

Regeneration beim Hautflügler *Cimex axillaris* Panz.
(zugleich: Homoeosis bei Arthropoden VI. Mitteilung).

Von

Hans Przibram.

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

Mit Tafel V.

(Eingegangen am 23. Juli 1918.)

Inhaltsübersicht.	Seite
I. Programm der Untersuchung	69
II. Versuche	71
a) Technik	71
b) Verlauf	73
c) Ergebnisse	75
III. Verwertung der Versuchsergebnisse	75
a) für die Allgemeinheit der Regeneration	75
b) für die Auffassung der Homoeosis	76
c) für die Natur der »Imaginalscheiben«	78
Zusammenfassung	79
Literaturverzeichnis	80
Tafelerklärung	80

I. Programm der Untersuchung.

Die Blattwespe *Cimex axillaris* Panz. hat den ältesten Fall eines Ersatzes von Fühler- durch Fußende geliefert (Kraatz 1876), der geradezu als Paradigma für Homoeosis bei Insekten gedient hat (Bateson 1894). Schon in meiner ersten Abhandlung über dieses Thema (Przibram 1910, S. 611) hatte ich betont, daß bestimmte Insektengattungen besonders zur Homoeosis prädisponiert erscheinen und die nicht zufällige Verteilung der Naturfunde den Fingerzeig gebe, sich bei Auswahl des Versuchsobjektes möglichst nahe an die im Freien mit der entsprechenden Homoeosis aufgefundenen Spezies zu halten. In einer späteren Ergänzung (Przibram 1917, S. 82) habe ich insbesondere darauf hingewiesen, daß Hymenopteren günstige Bedingungen für die Erzeugung von Beinfühlern liefern dürften, da drei in der Literatur beschriebene Naturfunde dieser Mißbildungsform auf dieselbe Insekten-

¹⁾ Ein Auszug dieser Arbeit erschien mit gleichlautendem Titel als Mitteilung Nr. 30 aus der Biol. Versuchsanstalt der kaiserl. Akad. d. Wiss., Zool. Abt., im Akadem. Anzeiger Nr. 17, 1918.

ordnung entfallen (daneben kommt noch ein Fall an *Zygaena* vor, einer Lepidopterengruppe, die überhaupt sehr zu Mißbildungen neigt).

Als mir daher im Juli 1917 mehr als 200 fast ausgewachsene Afterraupen einer Blattwespenart gebracht wurden, ergriff ich sogleich die Gelegenheit zur operativen Nachahmung des Beinfühlers. Bei der Bestimmung der später geschlüpften Imago zeigte es sich, daß zufälligerweise nicht nur die Gattung *Cimbex*, sondern auch die Art *C. axillaris* Panz. mit jener identisch war, die den erwähnten Naturfund geliefert hatte (bestimmt nach O. Schmiedeknecht 1907, S. 775; = *C. humeralis* Fourc., Geoffr., aberr. der *C. quadrimaculata* Müll. = *C. scapularis* Stein).

Das Objekt erwies sich nicht nur in bezug auf die erwartete Homoeosisreaktion, sondern auch in vielen anderen Beziehungen als dankbar bei der Aufzucht. Die freie Lebensweise der Raupen, welche keine anderen Ansprüche an die Pflege stellen als jene von Schmetterlingen, die leichte Beschaffbarkeit ihrer Futterpflanze, des gewöhnlichen Weißdornes *Crataegus oxyacantha*, die Verpuppung in widerstandsfähigen Kokontonnen und das Fehlen von Stacheln, giftigen Sekreten und sonstigen unangenehmen Verteidigungs- und Zerstörungswerkzeugen an der Imago geben den Blattwespen einen großen Vorzug vor den anderen Hymenopteren als Versuchsmaterial. Dazu kommt in unserer Gattung die bedeutende Größe, welche ihre Raupen erreichen und welche für die Ausführung bestimmt lokalisierter Operationen notwendige Voraussetzung ist. Nächst *C. femoralis*, die aber meist bloß vereinzelt angetroffen wird, dürfte *C. axillaris* die größte Art sein. Ihr geselliges Vorkommen im vergangenen Sommer war mit Bedingung für den Versuchserfolg, da, wie sich zeigte, bloß ein sehr kleiner Prozentsatz die Operationen überstehen kann, ein Umstand, der bei allen Homoeosisversuchen mit tiefgreifenden Operationen beobachtet worden ist.

Da nach Analogie mit allen bisherigen Versuchen auf eine mehr oberflächliche Operation normale Regeneration, auf eine tiefere heteromorphe zu erwarten war, habe ich verschiedene Verletzungsgrade ausgeführt. Auch das Eintreten normaler Regeneration konnte unsere Kenntnisse erweitern, da bisher an Hymenopteren, soweit mir bekannt, keine Regenerationsversuche ausgeführt worden sind, wohl hauptsächlich wegen der erwähnten unangenehmen Eigenschaften der meisten Imagos und den mit der Aufzucht der sozialen Gattungen verknüpften Schwierigkeiten, während niemand an die relativ seltenen Blattwespen gedacht zu haben scheint. Nun wird aber allzuleicht aus der Abwesenheit von Angaben über Regeneration einer Tiergruppe in der Literatur ihre Regenerationsunfähigkeit von Autoren erschlossen, denen das Vorkommen der Regeneration als allgemeiner Eigenschaft in den drei Reichen der Natur aus theoretischen Gründen nicht paßt. Deshalb

habe ich es mir seit Jahren zur Aufgabe gemacht, alle gerade erreichbaren Gruppen in bezug auf ihre Regenerationsfähigkeit zu untersuchen.

