

- van Beneden, J. P., Mém. sur les vers intestinaux. Paris, 1861. p. 138—142.
- v. Willemoes-Suhm, R., Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XX. Leipzig, 1869. p. 94—95. tab. X fig. 1.
- Duchamp, G., Annales des sc. natur. zool. ann. IV. Paris, 1876. art. 4. Recherches anat. et physiol. sur les Ligules, Paris, 1876. 64 p. 2 tab.
- Donnedieu, A. L., Journ. d'anat. et de physiol., Paris, 1877. p. 321—365, 450—497.
- Leuckart, R., Die Parasiten des Menschen, 2. Aufl. Bd. I. 1. Abth. Leipzig und Heidelberg, 1877—1886.
- Moniez, R., Mém. sur les cestodes. Paris, 1881. p. 37—38, 81—125. tab. III fig. 1—5, IV fig. 5—6, V fig. 3—6, VI fig. 1—4, 7—11, VII fig. 5—6.
- Riehm, G., Zeitschr. für Naturwiss. Bd. 55. Halle, 1882. Hft. 3. p. 274—276, 328—330.
- Kiessling, F., Arch. für Naturgesch. Bd. 48. Berlin, 1882. p. 241—280. tab. XIV fig. 5 XV. fig. 4.
- Schauinsland, H., Jenaische Zeitschr. für Naturwiss. Bd. XVI. Jena, 1883. p. 31—36. tab. III fig. 1—7.
- Niemiec, J., Arbeit. aus d. zool. Inst. Wien, 1886.
- Zernecke, E., Zool. Jahrb. Abth. Anat. u. Ontog. Bd. IX. Jena, 1895. p. 92—161. tab. 8—14.
- v. Linstow, O., Zeitschr. für Fischerei. IV. Jhg. Charlottenburg, 1896. p. 161—165.
- Lühe, M., Centralbl. für Bakter. Parask. u. Insk. 1. Abth. Bd. XXIII. Jena, 1898. No. 7. p. 280—286.
- Cohn, L., Zool. Jahrb. Abth. Anat. u. Ontog. Bd. XII. Jena, 1898. p. 134—135. fig. H—I.
- Ariola, V., Archives de parasitologie, t. III. Paris, 1900. No. 3. p. 369—484. tab. VIII—X.

4. Bein- und Fühlerregeneration bei Käfern und ihre Begleiterscheinungen.

Von Gustav Tornier (Berlin).

(Mit 5 Figuren.)

eingeg. 7. August 1901.

Die in dieser Arbeit beschriebenen Experimente wurden bereits im Winter 1898/99 angestellt und konnte ich deshalb schon auf sie in meiner Arbeit »Das Entstehen von Käfermißbildungen, besonders Hyperantennie und Hypermelie« [Archiv für Entwicklungsmechanik 1900 (Bd. IX, Heft 4) p. 501 ff.] hinweisen.

Über einige Vorarbeiten auf diesem Gebiet werde ich erst am Schluß dieser Arbeit berichten; und beginne deshalb sofort mit den eigenen Ergebnissen.

Abschnitt I: Beinregeneration.

Daß bei voll ausgebildeten Käfern Regeneration nicht möglich ist, schien mir beim Beginn dieser Experimente so selbstverständlich, daß ich darüber von vorn herein Extrauntersuchungen nicht anstellte; es ergibt sich aber auch außerdem noch mit voller Sicherheit aus den nachfolgenden Experimenten.

Ob bei Käferpuppen Regeneration möglich ist, war mir dagegen

zweifelhaft; ich habe deshalb einer Anzahl von Puppen des Mehlkäfers (*Tenebrio molitor*) an den Gliedmaßen, Fühlern und Flügeldecken größere Bezirke abgeschnitten, Regeneration trat hierbei aber niemals ein; die Wunden verheilten vielmehr günstigsten Falls genau in der Form, die sie im Entstehen erhalten hatten; öfter dagegen wurde die Puppe durch sie weit stärker geschädigt als beabsichtigt war. Der Grund dafür ist: sobald der Puppe eine etwas größere Wunde beigebracht war, floß aus dieser so viel Serum und Körpersubstanz heraus, daß der Wundträger dabei mehr oder weniger weit in den Körper hinein substanzleer wurde. Dieser Substanzverlust in ihm aber ersetzte sich auch später nicht mehr und die Folge davon war, daß ein Theil des Wundträgers später abstarb, so beim Abschneiden der Schienenspitze z. B. die ganze Schiene und beim Abschneiden des unteren Schenkelabschnitts der ganze Schenkel nebst Trochanter und Coxa.

Bei den Mehlkäferlarven dagegen ist Gliedmaßen- und Fühlerregeneration sehr wohl möglich, tritt aber nicht immer und zuweilen nur mangelhaft ein aus folgenden 3 Gründen.

Werden nämlich zunächst solchen Larven, welche nur wenige Tage vor der Verpuppung stehen, Gliedmaßentheile weggeschnitten — die Fühler werden später besprochen —, so findet bei der Verpuppung keine Regeneration des verlorenen Gliedmaßenabschnitts statt; der Defect geht also unverändert auf die Puppe und später auf das Vollkerf über. Dieses hat alsdann also »angeborenen« Gliedmaßenmangel und es fehlt demnach der Puppe und dem Vollkäfer jede größere Regenerationsfähigkeit.

