

Organisatorische Resultanten.

Studien an Doppelplanarien.

I.

Von

Paul Steinmann,

Basel.

Mit 2 Figuren im Text.

Eingegangen am 14. Oktober 1908.

Es ist seit langer Zeit bekannt, daß man in der freien Natur gelegentlich bei fast allen unsern Planarienarten Monstrositäten, Doppelbildungen verschiedenster Art, Organvermehrungen usw. trifft. Ähnliche Mißbildungen lassen sich ohne Mühe im Laboratorium erzeugen. Ihre Entstehung hat man sich folgendermaßen zu denken: Eine Planarie wird zufällig oder absichtlich verletzt; ihr Vorder- oder Hinterende wird eine Strecke weit gespalten oder ihr Seitenrand ein Stück weit eingerissen. Nun heilen die beiden Wundränder nicht zusammen, sondern jeder bildet unabhängig vom andern das neu, was ihm fehlt. Da nun während dieser Doppelregeneration die regenerierenden Teile — man denke z. B. an ein gespaltenes Vorderende — nicht selbständig sind, sondern durch ein gemeinsames Stück, in unserm Fall durch das gemeinschaftliche Schwanzstück, zusammenhängen, schien es mir wahrscheinlich, daß sich diese Abhängigkeit irgendwie im Regenerationsgeschehen ausdrücken müsse. Es war nun meine Absicht, durch geeignete Experimente diese Correlationskräfte nicht nur effektiv aus ihren Folgen zu beweisen, sondern ich wollte sie quantitativ bestimmen. Daher machte ich folgende Überlegung:

Existiert ein Einfluß des Hinterendes auf die Regeneration seiner beiden Vorderenden, so muß dieser Einfluß um so größer sein, je größer das Hinterende im Vergleich zu den Vorderenden ist. Die Intensität der Einwirkung des Hinterendes auf den Regenerationsgang seiner beiden Vorderenden muß direkt pro-

portional sein der Größe des Hinterendes und indirekt proportional der Selbständigkeit der beiden Vorderenden.

Die Kraft, welche aus dem Zusammenwirken der Regenerationstendenz des Hinterendes und der des Vorderendes resultiert, nenne ich eine organisatorische Resultante.

Zunächst galt es, die relative Selbständigkeit der Vorderenden ihrem Hinterende gegenüber in einer meßbaren Größe auszudrücken.

Die drei Achsen eines Wesens mit drei freien Enden müssen naturgemäß unter sich gleiche Winkel, also Winkel von 120° bilden. Die Selbständigkeit der Achse eines Vorderendes drückt sich aus durch ihr Verhältnis zur Achse des Hinterendes, die wir Hauptachse nennen wollen. Verbindet man den Endpunkt der Achse des Vorderendes mit dem Endpunkt der Hauptachse, so erhalten wir (in Fig. 1 rechts) das Dreieck *abr*, dessen $\sphericalangle \gamma 120^\circ$, dessen übrige Winkel zusammen 60° betragen. Ist nun $\sphericalangle \alpha$ sehr klein, so ist die Selbständigkeit des Vorderendes ebenfalls sehr klein, beträgt er dagegen 60° , so ist die Selbständigkeit unendlich groß¹⁾. Dies ist der Fall, wenn die Achse des Hinterendes = 0 wird; die beiden andern Achsen bilden dann unter sich Winkel von 180° . Wir bezeichnen den Winkel α als »Selbständigkeitswinkel«. Umgekehrt gibt uns der Winkel $\beta = 60^\circ - \alpha$ an, wie groß die Abhängigkeit des Vorderendes vom Hinterende ist. Vollkommener Unabhängigkeit entspräche ein »Abhängigkeitswinkel« von 0° . Diese Winkel — wir wollen nur den Selbständigkeitswinkel in Rechnung ziehen — sind Größen, die jederzeit aus der Länge der Teilachsen berechnet werden können angesichts des bekannten 120° betragenden zwischenliegenden Winkels.

