

Aus dem Gebiete der Regeneration.

II. Über die Regeneration bei Turbellarien.

Von

Eugen Schultz.

Mit Tafel I und II.

Trotzdem eine ganze Reihe von Arbeiten über die Regeneration von Tricladen vorliegt, und neuerdings auch von R. MONTI die Polycladen in den Kreis der Beobachtung gezogen worden sind, so berührten sonderbarer Weise diese Arbeiten die Frage der Organogenese fast gar nicht. Die allgemeinen »entwicklungsmechanischen« Fragen, welche MORGAN, VOIGT, VAN DUYNÉ u. A. an regenerirenden Turbellarien lösten, erforderten nach der Meinung dieser Beobachter kein »Färben und Schneiden«; ob mit Recht sollen wir weiter unten sehen.

A. Tricladen (Taf. I).

Als Untersuchungsobjekt diente mir hauptsächlich *Dendrocoelum lacteum*, daneben wurde zur Kontrolle auch *Planaria torva* herbeigezogen. Beide Arten lebten bei mir in Aquarien mit dürren Blättern den Winter hindurch.

Die Thiere wurden zum Zwecke der Regeneration immer zwischen Pharynx und Geschlechtsapparat, oder vor dem Pharynx durchschnitten, so dass einerseits die hintere Hälfte: Geschlechtsapparat, hintere Darmäste und Nervensystem, andererseits vorderer Darmast, Augen, Gehirn und Pharynx regenerirt wurden. Da aber die Regeneration der vorderen Körperhälfte aus hinter dem Pharynx durchschnittenen Exemplaren sehr langsam vor sich ging, so zog ich es vor, die vordere Körperhälfte aus solchen Theilen zu erzielen, die vor dem Pharynx durchschnitten waren. Die Folge davon aber war, dass die Regeneration des Pharynx selbst von mir nicht genau untersucht werden konnte.

Die Regeneration ging sehr ungleich in ihrer Schnelligkeit vor sich, und an ein und demselben Tage an denselben Stellen operirte Thiere waren z. B. nach einer Woche auf den verschiedensten Stadien der Regeneration anzutreffen. Wahrscheinlich spielt hier auch der Charakter der Verwundung eine große Rolle und ob eine Verunreinigung der Wunde vorliegt oder nicht. Die Regeneration der hinteren Körperhälfte ging schneller, als die der vorderen vor sich. Neue Augen waren oft schon nach Verlauf einer Woche zu entdecken, die Nervenstämme regenerirten auch schnell, langsamer vollzog sich die Regeneration der Copulationsorgane, noch langsamer die Regeneration der Testicula; die Regeneration der Ovarien konnte ich überhaupt nicht beobachten.

Ich habe mein Augenmerk besonders auf die morphogenetischen Vorgänge gerichtet und den äußeren Missbildungen und Heteromorphosen, die sich leicht aus einem so plastischen Materiale, wie eine Planaria es ist, herstellen lassen, nur wenig Aufmerksamkeit geschenkt. Ich will nur hier erwähnen, dass die Regeneration der vorderen Körperhälfte oft ganz unterblieb. Es geschah dieses durchaus nicht aus irgend einem »inneren« Grunde, wie man es leicht geneigt wäre zu glauben, denn viele *Dendrocoelum* ergaben gute Regenerate. Die Regeneration unterblieb hier, wie es sich bei näherer Untersuchung erwies, aus folgendem Grunde: die Wundränder der durchschnittenen Exemplare zogen sich von der Seite zur Mitte zu zusammen, und verwachsen endlich so, dass das mediane Stück, welches den Kopf regeneriren sollte, nun in die Mitte hineingezogen wurde und hier, von Parenchym umgeben, wahrscheinlich ohne Entwicklungsreize zu erhalten, keine Organe weiter regenerirte. Nach vielen Wochen kam es dann höchstens zur Bildung eines Zipfels, der weder Nerven noch Augen enthielt, sondern nur aus Ektoderm, Muskeln und Parenchym bestand (Fig. 1). Auch MORGAN beobachtete, dass sich am vorderen Ende von *Bipalium* die Wunde so schloss, dass kein neuer Kopf hervorwuchs und seine Zeichnung (Fig. XIV), wo wir den Regenerationspunkt durch altes Gewebe von der Außenwelt abgeschlossen sehen, giebt einen weiteren Beweis für unsere Ansicht über die Ursache dieser Nichtregeneration, eben so wie das von MORGAN beobachtete Faktum, dass, wenn man zwei *Bipalium*-Stücke mit ihren Vorderenden auf einander pfpöft, kein neuer Kopf erscheint. Hier sehen wir, wie sehr immerhin die Regeneration von dem Stimul abhängt, den der Wundrand auf das Gewebe ausübt. Bei Polycladen konnte ich eine ganz parallele Erscheinung

studiren und will desswegen weiter unten näher auf die mit dieser Erscheinung zusammenhängenden Fragen eingehen.

Ektoderm.

Das Ektoderm der regenerirenden Tricladen bedeckte bald nach Durchschneidung derselben die Wunde und wuchs dann normal weiter. Es stammt somit direkt vom alten Körperepithel her. Karyokinesen konnte ich in demselben nicht entdecken. Doch da mir meistentheils spätere Entwicklungsstadien vorlagen, und ich das Verhalten der Gewebe sogleich nach der Operation nicht näher untersuchte, so ist es schon möglich, dass Karyokinesen in der ersten Zeit auftreten. So sah auch FLEXNER bei Regeneration der Nerven bei Tricladen zuerst Karyokinesen in der Nähe der verwundeten Stelle auftreten, später aber fehlten dieselben. Überhaupt muss ich erwähnen, dass ich auf den von mir untersuchten Regenerationsstadien nirgends, weder im Ektoderm, noch im Parenchym, dem Nervengewebe oder sonstwo Karyokinesen entdecken konnte. Auch ist es auffällig, dass selbst ausführliche histologische Arbeiten, wie diejenige CHICHKOFF'S z. B. nirgends irgend welche Karyokinesen erwähnen. Ich bin geneigt anzunehmen, dass in so primitiven Geweben, wie wir sie bei Planarien finden, die mitotische Theilung nur bei der ersten Anlage von Geweben und Organen auftritt, nachher aber die Amitose für den weiteren Ausbau genügt.

Parenchym.

Das vom Ektoderm umschlossene Regenerat ist anfänglich nur von Parenchym erfüllt. — Unter Parenchym will ich hier den Theil des gesammten sogenannten Mesoderms bezeichnen, der das maschige Grundgewebe der Planarienkörper bildet, während ich die Benennung Mesenchym für die Muskeln des Planarienkörpers reserviren will, die den ganzen Körper in dorsoventraler und in anderen Richtungen durchziehen. Es geschieht dieses erstens, um diese so verschiedenen Gewebselemente reinlich von einander zu scheiden, zweitens, um auf eine Homologisirung hinzuweisen, welche sich vielleicht zwischen dem primären Mesoderm oder »Mesenchym« der Trochophora und dem Mesenchym der Planarien durchführen lässt.

Kommen wir also auf die Frage der Regeneration des »Parenchyms« zurück. Das Parenchym erscheint anfänglich am regenerirenden Ende in Form eines kompakten Syncyciums ohne Hohlräume mit vielen dazwischen verstreuten Kernen (Fig. 4). Es erscheint ganz

gleichmäßig gefärbt, die Kerne selbst bilden Gruppen, da wahrscheinlich die neu abgeschnürten Kerne eine Zeit lang noch in der Nähe des Mutterkernes bleiben. In dieser kompakten Protoplasma-masse lassen sich keinerlei Zellgrenzen unterscheiden. Später, wenn das regenerierende Ende weiter auswächst, bilden sich Hohlräume in dem Syncycium. Ob nun diese Hohlräume zur Zellbildung führen oder die Kerne selbst dieselbe verursachen, lässt sich natürlich nicht entscheiden. Bekanntlich ist über den Bau des Parenchyms bei Turbellarien viel geschrieben, aber noch lange keine Klarheit in die Sache gebracht worden. Jedenfalls scheint es mir noch fraglich, ob überhaupt die Zelldifferenzierung im Parenchym der Tricladen zu Ende geführt worden ist und ob wir nicht überhaupt das Parenchym der Tricladen als ein Syncycium anzusehen haben, welches auf dem Wege ist in Zellen zu zerfallen. Wie wir gleich weiter unten sehen werden, ist das Parenchym aber wohl im Stande echte Endothelzellen aus sich zu bilden (z. B. das Epithel der Penisscheide), so dass mir die Frage von der echten Zellennatur des Parenchyms fast müßig scheint.

Vielleicht könnte man meiner Beobachtung, dass das Parenchym der Tricladen anfänglich ein kompaktes Syncycium bildet, einigen Skepticismus entgegenbringen und das Ganze als eine Folge mangelhafter Konservierung ansehen. Aber CHICHKOFF fand gleichfalls, dass bei ganz erwachsenen Tricladen das Parenchym an der Peripherie keine differenzierten Zellen aufweist, sondern eine von Kernen durchsetzte Protoplasma-masse bildet. Ähnliches sah A. SCHNEIDER bei Cestoden. Wichtiger aber erscheint der Umstand, dass IJIMA angiebt, dass bei jungen Embryonen der ganze Raum zwischen Epidermis und Darm durch eine solide Bindegewebsmasse erfüllt ist, »die theils in Syncyciumform auftritt, theils auch durch Zellgrenzen markirt ist«. Auch giebt LEHNERT an, dass zur Bildung des regenerierenden Körperparenchyms eine Zellenwucherung führt, welche längere Zeit ohne deutliche Zellgrenzen als solide Masse erscheint. Stellen wir diese Angaben neben das Faktum, dass das ganze Innere der Acölen von einem reticulärem Syncycium erfüllt ist, das seine Kontouren beständig wechselt, so wiederholt bei der Regeneration, gleichwie bei der embryonalen Entwicklung, das Parenchym der Turbellarien den Hergang seiner phylogenetischen Entstehung.

Was nun den Entstehungsort des neuen Parenchyms betrifft, so weist Alles darauf hin, dass das neue Parenchym aus dem alten Parenchym, — und zwar wahrscheinlich aus dem undifferenzierten,

syncyciumförmigen, peripheren Parenchym entsteht, welches somit wahrscheinlich als undifferenzierte Anlage für etwaige Regenerationsvorgänge — als embryonales Gewebe seine Bedeutung hat.

LEHNERT führt die Bildung des Parenchyms, wie fast aller neu gebildeten Organe auf die Thätigkeit von Stoffträgern zurück, welche in Form von rundlichen Körpern hauptsächlich aus dem Darmepithel entstehen sollen. Dass freie Zellen im Parenchym vorkommen mögen, 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 LEHNERT's scheint mir desswegen sehr wenig überzeugend und nicht im mindesten damit übereinzustimmen, was wir sonst von den Regeneratanlagen wissen.

Das Gleiche müssen wir von den Anschauungen MORGAN's sagen, die von DRIESCH weiter theoretisch ausgebaut werden, der geneigt ist anzunehmen, dass die Regeneration bei Planarien durch eine Wanderung des alten Gewebes zu Stande kommt. So sagt z. B. MORGAN: »The new material that appears in the course of two or three days seems to arise not so much by multiplication of the cells exposed at the cut-surface, as by an active migration of old tissue.« Schnitte hätten den genannten Autor überzeugt, dass das hier nicht der Fall ist und dass das Abnehmen der Größe der operirten Würmer und das Herauswachsen eines neuen Theiles eben so wenig durch Wanderungen der Zellen erklärt werden kann, wie das Herauswachsen einer neuen Extremität bei *Triton* z. B. durch Wanderungen der Zellen an die Regenerationsstelle; nehme das letztere Thier zu dieser Zeit noch an Körpergewicht ab und würde magerer, so würden wir, wenn wir eben so wenig von den inneren Vorgängen gesehen hätten, wie MORGAN bei Planarien, denken können, das Thier nehme desswegen am ganzen Körper ab, weil Zellen direkt aus dem Körper in den regenerirenden Theil hinüberwanderten.

Darm.

Im regenerirenden Vorderende wächst der Darm normal weiter, wenn auch im Wachsthum ein wenig hinter der Weiterwucherung des Parenchyms zurückbleibend. Sein vorderes Ende wächst über das Nervensystem hinweg und liegt also auch bei regenerirenden Thieren über dem sogenannten »Gehirne«. Nirgends mündet bei

Regeneration irgend ein Darmast nach außen, wie es LANG für *Yungia*, *Cycloporus* und *Oligocladus*, sowie für den vorderen Darmast jugendlicher Polycladen beschrieb.