Wenn Operationen an Larvenstadien zur Regeneration und Heteromorphose an der Imago führen, so erregt noch bei den Insekten mit vollkommener Metamorphose, zu welchen ja auch die Hautflügler gehören, die Frage der sog. »Imaginalscheiben« unser besonderes Interesse. Wenn die Anhänge der Imago wirklich aus ganz neuen Anlagen hervorgehen, warum erscheinen an der Larve abgeschnittene Fühler oder Beine am verwandelten Insekte als deutlich kenntliche Regenerate, wie schon für Schmetterlinge längst nachgewiesen worden war (Westwood 1847) und ebenso für Käfer mehrfach berichtet worden ist? Hierüber ist durch Herstellung künstlicher Homoeosis weiterer Aufschluß zu erreichen, da ein Zurückführen der Heteromorphose auf einfachen Blutverlust unstatthaft wäre, den man vielleicht für das Auftreten verkleinerter normalgestalteter Anhänge hätte verantwortlich machen können.

Es ergeben sich also drei Programmpunkte:

- a) Feststellung der Regenerationsfähigkeit an einem Hautflügler.
- b) Nachahmung des an einer *Cimbex axillaris* bekannten fußtragenden Fühlers.
- c) Beziehung der »Imaginalscheiben« zu den Larvenbeinen bei Insekten mit vollkommener Verwandlung.

II. Versuche.

a) Technik.

A. Von den Afterraupen wurde mehr als ein Viertel unoperiert gelassen, um eine größere Anzahl normaler Imagines zu erhalten und auf diese Art den Einwand zu beseitigen, etwa nach den Operationen auftretende Heteromorphosen seien nicht auf jene, sondern eine bei dieser Blattwespenart auch sonst auftretende »Mutation« zurückzuführen. Hatte sich doch Bateson die Entstehung der Homoeosis allgemein auf diese Art und Weise zustande kommend gedacht.

Die übrigen Raupen wurden in Gruppen von je 20 Exemplaren zu folgenden Versuchsvariationen verwendet:

B. Kausterisation des linken Fühlers an der verpuppungsreifen Raupe mittelst einer sogenannten »Schmelznadel« mit feinsten Platinspitze (Fabrikat Gebbert, Reiniger und Schall; elektrisch zum Rotglühen gebracht mittelst Elektrokausters derselben Firma, betrieben mit Straßenstrom, 110 Volt Wechselstrom einphasig), und zwar ohne Einstich in das Tier (bei 3 cm »Rollen«-Abstand).

C. Ebensolche Kausterisation, aber mit Einstich in den Fühler der Larve, und zwar bei 1—1½ »Rollen«-Abstand.

D. Gleiche Operation, aber bei 2 cm »Rollen«-Abstand.

E. Ebenso, aber 3 cm »Rollen«-Abstand; je größer der »Rollen«-Abstand, um so schwerer ist die gesetzte Läsion.

F. Anstich des linken Fühlers wie in den vorhergehenden Versuchsserien, aber unter Ausschaltung des Stromes; die Verletzung ist bis auf das Fehlen von Hitzewirkung den letzten Serien ähnlich.

G. Kausterisation des rechten Auges ohne Einstich, H. beider Augen ebenso.

J. Kausterisation des rechten Auges mit Einstich, K. beider Augen ebenso.

Die letzten vier Serien G—K haben keine Resultate geliefert, da alle Exemplare nach den Augenoperationen vorzeitig eingingen und können daher weiter außer acht gelassen werden. Sie waren in der Hoffnung angestellt worden, Fühler an Stelle der Augen zu erhalten, und sind nicht unmittelbar für die vorliegende Arbeit von Wichtigkeit. Über die sonstige Ausbeute an Imagines und noch verwendbaren, den Puppenhüllen entnommenen Nymphen gibt die angefügte kleine Tabelle Auskunft.

Für jene, welche etwa die Versuche nachzumachen wünschen, seien noch einige technische Details angefügt: bei den Operationen wurden die Raupen mit der linken Hand derart gehalten, daß der Kopf gegen die rechte Hand gewendet war. Die Ausführung der Kausterisation oder des Einstiches erfolgte mit der rechten Hand unter radialer Ansetzung der Nadelspitze an den Fühler gegen das Kopfzentrum zu. Zur Einschaltung des Stromes in die Schmelznadel dient ein mit dem Zeigefinger zu betätigender Kontaktknopf am Griffe der Schmelznadel. Der Strom wurde nicht länger durchgeschickt, als bis unter Zischen ein bläuliches Wölkchen aus der Wunde stieg.