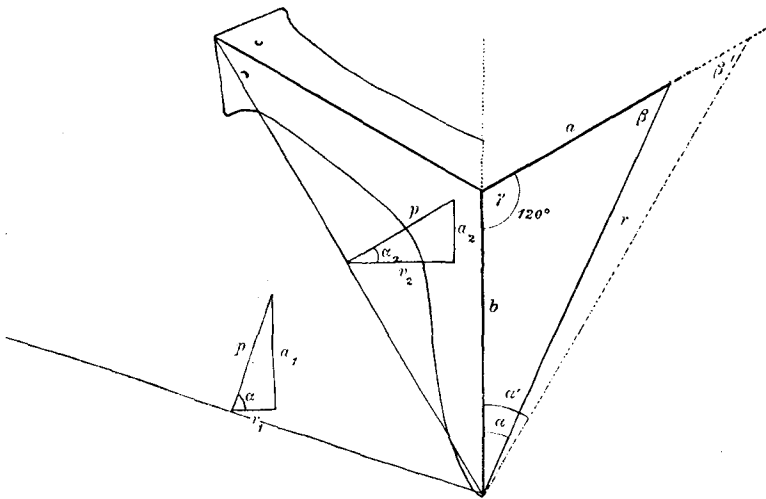
Der Selbständigkeitswinkel ist direkt abhängig von der Tiefe des operativen Eingriffs, der das Vorderende spaltet. Die Länge des Einschnittes ist nämlich bestimmend für das gegenseitige Verhältnis der Achsen, deren Summe gleich der ursprünglichen Gesamtlänge des Körpers ist. Der Selbständigkeitswinkel läßt sich also durch zwei leicht bestimmbare Größen ausdrücken, deren eine vom Experimentator willkürlich geändert werden kann, durch die Körperlänge des Versuchstieres und die Länge des Operationschnittes.

Betrachten wir nun Doppelplanarien mit verschiedenem Selbständigkeitswinkel, so werden wir auf gewisse Erscheinungen aufmerksam.

¹⁾ Im dreiachsigen System kann der Winkel im Maximum 60° betragen, wird das System zweiachsbig, so betragen die Winkel 180° , der Selbständigkeitswinkel daher 90° .

War der Einschnitt nur sehr wenig tief, ist also der Selbständigkeitswinkel klein, so werden am Vorderende zwei Köpfe gebildet, die nur wenig größer sind als ein halber Kopf eines entsprechenden Hinterendes. Je tiefer der Einschnitt, je größer also die Selbständigkeit des Vorderendes, um so breiter werden die beiden Köpfe. Erstreckt sich die Spaltung bis gegen das Schwanzende, so regenerieren die beiden Vorderenden fast wie zwei isolierte Halbwürmer, d. h. die Köpfe erreichen fast die Größe eines normalen

Fig. 1.



oder der Halbwurm regeneriert fast soviel, als ihm durch die Operation entfernt worden ist.

Einem Abhängigkeitswinkel von 0° entspricht eine Kopfbreite 1; einem Winkel von 60° eine Breite $1/2$. Daraus wäre zu folgern, daß bei einem Winkel von 30° , der einem Einschnitt von $\frac{\text{Körperlänge}}{2}$ entspricht, eine Breite des Kopfes von $3/4$ resultieren möchte. Ich habe diese Versuche nicht mit der nötigen Genauigkeit ausgeführt. Trotzdem glaube ich behaupten zu dürfen, daß diese Größenbeziehungen wirklich auf Gesetzmäßigkeiten von so einfacher Art beruhen.

Wie haben wir uns nun die Erscheinung zu erklären? Das Hinterende hat das Bestreben, einen Kopf von normaler Größe zu bilden; auf jedes seiner Vorderenden würde also Kopfmateriel von einem halben Kopf kommen. Die beiden Kopfhälften haben dagegen

das Bestreben, alles, was ihnen fehlt, zu ersetzen, also zwei Köpfe von der Größe 1 zu bilden. Diese beiden Bestrebungen kombinieren sich, und die Größe des in jedem Fall effektiv gebildeten Kopfes entspricht der Resultante aus den beiden Kräften. Das Hinterende wirkt also auf die Regeneration seiner beiden Vorderenden hemmend ein, und zwar ist diese Hemmung um so größer, je größer das Hinterende und je kleiner die Vorderenden sind (d. h. je kleiner der Selbständigkeitswinkel, je kürzer der Einschnitt ist).