Am hinteren Ende schließen sich die beiden regenerirenden Darmäste und wachsen darauf weiter. Sie wachsen aber nicht in alter Richtung, sondern auf einander zu und stoßen hart hinter dem Pharynx zusammen, einen weiten, geraden, unverzweigten Darmast bildend (Fig. 2 und 3). Schön ist das Experiment dadurch, dass es immer, ausnahmslos gelingt, nur muss man die Planarie unmittelbar hinter dem Pharynx theilen und nicht zu weit nach hinten. Bei weiterer Entwicklung erhält der gerade und unverzweigte Darm Verästelungen. Zu gleicher Zeit beginnen sich hart hinterm Pharynx die Copulationsorgane anzulegen. Durch das Wachsthum dieser Organe und der mächtigen, mesenchymatösen Zellenwucherung, durch welche die Anlage dieser Organe begleitet wird, geht die Theilung des Darmes vor sich: der unpaare Darm wird gleichsam in der Länge gespalten.

Dieses Factum, dass bei Regeneration der Darm sich in Form eines geraden, ungetheilten Astes anlegt, scheint mir keine geringe phylogenetische Bedeutung zu haben. Wirklich werden wir daher unwillkürlich an Bothrioplana und die Gruppe der Alloiocölen erinnert, die zwischen Rhabdocölen und Tricladen stehend, einen geraden und unverzweigten Darm aufweisen. Wenn wir mit LANG annehmen wollten, dass die Rhabdocölen von Tricladen, letztere aber wieder von Polycladen herkommen, so wäre die Bildung eines geraden, unverzweigten Darmastes bei Regeneration eine progressive Erscheinung, die so zu sagen der weiteren Entwicklung vorgreift, die eine Gruppe dieser Ordnung genommen, mit einem Worte unerklärlich, um so mehr, da wir wissen, dass bei Regeneration wohl atavistische Bildungen und Erscheinungen auftreten, nie aber progressive Gebilde. Die Beobachtung RYDER's, wonach ein Tricladendarm bei weiterer Entwicklung des Embryos in einen ungetheilten Rhabdocölendarm übergegangen ist, wird von HALLEZ als Fabel zurückgewiesen mit der Meinung, dass sein geraddarmiges Exemplar eine Alloiocöle und nicht die erwachsene Form einer jungen Triclade gewesen sei. Damit schwindet das einzige Hindernis, das einer Herleitung der Tricladen von Rhabdocölen im Wege stand. Ziehen wir dazu noch in Erwägung, dass die Tricladen (*Dendrocoelum nausicaae*, *Procerodes*, *Uteriporus vulgaris*) in ihrer Jugend eine Verbindung der hinteren Darmäste aufweisen, welche nachher schwindet, so erhält unsere Beobachtung einen besonderen Werth, beweisend, dass auch hier

Regeneration und Embryonalentwicklung dieselben Wege wandeln. Auch bei erwachsenen Süßwassertricliden ist in einigen Fällen eine vollkommene Verschmelzung der beiden Darmäste hinter den Kopulationsorganen als abnorme Erscheinung beobachtet worden; so bei *Dendrocoelum lacteum*, *Dendrocoelum nausicaae*, *Anocelis coeca*, *Planaria vorticiana*, bei einer nicht näher beschriebenen Triclide aus dem finnischen Meerbusen (nach GRAFF). Diese Erscheinungen betrachte ich als Atavismen. In einigen Fällen verschmelzen die Darmäste nur terminal, so bei *Syncoelidium parasiticum*, *Planaria fissipara* (nach GRAFF); auch diese Erscheinung halte ich mit HALLEZ für phylogenetisch wichtig, als letzten Rest einer früheren Einheitlichkeit. Die Verbindung der beiden hinteren Darmäste durch medianwärts abgehende Divertikel kommt ziemlich oft vor, doch sieht sie HALLEZ mit Recht nur als zufällig an und misst ihnen keine phylogenetische Bedeutung bei. Der Umstand nun, dass eine vollständige Verschmelzung der beiden hinteren Darmäste hinter den Kopulationsorganen bei Landtricliden nie beobachtet wurde, eine terminale Vereinigung aber trotz des so sehr großen Materials, welches von GRAFF zur Verfügung stand, von ihm nur dreimal (bei *Cotyloplana whiteleggei*, *Dolichoplana procera* und *Platydesmus lividus*), und einmal von LEHNERT bei *Placocephalus kewensis* gesehen wurde, spricht, glaube ich, auch dafür, dass wir es hier mit einem Atavismus zu thun haben, der bei den weiter entfernten Landtricliden seltener auftreten muss, als bei den den Alloiocölen noch näher stehenden Süßwassertricliden. Diese atavistische Erscheinung muss deswegen bei Süßwassertricliden öfters bloßgelegt werden, während sie bei Regeneration sogar immer zu Tage tritt. Die Verschmelzung von Divertikeln kommt dagegen bei Landtricliden nach den Worten v. GRAFF's ziemlich häufig vor, namentlich dann, wenn der Darm desselben reich verzweigt ist; besonders der letztere Umstand weist darauf hin, dass wir dieser Erscheinung kein morphologisches Interesse entgegenzubringen brauchen.

Der Umstand, dass im regenerirenden Hinterende der neue, ungetheilte Darm, der durchaus das Aussehen eines *Bothrioplana*-Darmes hat, in dem vorderen Darmdivertikel sich vor dem Pharynx theilt und hinter demselben sich vereinigt, und dass nachher die weitere Theilung des hinteren Astes durch die Kopulationsorgane bedingt wird, scheint die Ansicht BRAUN's und v. GRAFF's zu rechtfertigen, wonach der ursprünglich rhabdocöle Darm durch die starke Entwicklung des Pharynx und der Kopulationsorgane sich getheilt hat.

Nervensystem.

Über die Regeneration des Nervensystems bei Tricladen liegt eine ausführliche Arbeit FLEXNER's vor, der das Nervensystem sich aus Parenchymzellen in der Nähe des Integumentes bilden lässt, wobei das alte Nervensystem an dem Aufbau keinen Antheil nimmt. LEHNERT beschrieb einige Jahre vorher die Regeneration der Nerven bei *Bipalium kewense* und kam zu einem der Ansicht FLEXNER's entgegengesetzten Schlusse. Nach ihm bildet sich das neue »Gehirn« durch Auswachsen der durchschnittenen Nervenstämme, die auf einander zu wachsen und sich zu einem Gehirn vereinigen. Meine Beobachtungen stimmen mit denjenigen FLEXNER's überein. Auch ich sah Zellen im Mesenchym, welche nicht weit von der Peripherie lagern, sich in Streifen gruppieren und bald zwischen ihnen Fasersubstanz auftreten. Eben dieses Auftreten der Fasersubstanz kennzeichnet sie bald als Ganglienmassen (Fig. 5). Es sind stark färbbare Zellen, die sich von Anfang an sehr wohl von den eigentlichen Parenchym- und Mesenchymzellen unterscheiden und ihre runde und scharf gezeichnete Gestalt beibehalten. Wahrscheinlich wachsen wohl die weiter nach vorn liegenden Ganglienzellen in die regenerirende Ganglienzellenmasse der hinteren Hälfte hinein, zum Theil wird wohl wiederum die Fasermasse von neuen Ganglienzellen gebildet. Die das Nervensystem regenerirenden Zellen liegen stets scharf vom Ektoderm durch die periphere Muskulatur geschieden. Nirgends konnte ich ein Eindringen von Ektodermzellen zur Bildung des Nervensystems bemerken. So sonderbar auch dieses Faktum scheint, und so sehr ich auch in Betracht ziehe, dass, wie oft auch das Nervensystem, sei es bei Mollusken, bei Tunicaten oder anderwärts, als aus dem Mesoderm entstehend beschrieben wurde, sich diese Beschreibung als fehlerhaft erwies, so kann ich doch mich auf kein mikroskopisches Bild stützen, welches mir erlauben könnte, das regenerirende Nervensystem der Tricladen auf das Ektoderm zurückzuführen. Um so mehr muss ich an meiner Beobachtung festhalten, da sie mit allen Befunden anderer Forscher über die Anatomie, embryonale, ungeschlechtliche und regenerative Entwicklung der Tricladen und Rhabdocölen übereinstimmt. In der embryonalen Entwicklung entsteht das Nervensystem nach HALLEZ und IJIMA vollständig unabhängig vom Ektoderm, auch betont es letzterer Autor stark, dass das Nervensystem auch auf den frühesten Stadien »inmitten des Mesoderms« gelegen ist. Interessant ist, dass schon die Gebrüder HERTWIG aus rein theoretischen Gründen, noch

fast auf gar keine Beobachtung gestützt, sich für ein mesenchymatöses Entstehen des Nervensystems der Plathelminthen aussprachen. Für die Rhabdocölen fehlen leider noch beweisende Beobachtungen, da die interessante Mittheilung BRESSLAU's wohl den Pharyngealapparat, aber nur sehr oberflächlich das Nervensystem bespricht. Was die ungeschlechtliche Entwicklung betrifft, die bei Rhabdocölen so weit verbreitet ist, so lässt auch hier WÄGNER das Nervensystem aus Mesenchymzellen entstehen. Somit stände unsere Beobachtung in schönem Einklange mit denjenigen anderer Forscher über Tricladen und Rhabdocölen, aber in scharfem Gegensatze mit den Befunden an Polycladen, bei welchen das Nervensystem bekannterweise sowohl in der embryonalen Entwicklung, als auch, wie wir weiter unten zeigen werden, in der regenerativen aus dem Ektoderm seinen Ursprung nimmt.

Die Nervenstämme der hinteren Körperhälfte bilden sich demnach neu aus im Parenchym gelegenen Zellen als Fortsetzung der beiden Nervenstränge, zwischen denen nachher Kommissuren auftreten. Ich lasse es durchaus unentschieden, ob diese Zellen früher jemals — vielleicht während der embryonalen Entwicklung — im Ektoderm gelegen haben und erst darauf ins Mesoderm gewandert sind; eine Annahme, die vielleicht beruhigend auf strenge Keimblättermorphologen wirken könnte.

In etwas anderer Weise geht die Regeneration in der vorderen Körperhälfte vor sich. Auch hier werden im Mesenchym gelegene Zellen in Ganglienzellen umgewandelt. Die beiden Nervenstränge aber wachsen nicht parallel weiter, sondern nähern sich einander und bilden eine Kommissur (Fig. 6). Diese Kommissur wird gleichfalls durch dieselben im Mesenchym gelegenen Zellen gebildet, die wir bei der Bildung der hinteren Nervenäste thätig sahen. Die Kommissur unterscheidet sich anfänglich in nichts von den weiter nach hinten liegenden Kommissuren, nimmt aber nachher allmählich an Umfang zu und wird zum sogenannten »Gehirn«. Beim weiteren Wachsthum des Vorderendes wächst dann der Theil zwischen dem Gehirn und der ersten, noch im alten Gewebe also im Stammstücke gelegenen Kommissur weiter aus; auch bilden sich zwischen diesem Theil und dem Gehirn neue Kommissuren. Auch hier also wird zuerst der distale Theil angelegt, wie wir es bei den Analcirren der Polychäten und den Klauen der Spinnen beobachten, die als distale Theile gleichfalls vor allen anderen Theilen regeneriren. Dass aber nicht alle Organe sich bei Regeneration von dem distalen Ende

proximalwärts anlegen, wie es DRIESCH als Gesetz aufstellen will, beweist die Regeneration desselben Nervensystems am hinteren Ende, wo sich immer neue Zellen in Ganglienzellen distalwärts anlegen. Am vorderen Ende aber bildet sich somit nur das Gehirn neu, während die übrigen weiter nach hinten liegenden Theile normal weiter wachsen.

Somit entsteht das sogenannte »Gehirn« in enger Verbindung mit den Längsnerven und ist nichts Anderes, als die erste Kommissur dieser Nerven. Wenn wir darum die beiden Längsstämme mit dem Bauchmarke der Anneliden vergleichen wollen, so können wir in dem Gehirn der Tricladen wohl kaum ein Homologon des oberen Schlundganglions sehen, da es nichts Anderes als die erste Bauchkommissur ist, ganz wie diese entsteht und anfänglich sich in nichts von derselben unterscheidet.

Das obere Schlundganglienpaar der Anneliden entsteht im Gegentheil, wie es sich allmählich herausstellt (KLEINENBERG, RACOVITZA, MEYER u. A.), getrennt vom Bauchmarke und aus einer Reihe von Ganglienmassen paariger Sinnesorgane der Trochophora. Das »Gehirn« der Tricladen aber, wie wir es regeneriren sahen, steht noch nirgends mit Sinnesorganen in Verbindung. Demnach halte ich das Gehirn der Tricladen, d. h. die Hauptmasse des Gehirns, wie wir gleich sehen werden, nicht den oberen Schlundganglien der Anneliden für homolog. Schon LANG beschrieb für *Gunda* das Gehirn als aus zwei Theilen bestehend: einem oberen paarigen sensitiven Theil und einem unteren motorischen. Bei *Gunda* ist der sensitive Theil ziemlich umfangreich, bei *Dendr. lacteum* ist dieser Theil gering. Das regenerirte »Gehirn«, wie wir es sehen, enthält noch keinen sensitiven Theil. Dieser wird — und dieses scheint mir wichtig — apart angelegt.