Über die Zucht der Raupen werde ich in einer späteren Abhandlung weitere Angaben machen, für die vorliegende Mitteilung kommt nur die Behandlung der Puppen in Betracht. Sie waren in Raupenzuchtkästen aus Holz mit Drahtgittern zur Verwandlung gekommen, dann mit grauem Filtrierpapier bedeckt, im Dezember ins warme Zimmer gebracht und von dieser Zeit an täglich durch Bespritzen des Fließpapiere mittelst eines »Zerstäubers« (Blumenspritze) mit der notwendigen Feuchtigkeit versehen worden.

Anfangs April erschienen die ersten Blattwespen, zuerst unter den Kontrollen, dann auch unter den Operierten. Viele der letzteren waren jedoch außerstande, die Kokons zu sprengen oder die Puppenhaut ordnungsmäßig zu verlassen, so daß die im Mai noch nicht geschlüpften durch gewaltsame Eröffnung der Kokons und Puppenhüllen ausgeschält werden mußten.

b) Verlauf.

A. Von den nicht operierten Kontrollen hatten sich alle ordnungsmäßig verpuppt und die Hälfte im Laufe des April verwandelt. Ausnahmslos waren an den geschlüpften Blattwespen beide Fühler vollkommen normal gestaltet, insbesondere nirgends eine Andeutung von Krallen an ihrem Ende zu bemerken. Die Kontrollen wurden zur Paarung zugelassen, um weiteres Material aufzuziehen, und nach ihrem Absterben alle konserviert. Hierbei wurden die Fühler abermals kontrolliert; einzelne hatten Teile verloren, aber sonst war nirgends eine Abweichung vom normalen Bestande zu erkennen. Auch an Exemplaren, die wegen Verspätung im Ausschlüpfen von mir aus den Kokons genommen wurden, zeigte sich kein Fall abnormer Fühler in der unoperierten Kontrollzucht.

Die Form des normalen Fühlers ist aus Abb. 1 und 1c zu ersehen.

B. Die ohne Einstich kausterisierten Raupen lieferten am 4. April eine ganz gut geschlüpfte Imago, deren linker Fühler sich durch etwas geringere Größe und schwache Verkrümmung von der rechten unterschied. Abb. 2 und 2a veranschaulichen dies. Den Umfang der Kausterisationswirkung am Raupenkopf zeigen Abb. 2b und 2c. An der stark vergrößerten Zeichnung des linken regenerierten Fühlers 2d läßt sich noch insofern ein Unterschied gegenüber einem normalen Fühler, etwa Abb. 1c, erkennen, als die Keule verhältnismäßig schmaler ist und in eine grob gezähnelte Abstumpfung endet. Da kein weiteres Exemplar dieser Versuchsgruppe freiwillig schlüpfen wollte, mußte die Öffnung der ungeschlüpft gebliebenen vorgenommen werden. Es gelang noch an zwei Nymphen dasselbe Resultat festzustellen, siehe Abb. 3 und 4, die übrigen Raupen waren vor der Verpuppung gestorben, entweder ohne überhaupt einen Kokon angelegt zu haben oder in demselben durch Vertrocknung.

C. Weitergehende Abweichungen vom normalen Fühlerbau zeigten sich erst, als Blattwespen sich entwickelten, denen an der Raupe der linke Fühler mit Einstich bei $1-1\frac{1}{2}$ cm Rollenabstand kausterisiert worden war. Keine derselben vermochte ohne Hilfe den Kokon zu verlassen, doch konnten zwei Imagines lebend befreit, zwei andere als gut erhaltene Nymphen ausgeschält werden.

Die eine Imago, Abb. 5 und 5c, zeigt ähnliche Fühlerausbildung wie in der Serie B, jedoch eine weitergehende Abflachung des Endes; ihr entspricht die Nymphe Abb. 6, welche dadurch noch interessant ist, daß offenbar auch das linke Auge durch die Operation versengt und in Regeneration begriffen ist.

Für uns wichtiger sind die Fälle des Imago Abb. 7 und der Nymphe Abb. 8, welche außer der Abplattung des Fühlerendes das Auftreten von Klauen aufweisen. Der linke Fühler dieser Imago gleicht bis zur

Keule ganz den anderen Regeneraten, die Keule selbst weist aber nicht nur eine weitere Verschmälerung und Endabplattung auf, sondern trägt eine typische Imaginalfußklaue mit der zugehörigen Behaarung und dem Sohlenkissen, wie aus dem Vergleiche der vergrößerten Abb. 7a mit den ein normales Fußende vorstellenden Abb. 1a und 1b hervorgeht. Vielleicht noch instruktiver sind die Konturen des rechten normalen, des linken, beide Klauen tragenden Fühlers und des daneben liegenden linken Vorderfußes an der Nymphe in Abb. 8c. Man sieht, daß sowohl die Klauen des homoeotischen Fühlers als auch jene des normalen Vorderbeines zu beiden Seiten einer Abplattung der Nymphengliedmaße entstehen und an der Nymphe viel gerader und gedrungener sind als an der Imago, deren Zustand uns die früher zitierten Abb. vor Augen führen. Die beiden Klauen liegen ursprünglich nebeneinander in der Frontalebene; daß die eine an der Imago fortgebildete Klaue in Abb. 7 und 7a von der Seite getroffen erscheint, hat offenbar seine Ursache in einer nach außen gerichteten Drehung des Imaginalfühlers, wenn er aus der gegen die Brust zu geklappten Lage sich seitwärts abhebt. Würde man ihn einwärts zurückdrehen, so käme die Klaue wieder in ihre richtige Ebene zu liegen.

