Fußglieder an Käferfühlern
(zugleich: Homoeosis bei Arthropoden V. Mitteilung).

Von

Hans Przibram.

(Aus der Biologischen Versuchsanstalt der kaiserl. Akademie der Wissenschaften
in Wien [Zoologische Abteilung]¹⁾.)

Mit Tafel IV und 5 Textabbildungen.

(Eingegangen am 23. Juli 1918.)

Inhaltsübersicht.	Seite
I. Einfache Regenerate am Käferfühler	52
II. Ersatzheteromorphose am Käferfühler	54
III. Zusatzheteromorphosen am Käferfühler	57
IV. Theoretische Erörterung	61
Zusammenfassung	66
Literaturverzeichnis	67
Tafelerklärung	68

I. Einfache Regenerate am Käferfühler.

In unserm entwicklungsmechanischen Museum befinden sich mehrere Käfer mit abnormer Fühlerausbildung, welche im Freien gefunden worden sind.

Da wir aus den Experimenten von Gadeau de Kerville (1890), Tornier (1901), Werber (1905) und Megušar (1907) wissen, daß an der Larve verstümmelte Fühler regenerieren und an der Imago in unvollständiger Reproduktion fixiert werden, wenn nicht genügend Zeit vor der Metamorphose zur Wiedererreichung des normalen Zustandes gegeben war, so liegt es nahe, die in der Natur gefundenen Fühlermonstrositäten ebenfalls als Regenerate anzusprechen.

Zunächst seien zwei Fälle von Schneekäfern (*Telephorus*) beschrieben, welche die gewöhnliche, vom normalen Fühler wenig abweichende Regeneratform aufweisen und uns für die Beurteilung der dann in den Abschnitten II und III zu beschreibenden stärker abweichenden Fühlermißbildungen von Nutzen sein werden.

Nr. 1. *Telephorus rusticus* Fallén (Textabb. 1; Taf. IV, Abb. 1). Linker Fühler von Anfang an schmaler als der normale rechte; besteht aus den drei deutlich abgegliederten; aber zu kleinen ersten Gliedern und einer

¹⁾ Ein Auszug dieser Arbeit erschien mit gleichlautendem Titel als Mitteilung Nr. 29 aus der Biol. Versuchsanstalt der kais. Akad. d. Wissensch., Zool. Abt., im Sitzungsanzeiger Nr. 17, 1918.

rundlichen Knospe, welche die Breite der normalen Fühlerglieder erreicht und an ihrem Ende die Andeutung einer weiteren Abgliederung eines Endgliedes trägt. Die Behaarung sämtlicher Glieder des linken Fühlers entspricht derjenigen des normalen rechten. Insbesondere ist das schwach abgegliederte Fühlerende mit Endhaaren von zwei verschiedenen Längen versehen. Falls es zulässig ist, Haare nur ihrer Länge nach zu homologisieren, würde sich das 4. Glied des linken Fühlers

Abb. 1. *Telephorus rusticus* Fallén. Beide Fühler von links; a Regenerat, b normal (gezeichnet Zeiß-Komp. Ok. 8, Obj. a₂, eingeschob. Tubus, dann für Reproduktion auf $\frac{1}{2}$ verkleinert).

am Ende als dem normalen 8. (langes Haar) und 9. (kürzeres, starkes Haar) homolog darstellen, die Endkuppe also dem 10. plus 11. zu entsprechen haben; das 4. bis 9. Glied wären noch nicht zur Abgliederung gelangt, sondern stäken alle in der rundlichen Erweiterung.

Außer dem linken Fühler ist der Käfer normal ausgebildet.

Nr. 2. *Telephorus violaceus* Payk. (Textabb. 2, Taf. IV, Abb. 2). Rechter Fühler bis einschließlich des 3. Gliedes normal; an dieses schließen sich aber nur mehr zwei nach hinten gekrümmte Glieder, während der normale linke Fühler im ganzen 11 Glieder aufweist. Die zwei abnormen Glieder haben die typische Behaarung von Fühlerhgliedern, insbesondere stehen auf dem distaleren die drei sehr langen für das normale 11. Endglied charakteristischen Borsten. Der Gestalt nach ist das abnorme

rechte Endglied dicker und kürzer, aber sonst dem normalen Endgliede im Fehlen geradliniger Begrenzungsstrecken ähnlich; das vorletzte Glied des abnormen Fühlers wäre also mit dem 4. bis 10. des normalen zu identifizieren. Mit Ausnahme der Krümmung und etwas größeren Ge-

Abb. 2. *Telephorus violaceus* Payk. Beide Fühler von oben; a Regenerat des rechten, b normales Endglied des linken Fühlers (gezeichnet wie Textabb. 1).

drungenheit weicht es nicht vom Aussehen eines Fühlermittelgliedes ab, insbesondere sind an ihm lange Sinneshaare zu erkennen.

Außer der abnormen Verkürzung des rechten Fühlers ist noch an der Unterseite des rechten Thoraxrandes eine Verletzung zu erkennen, welche in der Zerreißung der zum Vorderbeine führenden Chitinleisten besteht.