Werden dagegen zweitens den Käferlarven lange Zeit vor der Verpuppung Gliedmaßentheile ganz oder zum Theil abgeschnitten, so wachsen diese bereits zur Larvenzeit des Thieres wieder nach und können, wenn das Thier sehr jung verstümmelt wurde, noch mehrere Male abgeschnitten und regeneriert werden. Das Regenerat selbst wird dabei ziemlich schnell angelegt, wächst dann aber recht langsam und das Nachwachsen geschieht sprungweise, und zwar nur bei jeder Häutung der Larve. Deshalb entsteht auch der erste Regenerationskegel plötzlich, und zwar dann, wenn von seiner Ursprungsstelle der Wundschorf bei einer Häutung der Larve mit abgestoßen wird. Den größten Entwicklungsstoß erhalten diese nachwachsenden Gliedmaßen indes bei der Verpuppung der Larve; denn in dieser Übergangszeit werden selbst jene Gliedmaßen, welche bei der Larve bisher noch nicht zu voller Normgröße regeneriert waren, normrecht groß.

Wenn drittens bei den Mehlkäferlarven die Beine längere Zeit vor der Verpuppung, aber doch so abgeschnitten werden, daß die Thiere noch mit einer Wundstelle, die Wundschorf trägt,

zur Verpuppung kommen, so kommen die Beine hierbei noch zur Entwicklung, aber sie gelangen nicht mehr zu voller Größe, sondern bleiben kleiner und zwar proportional der Zeit, welche ihnen — zwischen Verletzung und Verpuppung — für Auslösung und Fort-



Fig. 1. Mehlkäfer mit regeneriertem Zwerg-hinterbein.

bildung des Regenerats verblieb. So erhielt ich auf diese Weise neben Gliedmaßen, welche nur wenig kleiner sind als normale, alle Übergänge zu solchen von ausgesprochenster Zwerggröße, wovon das rechte Hinterbein in Fig. 1 an der photographischen Vergrößerung eines derartig verbildeten Thieres ein Beispiel ist. Manche dieser Gliedmaßen von Zwerggröße waren dabei so winzig klein, daß der ausschlüpfende Käfer nicht vermochte die Puppenhaut von ihnen abzustreifen, was er bei normaler Ausbildung in der Weise thut, daß er die Gliedmaßen an einander reibt; hier konnte er aber die winzig kleine Gliedmaße mit der benachbarten, normal entwickelten, nicht in Berührung bringen und es mußte ihm daher bei Freilegung seines Zwergbeins der Operateur zu Hilfe kommen.

Bei Untersuchung dieser Beine von Zwerggröße stellte sich dann heraus, daß bei ihnen ohne Ausnahme die Normzahl der Glieder vorhanden war, nebst den beiden Krallen und den charakteristischen zwei Schienendornen, dagegen wichen sie andererseits in manchen Oberflächencharacteren von Vollbeinen ab. So ist z. B. bei ihnen die Schenkel- und Schienenoberfläche viel rauher als bei normalen Gliedmaßen, weil bei ihnen im — Verhältnis zur Größe des Beines — die Gruben tiefer und die Haare stärker und reicher entwickelt sind als bei normalen Gliedmaßen. Es dürfte diese übermäßige Behaarung der regenerierten Schienen auf die, bei allen umfangreicheren Regenerativprocessen eintretende Übernahrung des Regenerats bei der Anlegung zurückzuführen sein, das in Folge dessen zu groß angelegt wird und diese Anlage später nicht zu voller Entwicklung bringen kann, wie ja auch in jedem Eidechschwanzregenerat an der Basis die Beschuppung eine viel reichere ist, als an dem verloren gegangenen Schwanzabschnitt an der entsprechenden Stelle. Ferner sind bei diesen Zwergbeinchen die Tarsenglieder kurz und fast kugelig, während sie bei voll entwickelten Beinen lang gestreckt sind und drittens stehen die beiden Krallen der Zwergbeinchen in der Ruhe dicht neben einander und etwa so, wie die Zangen eines Ohrwurmkäfers zu einander,

während sie bei Vollkäfern in der Ruhe so äußerst weit aus einander klaffen, daß sie einen sehr stumpfen Winkel mit einander bilden. Es sind dies offenbar Charactere, die mit der Zwergform des Beines zusammenhängen.

Über die Zeit, welche die Mehlkäferlarven brauchen, um Beine von Zwerggröße und solche von Normgröße wieder zu erzeugen, giebt das nachfolgende Experimentierjournal genaue Auskunft. Während bei Mehlkäferlarven, die 12 Tage nach der Operation zur Puppe werden, abgeschnittene Gliedmaentheteile noch nicht nachgewachsen sind, hatten Thiere, welche 25—31 Tage nach der Operation zur Puppe wurden, ausgesprochene Zwergbeinchen regeneriert, bei Thieren aber, die noch später zur Verpuppung gelangen, werden die nachgewachsenen Gliedmaßen entsprechend stärker, bis etwa 45 Tage nach der Operation bereits normgroße Beine vorhanden waren.

Die Zahlen in der Tabelle schwanken übrigens etwas und zwar deshalb, weil die Gliedmaßen, deren Nachwachsen darin notiert worden ist, nicht in gleicher Länge amputiert worden sind; es konnten und mußten daher von ihnen einige schneller nachwachsen als die anderen. Auch wurden die Thiere nur einmal am Tage auf Verpuppung untersucht und deshalb ist ihre Verpuppungszeit nicht ganz genau festgestellt worden.