D. Von der Serie Anstich mit Kausterisation Rollenabstand 2 cm sind gar keine Imagos oder Nymphen erhalten worden; wesentlich Neues hätte diese Serie aber nicht bringen können, denn das Resultat der nächsten schließt sich unmittelbar an jenes der Serie C an.

E. Aus der Serie mit 3 cm Rollenabstand konnte bloß eine Imago durch Ausschälung aus der Nymphenhaut gerettet werden. Diese zeigt aber, in Abb. 9 und 9a, b dargestellt, sehr deutlich die Ausbildung des Fühlerendes zum Fußende. Gegenüber den mit geringerer Kausterisation erzielten Fußfühlern zeigt sich eine weitere Annäherung an den Fuß in der groberen, längeren Behaarung, in der starken Ausbildung des Kissens, in der fast gleichmäßigen Ausbildung beider Klauen. Daß dieselben ihre typische Krümmung noch nicht erlangt haben, dürfte in der Unmöglichkeit, sich selbst rechtzeitig von der Nymphenhaut zu befreien gelegen sein.

F. Einstich ohne Kausterisation hat eine Imago, Abb. 10 und 10a, und eine fast völlig zur Imago verwandelte Nymphe, Abb. 11 und 11b, geliefert. Erstere trägt am Ende der linken Fühlerkeule zwei Klauen und die dazugehörigen Kissen, letztere ein Klauenrudiment. Zum Vergleiche mit der normalen Nymphenklaue habe ich das linke Vorderbein desselben Exemplares in Abb. 11a danebengestellt. Die noch aufliegende Nymphenhaut hindert sowohl die Fühler als auch die Fußklaue an der richtigen Entfaltung. Abb. 10a bestätigt noch deutlicher die gelegentlich Serie C Abb. 7 gemachte Bemerkung über die Homologie der Fühler- und Fußebenen.

c) Ergebnisse.

A. Unter den normal gezogenen, nicht operierten Blattwespen sind keine Heteromorphosen aufgetreten, nichts was auf das Vorkommen homoeotischer »Mutationen« unter den ein und derselben Fundstelle gesammelten Tieren schließen ließe. Die relativ geringe Zahl der Kontrollen, etwa 30 gut geschlüpfte Imagines und einige als Nymphen untersuchte, kann nicht als Gegenargument aufgeführt werden, da sich unter den 10 operierten Raupen, welche bis zu untersuchungsfähigen Stadien sich entwickelten, 5 mit Klauen befanden, also 50 % Mutationen aufweisen würden, was 25 solche homoeotisch veränderte Exemplare unter den 50 untersuchten Kontrollen hätte erwarten lassen; unterdessen sind hier 100 % Normale.

B. Noch weniger ernsthaft kann die Alternative der »Mutation« in Erwägung gezogen werden, wenn die Operationsarten mit den Erfolgen verglichen werden. Die bloß oberflächliche Kausterisation, welche wohl die über die Kopfoberfläche vorragenden Teile des larvalen Fühlers zerstört, ohne aber eine tiefer greifende Verletzung zu setzen, hat in allen drei zu genügend weitvorgeschrittener Entwicklung gelangten Exemplaren fast unveränderte Fühlerregeneration zur Folge.

C.—E. Wurde hingegen durch Einstich die Kausterisation auf tieferliegende Teile erstreckt, so sind mit zunehmender Stärke der Läsion immer weitergehende Annäherungen an das Fußende zu konstatieren. Bei 1—1½ cm Rollenabstand haben zwei Tiere noch keine Klauen, zwei aber bereits 1—2 ausgebildete Klauen. Das einzige bei 3 cm kaustalisierte hat 2 samt den Sohlenkissen gut angelegte Klauen.

F. Daß nicht die Kausterisation, sondern die Tiefe des Eingriffes, für die Homoeosis maßgebend ist, zeigen die beiden Fälle der Klauen an Fühlern, die nur angestochen, aber nicht kaustalisiert worden waren. Da auch die zwei nichtkrallenträgenden Fühler nach der Kausterisation 1 cm schon in der Endabplattung sich der Fußbildung annähern, so ist die erwartete Mißbildungsrichtung zu 100 % eingetreten, wohl ein schlagender Beweis für die Richtigkeit der regenerativen Entstehung auch dieser Homoeosis.

III. Verwertung der Versuchsergebnisse.

a) Für die Allgemeinheit der Regeneration.

