigen Parenchymzellen. An dem Darmteil, welcher der Wurzel des jüngsten Pharynx der betreffenden Seite am nächsten liegt, zeigt sich nun eine Veränderung. In dem anliegenden Parenchym bemerkt man eine Anhäufung von Regenerationszellen (Fig. 3 b, c Taf. XXII) mit sehr

langen Fortsätzen, die in fortwährender caryokinetischer Teilung begriffen zu sein scheinen. Zu gleicher Zeit zeigt sich eine andre Zellanhäufung an der Stelle, wo die anfangs runde Pharynxtasche spitz nach hinten in das Parenchym einzuwachsen begann. Dies ist die Anlage des neuen Pharynx. Im Innern des rasch zunehmenden Zellhaufens bemerkt man weder in diesem noch in späteren Stadien Zellteilungsfiguren. Dagegen sind in dem Zwischenraum zwischen den beiden Anhäufungen die spindelförmigen Regenerationszellen häufig in Teilung anzutreffen.

Ähnliches finde ich bei STEVENS (69) und THACHER (75), die ebenfalls in dem einmal gesammelten Zellhaufen eine weitere Zellvermehrung nicht beobachteten.

Übrigens scheint das Bildungscentrum in der Nähe des Darmes, das ich »Vegetationspunkt« nennen möchte und dessen Deutung weiter unten versucht werden soll, bald zu verschwinden, während die Zellteilung in dem die Pharynxanlage umgebenden Parenchym während der folgenden Stadien noch weitergeht.

Der Zellhaufen, aus dem der neue Pharynx entstehen soll, wird nun größer, und zu gleicher Zeit beginnen die Zellen eine bestimmte Richtung einzunehmen und im Innern zum Teil die Fortsätze zu verlieren. Der Haufen ist nun außerordentlich dicht. Gegen die Peripherie macht sich eine Schichtung der Elemente in Kugelschalenform bemerkbar, die Anlage der neuen Pharynxtasche wird vorbereitet. Etwa 24 Stunden nach dem Deutlichwerden der Pharynxanlage. (Zugrunde liegt ein präpharyngeales Vorderende, das im Begriff ist, den Hauptpharynx zu regenerieren.) Am sechsten Regenerationstage beginnt die Rüsselhöhle zu klaffen. Schon am siebenten Tage war sie von deutlichem Epithel ausgekleidet, im Innern hatte sich das Pharynxlumen gebildet.

In der Folgezeit scheint die Rüsseltasche um den jungen Pharynx herumzuwachsen, und zu gleicher Zeit wird der Zapfen selbst größer. Am achten Tage war Tasche und Lumen verbunden. Das Epithel des Pharynxinnern legte sich als typisches Epithel an. Die Kerne wanderten erst bedeutend später aus den Zellen aus. Die weitere histologische Differenzierung wurde nicht verfolgt.

Die zuerst gebildete kugelförmige Höhlung im Pharynxinnern verlegte sich in späteren Stadien nach der Pharynxwurzel. Die Kommunikation mit dem Darm fand ich im Gegensatz zu MRÁZEK erst relativ spät eintretend, wenn bereits die neue Höhlung mit der Haupttasche, das Lumen mit der Höhlung kommuniziert. Von dem

Darm ausgehend bildet sich dann ein enger Kanal. Die ihn auskleidenden Zellen gleichen denen des hintersten Teiles des Pharynx-lumens und scheinen aus Parenchymzellen zu entstehen.

Ob der ganze Vorgang der Bildung eines sekundären Pharynx eine einfache Wachstumserscheinung bedeutet, oder ob gewisse Eigentümlichkeiten auf ein regeneratives Geschehnis schließen lassen, scheint mir für die MRÁZEKSche Theorie der vorzeitigen Regeneration nicht von prinzipieller Wichtigkeit. Bekanntlich soll nach KENNEL (32) *Planaria fissipara* in dem später abzuschnürenden Teilstück die Organe (Pharynx, Gehirn, Augen) bilden, bevor die Teilung durch eine Trennungsfurche eingeleitet wird. Demnach wären diese Organe ganz von selbst entstanden, ihre Bildung wäre auf einfache Wachstumsgesetze zurückzuführen.

