

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Rostock  
(Direktor: Prof. Dr. L. SPANNHOF)

## ÜBER DIE REGENERATION BEI SCHABEN (BLATTARIA)

### I. DAS REGENERATIONSVERMÖGEN UND DIE GENESE DES REGENERATS

Von

HEINZ PENZLIN

Mit 21 Textabbildungen (39 Einzelbilder)

(Eingegangen am 23. Januar 1963)

<b>Inhalt</b>		Seite
I. Einleitung . . . . .		434
II. Material und Technik . . . . .		435
III. Das Regenerationsvermögen . . . . .		436
A. Die Laufbeine . . . . .		436
B. Andere Körperteile . . . . .		443
IV. Die Morphogenese des Beinregenerats . . . . .		444
A. Verlauf der Morphogenese . . . . .		444
B. Geschwindigkeit der Morphogenese . . . . .		448
V. Die Histogenese des Beinregenerats . . . . .		449
A. Wundverschluß . . . . .		449
B. Blastembildung . . . . .		451
C. Wachstum und Differenzierung . . . . .		454
VI. Die Anatomie des regenerierten Beines . . . . .		457
VII. Diskussion . . . . .		460
Zusammenfassung . . . . .		461
Literatur . . . . .		463

### I. Einleitung

Die Fähigkeit zur Ersatzleistung verlorengegangener Körperanhänge ist bei den Insekten weit verbreitet. Sie ist bekannt bei verschiedenen Arten der Thysanura, Ephemera, Odonata, Embiidea, Saltatoria, Phasmida, Dermaptera, Mantodea, Blattaria, Thysanoptera, Hemiptera, Hymenoptera, Coleoptera und Lepidoptera. Die Größe des Regenerationsvermögens ist bei den einzelnen Gruppen jedoch sehr unterschiedlich.

Für die Blattaria, die Versuchsobjekte der vorliegenden Untersuchungen, wird zuerst von HEINEKEN (1829) am Beispiel des Antennenersatzes ein Regenerationsvermögen angegeben.

Untersuchungen über die Regeneration des Schabenbeines führten zuerst MARSHALL (1844, 1855) und NEWPORT (1847) durch. Die umfangreichsten Arbeiten über diese Erscheinung stammen von BRINDLEY (1897, 1898). Er beobachtete bei verschiedenen Schabenarten (*Periplaneta americana*, *Periplaneta australasiae*, *Blattella germanica* und

*Stylopyga orientalis*), daß das Bein von Tieren, die ihre postembryonale Entwicklung noch nicht abgeschlossen hatten, sowohl von der Autotomiestelle zwischen Trochanter und Femur als auch von dem Stumpf des Femur bzw. der Tibia aus regeneriert werden konnte. Dabei sollten junge Larven schneller als ältere und männliche schneller als weibliche gleichen Alters regenerieren. Nach Meinung des Autors muß die Coxa stets unversehrt am Rumpf verbleiben, damit sich ein Regenerat entwickeln kann. BORDAGE (1905) berichtet in Übereinstimmung damit, daß *Periplaneta americana* und *Panchlora maderae* ihre Beine nach Amputation durch die Hüfte bzw. den Trochanter nicht regenerierten. MEGUŠAR (1910) beobachtete dagegen, daß *Stylopyga orientalis* nach Amputation etwa durch die Mitte der Coxa in der Regel bis zur zweiten postoperativen Häutung ein Miniaturbein regenerierte. Der Tarsus des ersetzten Beines zeigt bei den Schaben niemals mehr die ursprünglichen fünf Glieder, sondern ist immer nur tetramer. Dieser Zustand bleibt bis zur Imago bestehen, gleichgültig auf welchem Stadium das Bein amputiert wurde.

Das Heranwachsen des neuen Beines innerhalb der alten Coxa kann bei *Periplaneta* durch die Cuticula hindurch am lebenden Tier in groben Zügen verfolgt werden (BODENSTEIN 1955). Die Morphogenese scheint bei *Periplaneta* in einigen Punkten anders zu verlaufen als bei *Blattella* (O'FARRELL u. STOCK 1958). Histologische Untersuchungen über die Regeneration sind an Vertretern der Schaben noch nicht durchgeführt worden. Diese sind aber um so nötiger, weil die an anderen Insektenarten gemachten Beobachtungen einander sehr widersprechen.

Das Ziel der vorliegenden Arbeit war, das Regenerationsvermögen der Schaben (Blattaria) — insbesondere das Vermögen zum Ersatz der Extremitäten von verschiedenem Niveau aus — systematisch zu untersuchen sowie die Morphogenese und Histogenese des Beinregenerats zu studieren, um eine brauchbare Grundlage für beabsichtigte experimentelle Untersuchungen zu schaffen. Schon aus den mitgeteilten Literaturzitaten läßt sich entnehmen, daß die Schaben ein relativ gut entwickeltes Regenerationsvermögen besitzen müssen. Da die Tiere sich außerdem gut züchten lassen, sind die Voraussetzungen für experimentelle Arbeiten mit diesem Objekt günstig. Hinzu kommt, daß die große amerikanische Schabe, *Periplaneta americana*, auch mikrochirurgischen Eingriffen zugänglich ist (BODENSTEIN 1953 a und b, 1955; CHADWICK 1956; DIAS 1956 u. a.).

## II. Material und Technik

Versuchsobjekt der folgenden Untersuchungen war die amerikanische Schabe, *Periplaneta americana* L. Mit der kleinen Schabenart, *Blattella* (*Phyllodromia*) *germanica*, wurden nur einige Experimente zum Vergleich durchgeführt.

Die Tiere wurden bei etwa 27°C in Vollglasaquarien gezüchtet. Sie wurden vornehmlich mit gekochtem Haferflockenbrei gefüttert, hin und wieder wurden zusätzlich rohe oder gekochte Kartoffeln, Mohrrüben, Quark oder eingeweichte Brotstücke geboten. Für eine hinreichend hohe Luftfeuchtigkeit wurde dadurch gesorgt, daß offene Gefäße mit Wasser im Wärmeschrank aufgestellt wurden. In den Zuchtgefäßen befanden sich außerdem noch Lappen, die stets feucht gehalten wurden, was sich besonders vorteilhaft auf die Fortpflanzungsrate der Tiere auswirkte. Deckel und kleine Kartons aus Pappe gaben den Tieren in ihren Zuchtgefäßen die Möglichkeit, sich zu verkriechen. Die Aquarien waren mit einem Gazedeckel verschlossen. Der Rand der Zuchtbehälter war außerdem etwa 4 cm breit mit einem dünnen Vaselineüberzug versehen, um zu verhindern, daß die Tiere beim Öffnen des Deckels sofort über den Rand kriechen.

Alle Amputationen wurden stets am metathorakalen Bein und kurz nach einer Häutung durchgeführt, damit den Tieren bis zur nächsten Häutung genügend Zeit zur Regeneration des Fehlenden blieb. Die Ablösung des Beines an der Autotomiestelle zwischen Trochanter und Femur wurde grundsätzlich durch einen leichten Zug an dem betreffenden Bein erreicht. Alle anderen Amputationen wurden unter dem Binokular mit Hilfe einer Schere durchgeführt. Die Beschreibungen der Histo- und Morphogenese beziehen sich auf die Regeneration von der Autotomiestelle zwischen Trochanter und Femur aus. Die Versuchstiere befanden sich für die Zeit des Versuchs in kleinen Glasschalen bei konstanter Temperatur von etwa 26°C.

Zur Beobachtung von Einzelheiten der Morphogenese wurden die das Regenerat enthaltenden Beinstümpfe in Bouin fixiert und mit Chlordioxyd-Schwefelsäure (ROMEIS 1948, § 2301) aufgehellt. Anschließend wurden die Stücke in ein Gemisch aus gleichen Teilen einer 5%igen Natriumnitratlösung und einer 2,5%igen Natriumthiosulfatlösung übertragen, in Wasser ausgewaschen und mit Boraxkarmin gut durchgefärbt. An den schließlich über die Alkoholreihe in Benzol überführten Stücken können alle Einzelheiten sehr gut studiert werden.

Bei den histologischen Untersuchungen hat sich das Bouinsche Gemisch gegenüber dem Zenkerschen und Susa am besten bewährt. Die das Regenerat enthaltenden Beinstümpfe blieben je nach Größe unterschiedlich lange im Bouinschen Gemisch, höchstens aber 24 Std. Eine Erweichung des Chitins mit Chlordioxyd-Schwefelsäure erwies sich als nicht unbedingt notwendig. Die Dicke der Paraffinschnitte lag zwischen 5 und 7  $\mu$ . Stets wurde die Coxa mit dem Trochanter längs geschnitten. Die Schnitte wurden mit Hämalaun-Erythrosin oder Eisenhämatoxylin gefärbt.

### III. Das Regenerationsvermögen

#### A. Die Laufbeine

Die Extremitäten der Schaben weisen zwei Stellen auf, an denen sie besonders leicht abreißen, eine am Tibiotarsalgelenk und die andere zwischen Femur und Trochanter. An diesen Stellen kann außerdem das verletzte Bein vom Tier aktiv abgeworfen werden (PENZLIN 1960). Stets entwickelt sich das Regenerat im Schutze des durch die Gerinnung der Hämolymphe an der Wundfläche geschlossenen Beinstumpfes. Frühestens mit der postoperativen Häutung tritt das Regenerat frei hervor.

Wie bei *Blattella* (O'FARRELL u. Mitarb. 1953, 1956), so existiert auch bei *Periplaneta* eine „kritische Periode“ innerhalb jedes Häutungs-

intervalls: Amputation vor diesem Zeitpunkt führt zur Regeneration des Fehlenden bis zur postoperativen Häutung, Amputation zu einem späteren Zeitpunkt läßt den Regenerationsprozeß erst nach der postoperativen Häutung beginnen. Bei *Periplaneta*-Larven mit einem 7—8 mm breiten Pronotumschild (das entspricht dem achten oder neunten Larvenstadium) liegt diese kritische Periode bei einem normalen Häutungsintervall von durchschnittlich 18—19 Tagen zwischen dem 7. und 8. Tag vor der nächsten Häutung (PENZLIN, unveröff.). Die einzelnen Larvenstadien zeigen ein ungefähr gleich hohes Regenerationsvermögen, den Imagines fehlt es dagegen.

Der kurz nach einer Häutung ausgerissene, abgeschnittene oder vom Tier abgeworfene *Tarsus* wird bis zur nächsten Häutung regeneriert. Die Länge des regenerierten Tarsus kann dann bereits wieder ca. 90% der Länge des für das betreffende Stadium charakteristischen Tarsus betragen. Das bedeutet, daß der regenerierte Tarsus schon wieder die Länge des zuvor amputierten, für das vorhergehende Stadium charakteristischen Fußes besitzt.

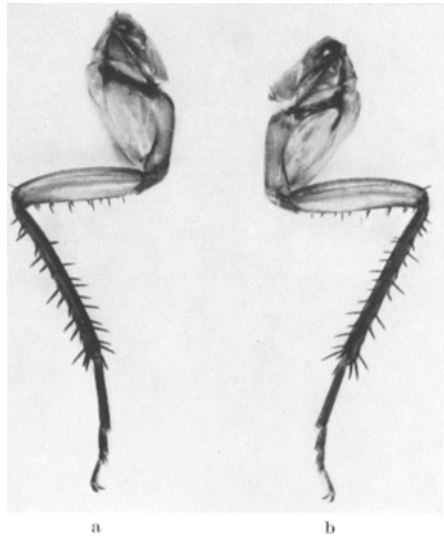


Abb. 1 a u. b. *Periplaneta americana*, metathorakale Beine von ventral; a regeneriert (tetramerer Tarsus), b normal (pentamerer Tarsus)

Wie bekannt, entsteht am Regenerat niemals wieder der fünfgliedrige Tarsus, sondern stets nur ein tetramerer (Abb. 1). Das ist eine zumindest für die Phasmiden, Mantiden und Blattaria allgemeingültige Gesetzmäßigkeit (BORDAGE 1905). Entfernt man nicht den ganzen Tarsus, sondern nur ein Tarsalglied, zwei, drei oder vier Glieder, so sterben bei *Periplaneta* regelmäßig die am Tier verbliebenen Fußglieder mit der Zeit ab und brechen schließlich an der Tibia ab. Das geschieht sogar dann, wenn man nur die distale Hälfte des letzten Tarsalgliedes abschneidet. Die Regeneration erfolgt anschließend vom Tibiaende aus, und der Tarsus ist selbstverständlich dann immer tetramer. Lediglich die Krallen werden direkt regeneriert, ohne daß zuvor der ganze Tarsus abgeworfen wird.

*Blattella* verhält sich in dieser Beziehung anders. Autotomie des am Körper verbliebenen Tarsusstückes erfolgt nicht, wenn bis zu drei Fußglieder entfernt werden. Erst nach Amputation von vier Tarsal-

gliedern findet wie bei *Periplaneta* der anschließende Abwurf des Tarsusstumpfes statt. Hinsichtlich der Regeneration eines pentameren oder tetrameren Tarsus bestehen folgende Gesetzmäßigkeiten: Wird nur das letzte oder werden die beiden letzten Tarsalglieder abgeschnitten, so ist der regenerierte Tarsus stets wieder pentamer. Das gilt auch noch, wenn man den Fuß durch die Mitte des dritten Gliedes amputiert. Dagegen bleibt in Widerspruch zu den Beobachtungen OFARRELLS u. Mitarb. (1960) bereits nach der Amputation der drei distalen Tarsalglieder das Regenerat tetramer (Tabelle).