Mit der Erzwingung der Fühlerregeneration nach einfacher Kausterisation ist bereits der Beweis für die Möglichkeit der normalen Regeneration auch für die Ordnung der Hautflügler erbracht; hierzu kommt die zufällige Beobachtung eines Augenregenerates, welches seinen Ursprung dem Umsichgreifen des Verletzungsherdos verdankt hatte. Daß solche

Regeneration für die Erhaltung der Art von Lebenswichtigkeit sein könnte, wird wohl niemand behaupten wollen. In der Natur finden wir äußerst selten Zeichen von Regeneration bei Hymenopteren; auch die Verlustwahrscheinlichkeit des winzigen, kaum vorragenden Fühlers der Afterraupen ist äußerst gering. Aber direkt erhaltungswidrig muß die Ausbildung von Klauen an Stelle stark lädierter Antennen genannt werden. Nicht nur, daß diese rudimentären Klauen dem Träger zu gar nichts nütz sein können — sie sind auch nicht beweglich —, so hindern sie ihn meistens am ordnungsmäßigen Ausschlüpfen und müßten daher bei häufigerem Auftreten eine Verminderung der Individuenanzahl herbeiführen. Sie könnten kaum zur Nachzucht gelangen. Wir dürfen eben hier ebensowenig wie sonst bei der Beurteilung des Regenerationsproblems von Zweckmäßigkeit ausgehen, sondern uns an aufzeigbare Ursachen halten. Den im Freien gefundenen Fußfühler von *Cimber* können wir auf einen Insektenstich zurückführen, der die Raupe durch den Fühler getroffen hatte. Die Ursache für das Auftreten von Regeneraten nach Läsion und die verschiedene Form derselben nach der Tiefe der Verwundung muß aber in den Wachstumseigentümlichkeiten des lebenden Körpers selbst gesucht werden.

Im folgenden Abschnitte soll daher versucht sein, eine neue Auffassung der Homoeosis an der Hand der bisher vorliegenden Versuchsergebnisse zu entwerfen, welche mit meiner längst vertretenen Ansicht der Regeneration als beschleunigtem Wachstum zusammenhängt.

b) Für die Auffassung der Homoeosis.

In der vorangegangenen Abhandlung über Beinfühler an Käfern habe ich die Gründe auseinandergesetzt, welche die Zurückführung von Homoeosis auf Nerveneinfluß unmöglich machen und mich der zweiten Herbstschen Alternative des Vorhandenseins einer zweifachen Potenz an jedem Arthropodenanhangе angeschlossen. Damit ist jedoch für die Bedingung der Betätigung der einen oder der anderen Potenz nichts ausgesagt, so daß wir nicht mehr als eine Wiederholung der Tatsache bekommen, es trete bald die eine, bald die andere Form auf. Alle bisher experimentell untersuchten Fälle stimmen darin überein, daß tiefere Eingriffe eher zur Homoeosis führen, als oberflächliche.

Gehen wir nun von meinem Leitsatze aus, daß Regeneration nichts anderes als beschleunigtes Wachstum ist, so bleibt uns nur der eine Ausweg offen, die verschiedenen möglichen Formen auf verschiedene Beschleunigung verschiedener Wachstumsrichtungen nach verschiedenen Verletzungsgraden zurückzuführen.

Nehmen wir an, daß stets am Fühler des wachsenden Insektes auch Beinwachstum vor sich geht, die Geschwindigkeit der Fühlerbildung einerseits, der Beinbildung andererseits aber normalerweise eine der-

artige ist, daß bloß die Fühlerform zur Ausbildung gelangt, so vermöchte die Störung der normalen Wachstumsgeschwindigkeit gegebenenfalls Annäherung an eine Beinausformung hervorzubringen, wenn nach bestimmten Verletzungen die Beinbegrenzungen gegenüber dem Fühler Vorsprung gewinnen. Es ist nun die Frage, ob Formen mit größerer Wachstumsgeschwindigkeit jene mit geringerer verdrängen werden oder umgekehrt. Obzwar die erstere Alternative auf den ersten Blick einzuleuchten scheint, zeigt weitere Überlegung, daß dies keineswegs der Fall sein muß. Die schneller wachsende Form wird zwar zunächst angehen, aber falls die zu ihrer Realisierung notwendigen Mittel nicht rechtzeitig nachgeliefert werden, den langsamer wachsenden das Feld räumen müssen, zu deren Realisierung die Mittel wegen der geringeren notwendigen Nachlieferungsgeschwindigkeit ausreichen.

Auf unseren konkreten Fall angewendet, schreibe ich der Beinausformung die größere, der Fühlerausformung die kleinere Geschwindigkeit zu. Normalerweise geht für die Beinausformung rasch das Material aus und die langsamere Fühlerausformung gewinnt an Boden. Wird aber durch tiefgreifende Operation die Wachstumsgeschwindigkeit gestört, die Nachlieferungsgeschwindigkeit erhöht, so setzt zunächst die schnellere Beinausformung ein und wird erst allmählich wieder von der Fühlerausformung eingeholt. Da unterdessen die Umwandlung zur Imago eintritt, so kommt es zu einer Fixierung der Durchgangsstadien.

Wird diese Theorie sinngemäß auf die bisher bekannt gewordenen Homoeosisfälle angewendet, so zeigen sich folgende Bestätigungen:

I. Die Ausbildung der Gliedmaßen erfolgt bei den Arthropoden im allgemeinen von vorne nach rückwärts, demgemäß werden die vorderen Segmente rascher zur Verdrängung der rasch wachsenden durch die langsam wachsenden schreiten. Dementsprechend treten in der Regel nach tiefgehenden Verlusten an vorderen Segmenten die rascher wachsenden, an hinteren Segmenten dauernd bleibenden Anhänge als Heteromorphosen auf (vgl. Homoeosis I. 1910).

