









NIT



REVUE SUISSE  
DE  
ZOOLOGIE



1  
R454  
x.61  
N.H.  
111  
—  
**REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE**

**ANNALES**

DE LA

**SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE**

ET DU

**MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE**

**MAURICE BEDOT**

fondateur

**PIERRE REVILLIOD**

directeur honoraire

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

**EMILE DOTRENS**

Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

AVEC LA COLLABORATION DE

**GASTON MERMOD**

Conservateur de zoologie et malacologie

et

**HERMANN GISIN**

Conservateur des arthropodes

**TOME 61**

**GENÈVE**

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

—  
1954



# TABLE DES MATIÈRES

du Tome 61

## Fascicule 1. Mars 1954.

N <sup>os</sup>		Pages
1.	E. DOTRENS. Eugène PENARD, Président d'honneur de la Société Suisse de Zoologie, 1855-1954. (Avec 1 figure.)	1
2.	Hans WACKERNAGEL. Der Schnabelwulst des Stars ( <i>Sturnus vulgaris</i> L.). (Mit 40 Textabbildungen.) . . . . .	9
3.	Peter BOPP. Schwanzfunktionen bei Wirbeltieren. Ein Beitrag zur vergleichenden Biologie und Psychologie der Wirbeltiere. (Mit 24 Textabbildungen.) . . . . .	83
4.	H. P. HAEFELFINGER. Inkretorische Drüsenkomplexe im Gehirn decapoder Cephalopoden. (Untersuchungen an <i>Illex coindetii</i> ). (Mit 5 Textabbildungen.) . . . . .	153
5.	P. STEINMANN. Über die Wirkung von Substanz F (Deme-colcin) aus <i>Colchicum autumnale</i> auf den Regenerationsvorgang bei Planarien . . . . .	163

## Fascicule 2. Mai 1954.

6.	P. TSCHUMI. Konkurrenzbedingte Rückbildungen der Hinterextremität von <i>Xenopus</i> nach Behandlung mit einem Chloraethylamin. (Mit 32 Textabbildungen.) . .	177
7.	W. WITTMER. Zur Kenntnis der <i>Cantharidae</i> und <i>Malachiiidae</i> der Insel Formosa. (Mit 4 Textabbildungen.) .	271
8.	J. DE BEAUMONT. Remarques sur la systématique des <i>Nyssoninae</i> paléarctiques ( <i>Hym. Sphecid.</i> ) (Avec 47 figures dans le texte.) . . . . .	283
9.	W. MOSIMANN. Systématisation des ramifications du nerf vague dans le plexus solaire chez le Rat blanc. (Avec 3 figures dans le texte.) . . . . .	323
10.	R. GEIGY und F. ENGELMANN. Beitrag zur Entwicklung und Metamorphose des Darmes bei <i>Xenopus laevis</i> Daud. (Mit 17 Textabbildungen.) . . . . .	335

## Fascicule 3. Septembre 1954.

N <sup>os</sup>		Pages
11.	L. GALLIEN. Hormones sexuelles et différenciation du sexe chez les Amphibiens. Conséquences génétiques. (Avec 7 figures dans le texte) . . . . .	349
12.	Peter BOPP. Zur Topographie der Murmeltierterritorien. (Mit 9 Textabbildungen.) . . . . .	374
13.	H. EYMANN und H. ROTH. Über das Wachstum junger, xenoplastischer Neuralimplantate ( <i>Triton alpestris</i> — <i>Bombinator pachypus</i> ) und den Einfluss des Wirtes. (Mit 4 Textabbildungen.) . . . . .	381
14.	W. HENZEN. Homoplastische und xenoplastische Experimente über die Determination der Hornbildungen des Mundbereichs bei der <i>Bombinator</i> -Larve. (Mit 4 Textabbildungen und 1 Tabelle.) . . . . .	388
15.	G. WAGNER. Über die Zahnbildung in xenoplastischen Neuralleistenchimären: Zahnanlagen aus <i>Triton</i> -Schmelzorgan und <i>Bombinator</i> -Mesektoderm in <i>Triton</i> -Wirten. (Mit 5 Textabbildungen.) . . . . .	395
16.	F. BALTZER, C. HARDING, H. E. LEHMAN und P. BOPP. Über die Entwicklungshemmungen der Seeigelbastarde <i>Paracentrotus</i> ♀ × <i>Arbacia</i> ♂ und <i>Psammechinus</i> ♀ × <i>Arbacia</i> ♂. (Mit 15 Textfiguren und 1 Tabelle.) . . . . .	402
17.	Marguerite NARBEL-HOFSTETTER. La cytologie de la parthénogénèse chez <i>Luffia ferchaultella</i> Stph. (Lépid. Psychide). Communication préliminaire. (Avec une figure.) . . . . .	416
18.	H. NUESCH. Segmentierung und Muskelinnervation bei <i>Telea polyphemus</i> (Lep.). (Mit 5 Textabbildungen.) . . . . .	420
19.	F. E. LEHMANN. Totale Regenerationshemmung am Schwanz der <i>Xenopus</i> -Larve, bewirkt durch partiell histostatische Substanzpaare. (Mit 3 Textabbildungen und 1 Tabelle.) . . . . .	428
20.	P. S. CHEN und E. HADORN. Vergleichende Untersuchungen über die freien Aminosäuren in der larvalen Haemolymphe von <i>Drosophila</i> , <i>Ephesia</i> und <i>Corethra</i> . (Mit 2 Textabbildungen und 3 Tabellen.) . . . . .	437
21.	Heinrich MULLER. Zur Fortpflanzungsbiologie des Hermelins ( <i>Mustela erminea</i> L.) . . . . .	451
22.	Luc THÉLIN. Etude génétique de deux anomalies abdominales de <i>Drosophila repleta</i> . (Avec 1 figure dans le texte.) . . . . .	453

N <sup>os</sup>		Pages
23.	LOUIS EUZET. Divers modes d'attachement des Cestodes Tétraphyllides. (Avec 12 figures dans le texte.) . . . .	462
24.	V. AELLEN. Description d'un nouvel <i>Hipposideros</i> ( <i>Chiroptera</i> ) de la Côte d'Ivoire. (Avec 2 figures dans le texte.)	473
25.	J. G. BAER. Méaventure d'un parasitologiste . . . . .	484
26.	S. BLOCH, H. HEDIGER, C. MULLER und F. STRAUSS. Probleme der Fortpflanzung des Feldhasen . . . . .	485
27.	A.-M. DUBOIS. Action de l'alloxane sur les cellules de von Kupffer du foie de Cobaye. (Avec 2 figures dans le texte.)	490
28.	Fritz STRAUSS und Fritz BRACHER. Das Epoochoron des Goldhamsters. (Mit 9 Textabbildungen.) . . . . .	494

#### Fascicule 4. Décembre 1954.

29.	C. BADER. Das Darmsystem der Hydracarinen. Eine vergleichend-anatomische Untersuchung. Mit 40 Abbildungen . . . . .	505
30.	Dieter BURCKHARDT. Beitrag zur embryonalen Pterylose einiger Nesthocker. Mit 46 Textabbildungen und 16 Tabellen . . . . .	551
31.	Edwin MESSIKÖMMER. Zur Kenntnis der niederen Sumpf- und Wasserfauna der Gegend des Pfäffikersees (Kt. Zürich). (Avec une carte.) . . . . .	635
32.	Stanley G. SMITH and Robert S. EDGAR. The Sex-Determining Mechanism in some North American <i>Cicindelidae</i> ( <i>Coleoptera</i> ). With 16 photomicrographs and 1 table.	657
33.	Robert MATHEY. Les chromosomes de <i>Macroscelides rozeti</i> Duvernoy ( <i>Mammalia-Insectivora</i> ). Existe-t-il une série polyploïde chez les <i>Macroscelidae</i> ? (Avec 11 figures dans le texte.) . . . . .	669

#### Fascicule supplémentaire. Mars 1954.

Hans BURLA. Zur Kenntnis der <i>Drosophiliden</i> . Französisch West-Afrika. (Mit 224 Textabbildungen und 5 Tabellen)	1-218
---	-------

# TABLE DES AUTEURS

PAR

ORDRE ALPHABÉTIQUE

	Pages
AELLEN, V. Description d'un nouvel <i>Hipposideros</i> ( <i>Chiroptera</i> ) de la Côte d'Ivoire. (Avec 2 figures dans le texte.) . . . . .	473
BADER, C. Das Darmsystem der Hydracarin. Eine vergleichend-anatomische Untersuchung. Mit 40 Abbildungen . . . . .	505
BAER, J. G. Méaventure d'un parasitologiste . . . . .	484
BALTZER, F., HARDING, C., LEHMAN, H. E. und BOPP, P. Über die Entwicklungshemmungen der Seeigelbastarde <i>Paracentrotus</i> ♀ × <i>Arbacia</i> ♂ und <i>Psammechinus</i> ♀ × <i>Arbacia</i> ♂. (Mit 15 Textfiguren und 1 Tabelle.) . . . . .	402
BEAUMONT, J. de. Remarques sur la systématique des <i>Nyssoninae</i> paléarctiques ( <i>Hym. Sphecid.</i> ) (Avec 47 figures dans le texte.) . . . . .	283
BLOCH, S., HEDIGER, H., MULLER, C. und STRAUSS, F. Probleme der Fortpflanzung des Feldhasen . . . . .	485
BOPP, Peter. Schwanzfunktionen bei Wirbeltieren. Ein Beitrag zur vergleichenden Biologie und Psychologie der Wirbeltiere (Mit 24 Textabbildungen.) . . . . .	83
BOPP, Peter. Zur Topographie der Murmeltierterritorien. (Mit 9 Textabbildungen.) . . . . .	374
BURCKHARDT, Dieter. Beitrag zur embryonalen Pterylose einiger Nesthocker. (Mit 46 Textabbildungen und 16 Tabellen.) . .	551
BURLA, Hans. Zur Kenntnis der <i>Drosophiliden</i> . Französisch West-Africa. (Mit 224 Textabbildungen und 5 Tabellen.) Fasc. suppl. . . . .	1-218
CHEN, P. S. und HADORN, E. Vergleichende Untersuchungen über die freien Aminosäuren in der larvalen Haemolymph von <i>Drosophila</i> , <i>Ephestia</i> und <i>Corethra</i> . (Mit 2 Textabbildungen und 3 Tabellen.) . . . . .	437