Dieses Versuchsergebnis zeigt, daß der tetramere Tarsus bei *Blattella* dadurch entsteht, daß am Regenerat die Suturbildung zwischen dem zweiten und dritten

Tabelle.

*Blattella germanica*, Abhängigkeit der Gliederzahl des regenerierten Tarsus vom Amputationsniveau

Zahl der amputierten Tarsalglieder	Regenerierter Tarsus
1	pentamer
2	pentamer
3	tetramer
4	(das verbliebene Tarsalglied wird regelmäßig abgeworfen, Regeneration vom Tibiaende aus: siehe nächste Zeile)
5	tetramer

und nicht zwischen dem dritten und vierten Glied — wie es VOY (1949) für *Blatta orientalis* annahm — unterbleibt. Der Vergleich der Glieder eines pentameren mit denen eines tetrameren Tarsus läßt ohnehin diese Vermutung aufkommen (Abbildung 1), denn das lange Basalglied, das

sehr kurze vorletzte Glied und das charakteristisch geformte letzte Glied erkennt man in normaler Gestalt am regenerierten, tetrameren Tarsus wieder. Dagegen ist das zweite und dritte Tarsalglied durch ein einziges, größeres ersetzt. Bei *Carausius morosus* führt ebenfalls das Ausbleiben der Suturbildung zwischen dem zweiten und dritten Tarsusglied bei der Regeneration zur Entstehung eines hypotypischen Tarsus (VOY 1952).

Nach *Amputation* des Beines *durch die Tibia oder das Femur* wird um so häufiger der Stumpf einige Tage nach der Amputation bis zu der Suture zwischen Trochanter und Femur (Autotomiestelle) abgeworfen, je weiter proximal das Bein amputiert wurde (PENZLIN 1960). Die Regeneration geht dann anschließend von der Autotomiestelle aus im Schutze der von der Coxa und dem Trochanter gebildeten Chitinkapsel vor sich. Von dieser Autotomiestelle aus kann das Bein sowohl bei *Periplaneta* als auch bei *Blattella* am besten ersetzt werden. *Periplaneta*-Larven können von dieser Stelle aus bis zur nächsten Häutung ein Bein regenerieren, das bereits wieder eine Länge von etwa 90 % der des normalen unverletzten Beines der anderen Körperseite erreicht (Abb. 2).

*Blattella*-Larven stehen in dieser Beziehung den *Periplaneta*-Larven nicht nach. Abb. 3 zeigt ein Tier, das das Bein innerhalb von nur 7 Tagen vollständig regeneriert hat. Das Regenerat zeigt bereits wieder  $\frac{3}{4}$  der Normallänge!

In manchen Fällen unterbleibt die Autotomie des Stumpfes bis zum Trochanter, und zwar um so häufiger, je weiter distalwärts das Bein amputiert wurde. In solchen Fällen kann die Regeneration auch direkt von der Schnittfläche aus erfolgen. Das Regenerationsvermögen im Bereich

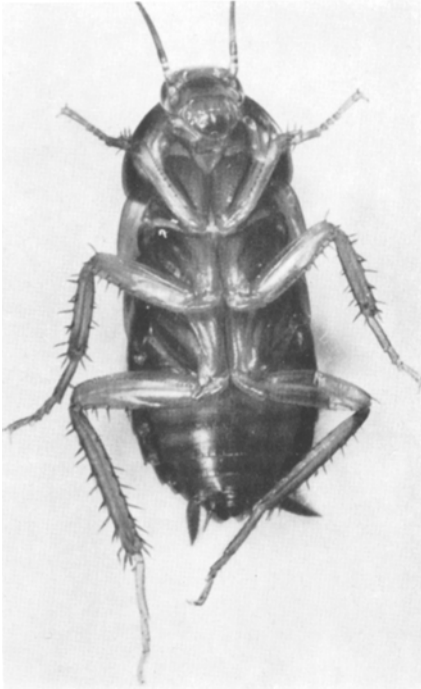


Abb. 2



Abb. 3

Abb. 2. *Periplaneta americana*: Das linke Hinterbein ist 13 Tage vor der Häutung autotomiert worden. Das Bild zeigt das Tier mit dem Regenerat nach der darauffolgenden Häutung

Abb. 3. *Blattella germanica*: Das linke Hinterbein wurde 7 Tage vor der Imaginalhäutung autotomiert. Das Bild zeigt die Imago mit dem Regenerat

der Tibia und des Femur ist schlechter als nach Autotomie. Es nimmt in diesem Bereich von distal nach proximal ab, um dann an der Autotomiestelle selbst wieder unerwartet hoch zu sein (Abb. 7). Nach Amputation des Beines durch das Kniegelenk (zwischen Femur und Tibia) ist das Regenerat nach der postoperativen Häutung zwar schon wieder vollständig, es besitzt aber erst wieder 50% der normalen Länge von Tibia und Tarsus zusammen (Abb. 4). Das Regenerat nach Amputation durch die Mitte der proximalen Tibiahälfte erreicht

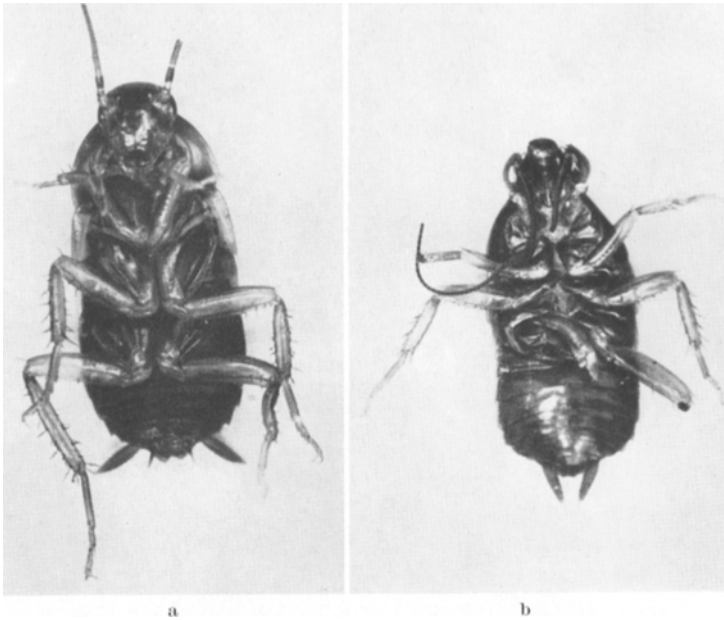


Abb. 4. a *Periplaneta americana*, linkes Hinterbein vom Knie und rechtes vom Trochanter regeneriert. Die Aufnahme wurde nach der postoperativen Häutung gemacht. b Die Exuvie der Larve

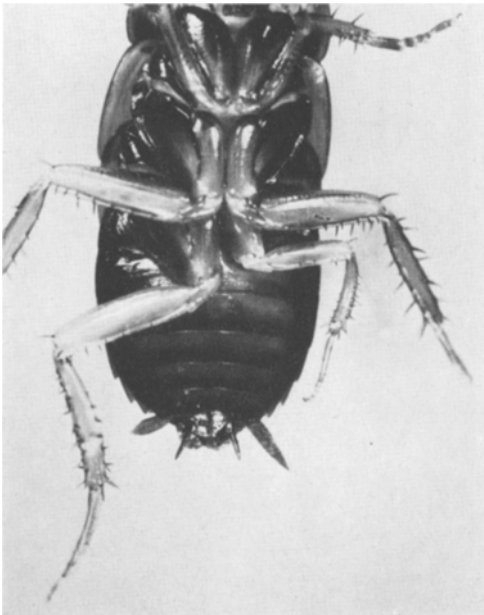


Abb. 5. *Periplaneta americana*, linkes Hinterbein am Tage der Häutung durch die Mitte des Coxagliedes abgeschnitten. Das Bild zeigt das Tier nach der zweiten postoperativen Häutung

dagegen bis zur nächsten Häutung bereits wieder 70% der Normallänge des entsprechenden Stückes am unverletzten Bein. Nach Amputationen durch die distale Tibiahälfte liegen die Werte noch höher. Dieses schlechtere Regenerationsvermögen im Bereich der Tibia und des Femur ist für das Tier nicht von großer Bedeutung, weil im gleichen Maße,

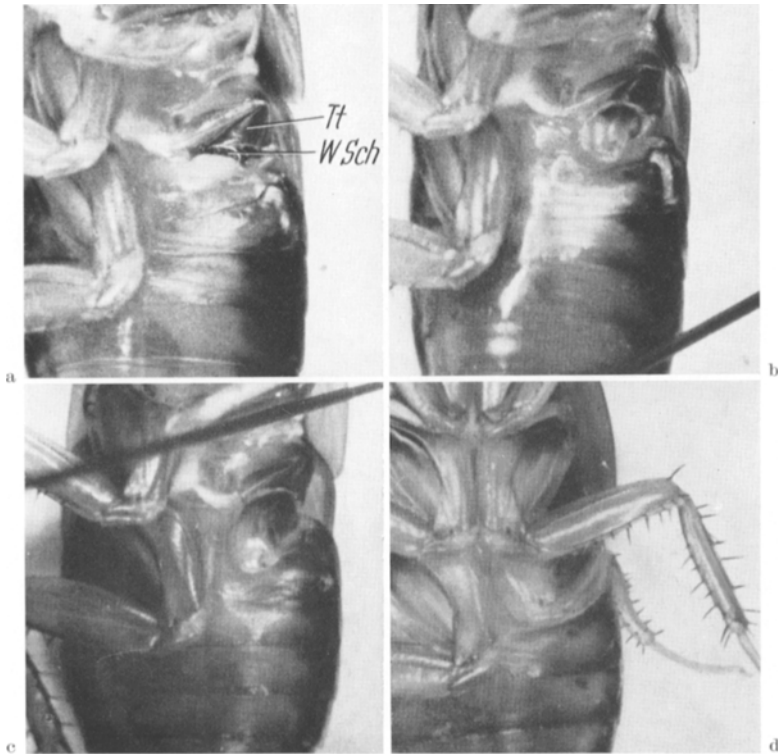


Abb. 6a—d. *Periplaneta americana*, Regeneration des linken Hinterbeins nach Amputation zwischen Coxa und Trochantin (*Tf* Trochantin, *WSch* Wundschorf). a Verheilung der Schnittwunde, b nach der ersten postoperativen Häutung, c nach der zweiten postoperativen Häutung, d nach der fünften postoperativen Häutung (etwa 5 Monate nach der Amputation)

wie die Regenerationskraft abnimmt, die Wahrscheinlichkeit, daß der Stumpf bis zum Trochanter abgeworfen wird, zunimmt. Nach Amputationen durch das Femur erfolgt fast regelmäßig eine Autotomie. Diese Gesetzmäßigkeiten gelten sowohl für *Periplaneta* als auch für *Blattella*.

Nach *Amputation* des Beines *proximal von der trochantero-femorales Suture* ist ein stark vermindertes Regenerationsvermögen zu beobachten, die Regeneration unterbleibt aber im Gegensatz zu den Beobachtungen älterer Autoren (BRINDLEY 1897, 1898; BORDAGE 1905; ILLINGWORTH



1916) nicht. Das Regenerationsvermögen nimmt im Bereich des Trochanter und der Coxa von der Autotomiestelle aus wiederum in proximaler Richtung ab, und zwar sehr schnell. Nach einem Schnitt durch die Spitze des Trochanter bzw. durch das Coxa-Trochantergelenk erscheint noch mit der nächsten Häutung das Regenerat. Es erreicht aber schon nicht mehr die Länge wie nach Autotomie am Trochanter. Schneidet man schließlich das Bein ungefähr durch die Mitte der Coxa ab, so hat sich in den meisten Fällen bis zur nächsten Häutung nur die Wunde

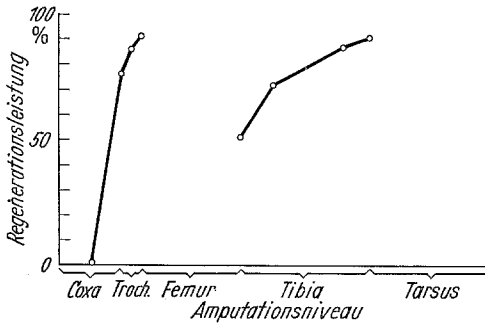


Abb. 7. *Periplaneta americana*, graphische Darstellung des Regenerationsvermögens in Abhängigkeit vom Amputationsniveau. Ordinate: Länge des Regenerats nach der ersten postoperativen Häutung in Prozent, die für das betreffende Larvenstadium geltende Normlänge des entsprechenden, nicht regenerierten Beinstücks gleich 100 % gesetzt

geschlossen. Ein stark verkürztes Beinregenerat wird dann erst mit der zweiten postoperativen Häutung frei (Abb. 5).