II. Den Homoeosen kommt vielfach Ähnlichkeit mit ontogenetischen Stadien der betreffenden ersetzten Gliedmaße zu (vgl. Homoeosis I.). Wahrscheinlich liegt dem zugrunde, daß die ersetzende Form der normalen Ontogenese zukommen würde, falls nicht die langsamer wachsenden Formen die rascher gewachsenen bald unterdrücken würden.

III. Die vielfach behauptete atavistische Deutung erhält ihre teilweise Erklärung dadurch, daß die zuletzt auftretenden Formen, die langsamster Entwicklungsgeschwindigkeit sind, ebenso in der Phylogenese wie in der Ontogenese. Daher werden die Formen größerer Entwicklungsgeschwindigkeit den phylogenetisch älteren gleichen (vgl. Homoeosis I. 1910).

IV. Bei allen bisherigen Versuchen sind die bestausgebildeten Homoeosen jene gewesen, die bei dem zuerst sich häutenden Exemplare einer Versuchsserie (der Crustaceen — Herbst) zum Vorschein kamen, oder bei älteren Versuchstieren (Krebs — Chantran 1873; Mantiden — Przibram Homoeos. IV), wo namentlich bei den Insekten eine dauernde Fixierung eintritt. Dies letztere könnte auch auf ein Erlöschen der normalen formbildenden Potenz zurückgeführt werden, aber Herbsts Befunde lassen sich mit dieser Deutung schwer vereinigen.

c) Für die Natur der Imaginalscheiben.

Die Behauptung Weismanns, daß bei der Metamorphose der Insekten mit unbeweglichen Puppen alle Anhänge des Körpers aus ganz neuen histologischen Gebilden, den »Imaginalscheiben« entstehen, hat allgemeine Annahme gefunden. Es ist mir aber nicht bekannt, daß irgend jemand die Entstehung von Fühlern, Beinen oder sonstigen ventralen Anhängen aus den als »Imaginalscheiben« beschriebenen Anlagen wirklich Schritt für Schritt verfolgt hätte. Bei den dorsal entstehenden Flügeln ist die Entstehung genau untersucht, aber wir dürfen nicht vergessen, daß äußerliche Flügelanlagen bei den in Betracht kommenden Insekten eben vor der Verpuppung gar nicht vorhanden sind, mithin im Innern gelegene Anlagen allein für ihre künftige Entfaltung maßgebend sein müssen.

Wenn bei Geradflüglern die der Larve zugefügte Verletzung nach bestimmten Schnittführungen zur Erzeugung eines Fußendes an dem sonst ordentlich ausgebildeten Fühler führt, so wird dies nicht anders aufgefaßt, als daß der nicht von der Läsion betroffene Teil als Fühler weitergewachsen, der lädierte aber als Heteromorphose regeneriert worden ist. Die nicht vollständige Ersetzung des einen Anhangs durch den anderen, insbesondere die periphere Entstehung der Homoeosis, legen es nahe, nicht an eine Entfaltung einer ganz neuen Anlage zu denken. Nun unterscheidet sich der Vorgang der homoeotischen von der normalen Regeneration bei den Orthopteren nur in der gradweisen Ersetzung distaler Teile durch Fußteile. Auch läßt sich deutlich bei Regeneraten der regenerierte, zartere, weniger gefärbte Teil zunächst vom stehengebliebenen alten unterscheiden, mithin ist zur Annahme der Entfaltung ganz neuer Anlagen, die etwa den schlummernden »Augen« der Pflanzen analog wären, kein Anlaß.

Die Regeneration an Puppe und Imago verläuft aber ganz analog jener bei Orthopteren auch nach Entfernung von Fühler- oder Fußteilen bei Insekten mit vollständiger Verwandlung, von denen bis jetzt Schmetterlingsraupen und Käferlarven zu solchen Versuchen herangezogen worden waren. Bei diesen sollen plötzlich die Anhänge bei der Metamorphose aus ganz neuen »Imaginalscheiben« entstanden sein.

Warum bestehen dann diese neuentstandenen, selbst durch Abschnitt einer Anzahl Glieder des operierten Anhangs in keiner Weise lädierten »Scheiben« nach ihrer Entfaltung aus einem normalgroßen und sonst normalgebildeten Grundteil und einem mehr oder weniger unausgebildeten distalen »Regenerate«? Und warum entspricht sogar die Grenze dieser beiden Teile der Operationsstelle an der Larve? Chapman (1900), der an Schmetterlingen experimentiert hat, zog den offenbar richtigen Schluß, daß mit dem entfernten Teile der Larvengliedmaße auch die zur Metamorphose bestimmte Imaginalanlage mitentfernt wird und aus den Larvengliedmaßen die Imaginalgliedmaßen direkt hervorgehen müssen. Viel zwingender erscheint nun diese Folgerung für unsere Blattwespen, bei denen leichtere Läsion der Larvenfühler zu unveränderter Regeneration führt, tiefere Verletzung aber zum Ersatze der Fühlerspitze durch die Fußspitze. Wohl könnte in letzterem Falle die supponierte »Imaginalscheibe« getroffen worden sein. Warum sind aber dann die distalen Teile in Umformung zum Fuß begriffen und nicht eher die proximalen, da doch die »Imaginalscheiben« eingestülpt, also mit den späteren proximalen Teilen dem Einstiche zunächst ausgesetzt sein sollten? Die richtige Deutung liegt wohl auch hier im Stehenbleiben der von der Läsion nicht unmittelbar betroffenen Grundglieder und in der Regeneration der zerstörten, von denen das letzte Fußcharaktere zur Ausbildung bringt.