Zugleich ergibt diese Tabelle aber auch noch, daß Käfer, welche als Larven ohne oder mit mangelhaft entwickelten Hinterbeinen zur Verpuppung kommen, im Stadium der Verpuppung auf Grund dieses Defectes noch weiter verbildet werden, was sich bei Umwandlung der Puppe in den Vollkäfer abermals weiter steigert. Der Grund ist folgender: Schreitet eine Mehlkäferlarve zur Verpuppung, so arbeiten ihre Beine mit daran, die Larvenhaut vom vorderen Theil des Puppenkörpers abzustreifen, wenn daher der Larve ein Hinterbein fehlt, so werden die Nachbarbeine dadurch einer Hilfskraft beraubt und werden daher, durch Überlastung mit Arbeit, so übermäßig stark auf Druck oder Biegung beansprucht, daß sie in der entsprechenden Weise, wenn auch meistens nur unbedeutend, verbildet werden.

Vor Allem aber bedürfen bei der Käferpuppe die Flügel- und Flügeldeckenanlagen der Gliedmaßen zu ihrer normalen Lagerung und Gestaltung, da sie z. B. den Hinterbeinen aufliegen und dadurch vor einem zu starken Herabsinken ihrer Spitze bewahrt werden, wie dies Fig. 2, die photographische Vergrößerung einer normalen Mehlkäferpuppe, außerordentlich gut erkennen läßt. Fehlen der Puppe also die Hinterbeine oder sind diese nur winzig klein, so zeigen auch ihre Flügel und Flügeldecken sofort Abweichungen von der Norm: bei geringster Verbildung z. B. an ihrer Spitze wellige Randpartien

und vor Allem im Spitzenabschnitt Abflachungen der Wölbung, weil diese nicht mehr ordnungsmäßig gestützten Partien der Flügeldecken einsinken. Fehlt aber der Puppe ein Hinterbein ganz, so biegt sich die Flügeldecke bereits in der Puppe schwach nach jener Seite um, mit welcher sie später dem Körper des Vollkäfers aufliegen soll, denn diese Seite liegt auch den Hinterbeinen der Puppe auf. Wenn nun noch später der Vollkäfer die Puppenhülle verläßt, werden diese Verbiegungs- und Abflachungsfehler seiner Puppenflügel und -flügeldecken nicht etwa ausgeglichen, sondern sie sind im Puppenstadium durch eine Art Anpassung jener Gebilde an die pathologische Beanspruchung fixiert worden und machen sich nun beim Ausbreiten der

Fig. 2.



Fig. 2. Normale Mehlkäferpuppe.

Fig. 3.



Vollflügel und -flügeldecken dadurch geltend, daß sie die Ausbreitung nur in von ihnen beherrschter pathologischer Weise gestatten.

Die auf diese Weise — in verschiedenen Ausbildungsgraden — entstehenden Verbildungen an den Flügeldecken des Vollkäfers treten am besten hervor, wenn am Vollkäfer beide Flügeldeckensymmetrisch verbildet worden sind — d. h. wenn der Käferlarve die beiden Hinterbeine abgeschnitten wurden — und sind alsdann folgende: Im geringsten Grad dieser Verbildung erlangen an den Flügeldecken die Spitzenabschnitte nicht mehr volle Breite, sondern bleiben etwas schmaler und spitzer als der Norm entspricht und ihre Endspitze liegt deshalb etwas mehr nach außen als sie sollte. Die Folge davon ist: Werden vom Vollkäfer derartig verbildete Flügeldecken auf dem Rücken

in Ruhestellung gebracht, so schließen sie nur bis etwa zur Mitte fest an einander, ihre Spitzenabschnitte dagegen bleiben durch einen Zwischenraum von einander dauernd getrennt, der in Form eines Dreiecks so zwischen ihnen liegt, daß die Flügeldeckenspitzen die Dreieckbasis begrenzen.

Ist die Verbildung der Flügeldecken aber noch extremer, d. h. bleiben deren Endabschnitte (wie Fig. 3 zeigt) nicht nur schmaler und spitzer als normrecht ist, sondern verbiegt sich ihre Endspitze außerdem noch hakenartig nach jener Seite, mit welcher die Flügeldecke dem Körper aufgelegt wird, dann ist der Käfer nicht mehr im Stande derartig symmetrisch verbildete Flügeldecken in voller Ausdehnung auf den Körper hinaufzulegen, sondern sie werden dann von ihm derart getragen, daß zwischen ihnen auf dem Rücken des Thieres ein Spalt von oft beträchtlicher Breite klapft und daß ihr Außenrand an den Seiten des Käferkörpers dauernd herunterhängt.