II. Ersatzheteromorphose am Käferfühler.

Nr. 3. *Strangalia quadrifasciata* L., (Textabb. 3, Taf. IV, Abb. 3). Der linke Fühler dieses Bockkäfers ist einschließlich des 6. Gliedes normal; auf dieses folgt ein nach vor- und abwärts gerichteter gegliederter Stummel, welcher die restlichen 5 Glieder in sich schließt. Diese Glieder entbehren durchaus der normalen Fühlerform und Behaarung und machen schon infolge ihrer Abbiegung von der Richtung der früheren Glieder nicht den Eindruck, als ob sie eine Fortsetzung des normalen Fühlers wären. Im einzelnen lassen sich folgende Charaktere feststellen: das 7. Glied ist erst wenig gedreht, wie sich aus der Oberansicht ergibt, trägt am Hinterrande eine Reihe längerer Borsten und weitet sich, wie in der Hinteransicht erkennbar, zu einer Manschette aus, die das 8. Glied empfängt. Aus dem kurz tütenförmigen 7. Glied biegt sich das walzenförmige 8. Glied nach vorn und unten ab; es trägt an der vorderen Seite einige längere Haare. In derselben Richtung schließt sich das 9. unbehaarte kleine Glied an. Das wieder schief nach vorn und unten vorgezogene 10. Glied bildet eine lange Endfläche, aus deren oberem Ende das 11. Glied klauenartig schief gegen vorn und unten vorragt.

Diese letzten zwei Glieder haben keine deutliche Behaarung, doch sind die Ränder rauh, als ob sie zur Borstenbildung schreiten wollten.

Außer dem linken Fühler war auch das linke Vorderbein verstümmelt worden, da es eine einfache runde Vernarbung im abgebrochenen Knie aufweist.

Abb. 3. *Strangalia quadrifasciata* L. a bis e linke, heteromorphe Fühlerspitze, und zwar a von der linken Seite außen, b von der linken Seite oben, c von unten, d von hinten, e von oben gesehen; f normale rechte Fühlerspitze; g rechter linker Vorderfuß von oben gesehen zum Vergleich mit a bis e (Vergrößerung wie Textabb. 1 und 2).

Im Hinblick auf die bei anderen Insektenordnungen bekannt gewordenen Ersatzheteromorphosen eines Fühlers durch ein Bein (vgl. die Literatur Przibram 1917 und 1918) habe ich untersucht, ob nicht der beschriebene Bockkäfer Merkmale von Fußgliedern an seinem abnormen Fühler aufweist. Die umstehende Tabelle bringt das Resultat.

Es zeigt sich, daß die richtige Zahl von Fühlergliedern angelegt ist, daß aber jedes der abnormen Glieder Ähnlichkeit mit einem der normalen Beinglieder aufweist, und zwar betreffen diese Ähnlichkeiten bloß die Fußglieder. Rechnen wir die Beinglieder analog den Fühler-

Normaler Fühler, Form	Abnormer Fühler	Normales Vorderbein, Form	Glied-bezeichnung
1. Fühlerglied keulenförmig	keulenförmig	flach, quadratisch	Coxa
2. Fühlerglied kurz, kugelig	kurz, kugelig	kurz, dreieckig	Trochanter
3. Fühlergl. lang, zylindrisch gleichf. behaart	lang, walzenförmig, gleichförm. behaart	mächtig, keulenförmig	Femur
4. „ „ „	„ „ „	(sehr klein, im Femur versteckt)	(Patella)
5. „ „ „	„ „ „	lang, verkehrt, pyramidenförmig, mit starken Enddornen	Tibia
6. „ „ „	„ „ „ (Außenseite am Ende stärker behaart)	tütenförmig, an der Außenseite eine Reihe längerer Haare, durch eine Furche in zwei Teile geteilt	Tarsus I
7. „ „ „	kurz, tütenförmig, an der Außenseite eine Reihe längerer Haare	schräg abgestutzter Zylinder, durch Furche am Innenrand in 2 kurze Teile zerlegt, Innenseite mit längeren Haaren	Tarsus II
8. „ „ „	kurz, schräg abgestutzter Zylinder, Innenseite mit längeren Haaren		
9. „ „ „	sehr kurz, mit längeren Haaren	niedrig, lappenförmig, mit langer, schräger Endfläche	Tarsus III
10. „ „ „	sehr niedrig, keilförmig, mit dem First nach außen, lange schräge Endfläche	nach innen und unten gekrümmt, keulenförmig, viel schmaler als die Endfläche des vorher. Gliedes, aus dem es außen oben entspringt; ohne Endhaare, in 2 hornige Klauen endigend	Tarsus IV
11. Fühlerglied lang, kegelförmig, lange Endhaare	nach innen und unten gerichtet, länglich, viel schmaler als die Endfläche des vorher. Gliedes, aus der es außen oben entspringt; ohne Endhaare, hornig endigend		

gliedern vom Körper an, so entsprechen die ersten fünf Beinglieder, welche alles bis zum Fußanfang enthalten, noch dem normalen Teile des abnormen Fühlers. Es war mithin auch nicht zu erwarten, daß andere Beincharaktere als Fußmerkmale auftreten würden. Daß aber auch andere Beinteile bei proximalerem Verluste mitauftreten könnten, haben mich die Experimente an Mantiden (1918) gelehrt. Nun besitzt aber der Fuß bei *Strangalia*, die zu den viergliedrigen Käfern gehört, nicht genug Glieder, als daß jedem der angelegten Fühlerglieder ein bestimmtes, anderes Fußglied entsprechen könnte. Das letzte und