Es scheint mir zwar unwahrscheinlich, daß die Vorgänge der Teilung und der Regeneration unabhängig voneinander ablaufen, und der umgekehrte Schluß, daß die Teilung auf bestimmte, durch die neugebildeten Organe ausgeübten Reize hin erfolgt, ist ebenfalls aus verschiedenen Gründen nicht haltbar. Wir haben keine Ursache, anzunehmen, daß die Selbstteilung von *Planaria fissipara* etwas prinzipiell Verschiedenes sei von der Fission anderer Süßwassertrieladen, bei denen die Entstehung der neuen Organe auf den Reiz des Wundrandes oder bei gewissen Formen auf den der Trennungsfurche zurückzuführen ist. Bis die Trennungsfurche äußerlich wahrnehmbar wird, sind übrigens starke, innere Veränderungen nötig, die sich in bestimmten osmotischen Druckstörungen oder Muskelspannungen geltend machen. Schon diese inneren Vorgänge können vielleicht zu einer funktionellen Isolierung des abzutrennenden Teiles führen und regenerative Entwicklungsvorgänge einleiten.

Einstweilen dürfen wir KENNELS Befunde, daß die Organe im abzutrennenden Hinterende aus inneren Ursachen, unabhängig von einer Trennungsfurche entstehen, nicht übergehen, wir dürfen nicht erwarten, bei *teratophila* unter allen Umständen eine angefangene Querteilung der Bildung der sekundären Pharynge vorausgehen zu sehen.

Wenn jedoch unsre phylogenetischen Spekulationen¹⁾ zutreffen, so hätte sich diese begonnene Querteilung erst im Lauf der Zeit verloren, hätte also ursprünglich jedesmal stattgefunden. Ich durfte

¹⁾ In Internat. Revue f. ges. Hydrographie u. Hydrobiologie. Bd. I. 1908.

daher hoffen, gelegentlich noch letzte Spuren einer solchen begonnenen und dann unterdrückten Fission zu finden, und wirklich hat sich meine Erwartung erfüllt.

In einem bestimmten Abstand cranial vom Centrum der Pharynxbildung macht sich in den allerersten Stadien, wie schon erwähnt, eine starke Zellvermehrung bemerkbar, eine Art Vegetationspunkt, der bald nach dem Deutlichwerden der Pharynxanlage verschwindet. Dieses unvermittelte Auftreten eines Vegetationspunktes gibt dem ganzen Vorgang eine Ähnlichkeit mit Regeneration und Wundverschluß. Ganz die gleichen Zellvermehrungen lassen sich beim Ausheilen von Verletzungen beobachten. Diesen Herd embryonaler Zellvermehrung möchte ich als letzte Spur einer begonnenen und dann unterdrückten Querteilung deuten. Er ist wohl auf innere Störungen zurückzuführen, die auf Querteilung abzielten. Die in ihm gebildeten Zellen wandern nach dem Entstehungsort des entsprechenden Pharynx aus. Pharynxbildung und Vegetationspunkt stehen also in ursächlichem Zusammenhang. Es ist auch sicher kein Zufall, daß die Stelle, wo der Vegetationspunkt sich bildet, mit der häufigsten Selbstteilungsebene (präpharyngeal) zusammenfällt, bezogen auf den nächstjüngsten Pharynx der betreffenden Seite.

Durch einen künstlichen seitlichen Einschnitt auf der Höhe dieser Selbstteilungsebene ist es mir gelungen, bei zwei Exemplaren von *Procerodes segmentata* Di- bzw. Tripharyngie zu erzeugen (s. S. 557). Einen ähnlichen Fall, den ich in der Natur beobachtete, stellt Textfig. 4 dar. Die Spuren einer seitlichen Verletzung lassen sich an der Ausbuchtung rechts erkennen. Auf derselben Höhe hat sich im Innern ein zweiter Pharynx gebildet. Diese Fälle können als beweiskräftige Stützen der oben ausgeführten Auffassungen dienen. Völlige Klarheit werden jedoch erst ausgedehntere Experimente bringen.

Fig. 4.