Selbst wenn das Bein an der Basis zwischen Coxa und Trochantin abgeschnitten wird, können *Periplaneta*-Larven noch — ähnlich wie es CHILD u. YOUNG (1903) an Agrioniden-Larven beobachteten — schrittweise von Häutung zu Häutung zunächst die Coxa und dann das ganze Bein

neu bilden (Abb. 6). Das Regenerat bleibt jedoch verhältnismäßig kurz. Bei dem in Abb. 6 wiedergegebenen Beispiel erschien mit der vierten postoperativen Häutung zum erstenmal ein verkrüppeltes Miniaturbein, das noch einen unvollständigen Tarsus zeigte und einige Tage nach der Häutung wieder abgeworfen wurde. Mit der fünften Häutung war das Regenerat dann vollständig (Abb. 6d). Es war aber noch sehr kurz und wuchs auch nur noch unwesentlich bis zur Imaginalhäutung, die erst etwa 5 Monate später erfolgte. Die regenerierte Coxa zeigt, abgesehen von ihrer geringeren Größe, niemals wieder die normale Form des Hüftgliedes. Insbesondere fehlt es ihr an Breite, so daß ihr Querschnitt fast ebenso hoch wie breit wird und das ganze Glied eine bohnenähnliche Gestalt erhält (Abb. 6).

Amputiert man das Bein noch dichter am Körper, d. h. werden neben dem Trochantin auch noch die größten Teile des Episternum und Epimerum entfernt, so unterbleibt bei *Periplaneta* die Regeneration. Eine Larve vollzog 9 Monate nach der völligen Exstirpation des Beines die Imaginalhäutung, ohne auch nur den Beginn einer Beinregeneration zu zeigen.

In der graphischen Darstellung der Abb. 7 sind die vorgetragenen Ergebnisse noch einmal übersichtlich zusammengefaßt. Es existieren

also im Schabenbein zwei bevorzugte Stellen, von denen die Neubildung des Verlorenen am besten vor sich geht. Diese beiden Stellen — es sind die trochanterofemorale Sutura und das Tibiotarsalgelenk — sind gleichzeitig die Orte, an denen das Bein bei Zug am leichtesten abreißt und bis zu denen das Bein vom Tier aktiv abgeworfen werden kann. Das bedeutet, daß im normalen Leben der Schaben die Regeneration auch am häufigsten von diesen Stellen aus zu erfolgen hat. In proximaler Richtung von diesen Stellen nimmt das Regenerationsvermögen jeweils ab, im Bereich des Trochanter wesentlich stärker als im Bereich der Tibia. Zwischen diesen beiden Kurvenstücken liegt eine Zone, in der eine Amputation fast regelmäßig eine nachträgliche Autotomie des Beinstumpfes bis zum Trochanter auslöst.

### B. Andere Körperteile

Durch Untersuchungen anderer Autoren ist bekannt, daß die Schaben neben ihren Extremitäten auch ihre Antennen (HAAS 1955) und Cerci (WOODRUFF 1937; O'FARRELL u. STOCK 1958) gut regenerieren können.

Das Vermögen zur Regeneration der *Mundgliedmaßen* ist ebenfalls gut ausgeprägt. So kann z. B. der Ersatz des Palpus labialis — kurz nach der Häutung amputiert — mit der postoperativen Häutung wieder vollständig geleistet sein. Ebenso kann der vordere Abschnitt der Unterlippe, d. h. der größte Teil des Prämentum mit den beiden Labialpalpen, den Paraglossae und den Glossae, nach beid- oder einseitiger Amputation bis zur nächsten Häutung in allen Teilen neu gebildet werden, ohne jedoch damit schon die normale Größe wieder erreicht zu haben. Ein noch größerer Verlust, z. B. nach Amputation durch die Mitte des Submentum, wird auch noch ersetzt. Die Regeneration ist in dem Falle aber erst nach einigen Häutungen abgeschlossen.

Das Vermögen zur Regeneration der *ersten Maxille* ist ähnlich gut ausgeprägt wie das zur Regeneration der zweiten. Auch hier kann der vollständig exstirpierte Palpus maxillaris bis zur nächsten Häutung in allen Teilen neu gebildet werden. Amputiert man weiter basal, etwa durch die Mitte des Stipes, so sind schon nach der nächsten Häutung der Palpus maxillaris, der Galeus und die Lacinia als deutliche Knospen an der Spitze des Stipes-Stumpfes angelegt. Mit weiteren Häutungen wachsen diese Knospen zu den charakteristischen Differenzierungen aus. Am langsamsten entwickelt sich der Palpus. Schließlich konnte auch noch nach Amputation der Maxille durch das Cardo-Glied eine Regeneration beobachtet werden.

Die kräftigen *Mandibeln* können ebenfalls abgeschnittene Stücke wieder regenerieren, so daß nach einigen Häutungen kein Größenunterschied mehr zwischen der verletzten und der unverletzten Mandibel festzustellen ist.

Die Oberlippe (*Labrum*) wurde bei einigen Tieren total abgeschnitten und noch ein Stück vom angrenzenden Clypeus mit fortgenommen. Schon mit der nächsten Häutung hatten diese Tiere ein kleines Regenerat gebildet, das im Verlauf der weiteren Entwicklung wieder zur normalen Größe heranwuchs.

Ebenso wie die Cerci am Hinterende der Tiere kann auch der *Stylus* bei männlichen Larven regeneriert werden. Einer *Periplaneta*-Larve wurde sofort nach einer Häutung ein Stück der Subgenitalplatte mit dem an ihr sitzenden rechten Stylus herausgeschnitten. Mit der nächsten Häutung erschien noch kein Regenerat. Erst mit der zweiten postoperativen Häutung erschien ein kleiner Stumpf, der bis zur darauffolgenden Imaginalhäutung noch zu einer Länge von 1,5 mm heranwuchs, d. h. schon wieder die halbe Länge des unverletzten Stylus erreichte.

Schließlich können auch durch einen flachen Schnitt entfernte *Komplexaugen* von den Larven teilweise regeneriert werden. In der Regel erscheint nach einigen Häutungen am Rande der glatt verheilten Wunde, wo der Schnitt besonders flach verlief, ein kleines dunkel pigmentiertes Areal mit Ommatidien, das im Verlauf weiterer Häutungen noch an Größe zunimmt. Es kann auch vorkommen, daß die Regeneration gleichzeitig von mehreren Randorten ausgeht.

#### IV. Die Morphogenese des Beinregenerats

##### A. Verlauf der Morphogenese

Der Prozeß der Morphogenese des Beinregenerats nach Autotomie an der trochanterofemorale Suture wurde in 14 Stadien unterteilt, die in den Teilfiguren der Abb. 8 wiedergegeben sind.

Nach der Amputation wird die Wundfläche ziemlich schnell oberflächlich durch ein Blutgerinnsel verschlossen. Die ersten morphologischen Veränderungen im Innern des Amputationsstumpfes sind deutlich nach einem Tag<sup>1</sup> zu erkennen. Die Muskulatur im Trochanter — es handelt sich um das proximale Stück des *M. flexor tibiae* WEBER (= *M. depressor tibiae* SNODGRASS) und um den *M. remotor femoris* WEBER (= *M. reductor femoris* SNODGRASS) — verliert ihre Faserstruktur infolge eintretender Sarkolyse. Schließlich erscheint das Innere des Trochanter gleichmäßig granuliert (Stadium 1). Etwa mit dem zweiten Tag beginnt sich die Epidermis im Trochanter von der Cuticula zu lösen und zurückzutreten. Nur an der Wundseite liegt das Gewebe der Gerinnungskruste von innen noch eng an (Stadium 2). Das nächste Stadium ist dadurch charakterisiert, daß sich inzwischen die Epidermis unterhalb der Gerinnungskruste wieder geschlossen hat und nun ebenfalls zurückgewichen ist. Dadurch ist ein allseitig glatt begrenzter, ungegliederter Regenerationskegel innerhalb des alten Trochanter entstanden (Stadium 3).

Dieser Regenerationskegel zeigt schon am vierten Tag eine Einkerbung, die Grenze zwischen dem zukünftigen Trochanter und Femur (Stadium 4). Gleichzeitig hat sich der Kegel weiter zurückgezogen, und auch die Epidermis in dem distalen Teil der Coxa hat sich jetzt von der Cuticula gelöst. Sehr schnell folgen dann die restlichen Einkerbungen in proximo-distaler Reihenfolge aufeinander, so daß schon zwischen dem vierten und fünften Tag der Regeneration der Trochanter-, Femur-, Tibia- und Tarsusabschnitt beginnen, sich voneinander abzugrenzen (Stadium 5). Ebenfalls ist die Einsenkung der Krallensehne kurz vor der Spitze des Regenerats auf diesem Stadium bereits deutlich zu erkennen. In der Folgezeit wird dann das Regenerat schmaler unter

<sup>1</sup> Die Zeitangaben beziehen sich auf Larven mit einem 6—7 mm breiten Prothorax, denen das Bein 4 Tage nach der Häutung amputiert wurde und die bei 26°C aufbewahrt wurden.

gleichzeitiger Streckung. Die Muskulatur in der Coxa zieht sich zusammen mit der sich von den Sehnen gelösten Epidermis weiter proximalwärts zurück und schafft so Raum für das heranwachsende Regenerat. Dadurch wird gleichzeitig die Basis des Regenerats immer weiter in Richtung zur Coxa verlagert. Die Gliederung in die drei Abschnitte

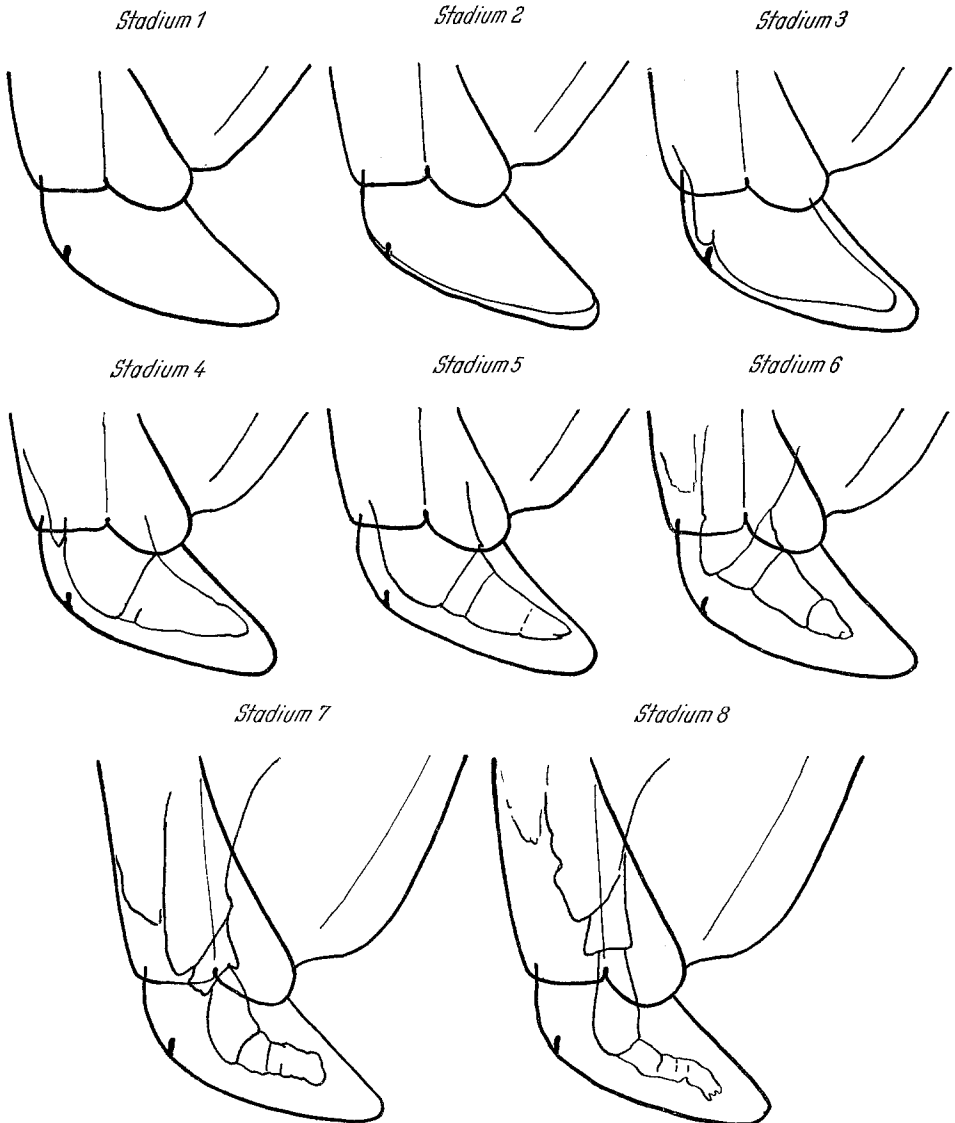
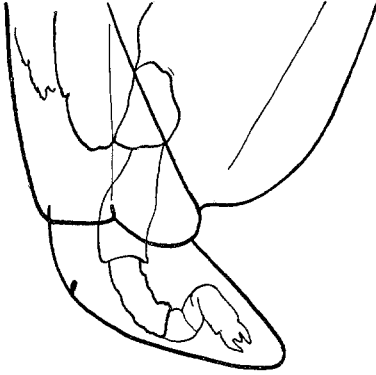
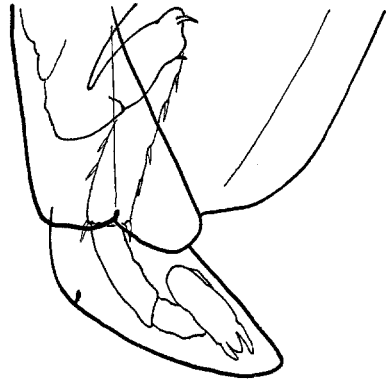