Der sensitive Theil des Gehirns von *Dendr. lacteum*, welcher nur aus den Sinneszellen der Augen besteht, entsteht unabhängig vom Gehirn und in enger Verbindung mit den Augen selbst (Fig. 8). Es liegt eine gute Untersuchung JAENICHEN's über die Regeneration des Auges vor, welche ich durch meine Präparate nur bestätigen, ihr aber nichts Neues hinzufügen kann. Auch ich sah die Pigmentzellen des Auges einzeln im Parenchym entstehen und in ihrer nächsten Umgebung die Sinneszellen (Fig. 7). Ein Eindringen von Ektodermzellen konnte ich gleichfalls nirgends beobachten; die Sinneszellen entstehen im Parenchym selbst. Das eine Ende jeder Zelle dringt in den sich bildenden Augenbecher ein, das andere Ende richtet sich ventral zum

»Gehirne« und verschmilzt sekundär mit demselben. Diese Gruppe von Sinneszellen halte ich dem oberen Schlundganglion der Anneliden für homolog, oder richtiger einem Theile desselben, da andere Sinnesorgane dem *Dendr. lacteum* fehlen. Ich sehe die Trochophora als ein pelagisch angepasstes, folglich cenogenetisch stark beeinflusstes Entwicklungsstadium an, welches das phylogenetische Stadium der Platoden wiederholt. Es hat dieselben Protonephridien, allgemeine Wimperung, ähnliches Ektoderm, welches gleichfalls oft zusammenfließt, ein Mesenchym oder primäres Mesoderm, welches demjenigen der Platoden ähnlich und beständig aus dem Ektoderm entstehend, wie bei den Tricladen nicht scharf von dem letzteren geschieden ist. Wenn wir die Trochophora so betrachten, müssen wir die nach ED. MEYER paarigen Sinnesorgane (Scheitelplatte) der Trochophora den Sinnesorganen der Platoden homologisiren und folglich wäre das Kopfganglion der Anneliden, welches aus den Sinneszellen der Sinnesorgane hervorgeht, den Sinneszellen der Platoden homolog, was auch durch die selbständige Entstehungsweise des sensiblen Theiles des Gehirns der Tricladen bestätigt wird. Dass dieser sensible Theil des Gehirns aus dem Mesenchym entsteht, muss uns nicht Wunder nehmen, wo wir wissen, dass sowohl bei Tricladen, als auch bei der Trochophora (wo immerwährend Mesenchym aus Ektoderm entsteht) Mesenchym und Ektoderm noch nicht scharf geschieden sind.

Wenn uns Zweifel überkommen könnten, ob der hintere Theil des Nervensystems nicht doch direkt durch Weiterwachsen der Ventralstämme gebildet wird, so schwindet dieser Zweifel noch mehr bei der Betrachtung, wie auch die Sinneszellen der Augen, die ja unzweifelhaft ganz unabhängig vom alten Nervensysteme entstehen, sich von Neuem aus im Parenchym gelegenen Zellen anlegen.

Noch einmal auf die Rêgeneration der Augen selbst zurückkommend, muss ich erwähnen, dass ich sehr oft bei Regeneration von *D. lacteum* statt zweier Augen, ihrer 3, 4 und selbst 5 auftreten sah. Dieses bemerkte schon CARRIÈRE, der Erste, der sich mit der Regeneration der Augen bei Tricladen befasste. JAENICHEN erwähnt nichts darüber, HESSE sah bei erwachsenen Thieren oft ähnliche Anomalien. Was die Erklärung dieser Thatsache betrifft, so sehe ich mit HESSE darin kein atavistisches Merkmal, wie es CARRIÈRE that, sondern glaube, dass wir es hier mit einem teratologischen Faktum zu thun haben, wie ja solche Abnormitäten oft bei Regenerationen auftreten, eine Abnormität, die bei manchen Arten erblich fixirt werden konnte und so zu vieläugigen Arten führte.

Endlich will ich noch erwähnen, dass HESSE, die Augen der Rhabdocölen, Tricladen, Trematoden und Polycladen untersuchend, zu dem Schlusse kam, dass das Auge der Tricladen oder Rhabdocölen »sich unmöglich aus so complicirten Bildungen entwickelt haben konnte, wie sie sich bei Polycladen finden«. Weiterhin sagt der betreffende Autor: »Das veranlasst mich Stellung zu nehmen gegen die LANG'sche Hypothese, dass die Tricladen und rhabdocölen Turbellarien von den Polycladen abzuleiten seien, und ich stimme mehr mit GRAFF überein, der umgekehrt die Tricladen und Polycladen von Rhabdocölen ableiten will.« Diese Ansicht stimmt mit dem überein, was wir bei Besprechung der Regeneration des Darmkanals äußerten, was wir bei Regeneration des Nervensystems bestätigt fanden, dem die Regeneration der Augen gleichfalls nicht widerspricht; denn wenn auch bei Polycladen die Augen immer in der Vielzahl auftreten, wie oft bei der Regeneration der Tricladen, so ist doch der Bau der Polycladenaugen ein viel vollkommenerer. Eine Vielzahl der Augen treffen wir außerdem auch bei Tricladen an, wie bei *Polycelis* und *Geoplana*. Überhaupt aber giebt ja weder die embryonale, noch die regenerative Entwicklung der Tricladen und Rhabdocölen irgend welche Hinweise über eine Degeneration der jetzigen Tricladen- und Rhabdocölenorganisation. Dass aber die Regeneration, ebenso wie die embryonale Entwicklung solche Dinge aufzudecken im Stande ist, ist schon mehrfach von verschiedenen Seiten nachgewiesen worden.

Geschlechtsorgane.

Eine Regeneration der Geschlechtsdrüsen ist, so weit mir bekannt, noch nie zuvor beobachtet worden. Nun konnte ich dieselbe klar sowohl bei Tricladen, als auch, wie wir weiter unten sehen werden, bei Polycladen konstatiren. Zuerst sieht man im neu regenerirten Körperende, nachdem die Kopulationsorgane fast ihre normale Entwicklungsstufe erreicht haben, einzelne scharf färbbare Kerne auftreten (Fig. 10 u. 11), von einem sich stärker als bei den daneben liegenden Parenchym- und Mesenchymzellen, färbenden Plasma umgeben. Diese einzelnen Inseln wachsen weiter aus und bilden ganze Stränge (Fig. 12). Einzelne Stellen dieser Stränge bekommen Hohlräume, in welchen klumpenförmig die Spermatogonien liegen; die centralen zerfallen in Spermatocyten, die übrigen nehmen zuerst eine wandständige Lagerung ein. Den Bau der Hoden fand ich übereinstimmend mit den Angaben GRAFF's.

Nun entsteht die Frage, woher diese ersten Geschlechtszellen

im regenerirten Parenchym ihren Ursprung nahmen. Hier versagt leider die direkte Beobachtung. Vor einem gewissen Stadium kann man keine Spur dieser Zellen entdecken. Das Mesoderm besteht dann aus typischen Parenchymzellen und Muskelfasern, in denen man noch keine Andeutung von Genitalzellen findet; dann auf einmal sind sie da überall zerstreut. Dieser Umstand spricht dafür, dass die neuen männlichen Genitaldrüsen nicht aus abgetheilten Zellen der alten Testiculi entstanden sind, denn sonst würde man sie ja auch früher schon als solche erkennen können, sondern dass sie von demselben Grundgewebe stammen, aus derselben Anlage, wie das Parenchym, das Nervensystem und, wie wir sehen werden, die Kopulationsorgane. Solch ein Befund sollte uns nicht zu sehr in Erstaunen setzen, denn auch bei der Knospung, mit Ausnahme vielleicht der Polychäten und einiger Tunicaten, bilden sich aus den Zellen der Knospenanlage, die man ja als mehr oder weniger embryonale Anlage betrachten kann, Genitaldrüsen.

Die oben erwähnten Stränge aus Genitalzellen ziehen oft nahe an den Darmdivertikeln vorbei, und Bilder, wie die auf unserer Fig. 12 dargestellten, konnten LANG die Idee eingeben, dass die Geschlechtsdrüsen in der embryonalen Entwicklung vom Darmepithel aus ihren Ursprung nehmen. Diese Ansicht verfocht LANG nicht nur für *Gunda*, sondern auch für die Polycladen. Seine Ansicht stützt er aber besonders durch solche Präparate, wo die Testiculi sich schon so erweitert haben, dass sie hart an die Darmäste stoßen. Sehen wir uns aber die erste Entstehung der Testiculi an, so liegen die Genitalzellen immer mitten im Parenchym. So beschrieb es auch IJIMA in der embryonalen Entwicklung der Süßwassertricladen, so auch LOMAN.

Was nun die Vasa efferentia betrifft, so entstehen sie aus denselben Anlagen, wie die Testiculi, so zu sagen als Fortsetzung derselben. Schon LANG kam zu dem Schlusse, »dass die Samenleiter Auswüchse der Hoden sind«. IJIMA rektificirte diese Ansicht dahin, dass die Hoden eher Auswüchse einer gemeinsamen Anlage seien, deren übriger Theil zu den Vasa efferentia wird. Den oben geschilderten Strängen schreibt auch BERGENDAL die Bedeutung von Anlagen der Vasa efferentia zu.

Für die phylogenetische Entwicklung der Tricladenhoden können wir von den Rhabdocölen aus eine gute, durch Übergänge wohl verbundene Kette aufstellen. Bei den Alloiocölen finden wir Hoden, die in zahlreiche Bläschen zerfallen, die nur dadurch zusammenhängen,

dass sie sich zu einem gemeinsamen Vas deferens vereinigen. Im Grunde unterscheiden sich die Testiculi vieler Alloiocölen, wie z. B. von *Monotus* in nichts von denen der Tricladen. Dass ihnen eine Tunica propria fehle ist wohl, besonders nachdem VEJDOVSKY eine solche auch für Bothrioplana nachgewiesen hat, zweifelhaft.

Kommen wir jetzt auf die Regeneration der Kopulationsorgane der Tricladen zu sprechen. Selbst die normale Entwicklung dieser Organe ist nur in sehr allgemeinen und, nach den Vorgängen bei Regeneration zu urtheilen, wohl falschen Strichen klar gelegt worden. LJIMA war der Erste, der die Anlage der äußeren Geschlechtsorgane, als mitten im Mesenchym entstehend, beschrieb: »Das Geschlechtsantrum erscheint zuerst als eine kleine selbständige Höhle inmitten des Mesoderms.« Ob der Penisingang als Fortsetzung der Höhle oder selbständig von ihr entsteht, ließ er unentschieden. Die Geschlechtsöffnung bricht nach LJIMA erst sekundär durch. GRAFF beschrieb 1894 die erste Anlage der Kopulationsorgane als einen aus verfilzten Muskelfasern gebildeten Wulst über der zukünftigen Geschlechtsöffnung, in diesen Wulst wächst ventral ein solider Epithelpfropf hinein. Durch Auseinanderweichen der Zellen entsteht »das Antrum genitale commune, von welchem nach vorn das männliche, nach hinten das weibliche Divertikel auswächst, während die Geschlechtsöffnung selbst erst spät die Kommunikation mit der Außenwelt herstellt«. Danach entstehen nach GRAFF alle Höhlen der Kopulationsorgane als Verzweigungen einer gemeinsamen Anlage, d. h. als Fortsetzungen des Antrum genitale. Jüngst (1899) änderte GRAFF seine Ansicht und lässt nun die Kopulationsorgane mitten im Mesenchym entstehen und erst sekundär nach außen durchbrechen. — Die Forscher, die sich mit normaler Theilung der Tricladen beschäftigt haben, wie ZACHARIAS, KENNEL, BERGENDAL erwähnen nichts über die Entstehung der Kopulationsorgane, auch LEHNERT erwähnt nur, dass, »wie nicht anders zu erwarten, die Regenerationsstücke keine Andeutung von Geschlechtsorganen oder deren Anlage zeigen«.

Nun komme ich auf meine eigenen Beobachtungen zu sprechen. Die Anlage der Kopulationsorgane erscheint zuerst als eine Zellenanhäufung, die auf den ersten Blick nicht leicht vom umgebenden Gewebe zu unterscheiden ist (Fig. 13), sich bald aber durch das Gedrängte ihres Aussehens, den wuchernden Charakter und die intensive Färbung als eine Anlage kund thut. Diese Anlage ist ganz kompakt und zeigt noch kein Lumen. Dieses tritt erst später auf, indem die Zellen aus einander weichen und eine Lücke lassen. Gleichzeitig fast

kleidet sich diese Lücke mit Epithel aus (Fig. 14), welches aus Zellen der erwähnten Anlage, oder aus Parenchymzellen gebildet wird, die sich in die Höhlung vordrängen und dieselbe auskleiden. Diese erste Höhle ist das Antrum genitale (Fig. 15 A). Erst wenn diese Höhle weiter auszuwachsen beginnt, erscheint hart an der Wand des Pharynx im Parenchym noch eine Höhlung, die sich auf die gleiche Weise mit aus dem Parenchym entstehenden Zellen auskleidet — dieses ist die Uterushöhle (Fig. 15 B, *ut*). Ventral und nach hinten von derselben tritt endlich eine dritte Höhle auf — der Penisgang (Fig. 15 B, *pen*). Somit entsteht das Antrum genitale, der Uterus und der Penisgang als getrennte Anlagen. Zuerst wächst der vorn liegende Uterus nach hinten, umzieht mit einem Bogen das Antrum genitale und öffnet sich von hinten in dasselbe (C, D). Zu dieser Zeit bricht das Antrum genitale nach außen durch und es bildet sich die äußere Geschlechtsöffnung (Fig. 9, Fig. 15 D). Das Ektoderm scheint ein wenig in dieselbe einzuwuchern und verschmilzt unmerklich mit dem Epithel des Antrum genitale (Fig. 9). Erst zu dieser Zeit bricht auch der Penisgang in das Antrum durch. Schon früher hatte das Antrum eine kleine Ausbuchtung gebildet, die sich in das muskulöse Drüsenorgan verwandelt. Oviduct und Vasa deferentia erreichen erst spät die Höhlung des Antrum genitale.