Diese Erklärung ist wohl plausibel; aber man könnte einwenden, daß unter allen Umständen der Umfang des Regenerationsgeschehens abhängig ist von der Größe der Verletzung, von dem Umfang der Wunde. Ist der Einschnitt nur wenig tief, so bliebe demnach auch der Umfang des Regenerationsgeschehens und damit die Dimension des Regenerats eine geringe. Mit der Tiefe des Einschnittes würde dann auch, entsprechend der größeren Wunde, die Größe des regenerierten Kopfes zunehmen.

Die Entscheidung für die eine oder andre Deutung ist von Wichtigkeit für die Fragen der Regenerationsfaktoren im allgemeinen.

Je nachdem würde die Frage beantwortet werden:

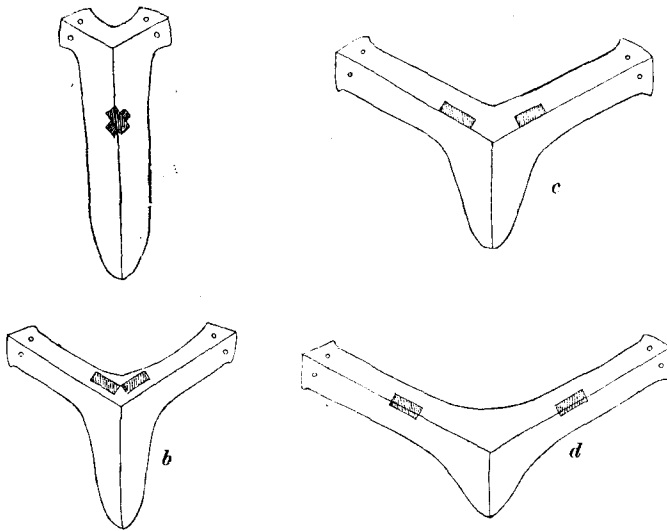
Ist der Faktor der Form, die ganze Gestalt des regenerierenden Teilstückes, von bestimmendem Einfluß auf die Natur des Regenerats oder wird dieselbe von dem Schnittende bzw. von dem Charakter der angrenzenden Gewebe, von denen in erster Linie die Regeneration ausgeht, bestimmt?

Zur Lösung der Frage nach Abhängigkeit oder Nichtabhängigkeit der Regeneration der Vorderenden von ihrem gemeinsamen Hinterende und somit auch zur Beantwortung der Frage nach der Bedeutung der Form des Regeneranten für das Regenerat führt eine weitere, leicht zu beobachtende Erscheinung an Doppelplanarien, welche uns die Wirkung resultierender Organisationskräfte mit aller wünschbaren Deutlichkeit vor Augen führt.

Bekanntlich liegt der Saugrüssel der Planarien etwa in der Körpermitte auf der medianen Längsachse. Verletzt nun der Einschnitt die Rüsselwurzel, so wird der Pharynx ausgestoßen und es bilden sich bei der regenerativen Ausgestaltung der Doppelplanarie zwei neue Saugrüssel. Nachdem die Regeneration beendet ist, bemerkt man, daß die beiden Rüssel nicht auf der Medianachse der Vorderenden liegen, sondern von ihr nach innen, d. h. nach der Hauptachse (der Achse des Hinterendes) zu, verschoben sind (vgl. Fig. 2). Das Interessante an dieser Verschiebung ist ihre Abhängigkeit vom Selbst-

ständigkeitswinkel. Sind die Vorderenden von ihrem Hinterende sehr wenig abhängig, so ist die Verschiebung kaum wahrzunehmen (Fig. 2 *d*). Je unselbständiger die Vorderenden sind, um so größer wird die Entfernung des Ortes der Rüsselbildung von der Achse der Kopfindividuen (Fig. 2 *b*, *c*). Schließlich, bei ganz kleinem Selbständigkeitswinkel, berühren sich die beiden Rüssel und kommen in eine gemeinsame Tasche zu liegen. Ich habe eine Anzahl Versuche gemacht, die mir unzweifelhaft bewiesen, daß die Verschiebung der Rüssel von

Fig. 2.



der Achse ihrer Vorderenden indirekt proportional ist der Größe des Selbständigkeitswinkels.