Abb. 8. *Periplaneta americana*, Morphogenese des Beinregenerats nach Autotomie am Trochanter kurz nach einer Häutung

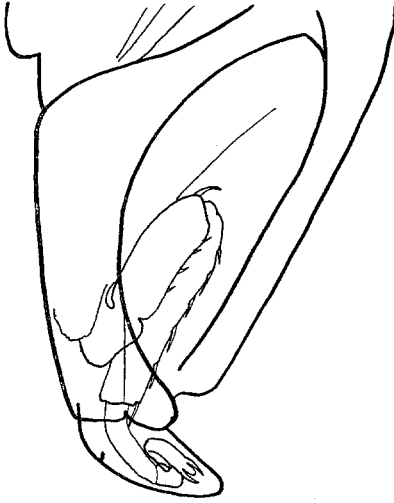
*Stadium 9*



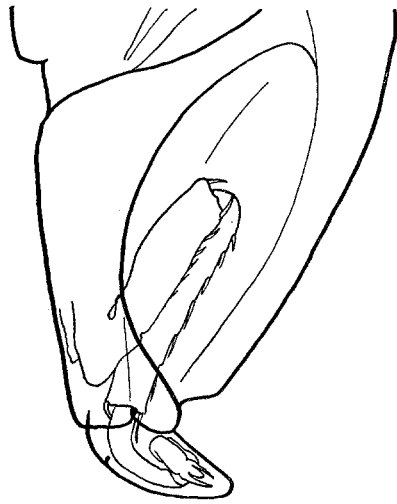
*Stadium 10*



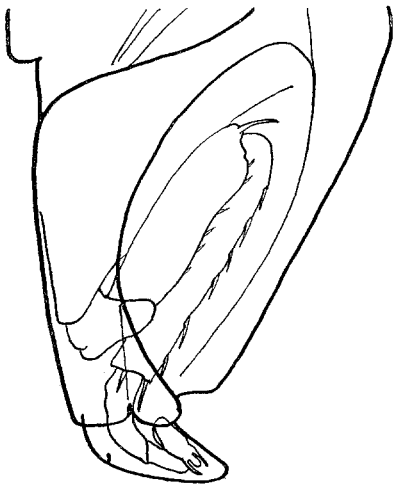
*Stadium 11*



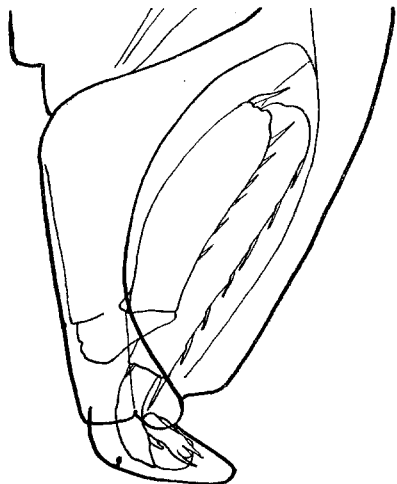
*Stadium 12*



*Stadium 13*



*Stadium 14*



(Femur, Tibia, Tarsus) ist zu diesem Zeitpunkt bereits sehr ausgeprägt. Der Tarsus selbst ist noch kurz und ungegliedert (Stadium 6). Auf dem Stadium 7 liegt der noch sehr kurze Femurabschnitt bereits vollständig innerhalb der alten Coxa. Gleichzeitig hat sich besonders der Tarsusabschnitt gestreckt und zeigt schon Andeutungen der Segmentierung. Bald reicht aber der Raum für das weiter stark heranwachsende Regenerat nicht mehr aus. Zuerst beginnt der Tarsusabschnitt, der an seinem Ende bereits zwei Krallenknospen und zwischen diesen die Aroliumknospe erkennen läßt, sich einmal aufzurollen, während Femur und Tibia noch gestreckt hintereinander liegen (Stadium 8).

Etwa am achten Tage der Regeneration beginnt das Regenerat im Kniegelenk einzuknicken. Zunächst schließen Femur und Tibia noch einen stumpfen bis rechten Winkel ein (Stadium 9). Der Femurabschnitt ist immer noch verhältnismäßig kurz, während die Tibia inzwischen herangewachsen ist. An ihrem distalen Ende differenzieren sich bereits die großen Endborsten heraus. Der Tarsus ist deutlich segmentiert. Mit dem Längerwerden der Beinglieder wird das Regenerat im Kniegelenk immer weiter gebeugt, bis schließlich die Tibia eng am Femur liegt. Das Femur ist immer noch relativ zu klein. Es zeigt erst etwa die halbe Länge der Tibia, die schon den vollen Borstenbesatz erkennen läßt (Stadium 10). Diese Disproportion zwischen Femur und Tibia wird anschließend allmählich ausgeglichen durch ein schnelleres Wachstum des Femurabschnittes.

Dadurch wird gleichzeitig das distale Tibiaende gehoben. Es hat am zehnten Tag bereits die Grenze zwischen Trochanter und Femur überschritten (Stadium 11). Am zwölften Tag hat das regenerierte Femur bereits  $\frac{2}{3}$  der Tibialänge erreicht (Stadium 12). Dabei dringt das Regenerat mit dem maximal gebeugten Knie voran immer weiter proximalwärts in die Coxa vor. Das Längenverhältnis zwischen Femur und Tibia hat sich am vierzehnten Tag auf 3:4 zugunsten des Schenkels verschoben (Stadium 13). Das distale Tibiaende liegt jetzt auf gleicher Höhe mit der distalen Trochanterrundung.

Das Endstadium (Stadium 14) ist in der letzten Teilfigur der Abb. 8 wiedergegeben. Die alte Coxa beherbergt das neue Femur und die neue Tibia. Die Tibia liegt etwas dorsal und außen von dem Femur, dem sie auf seiner ganzen Länge eng anliegt. Das Kniegelenk ist maximal gebeugt und liegt der Extremitätenbasis am nächsten. Der neue Tarsus

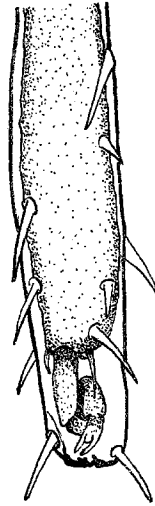


Abb. 9.  
*Periplaneta americana*,  
Tibia 28 Tage nach  
Amputation des Tarsus

liegt spiralg aufgewunden im alten Trochanter. Sein letztes Glied mit den beiden Krallen und dem Arolium befindet sich unmittelbar unterhalb der Gerinnungskruste. Das Regenerat wird mit der nächsten Häutung frei, streckt sich und ist dann bereits voll funktionstüchtig.

Nach Amputation lediglich des Tarsus wächst der neue Fuß im Schutze der durch die austretende Hämolymphe verschlossenen Tibia

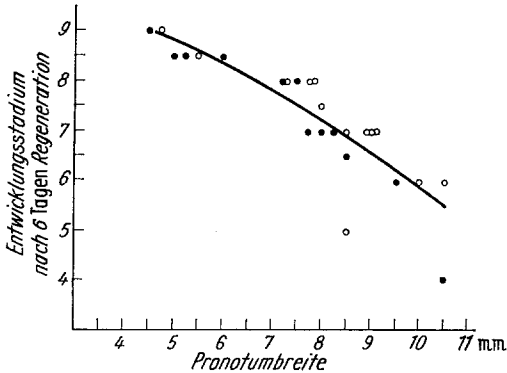


Abb. 10. *Periplaneta americana*, Abhängigkeit der Entwicklungsgeschwindigkeit des Beinregenerats von der Larvengröße (Breite des Pronotumschildes) nach Autotomie beider (Kreise) bzw. nur des linken Hinterbeins (Punkte) am Trochanter 6 Tage nach der Häutung. Versuchstemperatur: 26°C

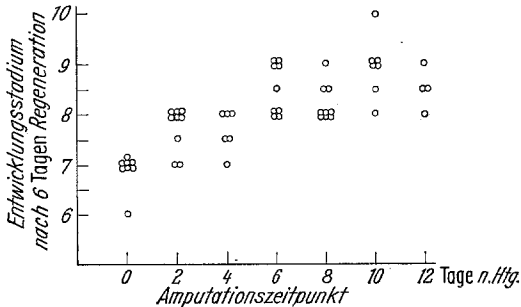


Abb. 11. *Periplaneta americana*, Abhängigkeit der Entwicklungsgeschwindigkeit des Beinregenerats vom Amputationszeitpunkt nach Autotomie des linken Hinterbeins am Trochanter. Alle Larven waren ungefähr gleich groß (5,5—6,5 mm breites Pronotumschild). Versuchstemperatur: 26°C

heran. Er liegt schließlich — ähnlich wie nach Amputation des Beines bis zum Trochanter — spiralg aufgewunden vor und wird mit der nächsten Häutung frei (Abb. 9).

### B. Geschwindigkeit der Morphogenese

Die Geschwindigkeit der Morphogenese des neuen Beins ist von verschiedenen Faktoren abhängig. Den größten Einfluß übt die Temperatur aus. Mit fallenden Zuchttemperaturen nimmt die Entwicklungsgeschwindigkeit stark ab. Bei Zimmertemperatur (etwa 19°C) gehaltene Larven hatten 6 Tage nach der Amputation erst das Morphogenese-Stadium 1 erreicht, während die Kontrolltiere bei einer Zuchttemperatur von 26°C im gleichen Zeitraum das Stadium 7 bzw. 8 er-

Larven mit der postoperativen Häutung ein Regenerat erscheint, das bereits wieder 90% der Normallänge besitzen kann. Müssen zwei Beine gleichzeitig ersetzt werden, so verläuft die Morphogenese beider Regenerate keinesfalls langsamer als bei einfacher Regeneration, eher scheint es, daß sie geringfügig beschleunigt abläuft (Abb. 10).

Interessant ist, daß auch der *Amputationszeitpunkt* auf die Geschwindigkeit der Regeneration einen Einfluß hat. Larven von ungefähr gleicher Größe (alle besaßen ein 5,5—6,5 mm breites Pronotumschild) wurde zu verschiedenen Zeitpunkten nach der Häutung das linke Hinterbein am Trochanter autotomiert und das nach 6 Tagen erreichte Morphogenese-Stadium notiert. Dabei zeigte sich, daß die am Tage der Häutung amputierten Beine am langsamsten, die 2 bzw. 4 Tage später autotomierten Beine etwas schneller und die sechs oder mehr Tage nach der Häutung amputierten Beine am schnellsten regenerierten (Abb. 11).

## V. Die Histogenese des Beinregenerats

### A. Wundverschluß

Der erste Vorgang, der sich nach der Amputation abspielt, ist der Verschluß der Wunde. Dieser muß sehr schnell vor sich gehen, um einen zu starken Blutverlust zu vermeiden. Aus diesem Grunde erfolgt bei den Arthropoden allgemein zunächst rasch ein primärer Wundverschluß durch die Gerinnung der austretenden Hämolymphe, und erst später geht unterhalb dieses Wundschorfes der sekundäre (definitive) Wundverschluß vor sich.

Der *primäre Wundverschluß* setzt bei *Periplaneta* ungefähr nach einer halben Stunde ein. Es entsteht eine Gerinnungskruste, die die Wunde oberflächlich verschließt. Die in dieser Kruste eingeschlossenen Hämocyten strecken sich parallel zur Wundfläche, ebenso ihre Kerne. Diese Extension der Hämocyten ist auch beim Gerinnungsprozeß im hängenden Tropfen als letzte Phase zu beobachten (FRANKE 1960). An der Oberfläche der Gerinnungskruste entsteht später eine neue Cuticula von beträchtlicher Dicke, aber ohne die für die normale Cuticula so typische Schichtung. Sie weist vielmehr eine Struktur senkrecht zur Oberfläche auf, denn sie zerbricht auf den Längsschnitten sehr leicht in eine Kette von einzelnen Blöcken (Abb. 12). Die neue Cuticula zeigt im histologischen Bild dieselbe Anfärbung wie die braune Exocuticula (DENNEL u. MALEK 1954—1956) der normalen Cuticula. Sie ist kein Produkt der Epidermiszellen, sondern entsteht durch Umwandlung aus der äußeren Lage der Gerinnungskruste, denn in der frischen Cuticula kann man mitunter noch eingeschlossene Kerne erkennen. Von innen her legen sich später weitere Hämocyten der Kruste an.