Die Spitzeneinrollung der Flügeldecke nach unten ist dabei, wie schon erwähnt wurde, eine Folge davon, daß bei der Puppe die Flügeldeckenspitze wegen des Hinterbeinmangels von unten her nicht unterstützt wurde und daher heruntersank; die Spitzenverschmälerung und Zuspitzung der Flügeldecke dagegen kommt erst beim Ausschlüpfen des Vollmehlkäfers zu Stande, weil in dieser Übergangszeit die Gliedmaßen die Aufgabe haben, von der Flügeldecke die daraufliegende Puppenhaut abzustreifen. Wenn dem Käfer nun aber alsdann die hauptsächlich zur Befreiung der Flügeldeckenspitze verwendeten Hintergliedmaßen fehlen, wird diese nur sehr schwer aus der Puppenhaut herauskommen können und kann dadurch so lange an der normalen Entfaltung verhindert werden, bis in ihr die Befähigung zur Entfaltung gelitten hat oder das Insect — z. B. durch Ermüdung — nicht mehr im Stande ist, die Entfaltung durch Luft-einpressung zu vollziehen. Andererseits aber, wenn Käferpuppen mit Zwerghinterbeinen entstehen, lastet bei ihnen die zugehörige Flügeldecke so schwer auf diesen Zwergbeinen und besonders auf deren Tarsen, daß der Tarsus dieser Zwergbeine fast immer verbogen wird. Rollt sich aber gar die Flügeldeckenspitze dabei noch nach unten ein, so rollt sie diesen Tarsus gewöhnlich auch mit ein und krümmt ihn dadurch mehr oder weniger ringförmig zusammen. Ja in manchen Fällen wird dabei dessen Spitzenabschnitt sogar abgebrochen, so daß dann dem Tarsus das Endglied mit den Krallen oder ein Stück desselben mit den Krallen oder nur die Krallen fehlen. Die Aufklärung dieser Thatsache ist sehr wichtig, weil wenig sorgfältige Beobachter durch dieselbe leicht veranlaßt werden können, anzunehmen, daß beim Wiederwachsen der Käferbeine das Klauenglied zuletzt an-

gelegt wird, während es in facta — aus Gründen, die ich bereits im Archiv für Entwicklungsmechanik nachgewiesen habe — dabei zuerst entstehen muß. —

Das Versuchsjournal ergab im Speciellen Folgendes:
19. März 1899. Beginn des Experiments, das Zwergbeine ergab.

Ich schneide einer Anzahl von Mehlkäferlarven, die mir der Verpuppung nahe zu sein scheinen, ein Hinterbein oder beide weg. [Wo nur ein Hinterbein weggeschnitten wird, war dem Thier bereits früher (am 5. Februar 1899) das andere fortgeschnitten worden, zeigte aber noch zur Zeit dieses Experiments, die ursprüngliche Schnittfläche mit schwarzem Narbenschorf darauf. Das Nachwachsen dieser früher abgeschnittenen Gliedmaße — das durchweg in normrechter oder annähernd solcher Größe erfolgte — wird in dieser Tabelle indes nicht berücksichtigt.] —

25. März 1899 (6 Tage nach der Operation) eine Puppe.

Das linke Hinterbein war abgeschnitten worden, unmittelbar an der Coxa. Die Puppe behielt — wie die Larve — die Schnittstelle und den Wundschorf darauf. Beim Vollkäfer ist die Wunde glatt verheilt, d. h. als eine geringe Extrawölbung auf der Coxa von normalem Chitin überkleidet; eine Regeneration hat also weder bei der Puppe noch beim Vollkäfer stattgefunden. Ferner zeigen schon bei der Puppe die Vorder- und Mittelbeintarsen Verbiegungen gegen die zugehörige Schiene; sie stehen in spitzem Winkel zu ihr; besonders stark war diese Verbiegung bei den Metatarsen. Da bei den Käfern die Gliedmaßen im Puppenstadium in definitiver Gestalt angelegt sind und sich bei der Puppenhäutung zum Vollkäfer nicht mehr im geringsten ändern, so hat hier auch der Vollkäfer diese Tarsenverbiegungen. Bei ihm sind ferner die Flügeldecken in ihren Endabschnitten bei Ruhelage durch einen dreieckigen Zwischenraum von einander getrennt, weil ihre Spitzenabschnitte schmaler und spitzer sind als der Norm entspricht, weshalb auch ihre Endspitzen aus der normalen Lage nach außen gerückt sind.

Da die Gliedmaßen des Vollkäfers bereits im Puppenstadium in definitiver Gestalt angelegt sind und sich bei der Entpuppung nicht mehr im geringsten ändern, was man bei genauer Beobachtung ohne Schwierigkeit sieht, so sind Verbildungen der Gliedmaßen des Käfers, die bereits in der Larve oder während der Verpuppung angelegt wurden, am besten bei der Puppe zu studieren, da bei dieser, wenn sie normal ist, die gleichnamigen Beine in starrer Ruhe streng symmetrisch einander gegenüberstehen und daher auch viel besser verglichen werden können als beim Vollkäfer, wo sie mit ihren Haupttheilen viel weiter aus einander stehen und in Folge ihrer Beweglichkeit selbst gröbere Unter-

schiede nur schwer — falsche Stellungen der Glieder in den Gelenken gar nicht mehr — erkennen lassen; dagegen sind Flügel- und Flügeldeckenverbildungen, welche bereits die Puppe trägt, erst beim Vollkäfer zu studieren, da sie hier erst das Maximum ihrer Ausbildung erhalten, und weil die Flügeldecken dann außerdem, auf dem Rücken des Vollkäfers dicht an einander gelegt, 2 spiegelbildlich gleiche Gebilde sein sollen, und in Folge dessen gute Vergleichsobjecte für einander abgeben. —

28. März 1899 (9 Tage nach der Operation) eine Puppe.

Hier war der Larve das rechte Hinterbein abgeschnitten worden. Bei der Puppe liegt die entsprechende Flügeldecke so dicht dem Körper an, daß nicht zu erkennen ist, was bisher aus dem abgeschnittenen Bein geworden ist. Beim Vollkäfer ist dann diese Wunde, die im Schenkel hart über dem Trochanter liegt, ganz glatt verheilt, indem sich über sie eine Chitinlage in Form eines glatten Deckels hinübergelegt hat. Die Flügeldecken klaffen hinten ein wenig aus einander und zeigen keine sichtbare Größenabnahme im Endabschnitt, doch ist dieser deutlich nach unten eingeschlagen, so daß die Flügeldecken hinten recht steil abfallen. —