Pages

DOTTRENS, E. Eugène PENARD, Président d'honneur de la Société Suisse de Zoologie, 1855-1954. (Avec 1 figure.) . . .	1
DUBOIS, A.-M. Action de l'alloxane sur les cellules de von Kupffer du foie de Cobaye. (Avec 2 figures dans le texte.) . . .	490
EUZET, Louis. Divers modes d'attachement des Cestodes Tétraphyllides. (Avec 12 figures dans le texte.) . . . . .	462
EYMAN, H. und ROTH, H. Über das Wachstum junger, xenoplastischer Neuralimplantate ( <i>Triton alpestris</i> — <i>Bombinator pachypus</i> ) und den Einfluss des Wirtes. (Mit 4 Textabbildungen.) . . . . .	381
GALLIEN, L. Hormones sexuelles et différenciation du sexe chez les Amphibiens. Conséquences génétiques. (Avec 7 figures dans le texte.) . . . . .	349
GEIGY, R. und ENGELMANN, F. Beitrag zur Entwicklung und Metamorphose des Darmes bei <i>Xenopus laevis</i> Daud. (Mit 17 Textabbildungen) . . . . .	335
HAEFELFINGER, H. P. Inkretorische Drüsenkomplexe im Gehirn decapoder Cephalopoden. (Untersuchungen an <i>Illex coindeti</i> .) (Mit 5 Textabbildungen.) . . . . .	153
HENZEN, W. Homoplastische und xenoplastische Experimente über die Determination der Hornbildungen des Mundbereichs bei der <i>Bombinator</i> -Larve. (Mit 4 Textabbildungen und 1 Tabelle.) . . . . .	388
LEHMANN, F. E. Totale Regenerationshemmung am Schwanz der <i>Xenopus</i> -Larve, bewirkt durch partiell histostatische Substanzpaare. (Mit 3 Textabbildungen und 1 Tabelle.) .	428
MATTHEY, Robert. Les chromosomes de <i>Macroselides rozeti</i> Duvernoy ( <i>Mammalia-Insectivora</i> ). Existe-t-il une série polyploïde chez les <i>Macroselidae</i> ? (Avec 11 figures dans le texte.) . . . . .	669
MESSIKOMMER, Edwin. Zur Kenntnis der niederen Sumpf- und Wasserfauna der Gegend des Pfäffikersees (Kt. Zürich). (Avec une carte.) . . . . .	635
MOSIMANN, W. Systématisation des ramifications du nerf vague dans le plexus solaire chez le Rat blanc. (Avec 3 figures dans le texte.) . . . . .	323
MULLER, Heinrich. Zur Fortpflanzungsbiologie des Hermelins ( <i>Mustela erminea</i> L.) . . . . .	451
NARBEL-HOFSTETTER, Marguerite. La cytologie de la parthénogénèse chez <i>Luffia ferchaultella</i> Stph. (Lépid. Psychide). Communication préliminaire. (Avec une figure.) . . . . .	416

	Pages
NUESCH, H. Segmentierung und Muskelinnervation bei <i>Telea Polyphemus</i> (Lep.). (Mit 5 Textabbildungen.) . . . . .	420
SMITH, S. G. and EDGAR, R. S. The Sex-Determining Mechanism in some North American <i>Cicindelidae</i> (Coleoptera). (With 16 photomicrographs and 1 table) . . . . .	657
STEINMANN, P. Über die Wirkung von Substanz F (Demecolcin) aus <i>Colchicum autumnale</i> auf den Regenerationsvorgang bei Planarien . . . . .	163
STRAUSS, Fritz und BRACHER, Fritz. Das Epoophoron des Goldhamsters. (Mit 9 Textabbildungen.) . . . . .	494
THÉLIN, Luc. Etude génétique de deux anomalies abdominales de <i>Drosophila repleta</i> . (Avec 1 figure dans le texte.) . . .	453
TSCHUMI, P. Konkurrenzbedingte Rückbildungen der Hinterextremität von <i>Xenopus</i> nach Behandlung mit einem Chloraethylamin. (Mit 32 Textabbildungen.) . . . . .	177
WACKERNAGEL, Hans. Der Schnabelwulst des Stars ( <i>Sturnus vulgaris</i> L.). (Mit 40 Textabbildungen.) . . . . .	9
WAGNER, G. Über die Zahnbildung in xenoplastischen Neuralleistenchimaeren: Zahnanlagen aus <i>Triton</i> -Schmelzorgan und <i>Bombinator</i> -Mesektoderm in <i>Triton</i> -Wirten. (Mit 5 Textabbildungen.) . . . . .	395
WITTMER, W. Zur Kenntnis der <i>Cantharidae</i> und <i>Malachiidae</i> der Insel Formosa. (Mit 4 Textabbildungen.) . . . . .	271

---

590.5474

59

Tome 61

Fascicule 1 (Nos 1-5)

Mars 1954

# REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

MAURICE BEDOT

fondateur

PIERRE REVILLIOD

directeur honoraire

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

EMILE DOTRENS

Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

AVEC LA COLLABORATION DE

GASTON MERMOD

Conservateur de zoologie et malacologie

et

HERMANN GISIN

Conservateur des arthropodes



GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1954

# REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 61. En cours de publication.

---

	Pages
N° 1. E. DOTRENS. Eugène PENARD, Président d'honneur de la Société Suisse de Zoologie, 1855-1954 . . . . .	1
N° 2. Hans WACKERNAGEL. Der Schnabelwulst des Stars ( <i>Sturnus vulgaris</i> L.) . . . . .	9
N° 3. Peter BOPP. Schwanzfunktionen bei Wirbeltieren. Ein Beitrag zur vergleichenden Biologie und Psychologie der Wirbeltiere	83
N° 4. H. P. HAEFELFINGER. Inkretorische Drüsenkomplexe im Gehirn decapoder Cephalopoden. (Untersuchungen an <i>Illex coindeti</i> ) . . . . .	153
N° 5. P. STEINMANN. Ueber die Wirkung von Substanz F (Deme-colcin) aus Colchicum autumnale auf den Regenerationsvorgang bei Planarien . . . . .	163
Fascicule supplémentaire. Hans BURLA. Zur Kenntnis der <i>Drosophiliden</i> . Französisch West-Afrika. (Mit 224 Textabbildungen und 5 Tabellen) . . . . .	1-218

---

## Prix de l'abonnement :

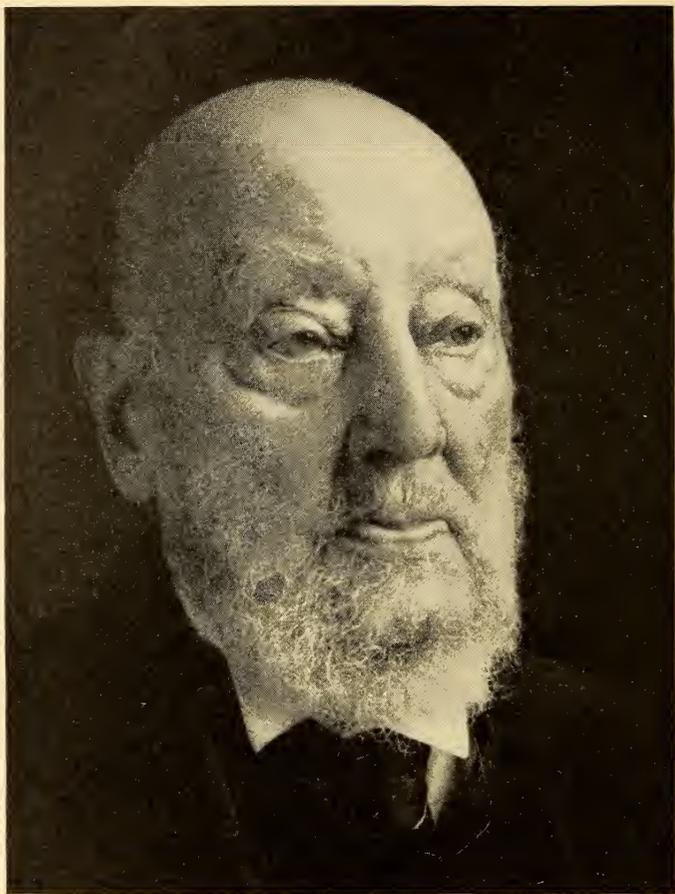
Suisse Fr. 60.—

Union postale Fr. 65.—

(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*, Muséum d'Histoire naturelle, Genève





EUGÈNE PENARD  
1855-1954

## EUGÈNE PENARD

Président d'honneur de la Société Suisse de Zoologie

1855-1954

Eugène Penard est né le 16 septembre 1855 d'une famille connue dans les environs de Genève depuis le milieu du 14<sup>e</sup> siècle et qui acquit la bourgeoisie de notre ville en 1664. Il s'est éteint doucement le 5 janvier 1954.<sup>1</sup>

Dans un petit carnet, où E. Penard enfant notait déjà les évènements auxquels il assistait, on trouve consignés des faits historiques tels que :

1864 Révolution à Genève le 22 août !

1867 Garibaldi en chemise rouge fait un discours au peuple de Genève du balcon de l'hôtel de Russie !

Sa carrière scientifique fut féconde malgré un début tardif. Il ne signa en effet sa thèse qu'à l'âge de 33 ans. C'est qu'au sortir du collège, mais à son corps défendant, le jeune E. Penard impécunieux devint employé de banque (1872-1881). Il se décide enfin à embrasser une carrière intellectuelle. En 1881 il étudie à l'université d'Edimbourg (latin, grec, il y reçoit une médaille de géologie) puis à celle de Heidelberg (philologie grecque et littérature).