Ungefähr 2 Tage nach der Amputation erfolgt der *sekundäre Wundverschluß* durch die Epidermis. Man erkennt zunächst, daß die Epidermiszellen sich in der Nachbarschaft des Wundrandes von der Cuticula abheben und hochzylindrisch werden. Auch ihre Kerne werden

voluminöser. Dann beginnt sich die Epidermis vom Wundrande her unter die Gerinnungskruste zu schieben. In der Abb. 12 ist dieser Prozeß fast abgeschlossen. Man erkennt deutlich die besonders vom proximalen Wundrande her weit unter die Gerinnungskruste vorgeschobene Epidermis. Vom distalen Wundrande her ist sie nur wenig vorgestoßen. Zwischen beiden Epidermisrändern besteht nur noch eine kleine Öffnung. Bemerkenswert ist, daß zu diesem Zeitpunkt noch keine Mitosen auftreten, weder in der Epidermis noch im Innern des Trochanter. Der sekundäre Wundverschluß erfolgt also lediglich durch Verlagerung der Epidermiszellen.

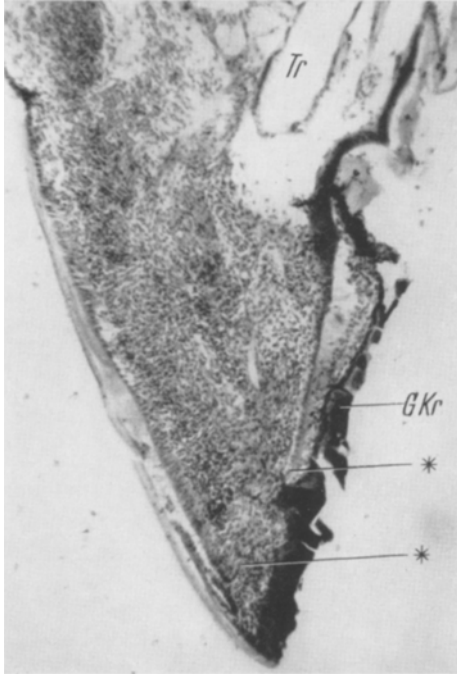


Abb. 12. *Periplaneta americana*, Längsschnitt durch den Trochanter 2 Tage nach der Autotomie (Morphogenesestadium 2). BOUIN, Hämalaun-Erythrosin. Obj. 3, Proj. 6,3. — Die Epidermis ist bis zu den markierten (\*) Stellen vorgedrungen, dazwischen bleibt noch eine kleine Öffnung.

GKr Gerinnungskruste, Tr Trachee

Diese frisch geschlossene Epidermislage (Abb. 13) wächst später direkt zur

Epidermis des Regenerats aus, wie es auch OST (1906) bei *Oniscus* und PFLUGFELDER (1936/37, 1940) bei *Pentatoma* und *Carausius* beobachtet haben. Ebensovienig wie diese Autoren konnte ich die Bildung einer zweiten Epidermislage beobachten. So soll nach BORDAGE (1905) bei *Raphiderus scabrosus* die aus alten Epidermiszellen über die Wunde geschobene Zellage später von einer zweiten Epidermis, die zum Regenerat auswächst, abgelöst werden. Auch WEGE (1911) berichtet, daß bei *Asellus aquaticus* die vom Rande her über die Wunde geschobenen Epidermiszellen später nach proximal eine zweite Lage größerer Zellen, die das neue Epithel des Regenerats liefern, abgeben.

### B. Blastembildung

Unmittelbar nach der Abtrennung des Femur vom Trochanter ziehen sich die durchtrennten Nerven, Tracheen und Muskeln in das Innere des Trochanter zurück, so daß in der Regel die Stumpfenden dieser Gewebe nicht in den Wundpfropf mit eingeschlossen werden, sondern frei liegen. Die Tracheenstämme werden anschließend durch Hämozyten verschlossen (Abb. 14).

Die *Muskulatur* im Trochanter — der *M. remotor femoris* und das proximale Stück des *M. flexor tibiae* — verschwindet einige Tage nach der Amputation. Das Myoplasma wird von der Ansatzstelle des Muskels an der Epidermis und vom abgerissenen Ende her aufgelöst. Das Myolemm widersteht dem Auflösungsprozeß etwas länger, um dann auch zu verschwinden. So kann man in den ersten Phasen der Sarkolyse noch oft die Umrisse der ursprünglichen Muskelzelle an dem

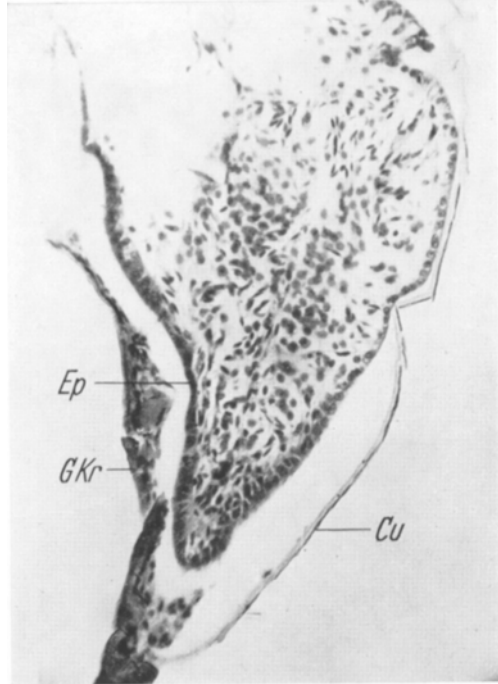


Abb. 13. *Periplaneta americana*, Längsschnitt durch den Trochanter 3 Tage nach der Autotomie (Morphogenesestadium 3). BOUIN, Hämalan-Erythrosin. Apochr. 10, Proj. 6,3. — Die Epidermis (*Ep*) hat sich unterhalb der Gerinnungskruste (*GKr*) geschlossen und zurückgezogen. *Cu* Cuticula des Trochanter

erhaltengebliebenen Myolemm erkennen. Im Innern ist jedoch das Myoplasma bis auf einen mehr oder weniger großen Restkörper zusammengeschnitten (Abb. 15). Die Kerne der Muskelzellen degenerieren pyknotisch. Sie werden kleiner und verlieren ihre Strukturen. Schließlich stellen sie nur noch ein homogenes Klümpchen dar. Den ursprünglichen Umfang des Kerns kann man noch eine Zeitlang an dem mit Erythrosin nicht bzw. schwächer angefärbten Hof um den Kernrest erkennen. Später werden die Kernreste von den Hämozyten phagozytiert. Ob daneben noch einige Kerne erhalten bleiben und sich mit etwas Plasma zu sogenannten Sarkoblasten umbilden (SCHULTZ 1898 und FRIEDRICH 1906 bei Spinnen,

THORNTON 1938 bei Amphibienlarven), läßt sich aus meinen Schnitten nicht eindeutig entscheiden. Eine bedeutende Rolle beim Aufbau des Regenerationsblastems spielt dieser Vorgang aber sicher nicht. Auf die

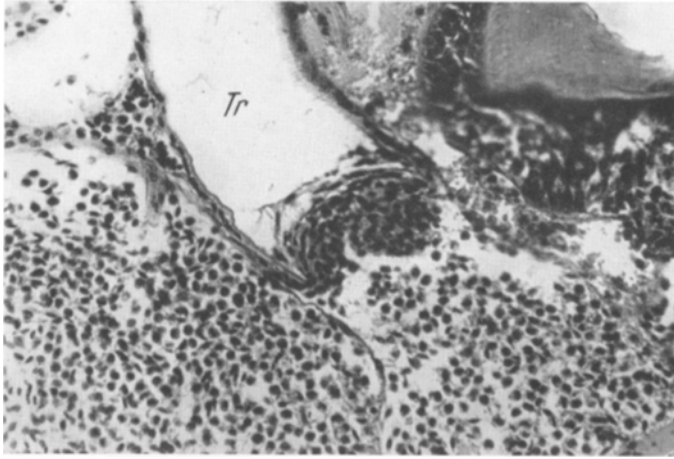


Abb. 14. *Periplaneta americana*, Verstopfung des Tracheenstumpfes (*Tr*) durch Hämo-  
cyten 2 Tage nach der Autotomie. SUSA, Hämalaun-Erythrosin. Apochr. 10, Proj. 6,3

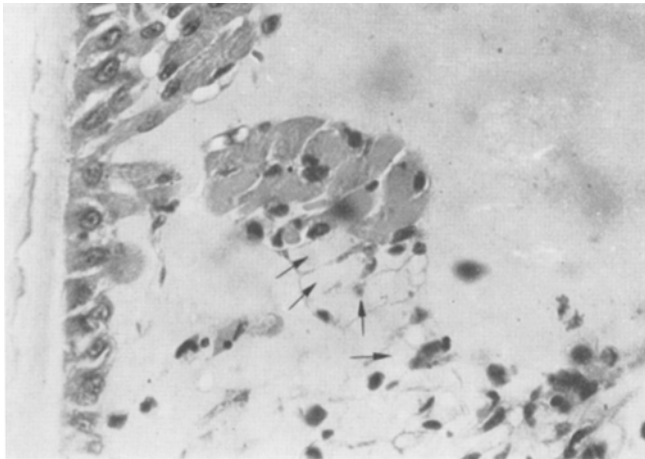


Abb. 15. *Periplaneta americana*, Auflösung der Muskelzellen (Pfeile) im Trochanter 16 Std  
nach der Autotomie. Das Myolemm der aufgelösten Zellen ist zum Teil noch erhalten.  
BOUIN, Hämalaun-Erythrosin. Apochr. 20, Proj. 6,3

Muskulatur der Coxa greift der Auflösungsprozeß nicht über. Die Muskeln im Coxaglied ziehen sich später zusammen mit der Epidermis von der Cuticula zurück, um Platz für das sich entwickelnde Regenerat zu schaffen. Dabei lösen sie sich ebenfalls von ihren Sehnen.

Das im Bein spärlich entwickelte *Fettgewebe*, dem HELDMANN (1929, *Carausius*) eine so große Bedeutung bei der Bildung des Blastems beimißt, bleibt lange in ursprünglicher Form und Lage bestehen. Eine Beteiligung am Wundverschluß (HELDMANN 1929) unterbleibt. Ebenso fehlt im Verlauf der Beinregeneration eine Periode lebhafter Mioseaktivität im Fettgewebe, wie sie HELDMANN während des Wundverschlusses bei *Carausius* beobachtet haben will. Eine Bildung von Wan-

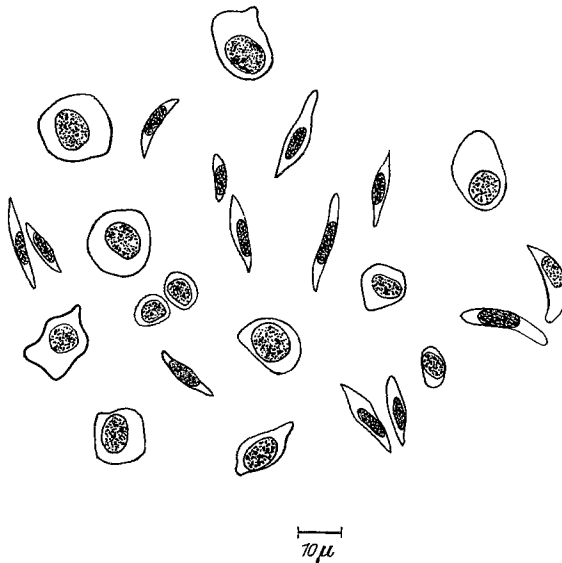


Abb. 16. *Periplaneta americana*, Zelltypen aus dem Blastem zwei Tage nach der Autotomie

derzellen, aus denen später die Muskulatur entstehen soll, findet nicht statt.

Schon sehr früh, einige Stunden nach der Amputation, sammeln sich Zellen in der Coxa und besonders im Trochanter an. Ihre Zahl nimmt sehr schnell zu. Es sind Zellen, die offensichtlich mit dem Strom der Hämolymphe herbeigeschafft worden sind. HIRSCHLER (1903) bezeichnet sie als Leukocyten, WEGE (1911) als „freie Zellen“, LAZARENKO (1928) als Desmoblasten, ERMIN (1939) als Lymphocyten, PFLUGFELDER (1940) als Blutzellen oder mesodermale Wanderzellen und CHARNIAUX-LEGRAND (1951) als Hämatoocyten. Ich möchte sie mit WIGGLESWORTH (1959) u. a. als Hämocyten bezeichnen, denn es sind die gleichen Zelltypen, die auch regelmäßig in der Hämolymphe unverletzter Schaben vorkommen. Das zeigt ein Vergleich der in Abb. 16 wiedergegebenen Zelltypen des Blastems mit den von ERMIN (1939) beschriebenen Hämocyten bei *Periplaneta americana* ganz deutlich.