Procerodes segmentata mit
zwei Pharyngen.

6. Zusammenfassung.

1) Das Parenchym der Tricladen ist ein vielverzweigtes Retikulum, das verschieden gestaltete Zellindividuen enthält (»Stammzellen«, Zellen mit ein oder zwei Fortsätzen, sternförmige Zellen und vereinzelte Kerne ohne nachweisbaren Plasmahof).

2) Während der Regeneration beobachtet man in alten Geweben Reductionerscheinungen. Die Auflösungsprodukte der Dotterstücke und Hoden werden nach dem Darm transportiert und sind dort im Lumen und in den Vacuolen der Darmzellen nachzuweisen.

3) Dieser Transport geschieht wahrscheinlich auf osmotischem Wege.

4) Durch Verdünnung des gewöhnlichen Seewassers durch destilliertes Wasser läßt sich eine Beschleunigung der Regeneration, durch Verstärkung des Salzgehaltes eine Verzögerung erzielen.

5) Die der Regenerationszone benachbarten Darmäste sind in einer bestimmten Regenerationsphase mit Nahrungsstoffen prall gefüllt, während der übrige Darm zu gleicher Zeit leer erscheint.

6) Die neuen Darmzellen entstehen aus Parenchym- oder »Regenerationszellen«.

7) Das angeschnittene Stück des Darmes wächst nicht selbst weiter, sondern die Weiterwucherung geht von dem nächsten Seitenzweig oder von einer neugebildeten Knospe aus.

8) Der neue Pharynx entsteht wahrscheinlich in der Zone, wo die von zwei parallelen Darmästen ausgehenden nutritiven Strömungen sich stauen.

9) Postpharyngeale Stücke von *Procerodes* regenerierten keinen Kopf, sondern einen mehr oder weniger deutlichen heteromorphen Schwanz.

10) In einer Schwanzheteromorphose bildete sich ein zweiter entgegengesetzt gerichteter Copulationsapparat.

11) In der Natur kommen bei *Procerodes* häufig doppelte Schwänze vor.

12) MRÁZEKS Theorie, nach der die Polypharyngie auf vorzeitige Regeneration bei unterdrückter Querteilung zurückzuführen wäre, erhält ihre Stütze durch den Nachweis eines zur Zeit der ersten Anlage sekundärer Pharynge auftretenden Vegetationspunktes an der Stelle, wo gewöhnlich Selbstteilung stattfindet. Wahrscheinlich handelt es sich um letzte Überreste eines Selbstteilungsvorganges.