Leider haben wir, so viel ich weiß, keine Angaben über die Entwicklung der äußeren Genitalorgane bei den Rhabdocölen. Weiter unten wollen wir die Bildung der Kopulationsorgane der Tricladen mit derjenigen der Polycladen vergleichen, wobei es schon hier gesagt sei, dass sie ganz verschieden bei beiden Gruppen verläuft und auch hierin eine breite Kluft zwischen ihnen liegt.

Was die Regeneration der Dotterstöcke betrifft, so kann ich hierin keine Beobachtungen aufweisen, da die Tricladen proterandrische Thiere sind und die weiblichen Geschlechtsorgane erst späterhin angelegt werden.

Zuletzt will ich eine Beobachtung erwähnen, die ich bei hungern- den Tricladen machte. Schon viele Autoren haben beobachtet, dass Planarien in reinem Wasser ohne Nahrung gehalten, allmählich kleiner und kleiner werden. Oft hat das Thier nach einigen Monaten kaum die halbe Größe des früheren Thieres, und so nimmt das Thier immer weiter ab, bis es nur noch $\frac{1}{4}$ oder noch weniger seiner normalen Größe hat. Dieses Faktum beweist, wie unkonstant erstens die Größe dieses Thieres ist und wie sehr das Zellenquantum bei diesen Thieren

je nach den Umständen schwankt¹. Dieses lässt sich in gewissen Einklang bringen mit den Beobachtungen MORGAN's, nach denen Querschnitte durch Tricladen regenerirend schmaler werden und sich gleichsam der Größe nach dem kleineren resultirenden Wurme anpassen. DRIESCH will aus den Beobachtungen MORGAN's schließen, als ob das alte Material gleichsam bei Regeneration in eine neue Form gegossen wird und so eine Regulation zu Stande kommt. Es ist natürlich, dass bei Regeneration, die meistens ohne Nahrungsaufnahme vor sich geht und gewiss eine große Kraftanstrengung des Organismus ist, die anderen Organe und Theile alle in eine Art Hungerzustand versetzt werden, wo sie an Größe abnehmen, und diese Größenabnahme ist um so fühlbarer, je kleiner das Stück ist, d. h. je mehr regenerirt werden muss. Dass ein kleineres Stück einen kleineren Wurm ergiebt, ein größeres einen größeren, lässt sich bei in ihrer Größe so variirenden Thieren leicht verstehen.

Bei hungernden *Dendrocoelum lacteum* konnte ich beobachten, dass die Seitenverzweigungen des Darmes allmählich immer ärmer wurden. Auf Schnitten erwies es sich, dass das Darmepithel in den Seitenzweigen von den feinsten Endverzweigungen angefangen und weiter zum Centralstamme fortschreitend sich aus seinem Verbande löst. So sieht man auf Durchschnitten oft das Darmlumen schwinden und die einzelnen Epithelzellen frei im Mesenchym liegen.

Vielleicht kann diese Beobachtung auch zum Verständnis der Acölenorganisation beitragen und spricht, neben dem embryonalen Beweise GEORGEVITSCH dafür, dass wir wohl auch bei Acölen es mit echten entodermalen Darmzellen zu thun haben.

B. Polycladen (Taf. II).

Die morphologischen Resultate, welche sich bei Beobachtung der Regeneration von Tricladen ergaben, bewogen mich auch die Polycladen in den Kreis meiner Untersuchungen zu ziehen, um so mehr, da ja die embryonale Entwicklung dieser beiden Gruppen so verschieden verläuft. Es interessirte mich lebhaft, zu erfahren, wie die Regeneration des Nervengewebes, der Genitalorgane vor sich gehen würde, ob sie auch hier aus dem Mesenchym entstehen würden, wie

¹ Ähnliche, durch Hunger erzeugte Rückbildung von ganzen Organen konnte ich bei *Hydra* beobachten, wenn sie in nahe dem Gefrierpunkte befindlichen Wasser aufbewahrt wurde. Dann wurden die Tentakel allmählich rückgebildet.

bei den Tricladen, oder aus dem Ektoderm, wie in der Embryonalentwicklung der Polycladen.

Weil ich vor Allem eine genaue Vergleichung mit der Tricladenregeneration erzielen wollte, so versuchte ich auch hier das Experiment, d. h. den Durchschnitt eben so zu führen, wie bei den Tricladen, nämlich zwischen dem Pharynx und den Kopulationsorganen. Da mir aber keine genügende Zeit zur Verfügung stand, um eine etwa eintretende Regeneration der vorderen Körperhälfte abzuwarten, so durchschnitt ich zum Zwecke der Regeneration der vorderen Hälfte viele Exemplare vor dem Pharynx.

Als Objekt diente mir *Leptoplana atomata* O. F. Müll. von Helgoland, und die Untersuchung wurde im Sommer 1900 daselbst an der Biologischen Anstalt ausgeführt.

Ursache der Nichtregeneration der vorderen Körperhälfte.

Niemals gelang es mir bei meiner *Leptoplana atomata* die Regeneration der vorderen Körperhälfte hervorzurufen, selbst bei solchen Exemplaren nicht, denen nur ein geringer vorderer Körperabschnitt, weit vor dem Pharynx, abgeschnitten wurde. Dieses Ausbleiben der Regeneration schien mir sehr sonderbar, um so mehr, da die Regeneration der hinteren Körperhälfte so schnell und so regelmäßig vor sich ging. Die Exemplare wurden bis zu einem Monat im Aquarium gelassen, bei einigen wurde eine zweite Operation gemacht — und dennoch blieb die Regeneration aus. Nach einiger Zeit freilich schwollen die vorderen Körperhälften bei den operirten Thieren an (Fig. 1 D) und das ganze Thier wurde manchmal fast kugelförmig. Es schienen also immerhin Wachstumsprocesse vor sich zu gehen, die durch irgend etwas gehindert wurden. Die Exemplare, die ich auf solche Weise erhielt, erinnerten mich lebhaft an einige Fälle, die ich bei Tricladen beobachtet hatte und oben beschrieben habe.

Ich entschloss mich, die Sache auf Schnitten zu untersuchen und es bot sich mir ein interessanter Anblick dar, der mir, nachdem ich jüngere und ältere Stadien untersucht hatte, eine Erklärung der Nichtregeneration der vorderen Körperhälfte gab.

Sogleich nach der Durchschneidung nämlich ziehen sich die Wundränder am vorderen Körperende seitlich zusammen (Fig. 1 A, B), Epithel legt sich an Epithel, Muskelschicht an Muskelschicht in der Weise, dass der vordere mediane Theil nach innen hineingezogen wird (C, x). Es bildet sich somit keine offene Wunde, die, wie im Falle der Regeneration des hinteren Körperendes, von neu sich bildendem

Epithel bedeckt würde. Somit liegt, wie auf der Zeichnung ersichtlich, der Punkt, von dem die Regeneration der Organe hauptsächlich ihren Anfang nehmen müsste, schon gleich nach innen und ist von der Außenwelt abgeschlossen (*D, x*).

Es erfolgt darauf keine Regeneration. Es können nun hier zwei Gründe vorliegen, wesswegen die Regeneration unterbleibt: entweder weil der Regenerationspunkt gleich von der Peripherie durch anderes Gewebe — und zwar altes — geschieden wird und somit ein Entwicklungsreiz unterbleibt, oder sogleich nach Durchschneidung, also nach Eintritt derselben, aufgehoben wird; oder weil die Muskelschicht, wie wir gleich sehen werden, ein weiteres Wachstum verhindert. Meiner Meinung nach wirken hier beide Einflüsse gemeinschaftlich, der Regeneration unüberwindbare Hindernisse in den Weg legend.

Betrachten wir auf Fig. 1 den vorderen Rand, so sehen wir, dass er beim Verschluss der Wunde so hineingezogen wird, dass die früheren Seitenränder nun den vorderen Rand abgeben. Wir können uns nun wirklich nicht vorstellen, wie eine Regeneration von dem früheren Wundrande aus vor sich gehen sollte, da dann alle Gewebe centripetal auf einen Punkt zu wachsen müssten und so höchstens einen Zipfel ergeben könnten, wie wir ihn oben bei der Regeneration der vorderen Körperhälfte von Tricladen vorfanden, wenn nicht das zusammengewachsene Muskelgewebe auch dieses verhindern würde.

Sehen wir nun auf Schnitten was vor sich geht: Das Epithel hat sich über dem Wundrande geschlossen, mit ihm schließt sich auch die Muskelschicht zusammen. Die Wachstumsfähigkeit dieser Schicht scheint sehr gering zu sein. Bei Besprechung der Regeneration der hinteren Körperhälfte werden wir sehen, dass die Muskelschicht hier nicht aus dem alten Muskelgewebe, sondern aus dem Mesenchym neu entsteht, sich an die alte Muskelschicht anlegend. Desswegen ist dort, wo weder die Wundränder noch die Muskeln mit einander direkt verwachsen, eine Regeneration möglich und geht normal vor sich. Hier aber am Vorderende umgiebt sogleich das Muskelgewebe das neu sich bildende Parenchym mit einem Panzer und scheint andererseits das Epithel an seiner Basis so zu fesseln, dass auch ein Weiterwachsen schwer fällt. Das Parenchym, welches nun einmal doch durch den Schnitt zur Regeneration stimulirt worden ist, reagirt auf den erhaltenen Reiz energisch. Es häufen sich am Vorderende Parenchymzellen dicht an, zuletzt schwillt in Folge dessen das ganze Vorderende kugelig an, aber selbst dann gelingt es dem Parenchym

nicht, den starken Muskelschlauch zu durchbrechen. Es bildet sich höchstens ein kleiner Hügel.

Was aber geht mit dem Ektoderm vor sich, denn dieses ist es ja vor Allem, welches, wie wir gleich sehen werden, die Anlage für die meisten Organe bildet? Auch das Ektoderm reagirt energisch auf den empfangenen Entwicklungsreiz und ist in verstärkter Theilung begriffen. Doch bleibt dem Epithel kein Platz zu weiterem Wachsthum; bei der Art, wie sich die Wunde vorn verschließt, hat es kein Parenchym zu umwachsen, sondern schließt sich mit seinen Rändern an einander. Das weitere Wachsthum wird von der Muskelschicht zurückgehalten, welche sich unter dem Epithel vereint hat. Dennoch reißt sich das Epithel in einigen Fällen stellenweise von der Muskelschicht los und bildet Ausstülpungen (Fig. 3), die oft zu großen Zipfeln auswachsen. An anderen Stellen des Epithels bilden sich umgekehrt Einstülpungen, die die Muskelschicht nach innen vor sich her drängen.

In den Ausstülpungen bleibt somit zwischen Ektoderm und Muskelschicht ein freier Raum. Da das Epithel fortfährt, sich zu theilen, so lösen sich einige Ektodermzellen aus dem Verbande der übrigen und immigriren so in die Höhlungen (*i.ect*), die oft auf solche Weise mit Zellen ektodermaler Herkunft vollgepfropft erscheinen.

Diese experimentellen Ergebnisse geben ein gutes Beispiel einer klaren Correlation zwischen dem Wachsthum des Parenchyms, der Muskelschicht und des Epithels ab: wie eines vom andern hier rein mechanisch abhängt und wie bei der Wachsthumstörung der einen Schicht, oder entgegengesetzt bei hervorgerufener Hypertrophie der anderen Schichten eine Regulation unmöglich wird. Wir haben hier ein Beispiel, dass auch den Regulationen oft sehr enge Schranken gesetzt sind.