En 1882 il est de retour à Genève et devient l'élève de Carl Vogt et de Graebe (chimie). A cette date il est bachelier ès sciences physiques et naturelles et la même année bachelier ès lettres, puis maître ès arts. Il reçoit en 1886 le prix Davy pour son étude sur *Ceratium macroceros* qui devient sa thèse (1888). Mais il faut

<sup>1</sup>La plus grande partie des renseignements biographiques que nous publions nous a été communiquée par le D<sup>r</sup> Robert Colomb, médecin à Genève, neveu d'Eugène Penard.

vivre et E. Penard ne craint pas les voyages, il a pratiqué déjà la botanique et la géologie sur le terrain dans divers pays d'Europe et en Algérie. En 1891 il est chargé d'herboriser dans les montagnes Rocheuses aux U.S.A. Ses récoltes sont conservées à l'Herbier Boissier.

Il séjourne en Allemagne chez le baron Belevski en 1883 et en Russie chez le prince Orloff. De 1892 à 1898 il est précepteur dans la famille du prince Youssouloff.

De retour dans sa ville natale, assuré, semblait-il, des modestes moyens d'existence dont il se contente, il se consacre définitivement à la protistologie dont il devient un maître incontesté. Il ne fit que très tardivement un très court remplacement de professeur de sciences au Collège de Genève en 1922.

Pour son délassement et pour le grand plaisir des enfants qu'il aimait bien, il écrivit une série d'excellents romans juvéniles d'aventures, ouvrages remarquables en particulier par la parfaite véracité des phénomènes d'histoire naturelle dont ils sont habilement enrichis. Un prix spécial pour l'ensemble de son œuvre scientifique lui est attribué en 1922 par la faculté des sciences de Genève, il a 67 ans et vient de publier son important ouvrage sur les Infusoires d'eau douce. Cette date marque cependant une triste étape dans la carrière de Penard, l'usage du microscope lui est désormais interdit, il devra dorénavant ménager ses yeux. La faculté des sciences devait encore lui décerner un prix à l'occasion de ses quatre-vingt-dix-ans en 1945. La photographie que nous publions le représente à l'âge de quatre-vingt-dix-sept-ans.

Les travaux de E. Penard, dont nous publions la liste, fruits d'observations patientes et sagaces, le rangent dans la belle lignée des grands naturalistes genevois du 18<sup>e</sup> siècle, les Trembley, Bonnet, Huber. On retrouve dans ses œuvres les vivantes descriptions, sensibles, savoureuses parfois, qui enchantent le lecteur du grand Réaumur comme du modeste François Huber auxquels il fait penser tout à la fois.

Le Muséum d'histoire naturelle de Genève est dépositaire de la presque totalité de ses travaux, série précieuse, accompagnée d'un répertoire alphabétique des espèces citées, établie par lui, pour son propre usage. Notre musée possède en outre la collection de 600 préparations de protozoaires dont il a fait don en 1917.

Eugène Penard fut membre des :

- Société Botanique de Genève (membre fondateur en 1875)
- Société suisse de Zoologie (président d'honneur dès 1936)
- Société de Physique et d'Histoire naturelle de Genève (dès 1889)
- Société Helvétique des Sciences Naturelles (de 1902 à 1926)

Il fut en outre membre étranger des sociétés suivantes :

- Linnean Society of London
- Royal Microscopical Society of London
- Queckett Club, London

et nommé membre honoraire de :

- Société française de microscopie (1936)
- Société Suisse de Microbiologie (1951)
- Society of Protistology U.S.A. (1952)

---

#### PUBLICATIONS BIOLOGIQUES D'EUGÈNE PENARD

- 1888. *Recherches sur le Ceratium macroceros*. Genève, Thèse, 43 pp.
- 1889a. *Etudes sur quelques Hélozoaires d'eau douce*. Arch. Biol. Liège 9: 123-183, 419-472.
- 1889b. *Einige Bemerkungen über die in der Umgebung von Wiesbaden vorkommenden Protozoen*. Jb. nassau. Ver. Naturk. 42: 141-146.
- 1889c. *Notes sur quelques Hélozoaires*. Arch. Sci. phys. nat. Genève. 22: 524-539.
- 1890a. *Über einige neue oder wenig bekannte Protozoen*. Jb. nassau. Ver. Naturk. 43: 73-91.
- 1890b. *Katalog der nackten oder schalentragenden Protozoen*. Jb. nassau. Ver. Naturk. 43: 67-72.
- 1890c. *Die Heliozoen der Umgegend von Wiesbaden*. Jb. nassau. Ver. Naturk. 43: 39-66.
- 1890d. *Etudes sur les Rhizopodes d'eau douce*. Mém. Soc. Phys. Genève. 31, n° 2, 230 pp.
- 1890e. *La chlorophylle dans le règne animal*. Arch. Sci. phys. nat. Genève. 24: 638-648.
- 1891a. *Contributions à l'étude des Rhizopodes du Léman*. Arch. Sci. phys. nat. Genève. 26: 134-156.
- 1891b. *Rocky Mountain Rhizopodes*. Amer. Nat. 25: 1070-1083.
- 1891c. *Les Péridiniacées du Léman*. Bull. Soc. bot. Genève. 6; 63 pp.
- 1892. *Premiers jours de la vie d'un Echinoderme, l'Echinus microtuberculatus de Blainville*. Arch. Sci. phys. nat. 27: 348-349.

- 1893a. *Pelomyxa palustris et quelques autres organismes inférieurs*. Arch. Sci. phys. nat. Genève. 19: 165-184.
- 1893b. *Le mécanisme de la détente dans les cellules urticantes*. Arch. Sci. phys. nat. Genève. 29: 487-494.
1897. *Sur un Hélozoaire nageur*. Arch. Sci. phys. nat. Genève. 4: 285-289.
- 1899a. *Sur la croissance supposée de la coquille chez les Thécamoebiens*. Arch. Sci. phys. nat. Genève. 7: 249-271.
- 1899b. *Sur les mouvements autonomes des pseudopodes*. Arch. Sci. phys. nat. Genève. 7: 434-445.
- 1899c. *Sur les Rhizopodes de faune profonde du lac Léman*. Rev. suisse Zool. 7: 1-142.
1900. *Essais de mérotomie sur quelques difflugies*. Rev. suisse Zool. 8: 477-489.
- 1901a. *Phytelios loricata, une Protococcacée nouvelle*. Bull. Herb. Boissier (2). 7: 677-681.
- 1901b. *Notes complémentaires sur les Rhizopodes du Léman*. Rev. suisse Zool. 9: 225-241.
- 1901c. *Sur quelques Hélozoaires des environs de Genève*. Rev. suisse Zool. 9: 279-305.
1902. *Faune rhizopodique du Bassin du Léman*. Genève (Kundig), 714 pp.
- 1903a. *Notes sur les Rhizopodes du Spitzberg*. Arch. Protistenk. Jena. 2: 238-282.
- 1903b. *Sur quelques Protistes voisins des Hélozoaires ou des Flagellates*. Arch. Protistenk. Jena. 2: 283-304.
- 1903c. *La Multicilia lacustris et ses flagelles*. Rev. suisse Zool. 11: 123-149.
- 1904a. *Quelques nouveaux Rhizopodes d'eau douce*. Arch. Protistenk. Jena. 3: 391-422.
- 1904b. *Les Hélozoaires d'eau douce*. Genève (Kundig), 341 pp.
- 1904c. *Etude sur la Chlamydomyxa montana*. Arch. Protistenk. 4: 296-334.
- 1904d. *Sur la décharge de la vésicule contractile dans Amoeba terricola*. Rev. suisse Zool. 2: 657-662.
- 1905a. *Les Sarcodinés*. Cat. Invert. Suisse, Genève. 1; 164 pp.
- 1905b. *Les Sarcodinés des Grands Lacs*. Genève (Kundig), 136 pp.
- 1905c. *Notes sur quelques Sarcodinés. I<sup>re</sup> partie*. Rev. suisse Zool. 13: 535-616.
- 1905d. *Les Amibes et le genre Amoeba*. Rev. suisse Zool. 13. 401-409.
- 1905e. *Les Sarcodinés du Loch Ness*. Proc. roy. Soc. Edinb. 25: 8-593.
- 1905f. *Observations sur les Amibes à pellicule*. Arch. Protistenk. Jena. 6: 175-206.
- 1905g. *Encore la Chlamydomyxa*. Bull. Herb. Boissier (2). 6: 517-526.
- 1906a. *Etude sur la Clypeolina marginata*. Arch. Protistenk. Jena. 8: 66-85.
- 1906b. *Notes sur quelques Sarcodinés. 2<sup>e</sup> partie*. Rev. suisse Zool. 14: 109-141.