7. Literaturverzeichnis.

- 1) BARDEEN, CH. R., On the Physiology of the *Planaria maculata* with especial reference to the phenomena of Regeneration. *Americ. Journ. of Physiol.* V. 1901.
- 2) — The Function of the Brain in *Planaria maculata*. *Ibid.* V. 1901.
- 3) — Embryonic and regenerative Development in Planarians. *Biol. Bulletin.* 3. 1902.
- 4) — Factors in Heteromorphosis in Planarians. *Arch. f. Entw.-Mech.* XVI. 1. 1903.
- 5) — The Inhibitive Action of the Roentgen Rays on Regeneration in Planarians. *Journ. of Experimental Zoology.* I. 1904. p. 191—195.
- 6) BARFURTH, D., Regeneration and Involution. *Ergebn. Anat. Entwicklungsgesch.* X. 1900.
- 7) BÖHMIG, L., Tricladenstudien. I. *Tricladida maricola*. *Zeitschr. wiss. Zool.* LXXXI. 1906.
- 8) BORELLI, A., Osservazioni sulla *Planaria alpina* (Dana) e catalogo dei Dendroceli d'acqua dolce trovati nell'Italia del Nord. *Boll. Mus. Zool. Anat. Comp. Univ. Torino.* VIII. 1893.
- 9) CARRIÈRE, J., Die Augen von *Planaria polychroa* Schmidt und *Polycelis nigra* Ehrb. *Arch. f. mikr. Anat.* XX. 1882. S. 160.
- 10) CHICHKOFF, G., Sur une nouvelle espèce du genre *Phagocata* Leidy. *Arch. Zool. expér.* I. 1903.
- 11) CHILD, C. M., Contribution toward a Theory of Regulation. I. The Significance of the Different Methods of Regulations in Turbellaria. *Arch. f. Entw.-Mech.* XX. 1905/06.
- 12) — The relation between Regulation and Fission in *Planaria*. *Biol. Bulletin.* 11. 1906.
- 13) CURTIS, W. C., The life history, the normal fission and the reproductive organs of *Planaria maculata*. *Proceedings of the Boston Soc. of Nat. Hist.* 30. 1901/02. p. 515.
- 14) DALYELL, J. G., Observations on some Interesting Phaenomena in Animal Physiology Exhibited by Several Species of Planariae. *Edinburgh* 1814.
- 15) DARWIN, C., Brief Description of several Terrestrial Planariae and of some remarkable Marine Species with an Account of their Habits. *Annal. and Mag. Nat. Hist.* XIV. 1844. p. 241.
- 16) DRAPARNAULD, J. P. R., Tableau des Mollusques terrestres et fluviatiles de la France. *Montpellier* 1800/01. p. 100—102.
- 17) DUGÈS, A., Recherches sur l'organisation et les Mœurs des Planariées. *Ann. des Sc. Nat.* XV. 1828.
- 18) VAN DUYN, J., Über Heteromorphose bei Planarien. *Arch. f. ges. Physiol.* 64. 1896. S. 569.
- 19) FARADAY, M., On the Planariae. *Edinb. New. Phil. Journ.* XIV. 1833.
- 20) FLEXNER, S., The Regeneration of the Nervous System of the *Planaria torva* (maculata) and the anatomy of the nervous system of the double headed forms. *Journ. of Morph.* XIV. 1898. p. 337—346.
- 21) GIRARD, CH., Recherches sur les Planariés et les Némertiens de l'Amérique du Nord. *Ann. Sc. Nat.* XV. 1893.

- 22) HALLEZ, P., Régénération et hétéromorphose. *Revue Sc. Paris*. T. 12. 1899. p. 506—507.
- 23) — Sur l'origine vraisemblablement tératologique de deux espèces de Triclares. *Compt. Rend. Ac. Sc. Paris*. 1892.
- 24) [HARVEY, W. H., *The Sea-side Book*. London 1857.] Referat in v. GRAFF, *Tierreich*. IV.
- 25) HESSE, R., Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. II. *Tübinger zool. Arb.* II. 5. 1897.
- 26) HOLMES, S. J., The Problem of Form Regulation. *Arch. f. Entw.-Mech.* XVII. 1904.
- 27) JAENICHEN, ER., Beiträge zur Kenntnis des Turbellarienauges. *Zeitschr. wiss. Zool.* LXXII. 1896.
- 28) JANDER, R., Die Epithelverhältnisse des Tricladenpharynx. *Zool. Jahrb. Anat.* 10. 1897. S. 157—204.
- 29) JOHNSON, J. R., Observations on the genus Planaria. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*. 1822. II. p. 437—447.
- 30) — Further observations on Planariae. *Ibid.* 1825. II. p. 247—256.
- 31) KELLER, J., Die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Süßwasserturbellarien. *Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch.* 28. 1894. S. 370.
- 32) VON KENNEL, J., Über Teilung und Knospung der Tiere. *Dorpat* 1882.
- 33) — Untersuchungen an neuen Turbellarien. *Zool. Jahrb. Anat.* III. 1888/89. S. 447.
- 34) KORSCHOLT, E., *Regeneration und Transplantation*. Jena 1907.
- 35) LEHNERT, G. H., Beobachtungen an Landplanarien. *Arch. f. Naturgesch.* LVII. 1891. S. 306—350.
- 36) LEMON, C. C., Notes on the physiology of regeneration of parts in Planaria maculata. *Biol. Bullet.* 1900. p. 193—204.
- 37) LILLIE, F. R., Some notes on Regeneration and Regulation in Planarians. *American Naturalist*. 34. 1900. p. 173—177.
- 38) — A comparison of the Power of Regeneration in three genera of Planarians: Planaria, Phagocata and Dendrocoelum. *Science*. N. S. XIII. New York 1901.
- 39) — Notes on Regeneration and Regulation in Planarians (continued). *Americ. Journ. of Physiol.* VI. 1901. p. 129—141.
- 40) LILLIE, F. R., and KNOWLTON, F. P., On the Effects of Temperature on Development of Animals. *Zool. Bullet.* Vol. 1. 1898. p. 179—193.
- 41) LOEB, J., Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Tiere. II. Organbildung und Wachstum. *Würzburg* 1892.
- 42) — Beiträge zur Gehirnphysiologie der Würmer. *Arch. f. ges. Physiologie*. 1894. S. 247.
- 43) MONTI, R., L'eteromorfosi nei Dendroceli d'acqua dolce ed in particolare nella, Planaria alpina. *Rendic. de R. Ist. Lomb. d. sc. e lett.* XXXII. 1899.
- 44) MORGAN, T. H., Experimental Studies of the Regeneration of Planaria maculata. *Arch. f. Entw.-Mech.* VIII. 1898.
- 45) — Regeneration in Planarians. *Arch. f. Entw.-Mech.* X. 1900.
- 46) — Growth and Regeneration in Planaria lugubris. *Arch. f. Entw.-Mech.* XIII. 1901. S. 179.
- 47) — The internal Influences that Determine the Relative Size of Double Structures in Planaria lugubris. *Biol. Bullet.* III. 1902. p. 132.