31. März 1899 (12 Tage nach der Operation) eine Puppe.

Der Larve sind beide Hinterbeine abgeschnitten worden; an der Larvenhaut, die bei der Verpuppung abgeworfen wurde, sind die Schnittflächen unverändert und von Wundschorf bedeckt. Bei der Puppe sind die Wundstellen von den Flügeldecken völlig verdeckt, die Flügeldecken sind dabei einander so genähert, daß sie sich kreuzen und zwar liegt die rechte Spitze auf der linken. Die Flügeldeckenendspitzen sind dabei deutlich hakenartig nach jener Seite gekrümmt, mit welcher die Flügeldecken später dem Vollkäfer aufliegen. Bei diesem fehlt an der rechten Seite nicht nur das ganze Hinterbein nebst der Coxa, sondern durch den Schnitt ist so viel Substanz aus dem darunter liegenden Mittelbrustbezirk ausgetreten, daß dieser Bezirk der Mittelbrust beim Vollkäfer nur in winzigster Kleinheit ausgebildet ist; weshalb an diesem Object das rechte Mittelbruststück viel schmaler ist als das linke.

Ferner ist bei dieser Larve auch das linke Hinterbein im Trochanter abgeschnitten worden. Ein Stückchen vom Trochanter war dabei stehen geblieben, aus dessen Schnittfläche sich nun ein sehr kleiner Regenerationskegel ohne ausgesprochene Gliederung erhebt. Über die biologische Bedeutung dieses ganz unreifen Regenerats will ich mir kein abschließendes Urtheil erlauben; charakteristisch sind aber auf seiner Spitze zwei kleine kugelige Höckerchen, die dicht

neben einander liegen und die ich für die Krallenanlagen der nachwachsenden Gliedmaße halte. —

13. April 1899 (25 Tage nach der Operation) eine Puppe.

Das zuletzt abgeschnittene Hinterbein rechts ist als ein ausgesprochenes Zwergbeinchen regeneriert; der Tarsus besonders ist winzig klein, hat aber die normale Gliederzahl und die beiden Krallen. Er ist etwas — aber nur mäßig — verbogen. Beim Vollkäfer ist die rechte Flügeldecke im Endabschnitt entschieden schwächer und etwas kürzer als die linke und in Folge dessen werden ihre Endspitzen durch einen dreieckigen Zwischenraum von einander getrennt. —

15. April 1899 (27 Tage nach der Operation) eine Puppe.

Das zuletzt abgeschnittene rechte Hinterbein ist von der Schiene an sehr klein, es hat einen außerordentlich kleinen Tarsus, der bei der Puppe nicht unter der Flügeldecke hervorragte. Der Tarsus ist normgliedrig; jedoch fast zu einem Ring zusammengebogen. Der Scheitel seiner Verbiegung liegt dabei in seinem Endglied. Die Verbiegung ist derartig, daß bei normaler Beinstellung auf dem Boden der Fuß denselben kaum berühren würde. Die Flügeldecken des Vollkäfers klaffen hinten, weil ihre Endabschnitte nach unten umgeschlagen sind, und besonders die rechte hängt in fixierter Stellung dauernd an der entsprechenden Körperseite herab. —

16. April 1899 (28 Tage nach der Operation) eine Puppe.

Die Puppenhaut zeigt 2 abgeschnittene Hinterbeine; links liegt die Wunde im Trochanter, rechts in der Coxa. Bei der Puppe ist der Tarsus links etwas nach außen gerichtet und die ganze Gliedmaße ist nur mäßig groß. Das Hinterbein rechts dagegen ist schon vom Schenkel an sehr klein, denn dieser ragt bei der Puppe unter der Flügeldecke nicht vor, auch ist der Tarsus sehr kurz. Die Flügeldecke rechts hat sich deshalb zwischen Mittel- und Hinterbein eingebault. Beim Vollkäfer sind beide Hinterbeine Zwergbildungen, das rechte etwas weniger als das außerordentlich kleine linke. Der Hintertarsus links besteht dabei trotzdem aus den normentsprechenden 4 Gliedern, doch ist von seinem Klauenglied der Endabschnitt mit den Krallen durch die darauf zu schwer lastende Puppenflügeldecke abgebrochen worden. Zwischen den Flügeldecken klappt hinten ein Spalt, weil ihre Endabschnitte etwas nach der Auflegeseite verbogen worden sind und der Käfer sie deshalb nicht weit genug auf den Rücken zu schieben vermochte. Sie fallen deshalb auch, von oben besehen, hinten weit steiler ab als normentsprechend ist! Der rechte ist übrigens bedeutend mehr verbildet als der linke. —

19. April 1899 (31 Tage nach der Operation) eine Puppe.

Bei der Puppe ist das Hinterbein links sehr klein und liegt ganz

unter der Flügeldecke. Dem Vollkäfer ist am Hinterbein rechts der Tarsus auf irgend eine Weise (nicht durch Operation) bei oder während der Verpuppung verloren gegangen, wie die dunkle Narbe auf dem Tarsusstumpf zeigt. Das Hinterbein links ist normgliedrig aber außerordentlich klein und in jedem Abschnitt verbogen. Zwischen den Flügeldecken klafft ein Spalt; sie selbst erscheinen im Mittelabschnitt um den Innenrand herum deutlich durch Druck abgeplattet. —

26. April 1899 (38 Tage nach der Operation) 3 Puppen.

Ex. 1: Bei der Puppe sind beide Hinterbeine von der Tibia an zu klein und die Tarsen liegen nicht normentsprechend parallel der Längsebene des Körpers und zu einander, sondern in Transversalstellung über einander, der linke über dem rechten. Beim Vollkäfer sind natürlich auch beide Hinterbeine von der Tibia an wesentlich kleiner als normrecht ist und die Tarsen zeigen ebenfalls noch ihre Verbiegungen, außerdem aber besitzt noch die linke Schiene eine Verdrehung ihres Unterendes um 90 Grad.