Die Form der das *Blastem aufbauenden Zellen* ist unterschiedlich. Man findet neben spindelförmigen auch mehr oder weniger abgerundete Zellen. Letztere haben im Gegensatz zu den Spindelzellen einen großen, blasenförmigen Kern. Die relative Häufigkeit der Hämocyten typen zueinander scheint im Blastem anders zu sein als im freien Blut. So trifft

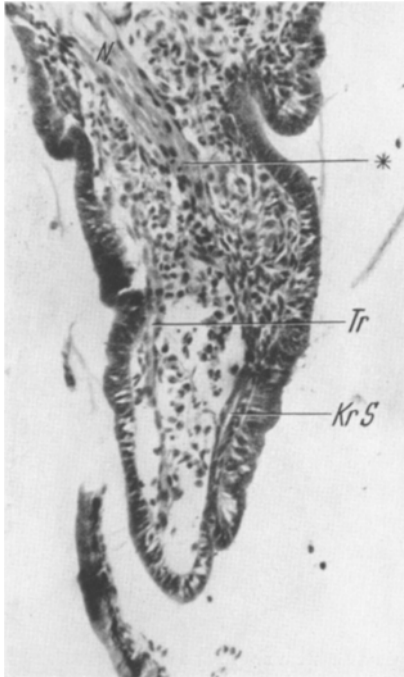


Abb. 17. *Periplaneta americana*, Längsschnitt durch das Regenerat 5 Tage nach der Autotomie (Morphogenesestadium 5). BOUIN, Hämalaun-Erythrosin. Apochr. 10, Proj. 6,3. *KrS* Krallensehne, *Tr* Trachee, *N* auswachsender Nerv mit Mitose (\*)

man die spindelförmigen Zellen sehr zahlreich im Trochanter an, im freien Blut sollen sie dagegen seltener sein (ERMIN 1939). Dies mag einmal damit zu erklären sein, daß sich die Spindelzellen reversibel aus anderen Hämocyten bilden können. Das soll besonders dann eintreten, wenn sich die Blutzellen an die Organe anschmiegen (ERMIN 1939; WIGGLESWORTH 1933, 1959). Diese Umwandlung der ursprünglich runden Hämocyten in spindelförmige konnte auch direkt in Gewebekulturen beobachtet werden (zit. n. KÜHN 1948). Zum anderen können die Spindelzellen, die normalerweise in der Mehrzahl an der Oberfläche verschiedener Organe ruhen, nach der Wundsetzung vermehrt in den Kreislauf entlassen werden. Hat man doch bei Hämocytenzählungen nach Verletzung des Insekts besonders hohe Werte erhalten.

Die Zahl der Hämocyten steigt weiter, bis schließlich der Trochanter vollständig mit diesen Zellen angefüllt ist (Abb. 12). Es muß erwähnt werden, daß diese Blastembildung ebenfalls noch völlig ohne das Auftreten von Mitosen vor sich geht.

### C. Wachstum und Differenzierung

Dadurch, daß die Epidermis sich unterhalb des Wundschorfs wieder geschlossen und im Bereich des Trochanter von der Cuticula zurückgezogen hat, ist im Schutze des alten Trochanter ein Regenerationskegel entstanden. Das Innere dieses Kegels ist mit Hämocyten angefüllt worden. Dann erst — etwa mit dem vierten Tag nach der Amputation —

treten Mitosen in der Epidermis auf, zunächst selten, dann aber sehr häufig. Die Teilungsspindeln sind stets parallel zur Oberfläche des Regenerationskegels orientiert. Das ist der Beginn der Wachstumsphase. Später teilen sich auch die Zellen des Blastems.

Der Regenerationskegel streckt sich und wird gleichzeitig schmaler. Die dann einsetzende Gliederung des Kegels (s. S. 444) in die einzelnen Beinabschnitte erfolgt durch Einstülpungen der Epidermis. Diese Einstülpungen sind zunächst noch breit und erstrecken sich nicht tief ins Innere (Abb. 17). Sie werden später zu den Sehnen des Beines und dienen der Muskulatur als Ansatzfläche. Eine weitere Einstülpung erkennt man schon auf sehr frühem Entwicklungsstadium kurz vor der Spitze des Regenerats an dessen Innenseite. Sie ist im Gegensatz zu den anderen schmal und erstreckt sich tief in das Innere. Sie wird später zur Krallensehne (Abb. 17).



Abb. 18. *Periplaneta americana*, die auswachsende Trachee (Tr) mit zahlreichen Mitosen 6 Tage nach der Autotomie. BOUIN, Hämalaun-Erythrosin. Apochr. 20, Proj. 6,3

Die Versorgung des Regenerats mit *Tracheen* ist von vornherein dadurch gesichert, daß die beiden ungefähr auf gleicher Höhe im Trochanter an dem einen Hauptstamm entspringenden und auf der dorsalen bzw. ventralen Seite zu Trochanterspitze ziehenden dünnen Tracheenstämme (s. Abb. 20 S. 459) weder bei der Autotomie zerrissen noch später zerstört werden. Diese beiden Stämmchen wachsen gleichzeitig mit dem Regenerat mit. Aus ihnen gehen die beiden Tracheenstämme hervor, die das regenerierte Bein in fast seiner ganzen Länge durchziehen (Abb. 21, S. 459). So kann man schon auf ganz frühen Entwicklungsstadien die Trachee bis zur Spitze des Regenerats verfolgen, wo sie in der Nähe der Einsenkungsstelle der Krallensehne die Epidermis erreicht (Abb. 17). Auf ihrem ganzen Verlauf kann man in dem großkernigen und plasmareichen Tracheenepithel zahlreiche Mitosen beob-

achten. Die Spindeln der Teilungsfiguren sind alle parallel zur Oberfläche orientiert (Abb. 18). Die alten großen Tracheenstämme, die bei der Autotomie zerrissen wurden, werden verschlossen und wachsen nicht wieder aus.

Die *Innervierung* des Regenerats erfolgt bereits sehr früh durch das Auswachsen der zurückgebliebenen Nervenstümpfe. Im Gegensatz zu

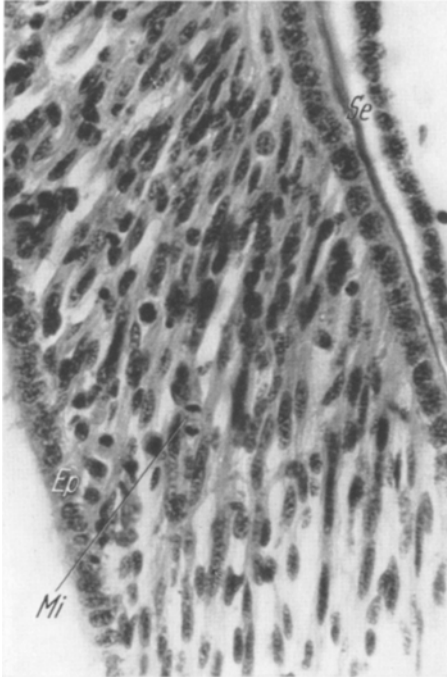


Abb. 19. *Periplaneta americana*, Bildung der neuen Muskulatur im regenerierten Femur 15 Tage nach der Autotomie. BOVIN, Hämalaun-Erythrosin. Apochr. 20, Proj. 6,3. *Se* Sehne, *Ep* Epidermis, *Mi* Mitose

der Tracheenbildung findet man nur selten Mitosen (Abbildung 17). Die Beobachtung einiger älterer Autoren über die Bildung des neuen Nerven aus Epidermiszellen, die sich aus ihrem Zellverband lösen, proximalwärts wandern und unter starker Streckung die Verbindung mit dem alten Stumpf herstellen (HIRSCHLER 1903, REED 1904, WEGE 1911), konnte ich nicht bestätigen.

Verhältnismäßig spät entstehen *die Muskeln* des Beines neu. Diesem Prozeß wurde von allen Autoren stets besondere Aufmerksamkeit geschenkt. Trotzdem gehen die Ansichten über den Ursprung der neuen Muskulatur noch sehr auseinander. In meinen Präparaten waren keine Hinweise für eine Beteiligung des Ektoderms zu erkennen. Es waren weder engumgrenzte Stellen mit vermehrter mito-

tischer Teilung in der Epidermis noch Zellhaufen, die sich von der Epidermis lösen und zu Muskelzügen werden, zu beobachten. Die Autoren, die so etwas beschrieben haben (REED 1904, OST 1906, EMMEL 1910, FRIEDRICH 1930), haben vermutlich die histologischen Bilder der tiefen epidermalen Einstülpungen, die später zu den Sehnen werden und an deren Enden sich frühzeitig Hämocyten, die später zu den Muskelzellen werden, anlagern, so gedeutet, als seien die Muskelbildungszellen aus der Epidermis hervorgegangen. Bei genauer Betrachtung der betreffenden Stellen des Präparats erkennt man aber stets — wie es schon HELDMANN (1929) und

PFLUGFELDER (1940) betont haben — deutlich die Grenze zwischen Epidermisfalte einerseits und Muskelbildungszellen andererseits, so daß eine Abstammung letzterer von der Epidermis kaum vorliegen kann. Übrigens tritt selbst auf den von REED (1904), der von einer Zellproliferation seitens des Ektoderms spricht, gegebenen Abbildungen dieser Unterschied zwischen Epidermisfalte und Muskelbildungszellen hervor. Ebenfalls für eine Entstehung der Muskulatur aus Zellen, die nicht dem Ektoderm entstammen, sprechen sich SCHULTZ (1898 bei Spinnen), BORDAGE (1905 bei *Raphiderus scabrosus*), WEGE (1911 bei *Asellus aquaticus*), P. FRIEDRICH (1906 bei *Tegenaria domestica*), BUSSON (1935 bei *Eupagurus Bernhardus*) und CHARNIAUX-LEGRAND (1951 bei *Orchestia gammarella*) aus. Der Ursprung der Muskelbildungszellen wird von der Mehrzahl dieser Autoren in den Blutzellen vermutet.

Die Neubildung der Muskulatur im Beinregenerat von *Periplaneta americana* beginnt damit, daß sich die Zellen in Richtung des späteren Faserverlaufs strecken, wobei auch ihre Kerne längliche Form annehmen. Die hintereinander liegenden Zellen verschmelzen miteinander zu mehr oder weniger langen Streifen. In ihrem gemeinsamen Plasma werden parallel orientierte Fibrillen sichtbar, gleichzeitig wandern die Zellkerne an die Oberfläche der Zellen. Noch zu diesem Zeitpunkt kann man in dem Muskelbildungsgewebe (Abb. 19) wie auch in der Epidermis Mitosen beobachten.

## VI. Die Anatomie des regenerierten Beines

Das von der Autotomiestelle am Trochanter aus regenerierte Bein zeigt — abgesehen davon, daß es ein Tarsalglied weniger aufweist als das normale — keine auffallenden morphologischen Besonderheiten gegenüber dem nicht regenerierten. Die Beinglieder erscheinen mit der postoperativen Häutung sofort in normaler Gestalt. Später erreichen sie auch wieder die normale Größe.

Die Anordnung der *Muskulatur* im regenerierten Bein gleicht der des normalen ebenfalls weitgehend. Im großen und ganzen ist jedoch die Muskulatur zunächst noch nicht so stark entwickelt, es bleiben oft große Räume im Femur von ihr unausgefüllt. Ganz vermißt man den *M. flexor praetarsi superior* im Femur. Die Krallensehne durchzieht nur den Tarsus und die Tibia und endet schon vor dem Femur. Innerhalb der Tibia des regenerierten Beines sind alle Muskeln wieder entwickelt: *M. flexor tarsi*, *M. promotor tarsi* und *M. flexor praetarsi inferior*.

Interessante Abweichungen gegenüber dem normalen Bein zeigt der Verlauf der großen *Tracheenstämme* nach der Regeneration. In das Femur des *normalen Beines* treten zwei starke Tracheen aus dem Trochanter über (Abb. 20). Der dickere Stamm durchzieht den Schenkel



etwa zentral und die Tibia. Hinter dem Kniegelenk zeigt er eine sackartige Erweiterung. Am Ende der Tibia verjüngt er sich plötzlich und entsendet eine dünne Trachee bis zur Tarsusspitze. Die andere Trachee tritt dorsal von dem erwähnten großen Stamm in das Femur ein und spaltet sich sofort in einen äußeren und einen inneren Ast. Der äußere Ast durchzieht oberflächlich den ganzen Schenkel und mündet kurz vor dem Kniegelenk in die zentrale Haupttrachee ein. Unmittelbar hinter der Aufspaltung stehen der äußere Ast und die zentrale Haupttrachee außerdem über einen kurzen Querast miteinander in Verbindung. Der innere Ast bildet an der Femurbasis eine sackartige Erweiterung und tritt dann über einen kurzen Bogen noch vor der Femurmitte ebenfalls in den zentralen Hauptstamm ein (Abb. 20). Kurz vor dem Kniegelenk zweigt von der zentralen Trachee ein schmaler Stamm ab. Dieser begleitet in der Tibia den großen Stamm auf der Ventralseite und vereinigt sich im letzten Viertel der Schiene mit ihm.