- 1907a. *Recherches biologiques sur deux Lieberkuhnia*. Arch. Protistenk. Jena. 8: 225-258.
- 1907b. *Zur Hydrobiologischen Literatur*. Arch. Hydrobiol. 2: 373.
- 1907c. *On some Rhizopods from Sikkim Himalaya*. J. Quekett micros. Cl. 10: 274-278.
- 1907d. *On the collection and preservation of freshwater Rhizopodes*. J. Quekett microsc. Cl. 10: 107-116.
- 1908a. *Recherches sur les Sarcodinés des grands lacs de Suisse et de Savoie*. Rev. suisse Zool. 16: 441-471.
- 1908b. *Sur une Difflogie nouvelle des environs de Genève*. Rev. suisse Zool. 16: 473-482.
- 1909a. *Die Sonnenthierchen*. Mikrokosmos. 2: 59-71.
- 1909b. *Über ein bei Acanthocystis parasitisches Rotatorium*. Mikrokosmos. 2: 135-143.
- 1909c. *Sur quelques Mastigamibes des environs de Genève*. Rev. suisse Zool. 17: 405-439.
- 1909d. *Sur quelques Rhizopodes des mousses*. Arch. Protistenk. Jena. 17: 258-296.
- 1910a. *Die Rhizopoden des Süßwassers*. Kleinwelt. 2: 65-74.
- 1910b. *Rhizopodes nouveaux*. Rev. suisse Zool. 17: 927-940.
- 1910c. *Rhizopodes d'eau douce*. Brit. antarct. Exp. 1907-9 (6). 16 pp.
- 1911a. *Rhizopoda* (en coll. avec G.-L. WAILES). Proc. R. Irish Acad. 31; 64 pp.
- 1911b. *On some Rhizopods from Sierra Leona*. Journ. Quekett micr. Cl. 11: 299-306.
- 1912a. *Notes sur quelques Sarcodinés*. 3<sup>e</sup> partie. Rev. suisse Zool. 20: 1-29.
- 1912b. *Further note on microscopical life in Gough Island*. Proc. R. Soc. Edinb. 18: 244-247.
- 1912c. *Nouvelles recherches sur les Amibes du groupe Terricola*. Arch. Protistenk. Jena. 28: 78-140.
- 1912d. *Rhizopodes d'eau douce*. 2<sup>me</sup> Exp. antarct. française. 1908-10.
- 1912e. *Phénomène de pseudo-conjugaison chez quelques Diatomées*. Bull. Soc. bot. Genève, p. 248.
1913. *Rhizopodes*, in: FUHRMANN, *Voyage en Colombie*. Mém. Soc. neuchât. Sci. nat. 5: 669.
- 1914a. *A propos de Rotifères*. Rev. suisse Zool. 22: 1-25.
- 1914b. *Les Cothurnidés muscicoles*. Mém. Soc. Phys. Genève. 38: 19-67.
- 1914c. *Sur quelques Tentaculifères muscicoles*. Arch. Protistenk. Jena. 34: 277-294.
- 1914d. *Un curieux Infusoire: Legendrea bellerophon*. Rev. Suisse Zool. 22: 407-432.
1916. *Le Strombidium mirabile*. Mém. Soc. Phys. Genève. 38: 227-251.
- 1917a. *Observations sur quelques Protistes peu connus ou nouveaux*. Rev. suisse Zool. 25: 1-33.
- 1917b. *Le genre Loxodes*. Rev. suisse Zool. 25: 453-489.

- 1918a. *Sur un Tentaculifère peu connu, Podophrya soliformis*. Rev. suisse Zool. 26: 1-16.
- 1918b. *A new Type of Infusorian, Arachnidiopsis paradoxa*. J. R. microsc. Soc. London. p. 283-289.
- 1919a. *Folliculina boltoni*. J. R. mier. Soc. London. p. 305-319.
- 1919b. *Mallomonas insignis*. Bull. Soc. bot. Genève. 11: 122-128.
- 1920a. *Physaliella collini*. Festschr. Zschokke. 28: 3-7.
- 1920b. *Observations sur le Strombidium viride*. Rev. suisse Zool. 28: 1-19.
- 1920c. *Etudes sur les Infusoires Tentaculifères*. Mém. Soc. Phys. Genève. 39: 131-229.
1921. *Studies on some Flagellate*. Proc. Acad. nat. Sci. Philad. Pt. 1: 105-168.
- 1922a. *Etudes sur les Infusoires d'eau douce*. Genève (Georg) 331 pp.
- 1922b. *Les Protozoaires considérés sous le rapport de leur perfection organique*. Genève (Georg). 95 pp.
1923. *Quelques mots sur les Micro-Protozoaires*. Ann. Biol. lacustre. 12: 5-10.
1935. *Rhizopodes d'eau douce, récoltes, préparations et souvenirs*. Bull. Soc. franç. Mier. 4: 57-73.
- 1936a. *Rhizopodes ou Flagellates ?* Bull. Soc. franç. Mier. 5: 136-140.
- 1936b. *Le problème de la Cryptomonas*. Bull. Soc. franç. Mier. 5: 154-163.
1937. *Qui retrouvera l'Arachnidiopsis paradoxa ?* Bull. Soc. franç. Mier. 6: 20-21.
1938. *Les infinniments petits dans leurs manifestations vitales*. Genève (Georg). 208 pp.
- 1940-41. *Protozoaires et Psychologie*. Arch. Sci. phys. nat. Genève (5). 22: 160-175, 179-200, 203-226, 265-289, et 23: 57-76.

#### OUVRAGES POUR LA JEUNESSE

1905. *L'Atoll*. Genève (A. Jullien) (réédit.: Delachaux & Niestlé, 1946).
1906. *Les étranges découvertes du Dr Todd*. Genève (A. Jullien) (réédit.: Delachaux & Niestlé, 1948).
1907. *Le Convict*. Genève (A. Jullien) (réédit.: Delachaux & Niestlé, 1943).
1910. *La Croisière du Mosquito*. Genève (Edit. Pages Illustrées).
1912. *Trois années dans les glaces*. Genève (Atar) (réédit.: Delachaux & Niestlé, 1943).
- (1929) 1930. *L'Île aux Albatros*. Genève (Kundig).
1930. *Vers l'Islande*. Genève (Kundig).
- 1939a. *La Roche aux Echidnés*. Soc. rom. Lect. pop. Lausanne.
- 1939b. *Nouvelle-Zélande*. Soc. rom. Lect. pop. Lausanne.

# Der Schnabelwulst des Stars (*Sturnus vulgaris* L.)

von

**Hans WACKERNAGEL**

aus Basel

## INHALT

	Seite
Einleitung . . . . .	10
Material und Methode . . . . .	11
I. DIE MORPHOLOGIE DES SCHNABELWULSTS . . . . .	15
A. Einleitung . . . . .	15
B. Die äussere Morphologie . . . . .	16
1. Aufbau und Rückbildung . . . . .	16
C. Die Histologie . . . . .	21
1. Einleitung . . . . .	21
2. Der Aufbau bis zum Höhepunkt . . . . .	24
3. Die Rückbildung . . . . .	35
a) Die Rückbildung des Wulsts . . . . .	35
b) Die Rückbildung der Basis . . . . .	42
c) Die Rückbildung des Epithels . . . . .	42
4. „Quantitativer Ueberblick“ über die Vorgänge im Bindegewebe . . . . .	47
5. Die Fettröpfchen in den Fibroblasten . . . . .	50
6. Die elastischen Fasern . . . . .	53
7. Das gelbe Pigment . . . . .	56
8. Die Lamellenkörperchen . . . . .	59
9. Vergleich mit den andern untersuchten Arten und Erörterung der Funktion des Faserfilzes . . . . .	63
10. Schlussbemerkung . . . . .	66
II. DISKUSSION . . . . .	68
1. Aufbau und Rückbildung des Schnabelwulsts, bezogen auf das Verhalten des Nestlings und die Bedingungen der Präjuvenilzeit . . . . .	68
REV. SUISSE DE ZOOL., T. 61, 1954.	2

	Seite
2. Der Schnabelwulst wurde in Korrelation mit der Instinktverschränkung des Fütterns entwickelt . . .	74
3. Sind die Erscheinungen des Schnabelwulsts, der Rachenfarbe und des Sperrens auf die Präjuvenilzeit beschränkt ? . . . . .	75
4. Der Schnabelwulst als visuelles Organ . . . . .	77
Zusammenfassung . . . . .	79
Literatur . . . . .	79

## EINLEITUNG

Die vorliegende Arbeit fügt sich ein in die Reihe der an der Zoologischen Anstalt der Universität Basel unternommenen Studien zur vergleichenden Morphologie der Vögel. Diese Studien haben unter anderem zum Ziel, einerseits durch die Ordnung der Ontogenesetypen, andererseits durch die Ermittlung der Ranghöhe der adulten Formen einem natürlichen System der Klasse der Vögel näherzukommen. Der hier vorgelegte Beitrag beschäftigt sich mit einem Merkmal der Ontogenese der Sperlingsvögel (*Passeres*). Die jungen Sperlingsvögel sind extreme Nesthocker. Sie sind im Zusammenhang mit der intensiven Brutpflege weitgehend umgestaltet. Ihr Aussehen weicht so stark von dem der Altvögel ab, dass sie bisweilen als „Larvenstadien“ bezeichnet werden. Sie besitzen zahlreiche transitorische Organe und Instinkte, die mit entsprechenden Einrichtungen der elterlichen Brutfürsorge „verschränkt“ sind. Unter diesen Jugendorganen und -instinkten sind diejenigen, welche der Fütterung dienen, besonders augenfällig. Ein leuchtend gefärbter Rachen, der von einem in der Regel heller gefärbten Schnabelwulst umrahmt und vergrößert wird, bildet zusammen mit einer scharf ausgeprägten Instinkthandlung, dem Sperren<sup>1</sup>, eine Einheit von Struktur und Bewegung, die für alle Sperlingsvögel charakteristisch ist. Kein Zeuge des Fütterungsvorganges am Nest von Sperlingsvögeln wird nicht gepackt von dem überaus starken Eindruck, den die emporschnellenden, weitgeöffneten, bunten Nestlingsrachen hervorrufen, die treffend mit einem plötz-

---

<sup>1</sup> Das Betteln der jungen Sperlingsvögel wird „Sperren“ genannt. Es wird meist mit „Erwarten des Futters mit weitgeöffnetem Schnabel“ umschrieben.

lich erblühenden Blumenbeet verglichen werden. Gleichzeitig ausgestossene Rufe und besondere Kopfbewegungen unterstreichen die Wirkung des ohnehin schon eindringlichen Geschehens. Sehr wahrscheinlich handelt es sich hier um einen aufs höchste entwickelten Auslöser, der einerseits die Eltern zu intensivster Fütterung anspornt, andererseits ihnen ermöglicht, ihr Futter in kürzester Zeit und mit grösster Zielsicherheit anzubringen. Aus diesem komplizierten System, das nur einen kleinen Ausschnitt aus den reichen Beziehungen zwischen Eltern und Nestlingen der Sperlingsvögel, darstellt, greife ich ein Strukturelement, den Schnabelwulst, heraus, um ihn zum Gegenstand dieser Studie zu machen. Die Sperlingsvögel sind in Europa allein durch die Singvögel (*Oscines*) vertreten. Unter ihnen besitzen vor allem die Höhlenbrüter die auffälligsten Schnabelwülste. Aus ihrer Reihe wählte ich den Star als wichtigstes Untersuchungsobjekt.

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Adolf PORTMANN, danke ich herzlich für die Förderung meiner Arbeit durch stetes Interesse, reiche Anregungen und wertvolle Kritik, ebenso für die Überlassung von Material aus der Sammlung der Zoologischen Anstalt Basel.