Bei sehr geringer Selbständigkeit mußte ich den Versuch etwas modifizieren, da durch einen Schnitt, der nur gerade das Kopfende spaltet, die Rüsselgegend nicht verletzt, der Rüssel also nicht entfernt werden kann. Ich schnitt daher zunächst die Planarie in der Höhe der Rüsselwurzel quer entzwei, so daß ich den Pharynx entfernen konnte. Dann spaltete ich den wunden Vorderrand durch einen kurzen Einschnitt in zwei gleiche Teile. Das Resultat waren zwei Köpfe und zwei Rüssel, die in einer gemeinsamen medianen, von der alten Rüsseltasche unabhängigen Höhlung lagen (Fig. 2 *a*).

Die Erscheinung, daß der Ort der Rüsselbildung nach der Achse des Hinterendes verschoben wird, kann wohl nur auf eine Weise erklärt werden. Hätte das Hinterende die Lage des neuen Pharynx

zu bestimmen, so kämen beide Rüssel auf seine Achse (Hauptachse) zu liegen; hätten die Vorderenden zu bestimmen, so würden sich die Pharynge auf ihren Achsen entwickeln. Da nun in der Doppelplanarie beide Bestrebungen sich kombinieren, so ist die Resultante aus den beiden wirksam und bestimmt den Ort der Rüsselbildung.

Da nun im Selbständigkeitswinkel ein geometrischer Ausdruck für diese Resultante gegeben ist und da andererseits auch die Verschiebung des Rüssels von der Achse eine leicht meßbare lineare Größe ist, versuchte ich, das gegenseitige Verhältnis festzustellen und kam dabei zu überraschenden Resultaten. Ich fand, daß die Verschiebung des Rüssels gleich ist einer konstanten Größe multipliziert mit dem Cosinus des jeweiligen Selbständigkeitswinkels

$$v = p \cdot \cos \alpha.$$

Da die Messungen sehr schwierig, die Fehlerquellen groß und die Zahl meiner Experimente klein war, kann ich nicht mit vollkommener Sicherheit das Zutreffen dieser Gleichung behaupten. Sie genügt jedoch nicht nur den von mir untersuchten Fällen mittlerer Selbständigkeitswinkel, sondern auch den beiden Extremfällen vollkommener Unabhängigkeit der Vorderenden, d. h. gänzlicher Trennung der beiden Hälften, und vollkommener Abhängigkeit, d. h. gänzlichen Unterbleibens eines Einschnittes.

Vollkommener Abhängigkeit entspricht ein $\sphericalangle \alpha$ von 0°

$$v = p \cdot \cos \sphericalangle 0^\circ = p$$

$$v = p,$$

d. h. die Ablenkung ist gleich der konstanten Größe, dem »Ablenkungsmaximum«. Da die beiden Verschiebungstendenzen von rechts und von links her gleich groß und entgegengesetzt sind und da jede im Endpunkt der andern angreift, heben sie sich auf; es entsteht in der indifferenten Zone, d. h. median, ein einziger Rüssel.

Vollkommener Unabhängigkeit entspricht ein $\sphericalangle \alpha$ von 90°

$$v = p \cdot \cos \sphericalangle 90^\circ = 0$$

$$v = 0.$$

Es findet überhaupt keine Ablenkung statt; der Rüssel entsteht auf der Achse der beiden Hälften (Regeneration vollkommen isolierter Halbwürmer).

Über den Bau der Gleichung mag man sich an Hand der Fig. 1 linke Seite orientieren.

Die Richtung der Verschiebung des Rüssels steht zu der resultierenden Achse normal; die Richtung, in welcher die Anziehung der

Hauptachse wirkt, steht senkrecht zur Hauptachse. Die beiden Richtungen bilden also unter sich einen Winkel, der gleich ist dem $\angle \alpha$, dem Selbständigkeitswinkel. Trägt man nun auf der Normalen zur Hauptachse die für einen bestimmten Fall ermittelte Ablenkungsgröße (v) ab, so erhält man durch Konstruktion des rechtwinkligen Dreiecks vpa die Seite p , d. h. die Konstante unsrer Gleichung, die wir oben als »Ablenkungsmaximum« bezeichnet haben. Dieses Ablenkungsmaximum ist wohl für die Planarienspecies charakteristisch und stellt einen konstanten Bruchteil der Körperlänge dar.