Am *regenerierten Bein* fällt besonders der veränderte Verlauf der Tracheen im Femur auf. Im Gegensatz zum normalen Bein wird der Schenkel in der Regel von zwei gleich starken, parallel verlaufenden Tracheenstämmen zentral durchzogen (Abb. 21). Diese beiden Stämme sind nicht aus den bei der Autotomie entstandenen Tracheenstümpfen hervorgegangen. Sie sind vielmehr — wie erwähnt — aus den beiden kleinen trochanteralen Tracheen hervorgegangen, die aus der dorsalen Haupttrachee im Trochanter etwa auf gleicher Höhe entspringen und oberflächlich dorsal bzw. ventral bis zur Trochanterspitze ziehen (Abb. 2). Übrigens stehen ungefähr auf der Höhe, wo diese beiden kleinen Tracheen entspringen, auch die beiden Hauptstämme durch einen kurzen Querast miteinander in Verbindung. Die alten Tracheenstümpfe werden verschlossen. Es gehen im regenerierten Bein keine oder nur einige sehr dünne Tracheen von ihnen aus.

Beide Tracheen des regenerierten Femur treten, ohne sich zu vereinigen, in die Tibia über. Hier werden sie dann unterschiedlich stark. Der dorsale Stamm behält seinen Durchmesser bei, lediglich an der Basis und am Ende der Tibia zeigt er eine geringe Erweiterung. Der ventrale Stamm wird dagegen in seinem Verlauf schmaler, vereinigt sich aber in der Regel nicht mit dem größeren. Beide Tracheen treten schließlich auch in den Tarsus über, wo sie sich dann mehrfach aufspalten. Bis zur Spitze des Tarsus dringt gewöhnlich nur die am Tibiaende aus dem stärkeren Stamm entsprungene Trachee vor (Abb. 21).

Der Tracheenverlauf im regenerierten Bein ist im übrigen variabel. So kann manchmal schon im Femur eine zahlreiche Aufspaltung der Tracheenstämme erfolgen, so daß das Femur zentral nicht von zwei, sondern von einem Bündel kleinerer Tracheen durchzogen wird. Ge-

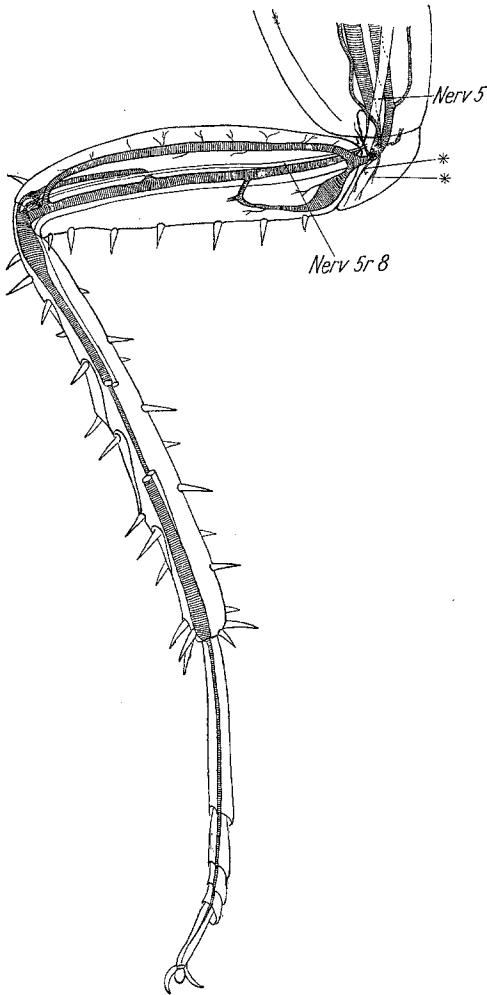


Abb. 20

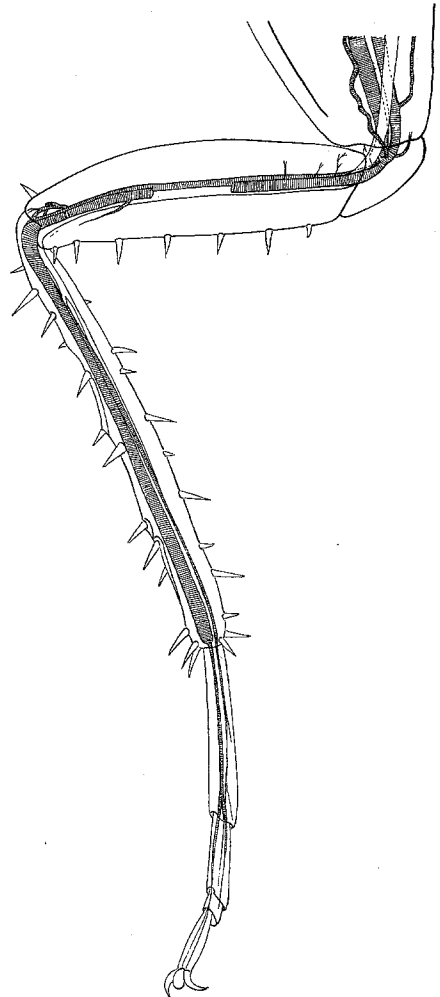


Abb. 21

Abb. 20. *Periplaneta americana*, normaler Verlauf der großen Tracheenstämme im linken Hinterbein. Die mit \* bezeichneten trochanteralen Tracheen wachsen zu den Hauptstämmen des regenerierten Beines aus. Numerierung der Nerven nach PRINGLE 1939, NIJENHUIS u. DRESDEN 1952, 1955

Abb. 21. *Periplaneta americana*, Verlauf der großen Tracheenstämme im regenerierten linken Hinterbein

legentlich kann man auch kurz vor dem Tibiaende die Vereinigung der kleinen mit der großen Trachee beobachten. In den Tarsus kann schließlich auch nur ein einziger Tracheenstamm eintreten, der sich dann sofort aufspaltet. Der Verlauf der Tracheen im Tarsus ist besonders variabel.

## VII. Diskussion

Die vorliegenden Untersuchungen haben gezeigt, daß das Regenerationsvermögen der Schaben im Vergleich zu anderen Insektenarten als außerordentlich gut bezeichnet werden kann. Das trifft sowohl im Hinblick auf die Regenerationsgeschwindigkeit als auch im Hinblick auf den Umfang der möglichen Ersatzleistungen zu.

Diejenigen Insekten, die zur Autotomie ihres Beines befähigt sind, regenerieren das Bein meistens auch von der Autotomiestelle — nämlich der trochanterofemorale Suture — aus am besten. Soweit man es aus der Literatur entnehmen kann, wird aber wohl nur von der Thysanurenart *Thermobia domestica* die Regenerationsleistung von *Periplaneta americana* noch übertroffen. Bei diesem Vertreter kann das autotomierte Bein bis zur nächsten Häutung nach 6—8 Tagen völlig ersetzt werden (SAHRHAGE 1954). *Periplaneta*-Larven können nach der Autotomie bis zur nächsten Häutung ein Regenerat entwickeln, das bereits wieder 90% der Normallänge von Femur, Tibia und Tarsus zusammen aufweist. Bei *Chloeon*-Larven dagegen erreicht das neue Bein nach der ersten Häutung nur die Hälfte oder höchstens  $\frac{3}{4}$  der Länge des verlorengegangenen Stückes (OPPENHEIM 1915). BORDAGE (1905) beschreibt bei *Raphiderus scabrosus*, daß das regenerierte Bein 7 mm lang war, der unverletzte Partner aber 12 mm. Bei *Carausius morosus* ist die Regeneration noch schlechter (H. FRIEDRICH 1930, PLUGFELDER 1940), ebenfalls bei der Locustide *Troglophilus neglectus*, die an der Bruchstelle bis zur nächsten Häutung lediglich einen 1 mm langen, undeutlich gegliederten Regenerationskegel bildet (MEGUŠAR 1910).

Sieht man von der Schnelligkeit der Ersatzleistung ab und betrachtet nur, bis zu welchem Niveau das Bein abgeschnitten werden darf, ohne gleichzeitig die Regeneration des Fehlenden zu verhindern, so zeigen auch in dieser Hinsicht die Schaben eine überraschend große Regenerationsfähigkeit. Die Neubildung des Beines wurde noch nach Amputation zwischen Coxa und Trochantin beobachtet. Bei manchen Insekten findet schon nach Amputation proximal vom Kniegelenk kein Ersatz mehr statt (LÜSCHER 1948 b, *Rhodnius prolixus*), bei anderen unterbleibt die Regeneration nach Amputation proximal vom Femur (SCUDDER 1868, *Diapheromera femorata*), oder es tritt in dem Falle der vorzeitige Tod des Tieres durch Verbluten ein (GODELMANN 1901 bei *Bacillus Rossii*, BORDAGE 1905 bei *Raphiderus scabrosus* und *Monandroptera inuncans*). *Carausius morosus* vermag das total exstirpierte Bein nicht mehr zu regenerieren (SCHAXEL u. ADENSAMER 1923) im Gegensatz zu den Agrioniden- (CHILD u. YOUNG 1903) und Ephemeridenlarven (OPPENHEIM 1913), die damit in dieser Hinsicht dem Regenerationsvermögen der Schaben gleichkommen.

Die Morphogenese des Regenerats geht bei den Insekten im Verborgenen unterhalb des alten Chitinpanzers vor sich. Das umfangreiche Regenerat bei den Schaben kann sich nur deshalb entwickeln, weil in der verhältnismäßig großen Coxa durch das Zurückweichen der Muskulatur genügend Raum geschaffen wird, in den das Regenerat mit dem Knie voran proximalwärts hineinwachsen kann. Das Auftreten der Beinglieder am Regenerat in proximodistaler Reihenfolge bei *Periplaneta* steht in Übereinstimmung mit den Beobachtungen von O'FARRELL u. STOCK (1958) bei *Blattella germanica*.

Darüber, daß die das Blastem aufbauenden Zellen mit der Hämolymphe herangeschafft werden, kann kein Zweifel bestehen. Die Untersuchung des Muskel- und Fettgewebes nach der Amputation ergab keine Hinweise für die Umbildung dieser Zellen in freie Zellen. Andererseits ist die morphologische Ähnlichkeit der Blastemzellen mit den Hämocyten des normalen Blutes auffallend. Auch WEGE (1911) betonte, daß bei *Asellus aquaticus* die freien Zellen im Blastem von den Leukocyten nicht zu unterscheiden seien. Eine Entstehung aus der Epidermis kommt schon deshalb nicht in Betracht, weil die Bildung des Blastems stattfindet, bevor auch nur eine einzige Teilungsfigur in der Epidermis beobachtet werden kann. Die Zahl der das Blastem aufbauenden Zellen ist aber so groß, daß sich ein Austritt so zahlreicher Zellen aus der Epidermis ohne nachfolgenden Ersatz durch Teilung im histologischen Bild bemerkbar machen müßte. Die Dichte der Epidermiskerne nimmt jedoch zu dem Zeitpunkt noch nicht ab. Die Ansicht, daß die neue Muskulatur im Regenerat aus der Epidermis entsteht, kann meines Erachtens somit endgültig für alle Arthropoden als überholt betrachtet werden. Die Arbeiten, in denen eine solche Auffassung vertreten wurde, liegen auch schon sämtlich mit einer Ausnahme mehr als 50 Jahre zurück (OST 1906; PRZIBRAM 1906; EMMEL 1910; H. FRIEDRICH 1930) und konnten von keinem neueren Untersucher mehr bestätigt werden.

Ebenso wie die Blastembildung geht auch der definitive Wundverschluß durch die Epidermis unterhalb der Gerinnungskruste ohne Mitosen vor sich. Die dabei stattfindende Wanderung der Epidermiszellen konnte bei *Rhodnius* direkt „in vivo“ beobachtet werden. Die Zellen breiteten sich über ein in der dorsalen Abdomenwand eingesetztes Glasfensterchen (WIGGLESWORTH 1937) bzw. in einem auf die Tibia gesetzten feinen Glasrohr (LÜSCHER 1947, 1948a) bis zur Bildung eines kompakten Epithels aus, und erst dann traten Zellteilungen auf.

### Zusammenfassung

1. Das Regenerationsvermögen der Schabenlarven kann im Vergleich zu anderen Insekten als sehr gut bezeichnet werden. Die Extremitäten werden am besten von den Autotomiestellen aus regeneriert, d. h. vom

Tibiotarsalgelenk oder von der trochantero-femorale Suture. In beiden Fällen kann der kurz nach einer Häutung eingetretene Verlust bis zur nächsten Häutung soweit ersetzt werden, daß das Regenerat dann bereits wieder 90% der Länge des entsprechenden, nicht regenerierten Beinabschnittes besitzt. Jeweils in proximaler Richtung von diesen Stellen nimmt das Regenerationsvermögen ab, im Bereich des Trochanter wesentlich stärker als im Bereich der Tibia. Amputationen durch das Femur lösen in nahezu allen Fällen eine nachträgliche Autotomie des Beines bis zum Trochanter aus.

2. Der regenerierte Tarsus ist bei *Blattella* nur dann tetramer, wenn mindestens die drei distalen Tarsalglieder zu ersetzen waren. Es wird daraus geschlossen, daß der hypotypische Tarsus dadurch entsteht, daß die Suturenbildung zwischen dem zweiten und dritten Tarsalglied nicht erfolgen kann.