Ferner gilt mein Dank Herrn Prof. Dr. R. GEIGY für die freundliche Erlaubnis, auf seinem Gut die Nistkasten zu kontrollieren, Herrn Dr. A. SCHIFFERLI für grosses Entgegenkommen während eines Aufenthaltes an der Vogelwarte Sempach, Herrn P. D. Dr. H. NÜESCH und Herrn Dr. E. SUTTER für zahlreiche nützliche Winke. Die Herren H. ARN, Dr. D. BURCKHARDT, J. BUSSMANN, Dr. L. HOFFMANN und M. MÜLLER unterstützten mich mit Material. Auch ihnen sei bestens gedankt. Eine unveröffentlichte Normen-tafel der Embryonalentwicklung des Stars von Herrn Dr. R. WEBER leistete mir gute Dienste.

## MATERIAL UND METHODE

Als Hauptobjekt der vorliegenden Arbeit diene der Star. Diese Art bietet manche Vorteile. Sie ist in unserer Gegend häufig. Ihre Brut ist in Kasten leicht zugänglich, die Vögel bleiben als Höhlenbrüter bis zur vollen Flugfähigkeit im Nest und lassen sich ohne Schwierigkeit im Laboratorium aufziehen und halten.

Die Darstellung der äusseren Morphologie des Schnabelwulsts beruht auf Beobachtungen und Messungen an 11 Embryonen und an 23 Nestlingen in 5 Brutten, deren Entwicklung bis zum Ausfliegen im Freien verfolgt wurde. 13 Stare aus 3 Brutten wurden am 11., 12. bzw. 14. Postembryonaltag (peTag) ins Laboratorium genommen und dort weiter beobachtet. Die Altersbestimmung konnte durch tägliche Kontrollen der Nistkasten, vor allem durch die Ermittlung der Eiablage und des Schlüpfens mit für unsere Zwecke hinreichender Genauigkeit durchgeführt werden. Die Eier wurden mehrheitlich im Brutofen bei 36-38° C und häufigem Lüften (GIBB 1950, BALDWIN und KENDEIGH 1932) mit gutem Erfolg bebrütet und in Abständen von einem Tag zur Frischuntersuchung und anschliessenden Fixierung der Embryonen eröffnet. An den Embryonen wurde die Breite des Schnabelwulstes im Schnabelwinkel gemessen. Die Nestlinge im Freien wurden alle zwei Tage zur selben Stunde am Nachmittag gemessen und gewogen. Gemessen wurde gleichfalls die Breite des Schnabelwulsts im Schnabelwinkel und zur Festlegung des Alters der Unterschenkel, die 1. Armschwinge, die 2. Handschwinge und die 1. Steuerfeder. Zum Messen diente eine Schublehre mit Noniuseinteilung und langen Greifspitzen. Die Wägungen wurden mit Hilfe einer kleinen Apothekerwaage, bei der am einen Arm ein kleines Säcklein angebracht war, ausgeführt. Alle Nestlinge wurden individuell gekennzeichnet, die kleinen durch farbiges Garn, das um den Unterschenkel gebunden wurde, die grösseren durch Aluminiumringe. Eine weitere Brut wurde lediglich gewogen, um festzustellen, ob die Messungen möglicherweise eine schädigende Wirkung hätten. Ein Unterschied in der Gewichtsentwicklung wurde aber nicht festgestellt. Zwei Ringfundmeldungen von gemessenen Staren deuten ebenfalls darauf hin, dass diese durch die Untersuchungen nicht ungünstig beeinflusst wurden. Der eine wurde im Oktober, der andere im Dezember desselben Jahres aus der Gegend von Marseille bzw. von Meknès in Marokko zurückgemeldet. Die gleichen Masse wurden in grösseren Zeitabständen auch an den Käfigvögeln genommen. Anhand dieser Masse konnten dann auch Vögel unbekanntes Alters leicht eingereiht werden. Die Käfigvögel wurden bis in die Jugendmauser, die nach dem 40. peTag einsetzt, behalten. 6 dieser Tiere wurden in verschiedenen Stadien zur histologischen Prüfung fixiert. Die Aufzuchtstare wurden zuerst mit

gehacktem Fleisch, Ameisenpuppen, Mehlwürmern und Regenwürmern, später mit Quark, Obst und käuflichem Insektenfresserfutter gefüttert. Zur Bestimmung der Schnabelwulst- und Rachenfarben wurde der Farbatlas von SÉGUÏ (1936) benutzt. Eine den metrischen Untersuchungen am Star entsprechende Prüfung wurde an 29 Nestlingen in 4 Freilandbruten und 2 Käfigvögeln der Kohlmeise durchgeführt. Auf verschiedenen Beobachtungsgängen gesammelte Einzelwerte der Körpermasse und des Gewichts von 27 Teichrohrsänger- und 43 Amselnestlingen in verschiedenen Nestern wurden zu einer graphischen Darstellung verarbeitet. Von mehreren Vogelarten, die bei der Aufzucht im Laboratorium der Zoologischen Anstalt Basel und an der Vogelwarte Sempach beobachtet werden konnten, seien der Kuckuck, der Wendehals, der Grosse Buntsprecht und die Elster genannt.

Die histologische Prüfung wurde einerseits an Paraffinschnitten ausgeführt. Diesen Untersuchungen liegen Befunde an 23 Vögeln zugrunde, die die Stadien vom 6. Embryonaltag (eTag) bis zum 42. peTag und ein adultes Stadium umfassen. Zur Fixierung gebrauchte ich vor allem das Gemisch nach BOUÏN. Das embryonale Material wurde in Paraffin vom Schmelzpunkt 56-58° C eingebettet. Bei der zäh-elastischen Beschaffenheit des Schnabelwulstgewebes der peStadien bewährte sich Paraffin vom Schmelzpunkt 61° C am besten. Damit gelangen lückenlose Schnittserien. Die Schnittdicke beträgt in allen Fällen etwa 8  $\mu$ . Für die Übersichtsbilder wurde das saure Hämalaun nach MAYER kombiniert mit Benzopurpurin oder Orange G verwendet. Die kollagenen Fasern wurden mit Hilfe der Azanfärbung nach HEIDENHAIN, die elastischen mit Orcein dargestellt. Die Methode von UNNA zur gleichzeitigen Darstellung der kollagenen und elastischen Fasern mit Orcein, blauem Polychrom und Tanninlösung leistete gute Dienste. Andererseits wurde anhand von Gefrierschnitten die Prüfung des Pigments und des Fettvorkommens vorgenommen. Auf die Methoden wird in den betreffenden Abschnitten hingewiesen. Ausser dem Star wurden weitere Arten (siehe die unten angeführte Liste) in Stichproben betrachtet. Die histologischen Zeichnungen wurden alle mit dem ABBESchen Zeichenapparat in übereinstimmendem Masstab hergestellt.

In den systematischen Bezeichnungen der Ordnungen, Familien und Unterfamilien folge ich MAYR und AMADON (1951).

## LISTE DER UNTERSUCHTEN ARTEN

<i>Galli</i>	
Wachtel	<i>Coturnix coturnix</i> (L.)
<i>Laro-Limicolae</i>	
Kiebitz	<i>Vanellus vanellus</i> (L.)
<i>Coraciae</i>	
Blauracke	<i>Coracias garrulus</i> L.
Wiedehopf	<i>Upupa epops</i> L.
<i>Macrochires</i>	
Mauersegler	<i>Apus apus</i> (L.)
<i>Pici</i>	
Wendehals	<i>Jynx torquilla</i> L.
Grauspecht	<i>Picus canus</i> Gm.
<i>Passeres, Oscines</i>	
Mehlschwalbe	<i>Delichon urbica</i> (L.)
Teichrohrsänger	<i>Aerocephalus scirpaeus</i> (Hermann)
Gartenrotschwanz	<i>Phoenicurus phoenicurus</i> (L.)
Amsel	<i>Turdus merula</i> L.
Weisse Bachstelze	<i>Motacilla alba</i> L.
Neuntöter	<i>Lanius collurio</i> L.
Kleiber	<i>Sitta europaea</i> L.
Mauerläufer	<i>Tichodroma muraria</i> (L.)
Kohlmeise	<i>Parus major</i> L.
Buchfink	<i>Fringilla coelebs</i> L.
Rohrhammer	<i>Emberiza schoeniclus</i> (L.)
Ein nicht näher bestimmter	<i>Icteride</i> aus Peru
Haussperling	<i>Passer domesticus</i> (L.)
Feldsperling	<i>Passer montanus</i> (L.)
Star	<i>Sturnus vulgaris</i> L.
Rabenkrähe	<i>Corvus corone</i> L.
Dohle	<i>Coloeus monedula</i> L.
Elster	<i>Pica pica</i> (L.)

## I. DIE MORPHOLOGIE DES SCHNABELWULSTS

## A. EINLEITUNG

Bei allen Vögeln findet sich im Schnabelwinkel eine kleine Hautfalte, die Ober- und Unterschnabel verbindet. Bei den meisten Arten ist sie ein knappes Spannhäutchen, bei einigen ein schmales Läppchen, das die Schnabelränder säumt und sich vom Winkel bis zur Nasenöffnung erstrecken kann. Diese Körperstelle erlangt bei den Nestlingen der Sperlingsvögel und einzelner anderer Ordnungen vorübergehend eine erhöhte Bedeutung, die sich in vermehrtem Wachstum und im Aufbau eines mehr oder weniger üppigen Hautgebildes äussert. HEIDECHE (1897) hat dieses Organ beim Hausperling beschrieben und Schnabelwulst genannt.