vorletzte Fußglied besitzen eine sehr ausgesprochene Form und gegenseitige Angliederung, und da wir diese letztere am abnormen Fühler wiederfinden, so habe ich Tarsalglied IV und III mit Fühlerglied 11 und 10 homologisiert. Es bleiben dann noch das I. und II. Tarsalglied übrig, welche nach der Stellung der Haare mit dem 6. plus 7., bzw. 8. plus 9. homologisiert werden können, indem die erstere Gruppe an der Außenseite, die letztere an der Innenseite die stärkeren bzw. längeren Haare aufweist. Unser Bockkäfer trägt also Merkmale aller Fußglieder an dem abnormen Fühlerstücke und wir können daher den Fall als Auftreten fußähnlicher Glieder an einem Fühler und demnach als »Ersatzheteromorphose« (Terminus vgl. Przibram 1910) klassifizieren, da diese homoeotisch veränderten Fühlerglieder an der Stelle der normalen stehen. In den folgenden zwei Fällen handelt es sich hingegen um überzählige Zusatzglieder neben den normalen, also um »Zusatzheteromorphose«.

III. Zusatzheteromorphose am Käferfühler.

Nr. 4. *Telephorus fuscus* L. (Textabb. 4, Taf. IV, Abb. 4). Schneekäfer mit verzweigtem rechten Fühler. Derselbe ist bis zum 2. Gliede

Abb. 4. *Telephorus fuscus* L. a rechter Fühler mit überzähligem, heteromorphen Ast (*) von unten, b linker Vorderfuß von oben, c von unten zum Vergleiche (Vergrößerung wie Textabb. 1—3).

normal ausgebildet; das 3. Glied ist am Ende abnorm keulenförmig aufgetrieben und trägt zwei unter 60° zusammenstoßende Gelenkfazetten, deren jede einer Reihe von Gliedern den Ursprung gibt. Die

mehr nach hinten und unten gelegene Reihe besteht aus vier Gliedern, welche die typische Gestalt, Behaarung und Farbe der den normalen Fühler fortsetzenden Glieder 4 bis 7 bis auf die mangelhafte, wohl durch abermaligen Verlust bedingte Ausbildung des 7. Gliedes aufweisen. Der mehr nach vorn und oben liegende Fühlerast besteht aus 3 Gliedern, welche von der Beschaffenheit normaler Fühlerglieder wesentlich abweichen. Zur Vermeidung von Weitläufigkeiten füge ich gleich die Tabelle mit der Homologisierung zu Beingliedern an.

Normaler Fühler, Form	Abnormer Fühler	Normales Vorderbein, Form	Glied-bezeichnung
1. Fühlerglied flachkeulenf., behaart, ohne Dornen	flachkeulenförmig	flach, dreieckig	Coxa
2. Fühlerglied kleiner, sonst ähnlich	kleiner, sonst ähnlich	klein, dreieckig	Trochanter
3. Fühlergl. länger, schwach keulenförmig	viel länger, stark keulenförmig aufgetrieben	stark, spindelförmig	Femur
4. „ „ „	breit trapezförmig	klein, im Femur versteckt, von unten sichtbar	(Patella)
5. „ „ „	breit, kurz, verkehrt pyramidenförmig, am Ende mit Manschette, 1 Dorn und 1 Hornspitze	lang, verkehrt pyramidenförmig, am Ende mit Manschette und 2 Dornen	Tibia
6. „ „ „	länger, walzenförmig, endet in einen stumpfen undefinierten Kegel, der keine weiteren Glieder erkennen läßt	lang, walzenförmig	Tarsus I
7. „ „ „	—	—	
8. „ „ „	—	kürzer, walzenförmig	Tarsus II
9. „ „ „	—	noch kürzer, walzenf. lappenförmig	Tarsus III
10. Fühlerglied so lang wie 2. Glied, zylindrisch	—	—	Tarsus IV
11. Fühlerglied so lang wie 2. Glied, spindelförmig	—	keulenförmig, 2 Endklauen	Tarsus V

Da Hornspitzen und Dornen am normalen Fühler nirgends vorkommen, hingegen für das Ende der Tibia ebenso wie die manschettentartige Randvorwölbung charakteristisch sind, so läßt sich das 5. Glied des abnormen Fühlers mit einer stark verkürzten und auch sonst noch rudimentären Tibia vergleichen. Es wird vielleicht auffallen, daß dann das abnorme 4. Glied, welches an Mächtigkeit dem 5. fast gleichkommt, der im normalen Beine kaum sichtbaren Patella gleichgesetzt werden müßte. Doch habe ich bei Regeneraten gerade dieses Glied stets am

deutlichsten gesehen und es kann der Schiene auf frühen Stadien der Wiedererzeugung gleichgroß sein (vgl. Przibram).

Infolge der undeutlichen, wahrscheinlich auf Verlust zurückzuführenden Ausbildung des Endes läßt sich das noch vorhandene 6. Glied wohl als Fußglied, nicht aber gerade als ein bestimmtes mit Sicherheit bezeichnen. Ist das Ende nicht abermals abgebrochen, so hätten wir ein Sammelglied vor uns, das alle noch fehlenden einschließt, andernfalls kann es aber dem 6. Fühlerglied oder 1. Tarsalglied allein homolog sein.

Zu erwähnen ist noch, daß die Färbung der abnormen Glieder mehr jener der Beintibia und eines ersten Tarsalgliedes als den homologen normalen Fühlergliedern entspricht, indem der rotgelbe Bezirk bei letzteren durch Verdunkelung vom distalen Ende aus bereits fast ganz auf die proximalste Stelle beschränkt bleibt, während bei den beiden ersteren nur der Vorderrand und schmale Seifenränder geschwärzt erscheinen.