Ex. 2: Im Puppenstadium sind auch hier die Hinterschienen und Tarsen zu klein, die Flügeldecken sind am Außenrand etwas umgebogen und pressen sich, wie es scheint, auf die Tarsen der Hinterbeine; dieselben kreuzen sich, der linke liegt oben. Beim Vollkäfer sind die Hinterbeine normgliedrig, aber etwas zu klein und haben verbogene Tarsen, die Flügeldecken sind an der Spitze nach der Unterseite hin verbogen und klaffen daher ein wenig. —

Ex. 3: Im Puppenstadium ist die Hinterschiene rechts nach oben verbogen und dadurch wird die Flügeldeckenspitze ziemlich hoch emporgehoben. Das Hinterbein links ist kürzer als rechts. Beim Vollkäfer ist das Hinterbein links normgliederig, aber auffällig klein. Die Flügeldecken klaffen hinten ziemlich weit und sind mit ihren Spitzen etwas nach unten verbogen, die rechte ist außerdem wesentlich kürzer und spitzer als die linke. —

1. Mai 1899 (43 Tage nach der Operation) 2 Puppen.

Ex. 1: Die Puppe ist ganz normal; also sind bei ihr die Hinterbeine zu anscheinend normaler Länge nachgewachsen. Beim Vollkäfer haben die Hintertarsen normale Länge, sind aber noch etwas schlanker als gewöhnlich. Das rechte Hinterbein ist sogar bereits von der Schiene an wesentlich schlanker als das andere. Die Flügeldecken haben normale Gestalt, klaffen hinten aber noch, wenn auch kaum bemerkbar.

Ex. 2: Bei der Puppe sind die Schienen auffällig dünn und die Hintertarsen gekreuzt. Die Flügeldecken krümmen sich etwas um die Tarsen herum. Beim Vollkäfer ist am rechten Hinterbein das Tarsenglied im Gelenk 3—4 ausgedreht worden, ebenso ist auch das

Klauenglied links verbogen: beide Beine verdanken diese Verbildung dem Druck, der von den Flügeldecken auf sie ausgeübt wurde, der viel zu schwer auf ihnen gelastet hat. Die Vollflügeldecken klaffen bis zu den Schultern hin, aber nicht weit. —

3. Mai 1899 (44 Tage nach der Operation) 2 Puppen.

Ex. 1: Im Puppenstadium Hinterbeine von der Schiene an kürzer als normal wäre, aber normgliedrig. Die Tarsen kreuzen sich. (Die aufgehobene Puppenhaut zeigt, daß beide Hinterbeine dicht am Körper abgeschnitten waren; es ist noch an beiden der schwarze Wundschorf vorhanden.)

Vollkäferstadium: Hinterbeine normgliedrig, aber vom Schenkelunterkopf an zu kurz, beide Tarsen sind außerdem schwach verbogen, der eine nach oben, der andere nach unten. Flügeldecke rechts etwas zu kurz, daher reicht ihre Spitze nicht so weit nach hinten als die linke; unmittelbar hinter ihrer Schulter liegt eine Einbuchtung; sonst sind die Flügeldecken normal.

Ex. 2: Puppenstadium: die beiden Hinterbeine sind von der Schiene an kürzer als normrecht ist. Diese Schienen ragen mit ihren Unterenden nicht unter den Flügeldecken hervor und die Tarsen liegen deshalb auch ziemlich weit aus einander und convergieren etwas mit ihren Spitzen.

Vollkäferstadium: Hinterschienen und Hintertarsen sind kürzer als normrecht ist; der rechte ist besonders winzig. Die Flügeldecken sind arg verbildet; sie klaffen hinten weit aus einander, sind spitzer als der Norm entspricht und der linke ist nicht nur kürzer als der rechte, sondern hat auch in seinem Spitzenabschnitt eine quer um die ganze Flügeldecke laufende Druckfurche, die genau den Eindruck macht, als wäre an der betreffenden Stelle die Flügeldecke durch einen Faden umschnürt und eingedrückt worden; und in der That war das, wie bewiesen werden soll, der Fall. Besonders tief ist dabei der Eindruck in den Außenrand der Flügeldecke; weniger tief der in ihren Innenrand, während »der Faden« in ihre Rückenfläche richtig eingeschnitten hat.

Bei dem Entstehen dieser Flügeldeckenverbildung handelt es sich nun in der That um eine Umschnürung der Flügeldecke durch ein fadenartiges Gebilde und zwar durch das zusammengedrehte Gewebe ihrer Puppenhaut. Diese wird nämlich vom ausschlüpfenden Vollkäfer von der Flügeldecke nach deren Spitze hin abgestreift, so daß diese Spitze zuletzt freigelegt wird. Wenn nun der Käfer die Flügeldeckenspitze nicht aus der Puppenhaut herausziehen kann, so ballt sich die Puppenhaut der Flügeldecke, von den Beinen des Thieres bis zum Endabschnitt der Flügeldecke geschoben, vor diesem zu

einem Knäuel zusammen, dreht sich, von den Beinen hin und hergeschoben, fadenartig zusammen und umwickelt zum Schluß ringartig die Flügeldecke kurz vor der Spitze. Wenn dann später der Käfer die Flügeldecke zu entfalten sucht, indem er Luft in sie preßt, dringt diese bis in die Flügeldeckenspitze hinein, und die ganze Flügeldecke beginnt mit der Ausdehnung; der umwickelte Theil aber kann sich nicht mit ausdehnen und die Flügeldecke erhält so ihre Einschnürung. —

8. Mai 1899 (49 Tage nach der Operation) 2 Puppen.

Ex. 1: Puppenstadium: Hinterbein rechts in Schiene und Tarsus offenbar zu kurz, sonst das ganze Thier normal. —

Ex. 2: Puppe und Vollkäfer völlig normal.