Nun ist in unsrer Figur

$$\cos \alpha_1 = \frac{v_1}{p},$$

$$\cos \alpha_2 = \frac{v_2}{p}.$$

Daraus ergibt sich die Verschiebungsgröße

$$v_1 = p \cdot \cos \alpha_1,$$

$$v_2 = p \cdot \cos \alpha_2.$$

Aus einem beliebigen Selbständigkeitswinkel ließe sich demnach ohne weiteres die Größe der zu erwartenden Verschiebung des Rüssels berechnen, sobald man einmal die Konstante p , das Ablenkungsmaximum, kennt.

In der Praxis sind, wie gesagt, diese Größen schwer zu messen und die Genauigkeit der Berechnung wird oft zu wünschen übrig lassen. Eine wichtige Fehlerquelle ist z. B. die funktionelle Anpassung, indem die Doppelplanarie in ihrem Bau spezielle Anpassungen an die eigentümliche Doppelfunktion, die Doppelbewegung und die von ihr bedingten speziellen Druck- und Zugrichtungen, aufweist. Somit wird es kaum gelingen, das Zutreffen obiger Gleichung experimentell mit absoluter Sicherheit zu beweisen. Immerhin gewinnt man beim Experimentieren an Doppelplanarien die Überzeugung, daß hier sehr einfache Gesetzmäßigkeiten wirksam sein müssen. Ein weiteres Moment, das für die Richtigkeit unsrer Betrachtungsweise spricht, ist die Tatsache, daß dieselben Correlationen auch bei doppel-schwänzigen Planarien, bei denen der Einschnitt am Hinterende beginnt, zutreffen. Schließlich zeigen sich ähnliche Erscheinungen von Rüsselverschiebungen an seitlichen, sog. Knospenindividuen, die durch seitliche horizontale Einschnitte erzeugt werden können. Der Betrag der Verschiebung ist in diesem Fall abhängig von der Breite der Gewebsbrücke zwischen vorderem und hinterem Teil des Mutterindividuums, und zwar ist die Ablenkung des Rüssels von der Achse der

Knospe um so kleiner, je tiefer der Einschnitt war. Auch hier kommt also die relative Selbständigkeit der Knospe im Vergleich zum Muttertier in Betracht; die Lage des Rüssels wird durch die Resultante aus den Organisationsbestrebungen des Mutter- und des Knospentieres bestimmt.

Welche allgemeinen Schlüsse ergeben sich nun aus diesen Betrachtungen?

Einmal ist auch hier wieder festgestellt, daß die Form des Regeneranten auf die qualitative und quantitative Ausgestaltung des Regenerats von bestimmendem Einfluß ist. Das gemeinsame Hinterende einer doppelköpfigen Planarie beeinflußt nicht nur den Umfang des Regenerationsgeschehens an seinen beiden Vorderenden, sondern bewirkt Organverlagerungen in ihnen. Meine Untersuchungen waren speziell auf die Lage des Rüssels gerichtet; ich zweifle jedoch keinen Augenblick, daß auch andre Organsysteme ähnliche Verschiebungen erleiden. Die Regeneration ist demnach nicht die Leistung eines spezifischen Regenerationsgewebes oder bestimmter Zellen des Organismus (Stammzellen, Bildungszellen), sondern der Gesamtorganismus leitet und organisiert das Regenerationsgeschehen entsprechend den von ROUX unterschiedenen allgemeinen Wirkungen¹⁾. Durch den Gesamtorganismus wird dies Geschehen auch sistiert, sobald das Gleichgewicht hergestellt ist.

Vielleicht noch bedeutungsvoller ist der zweite Schluß, den wir aus unsern Experimenten ziehen dürfen.

In den so außerordentlich komplizierten Regulationsvorgängen bei den Planarien, denen der verwickeltste aller Regenerationsmodi zukommt, herrscht im Prinzip sehr einfache Gesetzmäßigkeit. Aus der Tiefe eines von uns willkürlich gemachten Einschnittes können wir die Größe einer resultierenden Organverschiebung berechnen. Diese Tatsache wird wohl den Vitalisten zu denken geben. Trotzdem verhehle ich mir keineswegs, daß durch diese Einsicht kaum ein Lichtstrahl in das dunkle Labyrinth der Regenerationerscheinungen an Planarien fällt, die nach wie vor unsrer causalen Analyse unzugänglich bleiben.

Basel, Oktober 1908.

¹⁾ W. Roux, Biolog. Centralbl. Bd. XIII. S. 657 oder Gesamm. Abh. Bd. II. S. 896 u. f.