Nr. 5. *Carabus festivus* (Textabb. 5, Taf. IV, Abb. 5). Die rechte Antenne dieses Laufkäfers ist am Ende des 7. Fühlergliedes nach abwärts abgelenkt. Aus der Knickungsstelle erhebt sich ein dreigliedriges Zusatzgebilde, welches, dicker als das 8. Fühlerglied beginnend, symmetrisch zu demselben nach aufwärts sieht. Das 1. Glied dieses Zusatzgebildes ist mit dem 8. Gliede des abgebogenen ursprünglichen Fühlerastes zusammengestoßen und die Richtung der Dornen am Innenrande zeigt deutlich, wo dieses Gebilde die ursprüngliche Wachstumsrichtung des 7. Gliedes umgekehrt hat (auf der Textabb. mit einem Sternchen bezeichnet). Von dieser Stelle an läuft die Bedornung derjenigen des normalen 8. Gliedes entgegengesetzt und tritt die Ausstattung mit Sinneshaaren und Enddornen der Gegenseite, also eines linken Fühlers, auf. Das 2. Glied des Zusatzes, ebenfalls dicker und kürzer als das entsprechende normale 9. Glied, zeigt noch typische Bedornung eines Fühlergliedes, ist auch mit Sinneshaaren ausgestattet. Die Symmetrie ist wenig klar. Aus der breit abgestutzten Endfazette entspringt ein langes schmales, spindelförmiges, vor dem Ende keulenartig sich erweiterndes Glied. Dasselbe entbehrt der Dornen, Borsten und Sinneshaare der normalen Fühlerglieder und endet in einen rechteckigen, noch viel schmäleren Fortsatz, der abgesetzt, aber nicht abgegliedert ist und an der einen Seite ein klauenförmig gekrümmtes Anhängsel, auf der anderen ein wenig vorragendes Knöpfchen trägt. Ventral zieht am Endgliede der Länge nach eine Leiste, welche von Ansätzen zu Sägezähnen begleitet wird. Dieses Glied hat keine Ähnlichkeit mit einem Fühlergliede, am wenigsten mit den beiden letzten, denen es der Reihenfolge nach entsprechen müßte. Hingegen läßt sich die Ähnlichkeit mit dem letzten Tarsalgliede (z. B. des abgebildeten Vorderbeines) nicht verkennen. Auch dieses ist viel schmaler als das vorhergehende Glied, lang, spindel-

förmig, vor dem Ende keulenförmig verdickt, endet in eine rechteckige Sohlenplatte und zwei Krallen, die freilich mächtig ausgebildet sind. Es hat fast glatte Konturen, keine feine Bedornung oder Behaarung;

Abb. 5. *Carabus festinus* L. a rechter Fühler mit überzähligem, heteromorphem Aste (*) von der rechten Seite (Lupenvergrößerung für die Reproduktion auf $\frac{1}{2}$ verkleinert); b derselbe von der linken Seite; c Endigung von oben, d von außen, e von außen-unten; f letzte Tarsalglieder von oben zum Vergleiche mit c; g letztes Tarsalglied des linken Vorderbeines von außen-unten gesehen zum Vergleiche mit e (b bis g Vergrößerung wie Textabb. 1—4).

auf der Unterseite sind aber zwei Reihen starker Kammzähne vorhanden, welche die auch beim abnormen Gliede erwähnte Leiste begleiten und oberseits vor dem Ende zwei Tastborsten, die dem abnormen Zusatzgliede fehlen.

Normaler Fühler, Form	Abnormer Fühler	Normales Vorderbein, Form	Gliedbezeichnung
7. Fühlergl. walzenf., bedornt	vor dem Ende abw. geknickt mit Zusatz von 3 Gliedern	lang	Tarsus I
8. „ „ „	verdickt, verkürzt	kurz, breit, flach	Tarsus II
9. „ „ „	„ „ „	„ „ „	Tarsus III
10. „ „ „	Endglied schmal, lang, schwach keulenförm., unbehaart, unterseits mit Leiste und Andeutung von Sägezähnen, am Ende rechteckiger Fortsatz mit 2 Spitzen	kurz, breit, flach, Endglied schmal, keulenf., unbehaart, unterseits 2 Reihen von Kammzähnen die Leiste begleitet., am Ende rechteck. Fortsatz u. 2 Krallen; fern. 2 Tastborst.	(Tarsus IV)
11. „ „ „			Tarsus V

IV. Theoretische Erörterung.

Für die theoretische Deutung der fußähnlichen Glieder an Fühlern ist es zunächst wichtig nachzuweisen, daß wir es wirklich in den beschriebenen Fällen mit Regeneraten zu tun haben. Eine tabellarische Übersicht der 5 beschriebenen Käfer wird eine weitschweifige Wiederholung bereits im einzelnen vorgebrachter Indizien vermeiden lassen.

Tabelle über die 5 Käfer mit abnormem Fühler.