11. Mai 1899 (52 Tage nach der Operation) 1 Puppe.

Puppenstadium: Sonst normal, nur die Hintertarsen liegen nicht parallel, sondern laufen mit der Tendenz einen Winkel zu bilden gegen einander, es sind hier also die Schienen noch etwas zu klein.

Vollkäferstadium: Die Tarsen sind normgliedrig, aber, wie auch die Hinterbeine im Ganzen, noch zu kurz, besonders gilt das vom rechten Tarsus. Die Tarsusglieder sind auch mehr kuglig als der Norm entspricht. Flügeldecken hinten mit den Spitzen etwas nach unten verbogen und klaffen deshalb in der Mittelnahnt ziemlich stark aus einander. —

15. Mai 1899 (56 Tage nach der Operation) 3 Puppen.

Bei allen drei Puppen sind die Hinterschienen etwas zu kurz, daher reichen sie nicht so weit, daß die Hintertarsen parallel zu einander und zur Längsachse des Körpers stehen, sondern mit ihren Spitzen gegen einander geneigt sind.

Beim ersten Vollkäfer sind die Hinterbeine, besonders das rechte, noch recht klein. Die Flügeldecke rechts ist etwas spitzer als links. Beim zweiten Vollkäfer ist das Hinterbein rechts normgliedrig, hat aber in der ganzen Form des Tarsus etwas Pathologisches. Die Flügeldecke rechts ist an der Spitze etwas umgebogen und spitzer als die linke.

Beim dritten Vollkäfer sind die Hinterbeine durchaus normgestaltet, wahrscheinlich aber doch noch etwas kürzer. Die Flügeldecken scheinen unbedeutend unsymmetrisch zu sein. —

1. Juni 1899 (73 Tage nach der Operation) 1 Puppe.

Die Puppe ist durchaus normal; nur ist ihr Hintertarsus rechts wahrscheinlich noch etwas zu kurz.

Beim Vollkäfer schließen die Flügeldecken hinten nicht ganz. —

5. Juni 1899 (78 Tage nach der Operation) 2 Puppen.

Ex. 1: Bei Puppe und Vollkäfer machen die Hintergliedmaßen

den Eindruck von normalen; beim Vollkäfer schließen aber die Flügeldecken hinten nicht ganz, scheinen sonst aber normal zu sein. Die Hinterbeine werden also wohl noch nicht volle Normgröße erreicht haben.

Ex. 2: Bei Puppe und Vollkäfer scheinen die Hinterschienen, besonders die rechte etwas kürzer zu sein als der Norm entspricht.

Beim Vollkäfer klaffen die Flügeldecken hinten aus einander. —

Alle operierten Larven sind nunmehr verpuppt und damit schließt der Versuch. —

Abschnitt II: Fühlerregeneration.

Resultate.

Als ich, um Regeneration der Fühler zu erzeugen und womöglich die ersten Entwicklungsstadien derselben zu erhalten, einer Anzahl von Mehlkäferlarven, die unmittelbar vor der Verpuppung zu stehen schienen, den rechten Fühler abschnitt, zeigten Puppen, welche nach 7 Tagen aus diesen Larven entstanden, die ersten Anfänge oder schon recht vorgeschrittene Stadien dieser Fühlerregeneration. Die wichtigsten Individuen sind dabei: ein Käfer mit nur 4 stehen gebliebenen Fühlergliedern, aus dessen letztem angeschnittenem vierten Fühlerglied auf der Oberseite ein krallenartiger Zapfen als Regenerat der verlorenen Fühlerspitze herausgewachsen ist. Der Zapfen selbst ist dabei mit dem Auslösungsbezirk untrennbar vereinigt, aber rauh, während der normale Fühlerstumpf stark glänzende Oberfläche hat; so unterscheiden sich beide stark von einander. — Bei einem zweiten Käfer, bei welchem am Larvenfühler nur die Anlage der beiden Endglieder gerade im Gelenk 9—10 abgeschnitten worden ist, ist der Fühler 10gliedrig regeneriert, während normale Fühler 11gliedrig sind. Seine 9 ersten Glieder entsprechen dabei durchaus der Norm, das zehnte, sein Endglied aber ist dagegen lang gestreckt, spindelförmig und zugespitzt, ganz im Gegensatz zu den normalen Fühlergliedern 10 und 11, die beide viel breiter als lang und plump erscheinen, da der normale Mehlkäferfühler bekanntlich eine keulenförmige Spitze hat. Dieses Endglied 10 des verbildeten Fühlers ist also ein Regenerat und sicher gleich dem Glied 10 und 11 eines normalen Fühlers, die sich in diesem Regenerat also noch nicht von einander getrennt haben. — Bei einem dritten Thier ist am Fühler nur die Anlage des Endglieds abgeschnitten worden und nunmehr als ein winzig kleines Kügelchen regeneriert worden. Es ist an diesem Fühler das weitaus kleinste Glied, während es am normalen das breiteste und massivste ist. — Nach 8 Tagen finde ich noch einen