- 48) MORGAN, T. H., The Control of Heteromorphosis in *Planaria maculata*. Arch. f. Entw.-Mech. XVII. 1904. S. 683—695.
- 49) — Regeneration of Heteromorphic tails in Posterior Pieces of *Planaria simplicissima*. Journ. of Exp. Zool. I. 3. 1904. p. 385—393.
- 50) — Notes on Regeneration: The Limitation of the Regenerative Power of *Dendrocoelum lacteum*. Biol. Bullet. 6. 1904. p. 159—163.
- 51) — Regeneration. II. Aufl., deutsch von M. MOSZKOWSKI. Leipzig 1907. Übersetzung von:
- 52) — Regeneration. Col. Univ. Biol. Series VII. New York 1901.
- 53) MORGAN, T. H., and SCHIEDT, ALICE E., Regeneration in the Planarian *Phagocata gracilis*. Biol. Bull. 7. 1904. p. 160—165.
- 54) MORGAN, LILIAN V., Regeneration of grafted Pieces of Planarians. Journ. of Exp. Zool. 3. 1906. p. 264—294.
- 55) MRÁZEK, AL., Über eine neue polypharyngeale Planarienart aus Montenegro (*Planaria montenigrina* n. sp.). Sitzungsber. Königl. böhm. Ges. Wissensch. Prag. II. Kl. 1903. ed. 1904. (43 S.)
- 56) — Eine zweite polypharyngeale Planarienform aus Montenegro. Ibid. 1906. ed. 1907. (18 S.)
- 57) PALLAS, PETER SIMON, Naturgeschichte merkwürdiger Tiere. X. Berlin u. Stralsund 1778.
- 58) PARKER, G. H., and BURNETT, T. L., The Reactions of Planarians with and without Eyes to light. Amer. Journ. Phys. IV. 1900. p. 373.
- 59) RANDOLPH, H., Observations and Experiments on Regeneration in Planarians. Arch. f. Entw.-Mech. V. 1897. S. 352—372.
- 60) SCHAPER, A., Experimentelle Untersuchung über den Einfluß der Radiumstrahlen und der Radiumemanationen auf embryonale und regenerative Entwicklungsvorgänge. Anat. Anz. XXV. 1904. S. 330.
- 61) SCHULTZ, E., Über Regeneration bei Planarien. Trav. Soc. Natural. Pétersbourg. 31. 1900. p. 118—119.
- 62) — Über Regeneration bei Polycladen. Zool. Anz. XXIV. 1901.
- 63) — Über das Verhältnis der Regeneration zur Embryonalentwicklung und Knospung. Biol. Centralbl. 22. 1902.
- 64) — Aus dem Gebiete der Regeneration. 2. Über Regeneration der Turbellarien. Zeitschr. wiss. Zool. LXXII. 1902. S. 1—30.
- 65) — Über Reductionen. I. Über Hungererscheinungen bei *Planaria lactea*. Arch. f. Entw.-Mech. XVIII. 1904. S. 555—577.
- 66) SHAW, G., Description of the *Hirudo viridis*, a new English deech. Trans. Linn. Soc. I. 1791.
- 67) STEINMANN, P., Geographisches und Biologisches von Gebirgsbachplanarien. Arch. Hydrobiol. Planktonk. 2. 1906. S. 186—217.
- 68) — Eine polypharyngeale Planarie aus der Umgebung von Neapel. Zool. Anz. XXXII. 1907. S. 364—366.
- 69) STEVENS, N. M., Notes on Regeneration in *Planaria lugubris*. Arch. f. Entw.-Mech. XIII. 1901/02. S. 396—409.
- 70) — On the germ cells and the embryology of *Planaria simplicissima*. Proceed. of the Acad. of Nat. Sc. of Philad. 56. 1904/05. p. 208.
- 71) — A Histological Study of Regeneration in *Planaria simplicissima*, *Pl. maculata* and *Pl. morgani*. Arch. f. Entw.-Mech. XXIV. 1907. S. 350—373.
- 72) STEVENS, N. M., and BORING, A. M., *Planaria morgani* n. sp. Proceedings of the Acad. of Nat. Sc. of Philad. 58. 1906. p. 7.