Nr.	Gattung	Art	Nach	Abnormer Fühler		Sonstige Verletzungsindizien (außer Größe und Verbiegung)	Anzahl des Gliedes des abn. F. bzw. davon abn. abn. Astes		Ende des Endgliedes	Beinähnlichkeit		Klassifikation der Abnormalität
				ein-schl. Glied	Fühler		abn.	norm		ab Glied	mit	
1	<i>Telephorus rusticus</i>	Fallén	links	1.	Knospenartig ab 3. Gl.		5	5	normal	—	—	Einf. Regeneration
2	„	<i>violac.</i>	Payk.	rechts	4.	Verwundung an d. Coxalverb. des r. Vorderb.	5	2	„	—	—	Einf. Regeneration
3	<i>Strang. quadrifasc.</i>	L.	links	7.	l. Knie Vorderbein abgebrochen		11	5	abnormal	7.	Tarsus (II?)	Ersatzheteromorph.
4	<i>Telephorus fuscus</i>	L.	rechts	3.	Verletzung d. norm. Antennenastes		6	3	bloß knospenart. Kegel	5.	Tibia	Zusatzheteromorph.
5	<i>Carabus festivus</i>		rechts	7.	Deutl. Wunde am Femur		10	3	abnormal	10.	Tarsus V	Zusatzheteromorph.

In allen Fällen finden sich in der Umgebung des abnormen Fühlers noch andere Verletzungsspuren als die typischen Verbiegungen der betroffenen Fühlerteile und die geringere Länge und Ausbildung mit Ausnahme von Nr. 1, wo aber gerade die durchweg geringere Größe der Glieder und die unvollständige Abgliederung für Regeneration spricht.

Man könnte nun glauben, daß die beschriebenen fußähnlichen Fühlerglieder nur weniger gut ausgebildete Fühlerglieder seien, welche erst die typische Form, Bewehrung und Behaarung erlangen sollten, woran sie freilich durch den Eintritt des Imaginalstadiums gehindert worden wären.

Wäre diese Interpretation richtig, so müßten wir erwarten, die normalste Ausbildung der Fühlerglieder bei jenen Abnormitäten anzutreffen, welche der normalen Gliederanzahl bei der fortschreitenden Regeneration am nächsten gekommen sind. Das ist aber nicht der Fall: gerade jene beiden Nummern 1 und 2, welche normaler Ausbildung der bereits vorhandenen Fühlerglieder nahekommen, sind am weitesten von der Erreichung der normalen Fühlergliedzahl entfernt.

Insbesondere hat das Endglied an diesen Regeneraten die typische Endbehaarung des 11. Fühlergliedes, was der allgemein für die Arthropodenfühler gültigen Regel entspricht, daß zuerst das Spitzenglied zur Regeneration gelangt (Przibram 1899, Zeleny 1907, Haseman 1907).

Bei den fußähnlichen Fühlern finden wir nicht diese zuerst beim Regenerate zu erwartende Spitzenausbildung. Obzwar bei Nr. 3 alle verloren gewesenen Fühlerglieder der Zahl nach richtig wiederaufgetreten sind, ist doch keine typische Fühlerendigung vorhanden; bei Nr. 5, die fast die normale Fühlerzahl erreicht, fehlt ebenfalls diese Endigung, und Nr. 4, bei der die Abnormität deutlich vom 3. Gliede ausgeht und 3 weitere Glieder gut ausgebildet hat, ist auch die Spitze erst als Knospe ohne Endborsten angelegt.

Wir könnten sogar diese zentrifugale Abgliederungsrichtung als ein weiteres zugunsten der Fußähnlichkeit sprechendes Merkmal in Anspruch nehmen, wenn es sich bestätigen sollte, daß diese Abgliederungsrichtung auch für die normale Regeneration von Beinen bei Käfern gilt, wie sie für andere Arthropoden von Haseman (1907) im Gegensatz zu der anfangs zentripetalen Abgliederungsrichtung an den Antennen beobachtet worden ist.

Damit wäre auch die geringe Andeutung der Fußklauen vereinbar, welche die fußähnlichen Fühler aufweisen. Doch läßt sich diese Frage ohne speziell hierauf gerichtete Versuche nicht entscheiden.

Warum ich nicht zweifle, die fraglichen Fühler als fußähnlich zu bezeichnen, das ist schließlich das Vorkommen von deutlich in Füße endigenden Fühlern bei anderen Insektenordnungen, z. B. Hymenopteren (darunter ein Zusatz) und Orthopteren (vgl. Przibram 1917, III).

Neuerdings konnte ich bei *Sphodromantis* die Umwandlung des gänzlich entfernten Fühlers in ein fast vollständiges Bein erzwingen (Przibram 1918) und ähnliches wird Leonore Brecher demnächst von Stabheuschrecken zu berichten haben.

Können wir das Auftreten von Fußcharakteren an Käferfühlern als Heteromorphosen auffassen; so ergeben sich eine Reihe von Schlußfolgerungen in bezug auf den Einfluß des Nervensystems auf die Regeneration, welche den bisher adoptierten Anschauungen widersprechen.