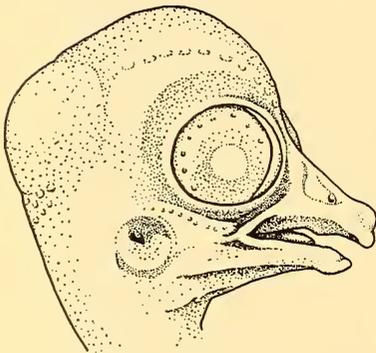
Der Schnabelwulst ist in  $\pm$  stark ausgeprägter Form allen Nestlingen der *Passeres* eigen. Eine besonders gesteigerte Ausbildung erfährt er bei manchen *Estrildinae* (Prachtfinken) in den sogenannten Reflexionsperlen (CHUN 1904; NEUNZIG 1929, Photos; SARASIN 1913, Abbildungen). In einer der Norm der *Passeres* ähnlichen Form kommt er auch Vertretern der *Coraciae* zu, so den Racken (*Coraciinae*), den Eisvögeln (*Alcedinidae*) und vor allem den Hopfen (*Upupinae*) (Wiedehopf, BUSSMANN 1950, Photos). Nach der Bemerkung von SCHNEIDER (1944, Photos) bei der Beschreibung eines Spiritusexemplars eines ca. 6 Wochen alten Nestlings von *Rhinoplax vigil*: „die stark wulstig hervortretenden Schnabelwinkel sind gelb“ scheint ein dem Schnabelwulst entsprechendes Organ auch bei Arten der *Bucerotidae* vorzukommen. Einen dem *Passeres*-Typus ähnlichen, aber ziemlich schmalen Schnabelwulst besitzen auch die *Cuculidae*. Nach einer Abbildung von SWYNNERTON (1916) umgibt ein gelblicher Schnabelwulst die schwarze Mundhöhle mit gelber Zunge des Nestlings von *Colius striatus minor*. Dasselbe gilt wohl für alle sechs Arten der *Colii*. Ferner findet sich ein Schnabelwulst von etwas abweichender Gestalt bei den Spechten (*Jynginae* und *Picinae*). Er ist ein auf die Basis des Unterschnabels beschränktes, linsenförmiges, fleischfarbenes Knötchen, das beim Wendehals schwächer entwickelt ist als bei den *Picinae*. (Wendehals, SUTTER 1941; Grauspecht, BUSS-

MANN 1944; Grosser Buntspecht, BUSSMANN 1946; jede Arbeit mit Photos.) Es sei hier noch besonders auf das reiche Beobachtungs- und Bildmaterial in HEINROTHS Werk (1924, 1) und in den „Life histories of North American birds“ von BENT (1939-1950) hingewiesen. Alle diese Organe dienen der Futterübergabe vom Alt- zum Jungvogel. Dieser Aufgabe genügen sie nach zwei ganz verschiedenen, aber in gleichem Masse wirksamen Prinzipien. Darauf soll am Schluss der Arbeit eingegangen werden.

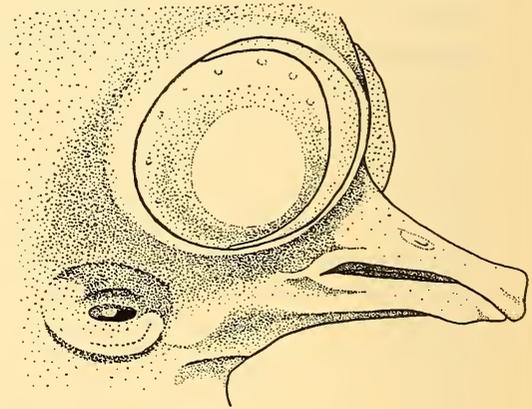
## B. DIE ÄUSSERE MORPHOLOGIE

### 1. Aufbau und Rückbildung

Im Folgenden werden die Verhältnisse beim Star geschildert. Der Star hat eine Brutdauer von etwa 13 Tagen. Die Jungen verlassen die Nisthöhle am 19.—21. peTag in flugfähigem Zustand,



5mm  
FIG. 1.  
Star. 7. eTag.



5mm  
FIG. 2.  
Kiebitz. 14. eTag.

werden aber noch eine Woche von den Eltern geführt, bevor sie sich selbständig zu ernähren vermögen. Die abhängige Jugendphase (Präjuvenilzeit SUTTER 1943) dauert also etwa 4 Wochen.

Der Schnabelwulst tritt am 7. eTag, wenn die verschiedenen Körperteile in ihrer Grundform vorhanden sind, als schmale, etwas vorstehende, den Mundwinkel begrenzende Falte auf (Abb. 1).

Bei Nestflüchtern, die auf direktem Weg ihre Mundwinkelfalte aufbauen, bietet sich auf entsprechenden Entwicklungsstadien ein noch durchaus vergleichbares Bild. Bei ihnen bleiben aber in der weiteren Entwicklung die Proportionen weitgehend gewahrt. Zum Vergleich sei ein Kiebitz vom 14. eTag abgebildet (Abb. 2).

Die Falte des Stars wächst stark heran, sie wird höher und dicker und nimmt, nach vorn sich ausdehnend, bis zum Schlüpfstag etwa  $\frac{2}{3}$  des Schnabelrandes in Besitz. Um diese Zeit ist die Wachstumsintensität am höchsten. Am Schlüpfstag sind bereits die typischen Formmerkmale des Schnabelwulsts zu erkennen: Wulstige Lappen sitzen den seitlichen Kanten von Ober- und Unterschnabel

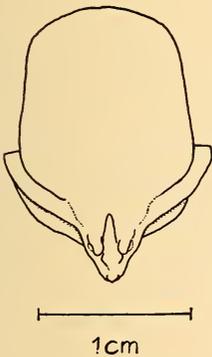


FIG. 3.  
Star. Schlüpfstag.

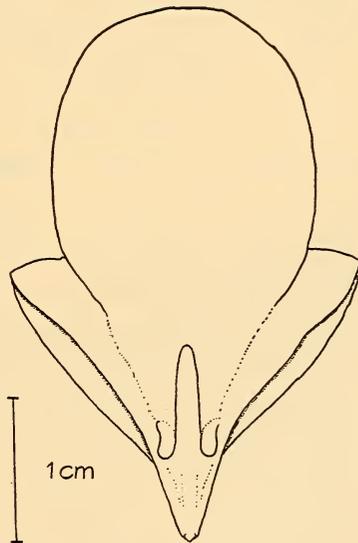


FIG. 4.  
Star. 8. peTag.

auf, erreichen im Winkel, wo sie ohne Unterbrechung ineinander übergehen, ihre grösste Breite und besetzen von da nach vorn den Schnabel bis in die Gegend der Nasenöffnung. Der Wulst des Unterschnabels ist etwas breiter und länger als der des Ober-

schnabels. Beide überragen beträchtlich die Umrisse des Kopfes (Abb. 3). Das Wachstum dauert an bis zum 8. peTag, an welchem der Schnabelwulst auf der Höhe seiner Ausbildung angelangt ist und die Kopfpartie völlig dominiert (Abb. 4). Die strotzenden Lappen messen etwa 5 mm in der Breite und 1,5—2,5 mm in der Dicke. Das Gewebe ist von gummiartiger Konsistenz, proximal ziemlich fest und wenig deformierbar, distal aber elastischer und besonders geschmeidig im Winkel entsprechend der Beanspruchung beim Oeffnen des Schnabels. Die Oberfläche ist, ähnlich wie die Körperhaut, fein gefurcht. Die Furchen sind auf der Aussenseite des Wulstes etwas markanter, innen sind sie sehr zart und von blossen Auge kaum zu sehen. Sie verlaufen mehrheitlich radiär zum Zentrum des Kopfes. Der ganze Schnabelwulst zeigt einen hohen Glanz, der den der nackten Körperhaut weit übertrifft. Besonders die Rundung und die Innenseite der Lappen sind dadurch ausgezeichnet. Er ist in der relativ glatten und mundhöhlenwärts feuchten Oberflächenbeschaffenheit (Schleimhaut) begründet.

Eine wichtige Eigenschaft des Schnabelwulstes ist seine Farbe, die wir im Zusammenhang mit der des Rachens betrachten müssen. Auch in dieser Beziehung sind schon beim schlüpfenden Star die wesentlichen Merkmale vorhanden. Ihre Ausbildung setzt bald nach dem Erscheinen des Schnabelwulsts als kleine Falte ein, indem er sich in einem weisslichen Ton von zunehmender Intensität vom übrigen Körper abhebt, während der Rachen zunächst fleischfarben bleibt. Erst kurz vor dem Schlüpfen, am letzten eTag, kommt in den Mundteilen ein charakteristisches Kadmiumgelb zum Vorschein, von dem vorher auch bei sorgfältiger Betrachtung noch keine Spur zu erkennen ist. Dieses Gelb tönt das Weiss des Schnabelwulsts leicht rahmfarben und verleiht dem Rachen eine anfangs allerdings noch sehr durchsichtige Farbe (SÉGUY: gelb 230), die sich aber rasch verstärkt und schon am 3. peTag die stärkste Intensität nahezu erreicht. Die helle Farbe des Schnabelwulsts verändert sich nach dem Schlüpfen kaum mehr.

Beim voll entwickelten Schnabelwulst sind alle äusseren, bei geschlossenem Schnabel sichtbaren Teile rahmfarben und zwar am Oberschnabel etwas heller als am Unterschnabel, wo der Ton mehr gelblich ist (stark aufgehelltes Kadmiumgelb, gelb 230, 229, 228). Diese Rahmfarbe geht auf der Innenseite kontinuierlich über in ein strahlendes Kadmiumgelb des Rachens (gelb 226),

das sich zentral zu Orange (gelb 211) und Orange-Ocker (gelb 246) vertieft. Im Rachen sind alle schaubaren Teile bis zum Schlund gefärbt. In den Oesophagus hinein erstreckt sich die Färbung nicht. Die Zungenunterseite ist nur wenig lichter. Beim Sperren umgibt der Schnabelwulst den Rachen als heller Saum. Diese Farbverteilung gestattet, das bei geschlossenem Schnabel hinter den schimmernden Wülsten verborgene leuchtende Rachengelb über-

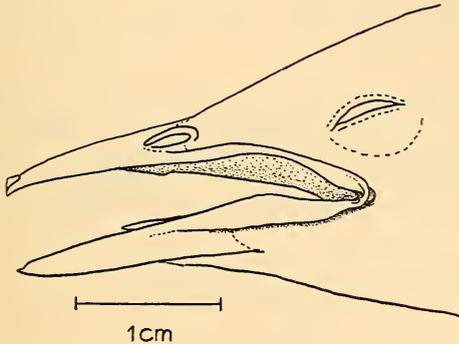


FIG. 5.  
Star. 18. peTag.

raschend zu enthüllen und ermöglicht so eine starke Kontrastwirkung, mit welcher die Natur mit Vorzug arbeitet. Kleine individuelle Unterschiede in der Intensität der Färbung kommen vor.