Wenn die Insektenanhänge auch bei der vollständigen Metamorphose aus den Larvengliedmaßen direkt hervorgehen, was sind dann die zweifellos vorgefundenen sog. »Imaginalscheiben« ihrer Aufgabe nach? Ohne besonders hierauf gerichtete Untersuchungen läßt sich dies ebensowenig wie für die sog. »Ganglienzellen« in den Fühlern und Augen der Arthropoden entscheiden. Es könnten Reservebehälter oder Drüsen mit innerer Sekretion für die Umwandlung der Larven- in die Imaginalcharaktere sein; gewiß ließen sich noch andere Funktionen für sie ausfindig machen.

Zusammenfassung.

a) Die Blattwespe *Cimbex axillaris* Panz. vermag Fühler (und Auge) zu regenerieren, welche knapp vor der Verspinnung operiert worden waren. Hiermit ist Regeneration auch bei der letzten bisher nicht experimentell daraufhin geprüften Insektenordnung, den Hautflüglern oder Hymenopteren, nachgewiesen.

b) Bei Absengung des Fühlers ohne Einstich tritt an Stelle des beschädigten Larvenfühlers ein typischer Fühler an Nymphe und Imago auf. Bei tieferer Verletzung, Anstich mit oder ohne Kausterisation, kommt es zur Ausbildung von Fußcharakteren an der Endkeule des

Fühlers, und zwar wurden 1—2 Krallen, Sohlenkissen und Fußbehaarung beobachtet. Da unter den unoperierten Kontrollen Abnormitäten der Fühler nicht auftraten, ist der lange bekannte Naturfund einer *Cimbex axillaris* mit klauentragendem Fühler nicht auf Mutation sondern auf Regeneration zurückzuführen.

c) Die gradweise Zunahme der Umbildung eines Fühlerendes zu einem Fußende mit zunehmender Tiefe der Verwundung bestätigt den für normale Regeneration von Insekten mit vollkommener Verwandlung gefolgerten direkten Übergang der Teile des Larven- in die entsprechenden des Imaginalfühlers. Die sogenannten »Imaginalscheiben« können daher nur bei den Flügeln ganz neue Anlagen zur Entfaltung der Imaginalanhänge, nicht aber bei den Fühlern und anderen ventralen Anhängen darstellen.

Literaturverzeichnis.

- Bateson, W., Materials for the Study of Variation. London, Macmillan. 1894.
 Chantran, S., Expériences sur la régénération des yeux chez les écrevisses. Comptes Rendus Académie Paris. LXXVI. 240. 1873.
 Chapman, T. A., The Relationship between the Larval and Imaginal Legs of Lepidoptera. The Entomological Record. XII. 141 u. 177. 1900.
 Herbst, C., Über die Regeneration von antennenähnlichen Organen. II. Vierteljahrschrift naturf. Ges. Zürich. XLI. 435. 1896.
 Kraatz, G., Über eine merkwürdige Monstrosität bei *Cimbex axillaris* (Hymenopt.). Deutsche Entomologische Zeitschrift. XX. 377. 1876.
 Przibram, H., Die Homoeosis bei Arthropoden (I). Arch. f. Entw.-Mech. XXIX. 587. 1910.
 — — II. daselbst. XLIII. 47. 1917.
 — — III. daselbst. XLIII. 63. 1917.
 — — IV. daselbst. XLV. 39. 1919.
 — — V. daselbst. XLV. 52. 1919.
 Schmiedeknecht, O., Die Hymenopteren Mitteleuropas. Fischer, Jena. 1907.
 Wheeler, W. M., An Antenniform Extra appendage in *Dilophus tibialis*. Arch. f. Entw.-Mech. III. 261. 1896.

Tafelerklärung.

Tafel V.

Alle Zeichnungen beziehen sich auf die Blattwespe *Cimbex axillaris* Panz.

- Abb. 1. Kopf einer normalen Imago ♂ von oben. Lupenvergrößerung (wirkliche Größe wie Abb. 2a).
 Abb. 1a. Endglied des Vorderbeines von oben, 1b von der Seite, 1c normaler Fühler. Reichert Ok. 4, Obj. 2.
 Abb. 2. Kopf einer Imago ♂ mit regeneriertem linken Fühler, von oben. Lupenvergr. 2a nat. Größe.
 Abb. 2b. Kopf einer Larve mit Kausterisation des l. Fühlers, von vorn, nat. Größe, 2c do. Lupenvergr.