- 73) STOPPENBRINK, F., Die Geschlechtsorgane der Süßwassertricliden im normalen und im Hungerzustand. Verh. nat. Ver. d. preuß. Rheinl., Westfalens u. d. Reg.-Bez. Osnabrück. 61. 1904.
- 74) — Der Einfluß herabgesetzter Ernährung auf den histologischen Bau der Süßwassertricliden. Zeitschr. wiss. Zool. LXXIX. 1905.
- 75) THACHER, H. T., The regeneration of the pharynx in *Planaria maculata*. Americ. Naturalist. 36. 1902. p. 633.
- 76) VOIGT, W., Die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Turbellarien. Biolog. Centralbl. XIV. 1894.
- 77) — Künstlich hervorgerufene Neubildung von Körperteilen bei Strudelwürmern. Sitzungsber. d. niederrh. Gesellsch. Bonn. 1899.
- 78) WOODWORTH, W. M., Contribution to the Morphology of the Turbellaria. I. On the Structure of *Phagocata gracilis* Leidy. Bullet. Mus. Comp. Zool. Harward Coll. 21. 1891. p. 1—42.
- 79) — — II. On Some Turbellaria from Illinois. Ibid. 31. 1897.
- 80) WYMAN, J., An account of Some Experiments on *Planaria* showing their Power of Repairing Injuries. Proceed. Soc. IX. 1862—63. p. 157.
- 81) ZACHARIAS, O., Zur Frage der Fortpflanzung durch Querteilung bei Süßwasserplanarien. Zool. Anz. VIII. 1885.
- 82) — Über Fortpflanzung durch spontane Querteilung bei Süßwasserplanarien. Zeitschr. f. wiss. Zool. XLIII. 1886.

8. Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXII.

- Fig. 1. *Planaria teratophila* n. sp., ruhig kriechend.
- Fig. 2. Elemente des Parenchyms. *a* »Stammzelle«, *b, c, d* Regenerations- oder Bildungszellen, *e* Übergangsstadium von Stammzelle zur Regenerations- oder *f* Parenchymzelle s. str.
- Fig. 3. Schnitt durch ein Regenerationsende von *Planaria teratophila*. *h* Hoden (in Auflösung), *r* Regenerationszelle, *s* Stoffträger, *m* Muskel, *d* Darmzelle, *n.d.* neugebildete Darmzelle, *ret* Reticulum, *p* Kern des Parenchyms.
- Fig. 4. Regenerationsende von *Procerodes segmentata* (Regenerationszeit 89 Stunden). *m* MINOTSche Körnerkolben.
- Fig. 5. Regenerationsende von *Procerodes segmentata* (Regenerationszeit 89 Stunden). Erste Pharynxanlage.