Käfer mit nur 2 stehengebliebenen Fühlergliedern, bei welchem aus dem zweiten Glied ein ansehnlicher, etwa fühlergliedlanger ungliedeter Regenerationszapfen herausgewachsen ist. — Nach 10 Tagen kommen die ersten zwei Käfer, bei welchen der Fühler zu völlig normaler Größe regeneriert erscheint. Wahrscheinlich waren an diesem Fühler aber nur relativ wenig Gliederanlagen abgeschnitten worden. — Bei den nachfolgenden Vollkäfern ist die Regeneration ebenfalls vollendet. Also dauert die Regeneration von Fühlerspitzen bei Mehlkäferlarven etwa 10—12 Tage, vorausgesetzt daß bei ihnen alsdann Häutung eintritt, da ihre Fühler- wie die Gliedmaßenregeneration stoßweise bei der Häutung eintritt und wächst.

Ich schneide dann den übriggebliebenen Larven den linken Fühler ab; die Regeneration verläuft unter gleichen Erscheinungen wie beim vorigen Experiment und in ungefähr derselben Zeit. Dabei zeigt bei einem Thier die Verpuppungshaut noch deutlich, daß hier sowohl der rechte wie linke Fühler abgeschnitten worden sind, denn beide Fühlerhüllen tragen noch den schwarzen Wundschorf. Dabei ist aber sehr charakteristisch, daß bei der Puppe und dem daraus hervorgegangenen Käfer, der später abgeschnittene linke Fühler nur 8 Glieder hat, von denen das letzte einen ansehnlichen Regenerationskegel trägt, während der wesentlich früher abgeschnittene rechte Fühler durchaus normgebildet ist. Das Thier ist also ein ausgezeichnetes Beispiel dafür, daß bei den Mehlkäfern auch das Fühlerregenerat zur Entwicklung seiner Componenten und zur Erlangung der Normgröße einer längeren Zeit oder Regenerierperiode bedarf. —

Versuchsjournal.

12. Mai 1899: Beginn des Experiments. Vom rechten Larvenfühler wird ein Stück abgeschnitten. —

19. Mai 1899 (7 Tage nach der Operation) 5 Puppen.

Ex. 1: Den Fühlerstumpf bilden 2 Glieder, von denen das zweite mit einer Schnittfläche schließt; beim Vollkäfer ist die Wundstelle abgerundet und chitinüberzogen, zeigt aber nicht die Spur einer Regeneration.

Ex. 2: Der Fühler verlor im Basalglied seine Spitze, die Wunde ist verheilt, das Ersatzgewebe ist schwach kugelig vorgewölbt.

Ex. 3: Dem Vollkäfer fehlt der Fühler, der bei der Larve bis auf den Grund zerstört wurde, anscheinend ganz.

Ex. 4: Der Fühlerstumpf ist 4gliederig, sein viertes Glied, das mit einer Schnittfläche schließt, trägt an seiner Oberseite einen Regenerationskegel, der schräg nach oben klauenartig herausgewachsen ist. Das Regenerat selbst sitzt noch ganz der Ursprungsstelle an und zeigt weiter keine Gliederung.

Ex. 5: Bei diesem Vollkäfer ist der Fühler 10gliedrig, während er in der Norm 11gliedrig sein müßte. Sein letztes Glied ist spindelförmig zugespitzt und — wie schon im Text erwähnt wurde — ein Regenerat des zehnten und elften normalen Fühlergliedes, die gerade im Gelenk 9—10 abgeschnitten wurden.

Dieses Object zeigt ferner, wie selbst ganz geringfügige äußere Kräfte an der noch weichen Puppe Verbiegungen erzeugen können; es hatte sich hier nämlich bei einer solchen weichen Puppe ein kleines Papierstückchen zwischen die Hintertarsen geschoben und diese dadurch aus ihrer Parallelstellung — mit den Spitzen weit nach außen — aus einander getrieben und so fixiert.

Ex. 6: Der Fühler hat 11 Glieder, sein letztes Glied ist das kleinste und ein winziges Kügelchen, die anderen sind durchaus normgerecht. Da bei normalen Mehlkäfern an den keulenförmigen Fühlern die Spitzenglieder die größten sind, erweist sich das winzige Endglied des vorliegenden Fühlers als Regenerat. —

(Schluß folgt.)

III. Personal-Notizen.

Meine Adresse ist vom October an (auf ca. 2 Jahre)

Ceylon, Peradeniya.

Dr. Heinrich Uzel.

Dr. Arthur Dendy, Professor of Biology in the Canterbury College, University of New Zealand, will be in Europe on leave of absence during the year 1902, his address until further notice will be

C/o. Linnean Society

Burlington House

Piccadilly

London, W.

Necrolog.

Am 6. Juli starb in dem Yosemite Valley, California, Prof. Joseph Le Conte. Er war am 26. Februar 1823 in Georgia geboren und war seit 1869 Professor der Geologie und Zoologie an der neu gegründeten Universität von Californien.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zoologischer Anzeiger](#)

Jahr/Year: 1901

Band/Volume: [24](#)

Autor(en)/Author(s): Tornier Gustav

Artikel/Article: [Bein- und Fühlerregeneration bei Käfern und ihre Begleiterscheinungen. 634-648](#)