Ein anderes Ergebnis, oder vielmehr eine Lehre lässt sich noch aus diesen Beobachtungen ziehen. Wir haben hier einen Fall vor uns, wo eine Regeneration unterbleibt, trotz aller Versuche. Würden wir diesen Fall unanalysirt hinnehmen, so einfach, wie es in solchen Fällen bis jetzt immer gethan wurde, wenn man entschied, ob das Thier regenerationsfähig ist oder nicht, so könnten wir für WEISMANN einen neuen Beweis gefunden haben, dass die Regeneration keine Grundeigenschaft des Lebens sei. Diesen Fall aber weiter analysirend, sahen wir, dass eigentlich eine Regeneration vor sich gehen könnte, wie sie ja auch bei Tricladen eintrat, wo wohl dasselbe Hindernis im Wege stand, und auch sogleich eintreten würde, wenn wir nur die Muskelschicht hindern würden zu

verwachsen. Auch bin ich überzeugt, dass bei anderen Polycladen eine Regeneration der vorderen Körperhälfte gewiss möglich und leicht zu erzielen ist. Es wäre nun höchst interessant auch in anderen Fällen zu untersuchen, welche Bedingungen in jedem Falle einer ausbleibenden Regeneration derselben entgegenarbeiten. Es ist wahrscheinlich, dass ähnliche Faktoren, wie die hier oben geschilderten es sind, welche der Regeneration der Hirudineen oder Nematoden hinderlich sind, während diese Thiere potential wahrscheinlich vollkommen regenerationsfähig sind. Wirklich sind geringe Regenerationserscheinungen auch bei Hirudineen beobachtet worden. So theilte mir mein Kollege Herr SUKATSCHOFF mit, dass junge, aus dem Kokon genommene *Aulostomum* bei ihm ihren hinteren Körpertheil gut regenerirten. Desswegen scheint es mir immer verfrüht, ehe man nicht alle Bedingungen studirt hat, zu sagen, dass eine Regeneration in einem gegebenen Falle potential unmöglich ist.

Regeneration der hinteren Körperhälfte.

Die hintere Hälfte regenerirte bei allen operirten Leptoplanen ohne Ausnahme immer gut und normal. Nach der Operation wurde die Wunde von Epithel umwachsen. Dann bildete sich ein kurzes Regenerat, welches nur aus dem neuen Epithel und dem Parenchym bestand. Das Parenchym war aus der Theilung alter Parenchymzellen hervorgegangen. Hier aber sah ich keine syncyciumförmige Anlage desselben, wie bei den Tricladen. In der ersten Zeit finden wir außer dem Parenchym und dem Epithel keine anderen Gewebe im jüngsten Ende des Regenerats. Das Muskelgewebe und vor Allem der Muskelschlauch, der unter dem Epithel gelegen ist, hat sich noch nicht entwickelt. Somit berühren sich Epithel und Parenchym am hinteren Ende unmittelbar (Fig. 4, 5). Erst später legen sich einzelne Mesenchymzellen von innen an das Körperepithel an und verwandeln sich in Muskelfasern. Somit entsteht der Muskelschlauch im Regenerate nicht aus den alten Muskelzellen, jedenfalls nicht durch Auswachsen der alten Fasern, sondern wird neu angelegt. Am hintersten Ende bleibt Epithel mit Parenchym immer noch unmittelbar verbunden, so lange die Regeneration dauert, und selbst auf sehr späten Regenerationsstadien finden wir immer noch einen Punkt, wo die Muskelschicht noch nicht trennend zwischen Epithel und Parenchym hineingerückt ist. Die Bedeutung dieser Erscheinung für die Regeneration des Nervensystems sollen wir gleich unten sehen. Die Bedeutung, welche dieses zeitliche Zurückbleiben der Muskelregeneration für den ganzen

Gang der Regeneration hat, ergibt sich leicht, wenn wir im Auge behalten, was wir vom Ausbleiben der Regeneration der vorderen Körperhälfte sagten. Dort sahen wir die Ursache des Ausbleibens der Regeneration in dem frühzeitigen Verlöthen der Muskelschicht, welche selbst kaum regenerationsfähig mehr ist. Hier wird eine erfolgreiche Regeneration dadurch erzielt, dass die Muskelschicht nicht verwächst und das Regenerat Zeit hat sich gut auszudehnen und zu wachsen, ehe als letzter Stein fest im Aufbaue der neuen Körperhälfte das Muskelgewebe gelegt wird.

Nervensystem.

Bald nach der Durchschneidung beginnt die Regeneration des centralen Nervensystems und endet erst, wenn der Muskelschlauch regenerirt ist und sich zwischen Ektoderm und Mesenchym gedrängt hat. Wie wir oben beschrieben haben, wächst am regenerirenden Hinterende das Epithel über die Wunde hin. Zu dieser Zeit ist Parenchym und Ektoderm noch von keinem Muskelschlauch geschieden und sie berühren sich direkt. Die durchschnittenen Nervenstämme legen sich direkt an das Ektoderm an (Fig. 4, 5), so dass die Punktsubstanz direkt bis an das äußere Körperepithel reicht. Hier an dieser Berührungsstelle nun sehen wir jede Grenze zwischen Ektoderm und Parenchym verwischt, nicht einmal eine Basalmembran ist zwischen beiden Geweben trennend aufgetreten. An dieser Stelle nun, wo die Nervenstämme direkt an das Ektoderm stoßen und dieses durch nichts vom Mesoderm und folglich auch vom Nervensystem geschieden ist, sehen wir Ektodermzellen ins Innere eindringen, sich an die durchschnittenen Nervenstämme legen und sich zu Ganglienzellen differenzieren. Auf späteren Stadien, wenn das Regenerat weiter ausgewachsen ist, findet sich immer noch am hintersten Ende ein kleiner Fleck, wo der Muskelschlauch sich noch nicht gebildet hat und wo sich noch immer Ektoderm in Ganglienzellen umwandelt. Zuletzt legen sich auch hier Muskelfasern an und damit endet die Regeneration des Nervengewebes.

Es wäre nun höchst interessant zu erfahren, aus welchen ektodermalen Zellen eben die Ganglienzellen hervorgehen. Nach LANG besteht das äußere Körperepithel der Polycladen aus folgenden Zellarten: 1) Rhabditenzellen; 2) Zellen mit Pseudorhabditen; 3) epitheliale Drüsenzellen; 4) Pigmentzellen; 5) Hautdrüsen und 6) indifferente Epithelzellen. Rhabditenzellen, Zellen mit Pseudorhabditen und epitheliale Drüsenzellen sind am hinteren, regenerirenden Leibes-

ende noch nicht entstanden, sie fehlen im Bezirke der Ganglienanlage noch vollständig und kommen also nicht in Betracht. Pigmentzellen und Hautdrüsen können wir wohl kaum für fähig halten, Nervengewebe hervorzubringen, um so mehr, da überhaupt die Fähigkeit einer sogenannten Metaplasie der Zellen sehr zweifelhaft ist. So bleiben nur die sogenannten indifferenten Epithelzellen übrig, aber diese Zellen sind nach LANG in der Haut der Polycladen wenig verbreitet und werden von LANG als mit Cilien bedeckt geschildert, so dass wir auch hier eine bedeutende Metaplasie annehmen müssten: außerdem aber sind sie nur in verhältnismäßig geringer Zahl vorhanden. Außer diesen genannten Zellen aber schildert LANG noch ein interstitielles Gewebe, das überall zwischen den Epithelzellen wie ein Netz liegt und große, gut gefärbte Kerne hat. Dieses Gewebe hat eigentlich durchaus nicht das Aussehen eines Stützgewebes, um so mehr, da hier ein Stützgewebe bei der Gegenwart so harter Konkreme, wie es die Rhabditenzellen sind, ganz unnütz zu sein scheint. Mir scheint es demnach sehr wahrscheinlich, dass es diese Stützzellen sind, die überall im Epithel netzartig verbreitet sind, welche hauptsächlich als Ersatzzellen fungieren und vielleicht den embryonalen Rest des Ektoderms darstellen.

Das Faktum, dass die Regeneration des Nervengewebes vom Ektoderm her geschieht, können wir nur sehr oberflächlich mit embryonalem Geschehen vergleichen, da die postembryonale Entwicklung der Polycladen nur unvollkommen untersucht ist. Doch stimmen die Angaben SELENKA's, GOETTE's und LANG's darin überein, dass das Nervensystem bei Polycladen aus dem Ektoderm seinen Ursprung nimmt. Nach LANG wachsen die Nervenstämmen aber vom Gehirn aus weiter, während wir bei der Regeneration eine Neubildung der ventralen Nervenstämmen aus dem Ektoderm sehen. Doch da die Angaben LANG's über diesen Punkt, wie es scheint, nicht auf Schnitten beruhen, sondern auf Präparaten in toto, so ist ein ausführlicherer Vergleich der Embryonalentwicklung mit der Regeneration in diesem Punkte unmöglich.

Vergleichen wir den Hergang der Nervenregeneration bei Polycladen mit dem, was wir bei den Tricladen sahen, so ergibt sich ein tiefgreifender Unterschied. Dort entstand das Nervensystem aus dem Mesoderm, hier aus dem Ektoderm; ein Unterschied, der in gleicher Weise auch in der embryonalen Entwicklung dieser beiden Gruppen besteht. Wir sehen Regeneration hier mit Embryonalentwicklung Hand in Hand gehen.

Geschlechtsorgane.

Die männlichen und weiblichen Kopulationsorgane regenerieren bei den Polycladen nicht weniger gut, als bei den Tricladen. Schon in der zweiten Woche nach der Amputation konnte ich die Anfänge der Regeneration beobachten. Bevor ich an die Beschreibung des Regenerationsprocesses selbst gehe, will ich erwähnen, dass derselbe immer sehr normal verläuft, d. h. dass keinerlei abnorme Bildungen durch die Regeneration erzielt werden, welche ja sonst, besonders bei der Regeneration der äußeren Körperanhänge so häufig auftreten. Dieser normale Verlauf der Regeneration ist um so verwunderlicher, als der Bau der Kopulationsorgane bei den Polycladen überhaupt, sogar in ein und derselben Gattung, sehr schwankend ist. So brauchen wir nur die Zeichnungen LANG's in seinem Polycladenwerke (Taf. XXX) anzusehen, speciell aber z. B. die Genitalorgane der von uns untersuchten Gattung *Leptoplana* (Fig. 4, 5, 9, 10), um uns zu überzeugen, wie wenig maßgebend diese Organe für ein natürliches System der Gattungen sind, während sie freilich als Artmerkmale ihre Bedeutung behalten. Trotz dieser großen Vielartigkeit und Veränderlichkeit des Baues der Kopulationsorgane geht die Regeneration derselben so normal und konstant vor sich, als ob das phylogenetisch älteste und konstanteste Organ regeneriert wird. Oder sollten wir annehmen, dass das phylogenetische Alter einer Organform nichts mit der Konstanz zu thun hat, mit welcher gerade diese Form bei der Regeneration festgehalten wird?

Der normale Bau der Geschlechtsorgane der von uns untersuchten *Leptoplana atomata* O. F. Müller ist ähnlich dem Baue der betreffenden Organe bei *Leptoplana tremellaris*, die bei LANG Taf. XXX Fig. 9 abgebildet ist. Unsere Fig. 2 giebt ihn schematisch wieder und verzichten wir auf eine detaillirtere Beschreibung.

Bei der Regeneration bildet sich zuerst ventral, hinter dem Pharynx eine kleine ektodermale Einstülpung. Dieses ist der Anfang der Bildung der männlichen Kopulationsorgane. Diese legen sich somit früher als die weiblichen an. Diese Einstülpung wächst weiter nach oben und vorn und bildet bald an ihrer Basis eine ringförmige Ausbuchtung — die zukünftige Penisscheide (Fig. 9, 10). Nach innen zu erweitert sich diese Einstülpung zu einer Blase — der künftigen Samenblase. Nachdem diese Blase sich weiter ausgedehnt hat, wächst eine Falte in dieselbe hinein, welche die primitive Blase in zwei Hälften theilt, in die Samenblase und die Körnerdrüsenblase. Um den Penis herum

gruppiert sich Mesenchymgewebe, welches zu kräftigem Muskelgewebe wird. Von der Samenblase wächst noch ein kleiner Zipfel weiter ins Parenchym hinein und endet blind. Bis hierher besteht also die Anlage der männlichen Geschlechtsorgane aus ektodermalen Gebilden und wird durch Einstülpung, Divertikelbildung und Faltungsprozesse des ins Parenchym hineinwuchernden Ektoderms gebildet. Mit dieser ganzen Bildung vereinen sich sekundär, und zwar durch Einmündung in den erwähnten, von der Samenblase weiter hineingewachsenen Zipfel — die Vasa deferentia. Diese sind also mesodermaler Herkunft.

Die weiblichen Genitalien bilden sich gleichfalls als Einstülpungen des Ektoderms (Fig. 11). Diese Einstülpung liegt hinter der männlichen Anlage. Sie wächst zuerst schräg nach oben und vorn, dann biegt sie scharf um, wächst nach hinten und biegt sich wieder leicht ventral um. Auf diese Weise entstehen durch eine gemeinsame Einstülpung die Schalendrüse und der Eiergang. Von dem Eiergange stülpt sich ventral ein Divertikel ab — der Uterus. Dieser Uterus wächst nun in zwei Zipfeln nach hinten und verschmilzt jederseits mit dem zurückgebliebenen Theile des alten Uterus. Die Oviducte entstehen im Parenchym, gleich den Vasa deferentia.