Der von Herbst (1895—1899) geführte Nachweis, daß die an Stelle von Augen auftretenden fühlernähnlichen Gebilde bei Krustern an die Entfernung des augengangliontragenden Stieles gebunden sind und namentlich auch die neben Augenteilen auftretenden Antennengeißeln (Howes 1887) durch Auskratzung des Ganglions unter Erhaltung des Stieles nachgeahmt werden können (Herbst 1901), haben nicht nur diesen Autor, sondern auch die meisten übrigen Forscher von dem »formativen« Einflusse des Ganglions überzeugt, das als »formativer Reiz« auf das Regenerat einwirken sollte. Ich war selbst geneigt, einen derartigen Einfluß des Nervenzentrums auf die entstehenden Regenerate von Arthropodenanhängen im allgemeinen anzunehmen, daß die Entfernung des zugehörigen Ganglions die normale Ausbildungshöhe des Anhanges löschen macht, so daß nur ein niedrigerer Zustand zur Ausbildung gelangt (Przibram 1910). Dabei bin ich aber auf technische und sachliche Schwierigkeiten gestoßen, namentlich bei dem Ersatze von Insektenfühlerspitzen durch Füße, wo von einer Entfernung des Fühlerganglions keine Rede sein konnte, während die in der Antennengeißel vorfindlichen sog. »Ganglien« fraglicher Natur (vgl. Przibram 1917, S. 82 Anm.) auch in den Geißeln der Krebse sich vorfinden, ohne daß bei Abschnitt der Antenne ihre Regeneration als solche ausbleiben würde. Trotzdem habe ich bisher, wenn auch unter Betonung der Unsicherheit, an der Hypothese festgehalten, solange kein zwingender Gegenbeweis vorlag. Übrigens regenerieren die sog. »Ganglien« der Insektengeißel mit. In letzter Zeit ist Herbst (1916, S. 472) bezüglich der Notwendigkeit des Ganglions für die richtige Ausformung der regenerierenden Krebsanhänge durch Versuche an Schwanzbeinen von *Palaemon* schwankend geworden, da hier nach Ganglienextirpation Schwanzbeine als solche nachwachsen, und zwar ohne mitfolgender Wiederherstellung des Ganglions.

Giesebrecht (1910), welcher die Abdominalbeine nach Ganglienextirpation unverändert regenerieren sah, hatte vorgeschlagen, zwischen Sinnesorganen und Bewegungsorganen zu unterscheiden; nur bei ersteren sollen die nervösen Zentren einen formativen Einfluß ausüben, nicht aber bei letzteren. Gegen diese Trennung hatte Herbst insofern mit Recht Bedenken, als Giesebrecht die regenerierenden heteromorphen

Antennulen nun nicht durch formativen Einfluß der Ganglien gleich den Augen, sondern als Bewegungsorgane ohne solchen Einfluß sich entstehen dachte. Auch nach Giesebrechts Anschauung müßte also gleichwie Herbst es sich vorgestellt hatte, ein formativer Einfluß des Ganglions der benachbarten 1. Antenne auf die Heteromorphose bestehen.

Wollten wir aber diese Annahme auf andere homoeotische Regenerationen ausdehnen, so müßten die ersetzenden und ersetzten Anhänge stets benachbarten Segmenten angehören oder zumindest in den Ganglien durch direkte Kommissuren verbunden sein, denn es ist schwer einzusehen, wie der »formative« Einfluß der weiterliegenden Ganglien über die unverletzten dazwischenliegenden hinübergreifen sollte.

Nun ist dies aber bei der Ersetzung des Fühlerendes durch Fußglieder, wenngleich es sich wahrscheinlich stets dabei um das Vorderbein handelt, nicht der Fall, da dem Fühlersegmente keineswegs das 1. Thorakalsegment folgt, dem das 1. Beinpaar angehört, vielmehr schieben sich die Mundwerkzeuge ein.

Jedenfalls würden auch die gleichartigen Ganglien der Gegenseite näher liegen. Aber es tritt nun bei unseren Käfern eine weitere Schwierigkeit auf, die selbst die Deutung durch Kommissuren unmöglich zu machen scheint.

Bei den Zusatzheteromorphosen von fußähnlichen Gliedern an Fühlern fällt die Entstehungszeit selbstredend in die larvale Periode, denn nur in dieser können verlorene oder verwundete Teile nachwachsen (wollte man den Regenerationscharakter nicht anerkennen, so würde die Entstehung in eine noch frühere Embryonalperiode verlegt werden müssen). Nun muß doch der verletzte larvale Fühler sich in den Imaginalfühler verwandelt haben, desgleichen sein abnormer Ast. Während nun der normale Fühler bei dieser durchgreifenden Metamorphose unter dem formativen Einfluß des Fühlerganglions gestanden sein muß, müßte nur der abnorme Ast allein sich teilweise demselben entzogen und unter den Einfluß des Vorderbeinganglions geraten sein und beide formative Einflüsse würden durch die Nerven des unversehrten Fühleranfanges vermittelt worden sein! Wollte man, wie Herbst provisorisch für die Abdominalbeine diskutiert, eine »Nachwirkung« des entfernten oder verletzten Ganglions annehmen, so muß man sich fragen, warum diese »Nachwirkung« sich nicht auch bei Auskratzung des Augenstieles bemerkbar macht, um ein Auge zu ergänzen?

Ich glaube, daß alle diese Annahmen an unsere Gläubigkeit bereits eine zu große Anforderung stellen und es daher besser ist die Hypothese des formativen Ganglieneinflusses auf der Nervenleitungsbahn fallen zu lassen, welche ohnehin bloß für die Arthropoden zu gelten schien. An dieser Stelle möchte ich mich nicht weiter über die Frage des Nerveninflusses auf die Regeneration anderer Gruppen einlassen. Es genügt

an die Regenerationsfähigkeit eines an beliebige Körperstelle transplantierten *Triton*-Beines (Kurz 1912) und an die Wiederherstellung der Augenelemente an ebenso verpflanzten Salamanderaugen (Uhlenhuth) zu erinnern, um für die Wirbeltiere jede Notwendigkeit zugehöriger Ganglien für die Ausformung in Abrede zu stellen.