- Abb. 2d. Regenerierter linker Fühler. R. Ok. 4, Obj. 2 (erscheint infolge d. mikroskop. Vergr. umgekehrt).
- Abb. 3. Kopf einer ausgeschälten Nymphe mit regeneriertem linken Fühler nach Kausterisation, von oben. Lupenvergr.
- Abb. 4. Kopf einer anderen ausgeschälten Nymphe mit regeneriertem linken Fühler nach Kausterisation, von vorn. Lupenvergr.
- Abb. 5. Kopf einer Imago ♂ mit reg. l. Fühler nach Einstich und Kausterisation $1-1\frac{1}{2}$ cm R. a., von oben. Lupenvergr.
- Abb. 5a. Das Endglied des regenerierten l. Fühlers. R. Ok. 4, Obj. 2 (erscheint inf. d. mikr. Vergr. umgekehrt).
- Abb. 6. Kopf einer ausgeschälten Nymphe mit reg. l. Fühler und Auge, von oben, nach Einst. und Kaust. $1-1\frac{1}{2}$ cm R. a. Lupenvergr.
- Abb. 7. Kopf einer Imago ♀ mit krallentragendem reg. l. Fühler nach Einst. u. Kaust., $1-1\frac{1}{2}$ cm R. a., von oben, Lupenvergr.
- Abb. 7a. Der krallentragende regenerierte linke Fühler des Ex. Abb. 7. Reich. Mikr. Ok. 4, Obj. 2.
- Abb. 8. Kopf einer ausgeschälten Imago mit krallentr. reg. l. Fühler, von oben, Lupenvergr.
- Abb. 8a. Kopf derselben, etwas weiter von rechts angesehen. Lupenvergr.
- Abb. 8b. Endkeule des rechten Puppenfühlers. R. Ok. 4, Obj. 2, nach Mikr. für die Taf. umgekehrt, erscheint daher richtig).
- Abb. 8c. Rechter normaler, linker krallentragender Fühler und linkes Vorderbein desselben Exemplares von vorn. R. Ok. 4, Obj. 2 (erscheint infolge der mikroskop. Vergrößerung umgekehrt).
- Abb. 9. Kopf einer Imago ♂ mit krallentr. l. Fühler nach Einst. u. Kaust., 3 cm R. a., von oben. Lupenvergr.
- Abb. 9a. Krallentragendes Endglied des l. Fühlers, von oben. R. Ok. 4, Obj. 2 (erscheint umgekehrt).
- Abb. 9b. Krallentragendes Endglied des l. Fühlers, von der Seite. R. Ok. 4, Obj. 2 (erscheint umgekehrt).
- Abb. 10. Kopf einer Imago ♂ mit krallentr. Fühler nach Einst. ohne Kaust., von oben. Lupenvergr.
- Abb. 10a. Krallentragendes Endglied des l. Fühlers. R. Ok. 4, Obj. 2 (erscheint umgekehrt).
- Abb. 11. Kopf einer ausgeschälten Nymphe mit krallentr. l. Fühler, nach Einst. ohne Kaust., von oben. Lupenvergr.
- Abb. 11a. Linkes Vorderbein derselben, Endglieder von der Seite gesehen. R. Ok. 4, Obj. 2 (erscheint umgekehrt).
- Abb. 11b. Endglied des l. krallentragenden Fühlers. R. Ok. 4, Obj. 2 (erscheint umgekehrt).

Tabelle: *Cimbex axillaris* Panz.

Versuchsserie	Datum des Versuchsbeginns	Versuchsart	Anzahl Raupen	Anzahl Kokons	Anzahl Nymphen	Anzahl ausgeschalt. Nymphen	Anzahl Imagines	Datum des Ausschlüpfens bzw. der Ausschälung	Aussehen des linken Fühlers	Abbild.
A	16.VII.17	nicht operierte Kontrollen	63	63	51	—	31	2.—9.IV.18	normal	1
B	13.VII.17	l. Fühler kaust. ohne Anstich	20	11	3	2	1	4.IV. (bzw. 17.V u. 22.IV)	fast normales Regenerat	2, 3, 4
C	10.VII.17	l. Fühler kaust. mit Anstich, 1—1/2 cm »Rollenabstand«	20	4	4	2	2	22.IV. (bzw. 22.IV.)	wenig abweich. Regenerat	5, 6
			—	—	—	—	—	5.IV. (bzw. 22.IV.)	krallentragendes Regenerat	7, 8
D	»	» 2 cm » » »	20	2	0	—	—	—	—	—
E	»	» 3 cm » » »	20	1	1	—	1	22.IV.18	krallentrag. Reg.	9
F	16.VII.17	l. Fühler Anstich ohne Kaust.	20	8	2	1	1	9.IV. (bzw. 9.IV.)	» »	10, 11
G	13.VII.17	r. Auge kaust. ohne Anstich	20	7	0	—	—	—	} infolge Absterbens aller Versuchstiere keine Resultate	} zufällig. Augenregenerat, siehe Serie C, Abb. 6.
H	»	beide Augen kaust. ohne Anstich	20	6	0	—	—	—		
I	12.VII.17	r. Auge kaust. mit Anstich	20	2	0	—	—	—		
K	»	» » » »	20	0	0	—	—	—		