Zwischen der Anlage der männlichen und weiblichen Kopulationsorgane bildet sich gleichzeitig eine leichte Einstülpung, die allmählich tiefer wird und den für unsere *Leptoplana atomata* charakteristischen Saugnapf bildet (Fig. 9, 10 *s.n.*). Somit wird selbst dieses Organ, welches bei der Gattung *Leptoplana* nicht einmal durchgreifend vorkommt, regenerirt.

Fassen wir unsere Ergebnisse über die Regeneration der Kopulationsorgane bei Polycladen zusammen, so sehen wir, dass auch hier Regeneration und Embryonalentwicklung denselben Weg gehen. LANG ist es gelungen, die Entwicklung und embryonale Herkunft der betreffenden Organe bei einer Reihe von Polycladen zu beschreiben. Hier ist der Bildungsgang in Embryologie und Regeneration fast identisch und wird durch keine Nebenumstände abgelenkt. Auch hier legen sich zuerst die männlichen Organe an, darauf die weiblichen. Ihre endgültige Entwicklung aber erreichen sie fast gleichzeitig. Bei den Tricladen sahen wir, dass die Kopulationsorgane als drei gesonderte Höhlungen im Mesenchym auftreten, die erst sekundär in einander fließen; aber auch dort entstehen die Vasa deferentia und die Oviducte gesondert und öffnen sich erst sekundär in die Kopulationsorgane.

Die Testiculi entstehen im regenerirten Hinterende bald nach der Anlage der äußeren Genitalien. Also auch hier regeneriren sie.

Aber auch hier gelingt es leider nicht, das erste Auftreten der Keime aufzufinden. Sie sind plötzlich überall im Parenchym vertreten (Fig. 8). Auch hier entstehen die Testiculi im Parenchym selbst. Man sieht einige Zellen sich zu einem Haufen gruppieren. Diese Zellen lassen fast kein Protoplasma erkennen, sie bestehen fast nur aus Kernen, die stark gesprenkelt oder gekörnt aussehen. Diese Zellen lagern sich haufenweise zwischen den Muskelzügen und dem Parenchym, Inseln bildend. Diese Haufen wachsen nachher weiter aus und ihre Auswüchse bilden die Vasa deferentia. Mit der Reifung des Samens erreichen die Samengänge die Samenblase und öffnen sich in dieselbe, d. h. in den oben beschriebenen Zipfel.

Ganz ähnlich geht die Bildung der Ovarien vor sich. Auch sie entstehen im Parenchym haufenweise. Sie entstehen, wie die Testiculi an der Seite des Körpers, aber dorsal, während letztere, wie bekannt, ventral liegen. Auch sie bilden kleine Anhäufungen im Parenchym, begrenzt von Muskelzügen (Fig. 6, 7). Doch lassen sich diese Ovarialanlagen auf den ersten Blick von den Testiculi unterscheiden, denn immer finden wir hier eine centrale Zelle — die Eizelle, welche sich scharf von den umgebenden Zellen unterscheidet. Die Ovarien wachsen mit der Reifung der Eier weiter aus und bilden die Oviducte, die sich in den ektodermalen Uterus öffnen.

Bis zum heutigen Tage hielt sich noch, was die Polycladen betrifft, die Ansicht LANG's unwiderlegt, dass die Ovarien und Testiculi aus dem Darmepithel ihren Ursprung nehmen. Auch fand diese Annahme eine Bestätigung durch GRAFF. Letzterer Autor giebt als Einleitung zu seiner Arbeit über pelagische Polycladen seine allgemeinen Resultate an, wo unter Anderem steht, dass die Ovarien aus dem Darmepithel ihren Ursprung nehmen. Leider aber fand ich im Texte der Arbeit nähere Angaben über diese so wichtige Frage nicht.

Die Bilder, die ich zu Gesicht bekam, schlossen die Erklärungsweise LANG's vollkommen aus. Die Anlagen der Genitaldrüsen lagen meistens weit entfernt von den Darmästen. Nur ausnahmsweise, vielleicht häufiger bei Formen mit verzweigterem Darne, als es *Leptoplana atomata* ist, liegen die Anlagen dem Darmepithel genähert, aber auch dort konnte ich immer eine scharfe Grenze ziehen. Viel Wahrscheinlichkeit hatte ja freilich die LANG'sche Beobachtung überhaupt nicht gehabt. Es wäre jedenfalls sonderbar, sollten die Genitalzellen aus vollständig differenzirten entodermalen Darmzellen ihren Ursprung nehmen, eine Annahme, zu der uns keine morphologische Theorie verleiten dürfte.

Rhabdocölen — Tricladen — Polycladen.

Die Vorgänge bei Regeneration der Tricladen und Polycladen mit dem embryonalen Geschehen vergleichend, kommen wir zu dem Schlusse, dass principiell die Regeneration auch hier die Embryonalentwicklung wiederholt, wenn nicht das Umgekehrte vor sich geht, d. h. wenn wir nicht die Embryonalentwicklung selbst als speciellen Fall der Regeneration ansehen können. Demnach entstand in Übereinstimmung mit den Ergebnissen über die Embryonalentwicklung der Tricladen auch bei Regeneration dieser Tiere das Nervensystem und die Geschlechtsorgane von Neuem aus dem Mesoderm, während bei Polycladen wiederum in Übereinstimmung mit der Embryonalentwicklung dieselben Organe aus dem Ektoderm ihren Ursprung nehmen.

Vergleichen wir nun Regeneration und Embryonalentwicklung der Tricladen mit derjenigen der Polycladen, so kommen wir in Verlegenheit, wie wir uns den Umstand erklären sollen, dass dort Nervensystem und Kopulationsorgane aus dem Mesoderm entstehen, während sie hier dem Ektoderm entstammen. Mit der Annahme, dass auch bei Tricladen vielleicht die Zellen, welche das Nervensystem und die Kopulationsorgane bilden, auf früheren Stadien aus dem Ektoderm ins Mesoderm gewandert sind, ist uns wenig geholfen, obgleich sie auf viele Gläubige der Keimblätterlehre beruhigend wirken würde. Uns ist es wichtig zu konstatiren, dass der Gang der Entwicklung in beiden Thiergruppen verschieden ist. Wenn Zellen Nervenmassen bilden, so sind sie folglich dazu befähigt und in Folge dessen, wenn sie auch im Mesoderm liegen, vom physiologischen Keimblätterstandpunkte BRAEM's ektodermal. Dass aber beide Vorgänge verschieden verlaufen, ist im höchsten Grade wichtig.

Wenn wir den besonderen embryonalen Entwicklungsgang der Tricladen als Folge des Lebens im Süßwasser ansehen, wo, aus nicht näher bekannten Ursachen, frei schwimmende Larvenstadien eine Seltenheit sind und wo in Folge dessen das Ei viel Dotter mitbekommt, das seinen Entwicklungsgang stark alterirt, wenn wir in diesen Ursachen den Unterschied zwischen Tricladen- und Polycladenentwicklung sehen, so wäre es sehr interessant, dass in diesem Falle die Regeneration doch denselben Weg, wie die Embryonalentwicklung einschlägt, obgleich hier der Faktor, der dort den Entwicklungsgang alterirte, — der Dotter — nicht mehr hinderlich im Wege steht.

Doch ist es kaum wahrscheinlich, dass wir hierin die Ursache des Unterschiedes zwischen Tricladen- und Polycladenentwicklung zu

suchen haben. Vor Allem scheint es wenig wahrscheinlich, dass gerade die Bildung des Nervensystems und der Kopulationsorgane, die ja — und besonders (die letzteren — erst in späteren Stadien auftreten, durch den Dotter alterirt wird. Auch ist kein Grund anzunehmen, dass die Herkunft von gewissen Keimblättern gerade durch den Dotter verändert werden könnte, da wir sonst nirgends die Keimblätterlehre durch Dotterreichthum gefährdet sehen. Es ist somit viel wahrscheinlicher, dass der Unterschied in der Entwicklung gerade durch tiefer liegende phylogenetische Ursachen bedingt wird.

Wenn uns die vorgehende Untersuchung über Tricladen dazu führte, dieselben von den Rhabdocölen herzuleiten, so fragt sich, wie sich die Polycladen zu den Tricladen verhalten? Wenn die Tricladen nicht von Polycladen abstammen, so stammen letztere vielleicht umgekehrt von ersteren ab, wie es GRAFF will. Doch weisen die Entwicklungsvorgänge bei Polycladen in nichts auf solche Abstammung hin. Andererseits haben wir Formen, wie *Ctenoplana* und *Coeloplana*, die wir nicht ignoriren dürfen. Uns scheint die Entstehung der Polycladen von Ctenophoren nach den LANG'schen Auseinandersetzungen sehr wahrscheinlich. Andererseits aber müssen wir auch an der Entstehung der Tricladen von Rhabdocölen festhalten. Die große Verschiedenheit in der Entwicklung beider Gruppen widerstreitet der Annahme nicht, dass sie beide verschiedene Äste darstellen, die auf verschiedener Höhe vom Stamme der Cölenteraten abgezweigt sind und durch kriechende Lebensweise die Organisation bekamen, die sie nun haben. Kriechende Cölenteraten finden wir ja nicht nur unter den genannten Ctenophoren, sondern auch unter Medusen. Dass die Embryonalentwicklung der Acölen (*Convoluta*) eine Gastrula aufweist, wie es unlängst GEORGIEWITSCH beschrieben, spricht für ihre Entstehung von Cölenteraten, da ja wohl nicht der Polyp die Form der Gastraea wiederholt, sondern die Gastrula als frei schwimmende Larvenform den Typus des Polypen wiedergiebt. So sind vielleicht die Rhabdocölen aus irgend welchen kriechenden Cölenteraten entstanden und die Nähe des Ursprungs, d. h. das ähnliche morphologische Material und die gleiche Lebensweise führten zu so ähnlichen Gebilden, wie es die geschlechtsreifen Polycladen und Tricladen immerhin sind.

Zum Schlusse ein herzliches Dankeswort meinem verehrten Lehrer Herrn Prof. SCHIMKEWITSCH für manchen guten Rath, meinem Freunde LINKO für die Anfertigung der Zeichnungen, der Biologischen Anstalt

auf Helgoland in Person ihres Leiters Herrn Prof. HEINCKE, die es ermöglichte, dass ich meine Untersuchungen an Polycladen, die ja so viel Zeit für ihre Regeneration beanspruchen, glücklich zu Ende führen konnte.

St. Petersburg, im November 1901.

Zusatz.

Als ich BARDEEN's interessante Arbeit (»On the Physiology of the *Planaria maculata*«, Americ. Journ. of Physiol., Vol. II, 1901) zu Gesicht bekam, lag meine Schrift in den allgemeinen Zügen schon fertig, wie es meine früher erschienenen vorläufigen Mittheilungen beweisen. Ein längerer Aufenthalt auf dem Lande hinderte mich, die Schrift druckreif, mit allen litterarischen Hinweisen zu versehen. Nachdem ich die BARDEEN'sche Schrift kennen lernte, zog ich es vor, in den Text keine weiteren Rückblicke auf dieselbe hineinzuzwängen, da die Gesichtspunkte, von denen wir an die Frage der Planarienregeneration herantraten, so verschieden sind, und so sich ungezwungen gegenseitig vervollständigen.

Litteratur.

- D. BERGENDAL, »Studien über Turbellarien.« 1. Über die Vermehrung durch Quertheilung des *Bipalium Kewense* Mos. Svenska Vet. Akad. Handl. Bd. XXV. 1892.
- F. BRAEM, »Was ist ein Keimblatt?« Biol. Centralbl. Bd. XV. 1895.
- MAX BRAUN, »Über Dorpater Brunnenplanarien.« Arch. f. Naturk. Liv-, Esth- und Kurlands. Bd. IX.
- E. BRESSLAU, »Zur Entwicklungsgeschichte der Rhabdocölen.« Zool. Anzeiger. Bd. XXII. 1899.
- CHICHKOFF, »Recherches sur les Dendrocoèles d'eau douce (Tricelades).« Archives de Biologie. Bd. XXII. 1892.
- DRIESCH, »Die organischen Regulationen.« 1901.
- VAN DUYN, »Über Heteromorphose bei Planarien.« Archiv für die gesammte Physiologie. Bd. LXIV. 1896.
- S. FLEXNER, »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 Morphology. Vol. XIV. 1898.
- AL. GOETTE, »Abhandlungen zur Entwicklungsgeschichte der Thiere.« Heft 1. 1881.
- L. v. GRAFF, »Pelagische Polycladen.« Diese Zeitschr. Bd. LX. 1892.
- L. v. GRAFF, »Monographie der Turbellarien.« I. Rhabdocoelida. Leipzig 1882.