Nicht lange verharret der Schnabelwulst auf dieser Ausbildungsstufe. Schon am 10. peTag wird es deutlich, dass ein Abbau eingesetzt hat, der den Schnabelwulst etwa ebenso rasch zum Schwinden bringt, wie er entstanden ist. Der Vorgang ist dem Welken und Dorren von Pflanzen äusserlich ähnlich. Die durch Turgeszenz prallen Lappen beginnen zu erschlaffen und zu schrumpfen. Ihre Oberfläche, besonders die äussere, wird runzlig, und die Epidermis fängt an, in kleinen gelben Schüppchen abzuschilfern. Die allmählich dünn und häutig gewordenen Lappen schlagen sich leicht nach aussen um und werden immer schmaler. Die Rückbildung beginnt im Winkel, ergreift aber bald von hinten und vom Rande her die übrigen Teile, und vom 18. peTag an tritt der Schnabelwulst äusserlich nicht mehr stark in Erscheinung (Abb. 5). Der etwas grössere Unterschnabelwulst bleibt länger sichtbar. Am 20. peTag ist der

Prozess im wesentlichen beendet. Das nunmehr schmale dürre Lättchen nimmt aber in den folgenden Tagen noch etwas an Breite ab. Ungefähr am 28. peTag ist der Adultzustand erreicht (Abb. 6).

Gleichzeitig mit der fortschreitenden Rückbildung geht der auffällige Glanz des Schnabelwulsts verloren. Seine nun runzlige Oberfläche erscheint durch das starke Abschilfern der Epidermis wie mit Puder bestäubt. Die Farbe bleibt aber vorläufig erhalten.

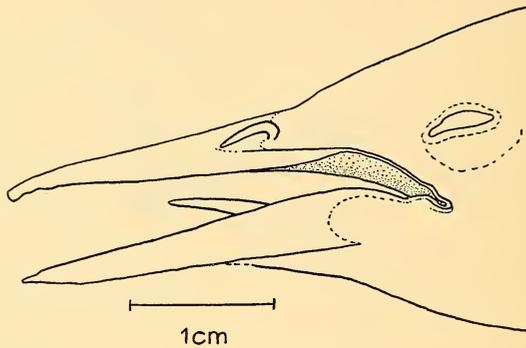


FIG 6.  
Star. juvenil, ca. 15 Wochen alt.

Die durch das kragenartige Einrollen des Schnabelwulsts noch allein sichtbare Innenseite bleibt bis zum 20. Tage unverändert hell kadmiumgelb (gelb 228). Der Rachen behält ebenfalls seine intensive Färbung bis etwa am 20. Tag, an welchem die ersten Anzeichen des Verblassens zu beobachten sind. Das Gelb verliert sich zuerst in den tieferen Teilen. Der Schlund und das Gebiet der Zungenbasis, der Kehrlitze und der Choanenspalte werden rosa. Meine Notizen an Freilandstaren brechen hier ab. Bei im Laboratorium gehaltenen Staren zieht sich der Verlust des Gelb von Schnabelwulst und Rachen etwa über 14 Tage hin und ist um den 32. peTag abgeschlossen.

Bei ihnen beginnt dieser Vorgang allerdings früher und zwar jeweils etwa 4 Tage nachdem die Stare in Pflege genommen werden, und der Verlauf ist wohl beschleunigt. Dies hängt mit der im Laboratorium verabreichten künstlichen Nahrung zusammen. Das der Gelbfärbung der Mundteile zugrunde liegende Pigment gehört in die Gruppe der Lipochrome und hat seinen Sitz im Epithel (Nachweis und Beschreibung

siehe unten). Die Lipochrome der Vögel stammen aber ausschliesslich aus der Nahrung und können im Vogelkörper höchstens um-, nicht aber aufgebaut werden (VÖLKER 1944). Für das mit den Epithelzellen dauernd abgestossene Pigment bietet die an den erforderlichen Lipochromen wohl arme künstliche Nahrung offenbar nicht genügenden Ersatz.

Nach dem 20. peTag setzt ausserdem eine bei Lupenbetrachtung deutlich feststellbare Pigmentierung des abgebauten Schnabelwulsts durch Melanin ein. Die Ränder der Hautfalte werden gräulich. Die Pigmentierung verdichtet sich nur langsam. Erst etwa am 60. Tag ist die Mundwinkelfalte voll pigmentiert und dunkel wie beim adulten Vogel.

Abgesehen von diesen letzten,  $\pm$  unwesentlichen Pigmentierungsvorgängen findet also der Abbau des Schnabelwulsts um den 28. peTag seinen Abschluss. Die daraus hervorgehende Hautfalte besitzt zu diesem Zeitpunkt die für adulte Vögel typischen Ausmasse.

## C. DIE HISTOLOGIE

### 1. *Einleitung.*

Die histologischen Untersuchungen wurden unternommen, um Aufschluss zu erhalten über

1) den geweblichen Aufbau des Schnabelwulsts, vor allem über die Vorgänge im Gewebe, auf denen die starke Volumzunahme und -verminderung beruht;

2) die Natur und den Sitz der gelben Farbe;

3) das Vorkommen von Tastkörperchen, die nach der bis dahin geltenden Auffassung charakteristische Bestandteile des Schnabelwulsts darstellen.

Im Schnabelwulst gehen die äussere Körperhaut und die Mundschleimhaut kontinuierlich ineinander über. Er ist nach Aufbau und Lage unserer Lippe vergleichbar.

Eine Reihe von im gleichen Masstab gezeichneten Querschnittsbildern soll das über die Entwicklung der äusseren Form schon Gesagte noch einmal belegen und zugleich der histologischen Besprechung als Grundlage dienen (Abb. 7, *a-q*).

Den Ausgangspunkt bildet der 7. eTag. Der Frontalschnitt (*a*) durch den Kopf des Stars zeigt die Anlage des Schnabelwulsts im Zusammenhang mit den übrigen Teilen. Zum Vergleich sei

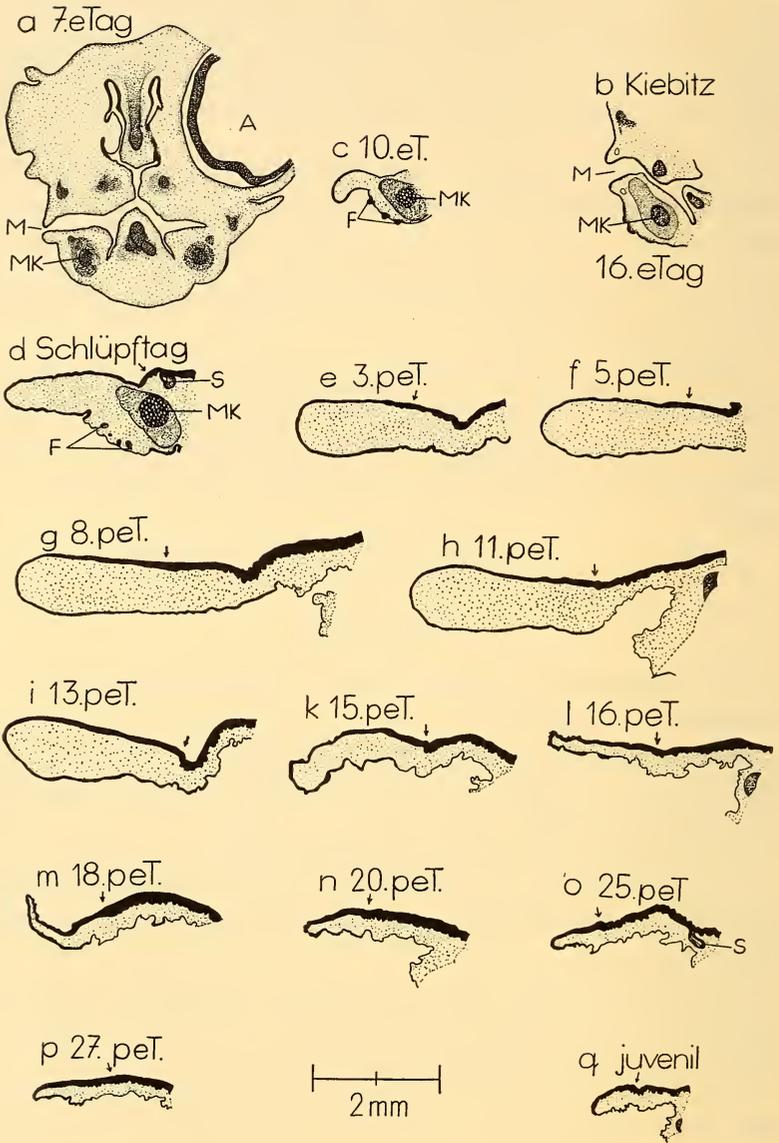


FIG. 7.