Neuerdings hat Kopeć (1917) einen analogen Versuch mit Verpflanzung von Raupenagen auf ein Abdominalsegment gemacht und die normale Verwandlung zum Imaginalauge bei *Lymantria dispar* beobachtet. Derselbe Autor konnte verschiedene Ganglien an den Raupen entfernen, ohne daß die von ihnen innervierten Gebiete an ihrer normalen Entwicklung und Metamorphose verhindert wurden. Selbst nach Entfernung des Gehirns verwandelte sich das Auge normal, und bei Abwesenheit zentraler Ganglien und Fußnerven regenerierten dennoch die abgeschnittenen Abdominalfüße an den Raupen.

Die unabhängige Entwicklung der Transplantate gibt uns den Anhaltspunkt, daß die formativen Potenzen im Organ selbst gelegen sind, nicht von einem nervösen Ganglion auf dem Wege der Nervenbahn ausgeübt werden. Die Deutung, welche Herbst seinerzeit als zweite Alternative aufgestellt, aber nicht adoptiert hatte, daß zwei Potenzen in den zur Heteromorphose befähigten Gliedmaßen vorhanden seien, von denen die eine nach Erlöschen der anderen sich betätigt, liefert uns befriedigendere Erklärung.

Wir können noch weitere Tatsachen anführen, welche für diese Deutung sprechen: a) die meistens geringere sinnesphysiologische Differenzierungshöhe des ersetzenden gegenüber dem ersetzten Organe, welche auf das Übrigbleiben einer allgemeineren, weniger differenzierten Potenz verweist (vgl. die Reihe der Homoeosis — Przibram 1910 und die teilweise Korrektur). Würde es sich um Einfluß benachbarter Nerven handeln, so hätte man eher an eine stärkere Beeinflussung durch die sinnesphysiologisch höher stehenden Organe im Sinne Giesebrechts denken können.

b) Bei den im Systeme niedriger stehenden dekapoden Crustaceen bleibt die Potenz zur Fühlerbildung noch nach derselben Operation bestehen (vgl. Przibram 1901), nach der bei den Hexapoden (vgl. Przibram 1917, 1918) Heteromorphose des Fühlers eintreten kann, in Übereinstimmung mit der Regel, daß höhere Formen früher der vollständigen Regeneration verlustig gehen, als niedrigere.

c) Bei Versuchen an *Sphodromantis* wurden die am meisten beinähnlichen Fühlerersätze nach Operation an alten Stadien erreicht, während jüngere Larven fast normalen Fühlerzustand zu erreichen imstande waren. Dies stimmt zu einer Abnahme der höherdifferenzierten Potenz mit dem Alter. Bei einer »Nachwirkung« des Nerveninflusses müßte man eher das Umgekehrte erwarten, da die Abhängig-

keit der Funktionen vom Nervensystem mit der Entwicklung zunimmt, was Roux (1905) sogar zur Aufstellung von zwei Perioden, einer mehr unabhängigen embryonalen Entwicklung und einer späteren funktionellen Abhängigkeit bewog.

Zusammenfassung.

Die Beschreibung einiger im entwicklungsmechanischen Museum der Anstalt befindlichen, im Freien gesammelter Käfer mit Fühlermonstrositäten gibt zu folgenden Erörterungen Anlaß:

I. An normalen Regeneraten des Käferfühlers (Nr. 1. *Telephorus rusticus* und Nr. 2. *T. violaceus*) fand sich wie bei den übrigen bisher untersuchten Arthropoden das Spitzenglied mit seiner charakteristischen Behaarung angelegt, ehe noch die normale Gliederzahl erreicht war.

II. Das an einem Käferfühler (Nr. 3. *Strangalia quadrifasciata*) aufgetretene vollgliedrige Regenerat, welches keine typische Ausbildung des Fühlerendes aufweist, vielmehr fußähnliche Glieder trägt, wird daher nicht als noch wenig ausgebildetes normales, sondern als heteromorphes Regenerat angesprochen, und zwar als »Ersatzheteromorphose«.

III. Zwei weitere Käferfühler (Nr. 4. *Telephorus fuscus* und Nr. 5. *Carabus festivus*) tragen neben dem abgebogenen, normalen Fühlerende einen abnormen Ast, der Fußcharaktere aufweist, und werden als »Zusatzheteromorphosen« betrachtet im Gegensatze zu den meisten bisher bekannten überzähligen Fühlerästen bei Käfern mit normaler Endausbildung.

IV. Da die erwähnten Monstrositäten sich als Regenerate zu erkennen geben, welche auf Verletzung im Larvenzustande zurückzuführen sind, und die beiden Äste die Metamorphose durchgemacht haben, so müßte die Annahme der Imaginalgestalt beim normalendigenden Aste unter dem Einflusse des Fühlerganglions, beim abnormalen aber unter dem Einflusse eines Beinganglions gestanden sein, wenn man einen formativen Einfluß der Ganglien auf dem Wege der Nervenbahn (Herbsts erste Alternative) annehmen wollte.

V. Da der Einfluß des Beinganglions aus einem nicht unmittelbar an das Fühlersegment grenzenden Körperabschnitte durch den normalen und daher wohl auch normal innervierten noch einfachen Teil des Fühlers hindurch wirken müßte, um zum heteromorphen Ast zu gelangen, so wird die Nervenbeeinflussung abgelehnt und eine zwiefache Potenz jedes Arthropodenanhangs (Herbsts zweite Alternative) angenommen.

VI. Es zeigt sich, daß diese Hypothese auch mit den übrigen über Regeneration und Transplantation bekannten Tatsachen bei Vertebraten und Arthropoden besser harmoniert als die frühere.