- L. v. GRAFF, »Monographie der Turbellarien.« II. Tricladida terricola (Landplanarien). Leipzig 1899.
- L. v. GRAFF, »Über die Morphologie des Geschlechtsapparates der Landplanarien.« Verhandl. d. Deutsch. Zool. Gesellsch. VI.
- P. HALLEZ, »Embryogénie des Dendrocoeles d'eau douce.« Paris 1887.
- P. HALLEZ, »Morphogénie générale et affinités des Turbellariés.« Trav. Mém. des Facultés de Lille. Mém. IX. 1892.
- O. u. R. HERTWIG, »Cöломtheorie.«
- R. HESSE, »Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Thieren. 2) Die Augen der Plathelminthen, insbesondere der tricladien Turbellarien.« Diese Zeitschr. Bd. LXII. 1897.
- Er. JAENICHEN, »Beiträge zur Kenntnis des Turbellarien-Auges.« Diese Zeitschr. Bd. LXII. 1896.
- IJIMA, »Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Süßwasserdendrocölen (Tricladen).« Diese Zeitschr. Bd. XL. 1884.
- KENNEL, »Untersuchungen an neuen Tricladen.« Zool. Jahrb. Bd. III. (Anat.)
- KLEINENBERG, »Die Entstehung des Annelids aus der Larve von Lopadorhynchus.« Diese Zeitschr. Bd. XLIV. 1886.
- A. LANG, »Die Polycladen des Golfes von Neapel.« Fauna und Flora des Golfes von Neapel. 1884.
- A. LANG, »Der Bau von Gunda segmentata und die Verwandtschaft der Plathelminthen mit Cöloenteraten und Hirudineen.« Mitth. aus der Zool. Stat. zu Neapel. Bd. III. 1882.
- G. LEHNERT, »Beobacht. an Landplanarien.« Arch. f. Naturgesch. LVII. Jahrg. 1892.
- LOMAN, »Über den Bau von Bipalium Stimpson, nebst Beschreibung neuer Arten aus dem Indischen Archipel.« Bijdr. tot de Dierkunde. 14. Afl. 1888.
- ED. MEYER, »Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Anneliden.« (Russisch.) Arbeiten der Naturforsch. Gesellsch. bei der kaiserl. Kasanschen Universität. Bd. XXXI. 1897.
- R. MONTI, »La rigenerazione nelle Planarie marine.« Mem. R. Istit. Lomb. Sc. Lett. Cl. matem. Vol. XIX. 1900.
- MORGAN, »Regeneration in Bipalium.« Archiv f. Entwicklungsmech. Bd. IX. 1899.
- MORGAN, »Regeneration in Planarians.« Ebenda. Bd. X. 1900.
- EM. RACOVITZA, »Le lobe céphalique et l'encéphale des Annélides Polychètes.« Arch. d. Zool. expérim. (3 série.) Tome IV. 1896.
- A. SCHNEIDER, »Untersuchungen über Plathelminthen.« XIV. Jahresber. der Oberhessischen Gesellsch. der Naturheilkunde. Gießen 1873.
- EUG. SCHULTZ, »Über die Regeneration von Spinnenfüßen.« Trav. d. l. Soc. Sc. d. Natur. d. St. Pétersbourg. T. XXIX. livr. 1.
- EUG. SCHULTZ, »Aus dem Gebiete der Regeneration. I.« Diese Zeitschr. Bd. LXVI. 1899.
- SELENKA, »Zoologische Studien. II. Zur Entwicklungsgeschichte der Seeplanarien.« Leipzig 1881.
- W. VOIGT, »Die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Turbellarien.« Biol. Centralblatt. Bd. XIV. 1894.
- FR. v. WAGNER, »Zur Kenntnis der ungeschlechtlichen Fortpflanzung von Microstoma etc.« Zool. Jahrb. (Abth. Morph.) Bd. IV.
- O. ZACHARIAS, »Über Fortpflanzung durch spontane Quertheilung bei Süßwasserplanarien.« Diese Zeitschr. Bd. XLIII. 1886.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemeine Bezeichnungen:

<i>au</i> , Auge;	<i>lm</i> , Längsmuskeln;	<i>test</i> , Testiculi;
<i>e.a.</i> , Anlage der Kopulationsorgane;	<i>m</i> , Muskeln;	<i>ut</i> , Uterus;
<i>D</i> , Darm;	<i>nc</i> , Nervenkommissur;	<i>rag</i> , Vagina;
<i>Ect</i> , Ektoderm;	<i>nf</i> , Nervenfasern;	<i>v.def.</i> , Vas deferens;
<i>gen.h.</i> , Genitalhöhle;	<i>ov</i> , Ovarium;	<i>x</i> , ins Innere verwachsen-
<i>gen.o.</i> , Genitalöffnung;	<i>Par</i> , Parenchym;	der Mittelpunkt des Re-
<i>gh</i> , Gehirn;	<i>pen</i> , Penis;	generationsfeldes:
<i>gz</i> , Ganglienzellen;	<i>ph</i> , Pharynx;	♂, männliche Genitalöff-
<i>i.ect.</i> , immigrirendes Ektoderm;	<i>qu.m.</i> , Quermuskeln;	nung;
<i>k.dr.</i> , Körnerdrüse;	<i>sbl</i> , Samenblase;	♀, weibliche Genitalöff-
	<i>s.n.</i> , Saugnapf;	nung.
	<i>s.z.</i> , Sinneszellen;	

Tafel I.

Tricladen (*Dendrocoelum lacteum*).

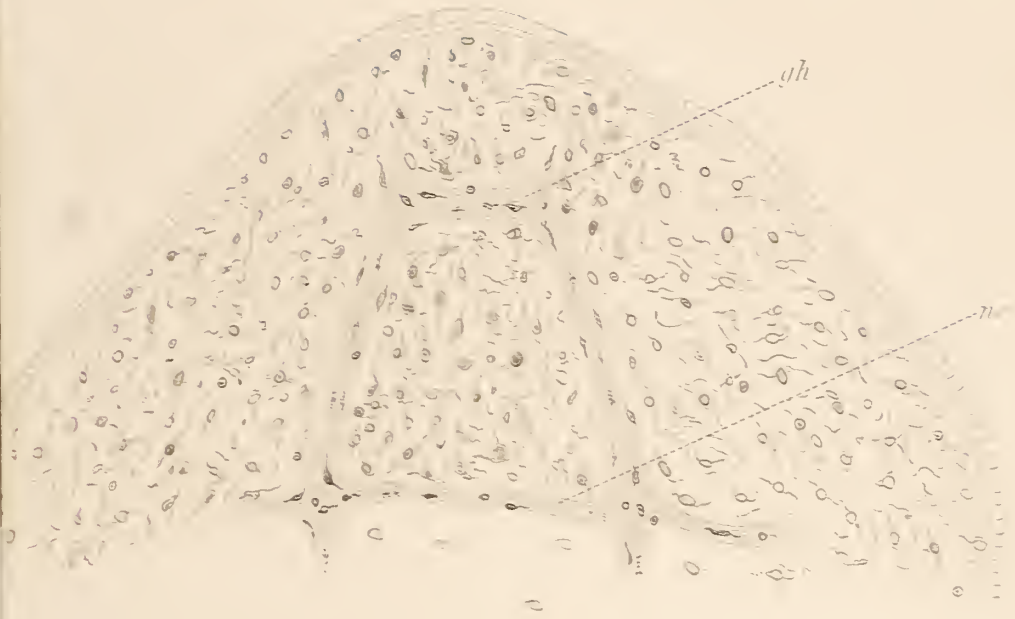
- Fig. 1. Unnormal regenerirendes Vorderende von *Dendrocoelum lacteum*.
 Fig. 2. Regenerirendes Hinterende von *Dendrocoelum lacteum* mit zusammengestoßenen hinteren Darmästen.
 Fig. 3. Dasselbe auf späterem Stadium.
 Fig. 4. Parenchym am regenerirenden Hinterende.
 Fig. 5. Regeneration der hinteren Nervenstämmen. 600/1.
 Fig. 6. Regeneration des Gehirns.
 Fig. 7. Regenerirendes Auge. 800/1.
 Fig. 8. Schematischer Durchschnitt durch das Vorderende. Die Sinneszellen der Augen haben sich noch nicht mit dem ventralen (motorischen) Gehirntheil verbunden.
 Fig. 9. Durchbruch der Kopulationsorgane nach außen. 600/1.
 Fig. 10. Regenerirende Testiculi im Parenchym.
 Fig. 11. Dasselbe.
 Fig. 12. Weiteres Auswachsen der männlichen Keimdrüsen.
 Fig. 13. Anlage der Genitalhöhle als Zellenanhäufung.
 Fig. 14. Bildung der Genitalhöhle.
 Fig. 15. Schema der Regeneration der Kopulationsorgane. A. Bildung der Genitalhöhle; B. Bildung zweier anderer Höhlen — des Uterus und der Penishöhle; C. weiteres Auswachsen derselben; D. Durchbruch des Uterus in die allgemeine Genitalhöhle und der letzteren nach außen.

Tafel II.

Leptoplana atomata.

- Fig. 1. Verwachsung des vorderen Körperendes. A—D, Stadien der Verwachsung.
 Fig. 2. Schema der Kopulationsorgane von *Leptoplana atomata*.
 Fig. 3. Loslösung des Ektoderms von der Muskelschicht und Immigration der Ektodermzellen.
 Fig. 4. Immigration der Ektodermzellen zur Bildung des Nervensystems.
 Fig. 5. Dasselbe.
 Fig. 6. Bildung der Ovarien.
 Fig. 7. Dasselbe.
 Fig. 8. Bildung der Testiculi.
 Fig. 9. Bildung der männlichen Kopulationsorgane.
 Fig. 10. Dasselbe.
 Fig. 11. Bildung der weiblichen Kopulationsorgane.

6



15

A



gen.h

B

pen ut



gen.h

C

gen.h ut



pen

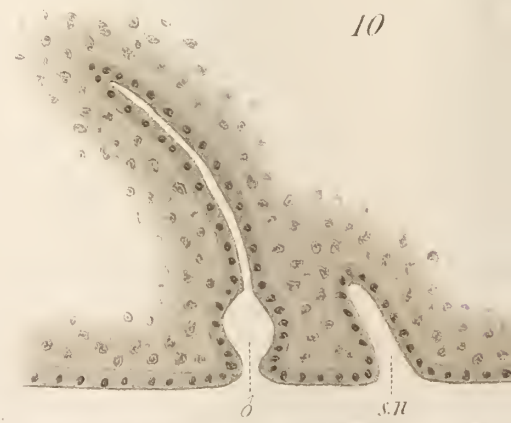
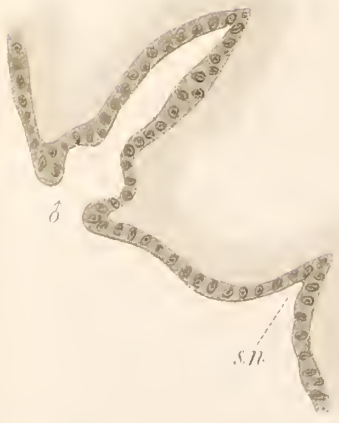
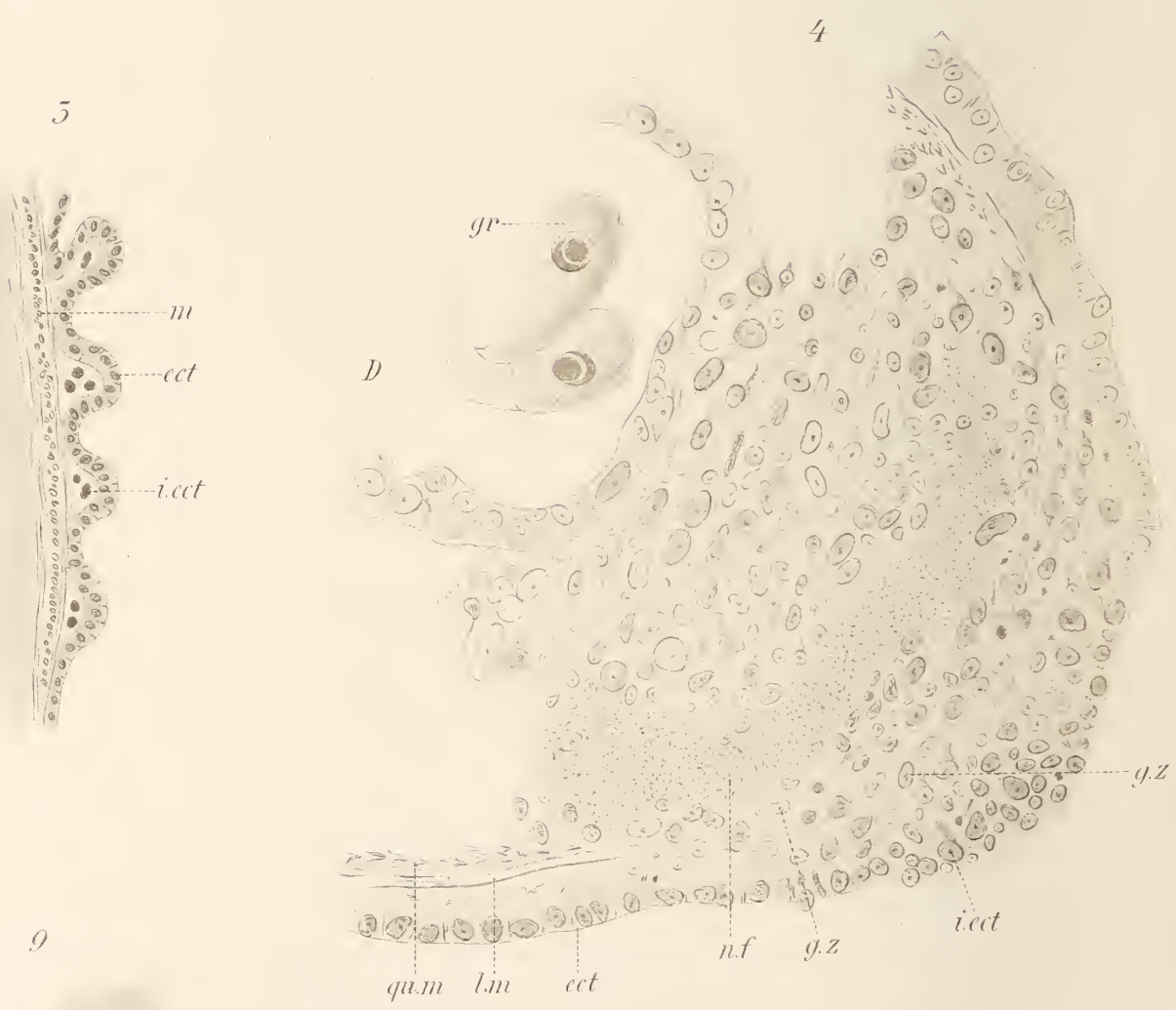
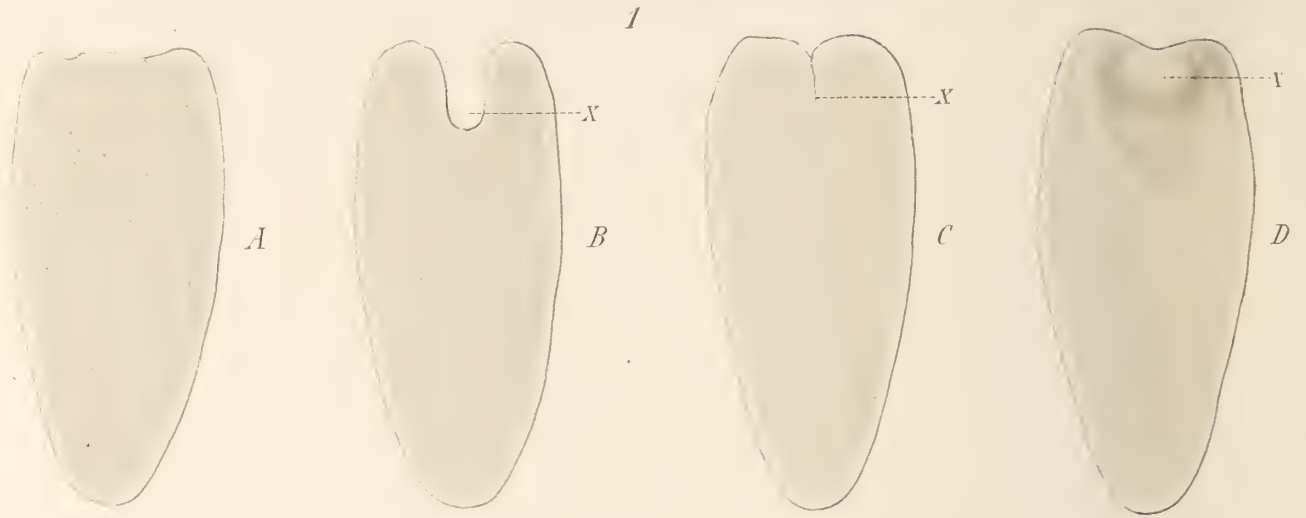
D