3. Amputation des Beines durch die Mitte der Coxa führt bei *Periplaneta* in der Regel erst nach der zweiten postoperativen Häutung zur Neubildung eines kurzen Beines. Schließlich konnte noch nach Amputation zwischen Coxa und Trochantin die Neubildung eines Miniaturbeines beobachtet werden.

4. Ebenfalls für die Mandibeln, Maxillen, das Labrum und die Styli existiert bei den Schaben ein nicht unerhebliches Regenerationsvermögen. Die Neubildung der Komplexaugen erfolgt dagegen nur unvollkommen.

5. Die Morphogenese des Beinregenerats bei *Periplaneta* nach Autotomie am Trochanter wird beschrieben und in 14 Stadien eingeteilt. Die neuen Beinglieder erscheinen am Regenerat auf frühem Entwicklungsstadium sehr schnell nacheinander in proximodistaler Reihenfolge.

6. Die Geschwindigkeit der Morphogenese nimmt mit fallenden Temperaturen und mit zunehmender Körpergröße der Larven ab. Ebenfalls existiert eine Beziehung zwischen Amputationszeitpunkt und Geschwindigkeit der Morphogenese: Am Tage der Häutung autotomierte Beine regenerieren relativ am langsamsten, die 2 bzw. 4 Tage später amputierten etwas schneller und die sechs oder mehr Tage nach der Häutung autotomierten Beine am schnellsten.

7. Die Histogenese des Beinregenerats nach Autotomie am Trochanter beginnt mit dem definitiven Wundverschluß durch die Epidermis, der ohne Mitosen lediglich durch Zellwanderung vor sich geht. Nach der gleichzeitig stattfindenden Histolyse der Muskulatur im Trochanter wird das Blastem aus Hämocyten aufgebaut. Die neue Muskulatur des Regenerats entsteht aus diesen Blastemzellen und nicht aus der Epidermis. Die Tracheen des Regenerats gehen aus zwei kleinen trochanteralen Stämmen hervor, die mit dem Regenerat auswachsen. Die alten, bei der Autotomie zerrissenen Hauptstämme werden ver-

geschlossen. Die Innervation des Regenerats geht von den alten Stümpfen aus. Der Fettkörper ist nicht am Aufbau des Regenerats beteiligt.

8. Das regenerierte Schabenbein zeigt — abgesehen von dem nur tetrameren Tarsus — besonders im Hinblick auf den Verlauf der Tracheen eine andere Anatomie als das normale Bein.

### Literatur

- BODENSTEIN, D.: Studies on the humoral mechanisms in growth and metamorphosis of the cockroach, *Periplaneta americana*. I. Transplantations of integumental structures and experimental parabiosis. J. exp. Zool. **123**, 189—232 (1953a).  
 — Studies on the humoral mechanisms in growth and metamorphosis of the cockroach, *Periplaneta americana*. II. The function of the prothoracic gland and the corpus cardiacum. J. exp. Zool. **123**, 413—434 (1953b).  
 — Contributions to the problem of regeneration in insects. J. exp. Zool. **129**, 209—224 (1955).
- BORDAGE, E.: Sur la localisation des surface de régénération chez les Phasmides. C.R. Soc. Biol. (Paris) **27**, 837 (1898a).  
 — Sur le mode de croissance en spirale des appendices en voie de régénération chez les arthropodes. C.R. Soc. Biol. (Paris) **27**, 855 (1898b).  
 — Recherches anatomiques et biologiques sur l'autotomie et la régénération chez divers arthropodes. Bull. Sci. France et Belg. **39**, 307—454 (1905).
- BRINDLEY, H. H.: On the regeneration of the legs in the Blattidae. Proc. gen. Meet. Sci. Bus. Zool. Soc. London 1897, 903—916 (1897).  
 — On certain characters of reproduced appendages in arthropoda, particularly in the blattidae. Proc. gen. Meet. Sci. Bus. Zool. Soc. London 1898, 924—958 (1898).
- CHADWICK, L. E.: Removal of the prothoracic gland from nymphal cockroaches. J. exp. Zool. **131**, 291—305 (1956).
- CHARNIAUX-LEGRAND, H.: Étude morphologique et biométrique de la régénération d'un variant sexuel chez *Orchestia gammarella* PALLAS. C.R. Acad. Sci. (Paris) **232**, 2142—2144 (1951).
- CHILD, C. M., and A. N. YOUNG: Regeneration of the appendage in nymphs of the agrionidae. Arch. Entwickl.-Mech. Org. **15**, 543—602 (1903).
- DENNELL, R., and S. R. A. MALEK: The cuticle of the cockroach *Periplaneta americana* I—IV. Proc. roy. Soc. B **143**, 126—136, 239—257, 414—426, 427—434 (1954/55).  
 — The cuticle of the cockroach *Periplaneta americana* V. Proc. roy. Soc. B **144**, 545—556 (1966).
- DIAS, D.: Technics to operate in the thorax and head of the cockroach. Rev. bras. Ent. **5**, 187—195 (1956).
- EMMEL, V.: Differentiation of tissues in the regenerating crustacean limb. Amer. J. Anat. **10**, 109—156 (1910).
- ERMIN, R.: Über Bau und Funktion der Lymphocyten bei Insekten (*Periplaneta americana* L.). Z. Zellforsch. **29**, 613—669 (1939).
- FRANKE, H.: Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchung über die Blutgerinnung bei *Periplaneta americana*. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. **68**, 499—518 (1960).
- FRIEDRICH, H.: Zur Kenntnis der Regeneration der Extremitäten bei *Carausius* (*Dictyopus*) *morosus*. Z. wiss. Zool. **137**, 578—605 (1930).
- FRIEDRICH, P.: Regeneration der Beine und Autotomie bei Spinnen. Arch. Entwickl.-Mech. Org. **20**, 469—506 (1906).

- GODELMANN, R.: Beiträge zur Kenntnis von *Bacillus Rossii* FABR. mit besonderer Berücksichtigung der bei ihm vorkommenden Autotomie und Regeneration einzelner Gliedmaßen. Arch. Entwickl.-Mech. Org. **12**, 265—301 (1901).
- HAAS, H.: Untersuchungen zur Segmentbildung an der Antenne von *Periplaneta americana* L. Arch. Entwickl.-Mech. Org. **147**, 434—473 (1955).
- HEINEKEN, C.: On the production of members in spiders and insects. Zool. J. **4**, 248 (1829).
- HELDMANN, G.: Die Gewebsentwicklung bei der Regeneration der Beine von *Dixippus morosus*. Arch. Entwickl.-Mech. Org. **115**, 852—875 (1929).
- HIRSCHLER, J.: Studien über Regenerationsvorgänge bei Lepidopteren-Raupen. Anat. Anz. **23**, 612—627 (1903).
- ILLINGWORTH, I. F.: Regeneration in cockroaches. Proc. Hawaiian entomol. Soc. **3**, 266 (1916).
- KÜHN, A.: Entwicklungsphysiologie der Wirbellosen. In: Naturforschung und Medizin in Deutschland 1939—1946, Bd. 53. S. 157—180. Wiesbaden 1948.
- LAZARENKO, T. M.: Experimentelle Untersuchungen über das Hypodermisepithel der Insekten. Z. mikr.-anat. Forsch. **12**, 467—506 (1928).
- LÜSCHER, M.: A method for observing growing epithelial tissues in *Rhodnius prolixus* (Hemiptera). Nature (Lond.) **160**, 873—875 (1947).
- Gewebekultur „in vivo“ bei *Rhodnius prolixus* (Hemiptera). Rev. suisse Zool. **55**, 227—232 (1948a).
- The regeneration of legs in *Rhodnius prolixus* (Hemiptera). J. exp. Biol. **25**, 334—343 (1948b).
- MEGUŠAR, F.: Regeneration der Fang-, Schreit- und Sprungbeine bei der Aufzucht von Orthopteren. Arch. Entwickl.-Mech. Org. **29**, 499—586 (1910).
- NEWPORT, G.: On the reproduction of lose parts in the articulata. Ann. Mg. Nat. Hist. **19**, 145—150 (1847).
- NIJENHUIS, E. D., and D. DRESDEN: A micro-morphological study on the mesothoracic leg of the american cockroach, *Periplaneta americana*. Proc. kon. ned. Akad. Wet., Ser. C **55**, 300—310 (1952).
- — On the topographical anatomy of the nervous system of the mesothoracic leg of the american cockroach (*Periplaneta americana*) I. und II. Proc. kon. ned. Akad. Wet., Ser. C **58**, 121—136 (1955).
- O'FARRELL, A. F., and A. STOCK: Regeneration and the moulting cycle in *Blattella germanica* L. I. Single regeneration initiated during the first instar. Aust. J. biol. Sci. **6**, 485—500 (1953).
- — Some aspects of regeneration in cockroaches. Proc. 10th internat. Congr. of Entomol. **2**, 253—259 (1958).
- — and J. MORGAN: Regeneration and the moulting cycle in *Blattella germanica* L. IV. Single and repeated regeneration and metamorphosis. Aust. J. biol. Sci. **9**, 406—422 (1956).
- — C. A. RAE and J. A. MORGAN: Regeneration and development in the cockroach *Blattella germanica*. Acta Soc. Entomol. Českoslov. **57**, 317—324 (1960).
- OPPENHEIM, S.: Autotomie und Regeneration bei Ephemeridenlarven (*Chloeon dipterum*) und Wasserspinnen (*Argyroneta aquatica*). Inaug.-Diss. Marburg 1913.
- OST, I.: Regeneration der Extremitäten bei den Arthropoden. Arch. Entwickl.-Mech. Org. **22**, 289—324 (1906).
- PIENZLIN, H.: Autotomie bei den Schaben (Blattaria). Verh. Dtsch. Zool. Ges. in Bonn 1960. Zool. Anz., Suppl. **24**, 304—306 (1961).

- PFLUGFELDER, O.: Vergleichend-anatomische, experimentelle und entwicklungs-geschichtliche Untersuchungen über das Nervensystem und die Sinnesorgane der Rhynchota. *Zoologica* **34**, H. 93, 102 S. (1936/37).
- Beeinflussung von Regenerationsvorgängen bei *Diixippus morosus* BR. durch Extirpation und Transplantation der Corpora allata. *Z. wiss. Zool.* **152**, 159—184 (1940).
- PRINGLE, J. W. S.: The motor mechanism of the insect leg. *J. exp. Biol.* **16**, 220—231 (1939).
- PRZIBRAM, H.: Aufzucht, Farbwechsel und Regeneration einer ägyptischen Gottes-anbeterin (*Sphodromantis bioculata* BURM.). *Arch. Entwickl.-Mech. Org.* **22**, 149—206 (1906).
- REED, M.: The regeneration of the first leg of the crayfish. *Arch. Entwickl.-Mech. Org.* **18**, 307—316 (1904).
- ROMEIS, B.: Mikroskopische Technik. München 1948.
- SAHRHAGE, D.: Ökologische Untersuchungen an *Thermobia domestica* (PACKARD) und *Lepisma saccharina* L. *Z. wiss. Zool.* **157**, 77—168 (1954).
- SCHAXEL, J., u. W. ADENSAMER: Über experimentelle Verhinderung der Regeneration bei Phasmiden. *Zool. Anz.* **56**, 128—133 (1923).
- SCHULTZ, E.: Über die Regeneration von Spinnenfüßen. *Trav. Soc. Imp. Natural. St. Petersb.* **29**, 94—101 (1898).
- SCUDDER, S. H.: Upon the reproduction of lost limbs in the walking-stick, *Diapheromera femorata*. *Proc. Boston Soc. Nat. Hist.* **12**, 99 (1868).
- SNODGRASS, R. E.: A textbook of arthropod anatomy. New York 1952.
- THORNTON, C. S.: The histogenesis of muscle in the regenerating fore limb of larval *Amblystoma punctatum*. *J. Morph.* **62**, 17—49 (1938).
- VOY, A.: Sur la croissance des pattes de la Blatte (*Blatta orientalis* L.). *C.R. Acad. Sci. (Paris)* **228**, 207—208 (1949).
- WEBER, H.: Lehrbuch der Entomologie. Jena 1933.
- WEGE, W.: Morphologische und experimentelle Studien an *Asellus aquaticus*. *Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol.* **30** (1911).
- WIGGLESWORTH, V. B.: The physiology of the cuticle and of ecdysis in *Rhodnius prolixus* (Hemipt.); with special references to the function of the oenocytes and of dermal glands. *Quart. J. micr. Sci. (N.S.)* **76**, 269—318 (1933).
- Wound healing in an insect (*Rhodnius prolixus* Hemiptera). *J. exp. Biol.* **14**, 364—381 (1937).
- Physiologie der Insekten. Basel u. Stuttgart 1959.
- WOODRUFF, L. C.: Autospasy and regeneration in the roach, *Blattella germanica* (Linnaeus). *J. Kans. entomol. Soc.* **10**, 1—9 (1937).

Doz. Dr. HEINZ PENZLIN,  
Zoologisches Institut der Universität Rostock, Universitätsplatz 2