Literaturverzeichnis.

- Gadeau de Kerville, H., Expériences tératogéniques sur différentes espèces d'insectes. Le Naturaliste. 115. 1890.
- Giesebrecht, W., Monographie: Stomatopoden, in: Fauna u. Flora d. Golfes von Neapel. XXXIII. 203. 1910.
- Haseman, J. D., The Direction of Differentiation in Regenerating Crustacean Appendages. Arch. f. Entw.-Mech. XXIV. 617. 1907.
- The Reversal of the Direction of Differentiation in the Chelipeds of the Hermit Crab. Arch. f. Entw.-Mech. XXIV. 663. 1907.
- Herbst, C., Über die Regeneration von antennenähnlichen Organen an Stelle von Augen. I. Mitteilung. Arch. f. Entw.-Mech. II. 544. 1895—1896.
- II. Mitteilung. Versuche mit *Sicyonia sculpta*. Vierteljahrsschrift naturforschender Gesellschaft Zürich. XLI. 435 (Jubelband). 1896.
- III. Weitere Versuche mit total exstirpierten Augen und IV. Versuche mit teilweise abgeschnittenen Augen. Arch. f. Entw.-Mech. IX. 215. 1899.
- V. Weitere Beweise für die Abhängigkeit der Qualität des Regenerates von den nervösen Zentralorganen. Arch. f. Entw.-Mech. XIII. 436. 1901.
- VI. Die Bewegungsreaktionen, welche durch Reizung der heteromorphen Antennuli ausgelöst werden. Arch. f. Entw.-Mech. XXX. 1. (Roux-Festschrift). 1910.
- VII. Die Anatomie der Gehirnnerven und des Gehirnes bei Krebsen mit Antennulis an Stelle von Augen. Arch. f. Entw.-Mech. XLII. 407. 1916.
- Über die Regeneration der Schwanzbeine von *Palaemon* nach Entfernung der Schwanzganglien. Arch. f. Entw.-Mech. XLIII. 329. 1917.
- Howes, G. B., Exhibition and remarks upon an original drawing of the head of an abnormal *Palinurus*. Proceedings Zoological Society London. 468. 1887.
- Kopeč, S., Experiments on Metamorphosis of Insects. Bulletin Académie Cracovie. Janvier-Mars. 57. 1917.
- Kurz, O., Die beinbildenden Potenzen entwickelter Tritonen. Arch. f. Entw.-Mech. XXXIV. 587. 1912.
- Przibram, H., Die Regeneration bei den Crustaceen. Arbeiten zoologischer Institute Wien. XI. 163. 1899.
- Experimentelle Studien über Regeneration. Arch. f. Entw.-Mech. XI. 321. 1901.
- Die Homocosis bei Arthropoden. Arch. f. Entw.-Mech. XXIX. 588. 1910.
- Transitäre Scherenformen usw. (zugl. Exp. Stud. V. und Homocosis V.). Arch. f. Entw.-Mech. XLIII. 47. 1917.
- Fühlerregeneration halberwachsender *Sphodromantis*-Larven (zugleich Aufzucht der Gottesanbeterinnen IX. und Homocosis III.). Arch. f. Entw.-Mech. XLIII. 64. 1917.
- Fangbeine als Regenerate (zugl. Aufzucht IX. und Homocosis IV.). Arch. f. Entw.-Mech. XLV. 39. 1919.
- Roux, W., Die Entwicklungsmechanik. Vorträge und Aufsätze. Heft I. Leipzig. Engelmann. (S. 94.) 1905.
- Tornier, G., Das Entstehen von Käfermißbildungen, besonders der Hyperantennie und Hypermelie. Arch. f. Entw.-Mech. IX. 501. 1900.
- Bein- und Fühlerregeneration bei Käfern und ihre Begleiterscheinungen. Zoologischer Anzeiger. XXIV. 634. 1901.

- Uhlenhuth, E., Die Transplantation des Amphibienauges. Arch. f. Entw.-Mech. XXIII. 723. 1912.
 — Synchroner Metamorphose des transplantierten Salamanderauges. Arch. f. Entw.-Mech. XXXVI. 211. 1913.
 Werber, J., Regeneration des exstirpierten Fühlers und Auges beim Mehlkäfer, *Tenebrio molitor*. Arch. f. Entw.-Mech. XIX. 259. 1904.
 Zeleny, Ch., The Direction of Differentiation in a Regenerating Appendage. Science N. S. XXIII. 526. 1906.
 — The Direction of Differentiation in development. 1. The antennulae of *Manacus casellus macrourus*. Arch. f. Entw.-Mech. XXIII. 324. 1907.

Tafelerklärung.

Tafel IV.

- Abb. 1. *Telephorus rusticus* Fallén, Kopf und Halsschild von oben; linker Fühler normales Regenerat. — Wien.
 Abb. 2. *T. violaceus* Payk., Kopf und Halsschild von unten; rechter Fühler normales Regenerat. — Semmering.
 Abb. 3. *Strangalia quadrifasciata* L., Kopf mit linkem, in fußähnliche Glieder endigenden Fühler, von oben. — Semmering.
 Abb. 4. *Telephorus fuscus* L., Kopf und Halsschild von oben; rechter Fühler mit fußgliederähnlichem Aste. — Wien.
 Abb. 5. *Carabus festivus* L., Kopf und Halsschild von oben; rechter Fühler mit fußgliederähnlichem Aste. — Mehadia (Ungarn).
-