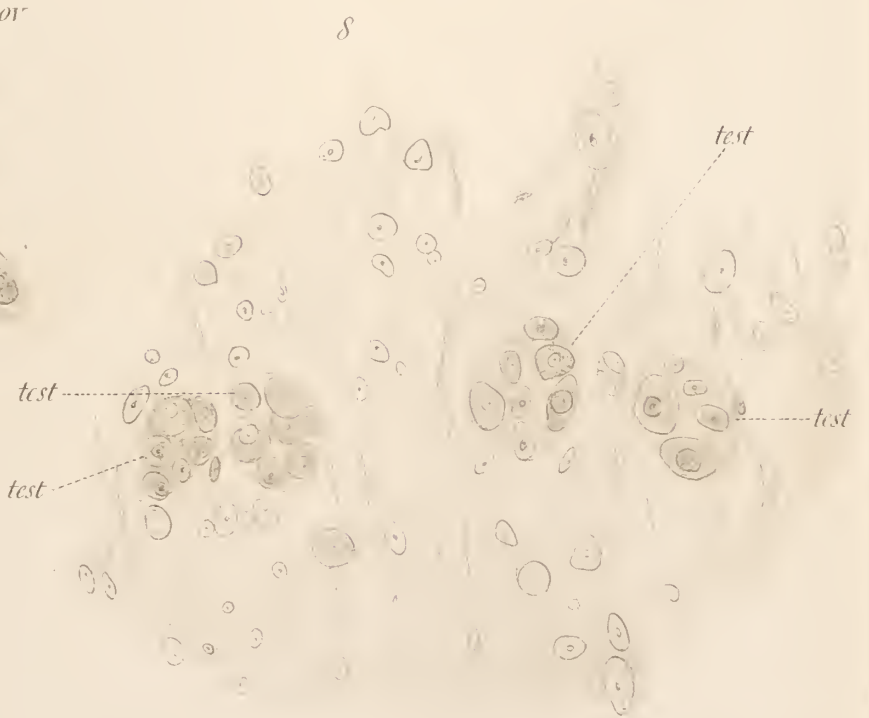
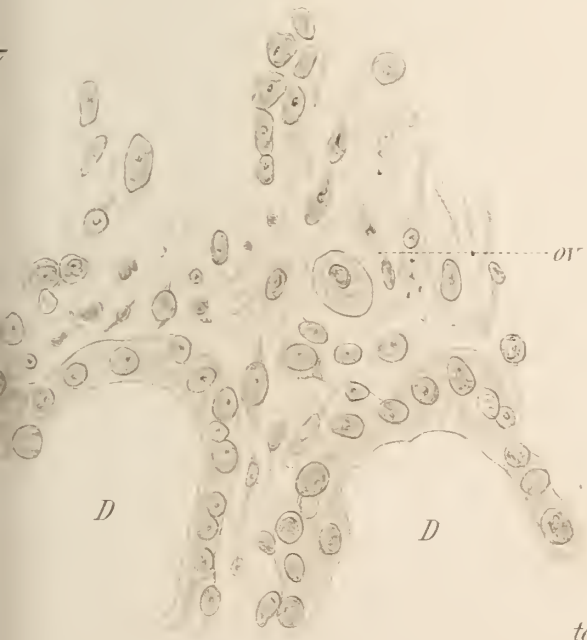
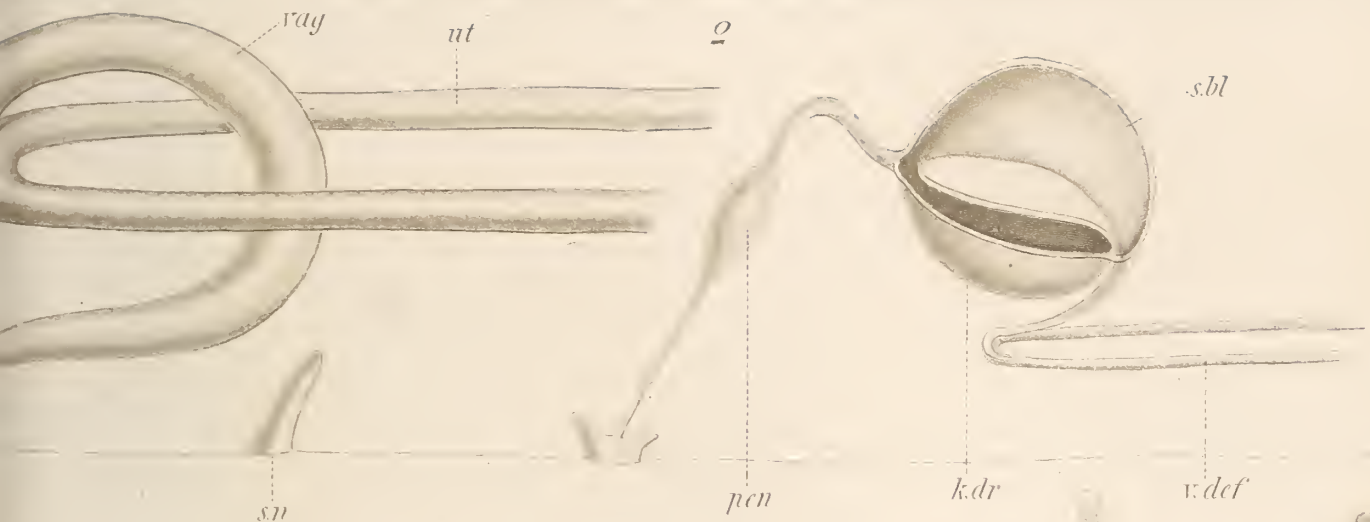
ut

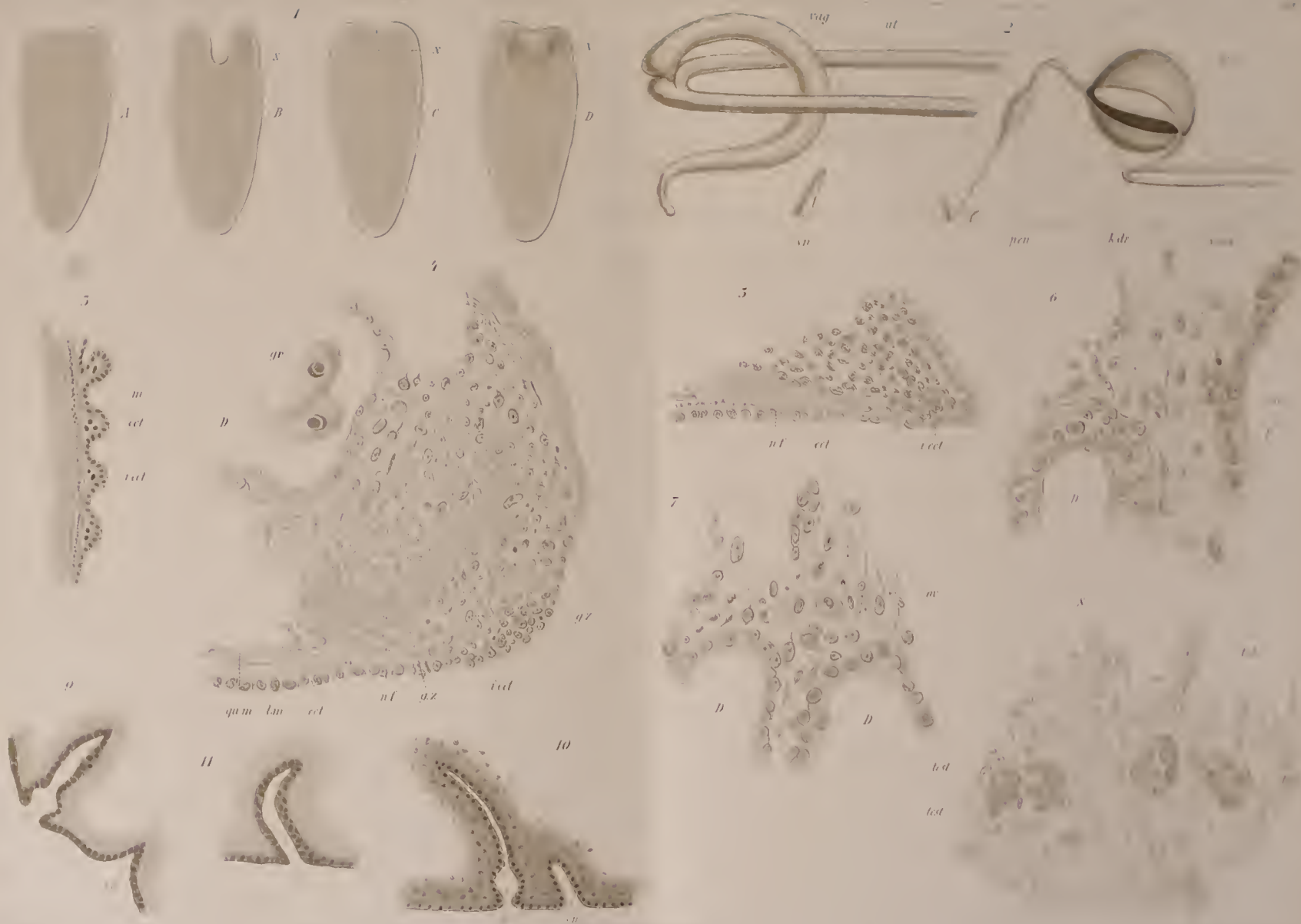


gen.h pen pen









ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1902

Band/Volume: [72](#)

Autor(en)/Author(s): Schultz Eugen

Artikel/Article: [Aus dem Gebiete der Regeneration 1-30](#)