- a) Frontalschnitt durch den Kopf des Stars am 7. eTag. b) Frontalschnitt durch den Kopf des Kiebitz am 16. eTag (Ausschnitt). c)-q) Querschnitte durch den Unterschnabelwulst des Stars auf verschiedenen Entwicklungsstadien. A Auge, F Federanlagen, M Mundspalte, MK Meckelscher Knorpel, S Schleimdrüse. Der Pfeil gibt die Stelle des Uebergangs der Epidermis in die Mucosa der Mundschleimhaut an.

wieder der Kiebitz (*b*) als Vertreter der Nestflüchter abgebildet. Aehnlich verhält sich auch die Wachtel am 11. eTag. Die Zeichnungen *c-g* geben Querschnitte durch den Unterschnabelwulst wieder. Der Oberschnabelwulst zeigt übereinstimmende Verhält-

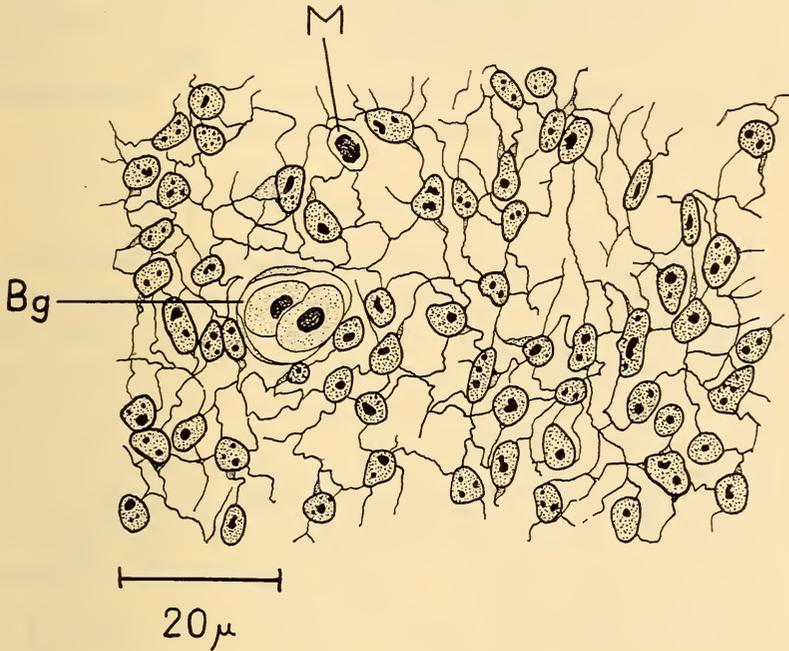


FIG. 8.

Embryonales Mesenchym der Schnabelwulstanlage. 7. eTag.  
Bg Blutgefäß, M Mitose.

nisse. Die Querschnitte entstammen alle der entsprechenden Stelle. Sie liegen wenig, vom 3. peTag an 2—3 mm, vor dem Schnabelwinkel. Das Epithel ist schwarz gehalten, das Bindegewebe punktiert. Nach dem Schlüpfstag kommt es zur deutlichen Abgliederung einer im Querschnitt stiel förmigen Basis, die den mächtig aufgetriebenen Wulst trägt. Der Wulst, dessen histologische Beschaffenheit wir im Einzelnen betrachten wollen, ist dicht ausgefüllt von einer besonderen Form transitorischen Bindegewebes. Das Bindegewebe der Basis trägt die Merkmale des gewöhnlichen Unterhautbindegewebes und besteht aus Anteilen des Bindegewebes der

äusseren Haut (Corium) und der Mundschleimhaut (Tunica propria) (vgl. Abb. 16). Nach dem 8. peTag tritt die Rückbildung in Erscheinung. Dabei müssen die eigentlichen Abbauvorgänge vom Volumverlust durch Wasserabgabe getrennt werden. Bis zum 16. peTag vollzieht sich neben Schrumpfungsvorgängen, die vor allem die Basis betreffen, der Schwund des transitorischen Füllgewebes. Anschliessend verkürzt sich der platt gewordene Schnabelwulst und erreicht am 20. peTag eine Gestalt, die sich nur noch durch geringe Gewebeveränderungen und weitere Wasserabgabe in die der definitiven Mundwinkelfalte wandelt.

## *2. Der Aufbau bis zum Höhepunkt.*

Die Wulstanlage am 7. eTag ist gleichmässig erfüllt von typischem, embryonalem Mesenchym. In den Knotenpunkten eines plasmatischen Netzes liegen mehrheitlich rundliche Kerne, die 1—3 grosse Nukleolen und in der fein verteilten, färbbaren Kernsubstanz einzelne grössere Schollen enthalten. Das histologische Bild und die Zelldichte sind hier und im übrigen Hautbereich des Kopfes ähnlich. In der Interzellulärsubstanz lassen sich noch keine Fasern feststellen (Abb. 8). Das Ektoderm besteht aus zwei Schichten in gemeinsamem Protoplasma eingelagerter, grosser, rundlich-ovaler Kerne, die gleichfalls 1—3 grosse Nukleolen und färbbare Schollen enthalten, und einer Deckschicht flacher Zellen mit kleinen, meist länglichen Kernen von erhöhter Färbbarkeit. (Die Deckschicht ist das Periderm im engeren Sinne; W. KRAUSE 1906.) Das Verhalten der Kerne der basalen Epithelzellen gegen Farbstoffe bleibt im Entwicklungsverlauf bis zum ausdifferenzierten Integument ungefähr gleich. Das Ektoderm sitzt einer deutlich ausgeprägten Basalmembran auf, die bei Azanfärbung die blaue Farbe der kollagenen Fasern annimmt. Es ist im ganzen Kopfgebiet noch sehr gleichförmig (Abb. 9). Wie zu erwarten, sind die histologischen Bilder entsprechender Stadien von Kiebitz und Wachtel nahezu identisch.

Am 9. eTag lassen sich im Wulst sowie in der angrenzenden Körperdecke die ersten, feinsten kollagenen Fasern erkennen. Ihre Entwicklung ist im Wulst früh begünstigt.

Am 10. eTag sind sie hier deutlich kräftiger als im Bindegewebe der benachbarten Teile. In zarten Strängen durchziehen sie

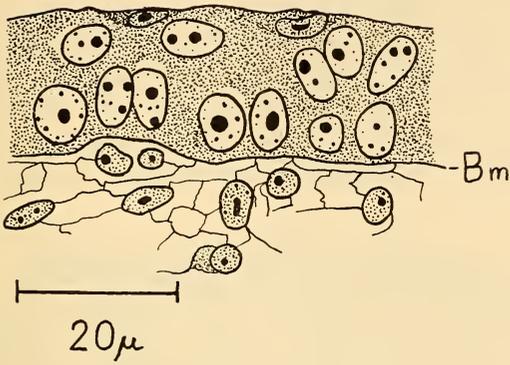


FIG. 9.

Ektoderm der Schnabelwulstanlage. 7. eTag. Bm Basalmembran.

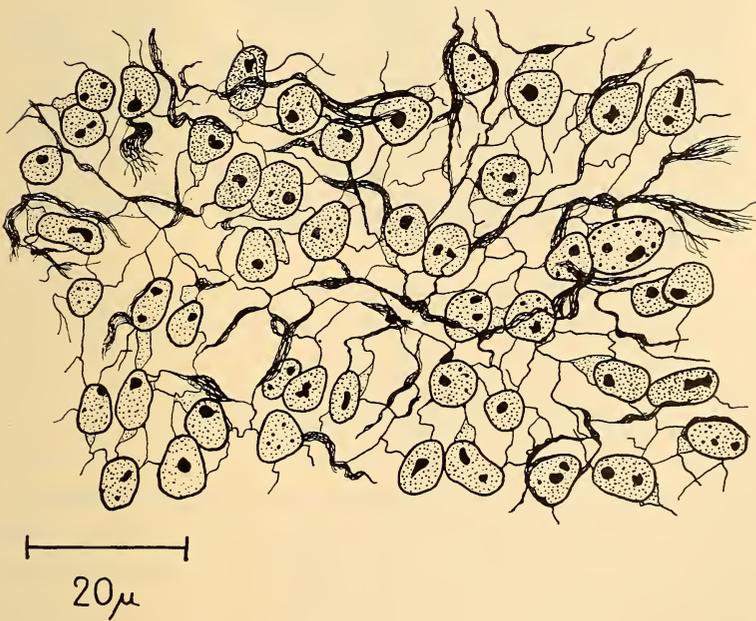


FIG. 10.

Bindegewebe des Schnabelwulsts. 10. eTag.

kreuz und quer das Mesenchym und unterlagern das Ektoderm, indem sie sich der Basalmembran dicht anschmiegen. Sie zeigen keine enge Lagebeziehung zu den einzelnen, jetzt als Fibroblasten anzusprechenden Mesenchymzellen, wohl aber scheinen sie sich zum Teil den diese verbindenden, plasmatischen Ausläufern anzulegen. Sie lassen sich aber im mikroskopischen Bild nicht streng von ihnen sondern. Gleichzeitig wird offenbar, dass die Fibroblasten

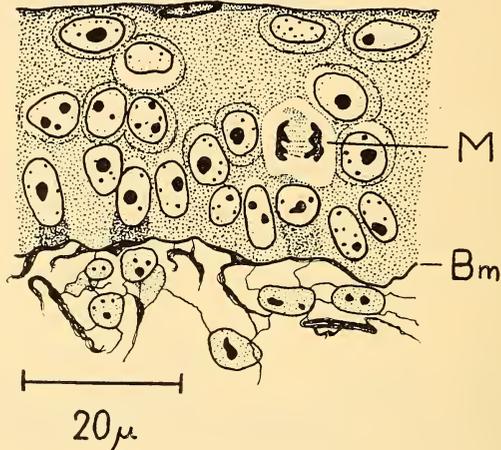


FIG. 11.

Ektoderm des Schnabelwulsts, distal. 10. eTag.  
Bm Basalmembran, M Mitose.

des Wulsts im Vergleich zu denen der äusseren Haut und der Mundschleimhaut eine Sonderentwicklung einschlagen. Diese zeigt sich an in einer starken Vergrösserung der Kerne und ihrer Nukleolen (Abb. 10). Solche Fibroblasten finden sich in gleicher Ausbildung im ganzen Wulst. Dicht unter dem Ektoderm und in der Basis (hier ohne scharfe Grenze) werden sie von gewöhnlichen Fibroblasten abgelöst. Das Ektoderm, noch nicht differenziert in Epidermis und Mucosa, ist proximal noch ähnlich wie am 7. eTag. In distaler Richtung wird es aber schichtenreicher und ist am Wulstrand am stärksten. Hier finden wir 4—5 Lagen von Kernen beziehungsweise Zellen. Auf hochgestellte, längliche Basalkerne folgen rundliche Kerne in der Mitte, und auf diese wieder längliche, die sich parallel zur Oberfläche legen. In den mittleren und oberen

Lagen beginnen sich um die einzelnen Kerne die vorher nicht wahrnehmbaren Zellgrenzen abzuzeichnen. Im Bereich der Basalkerne bilden sie sich etwas später. Die Zellen der Deckschicht haben sich weiter abgeflacht und sind auseinandergerückt (Abb. 11).

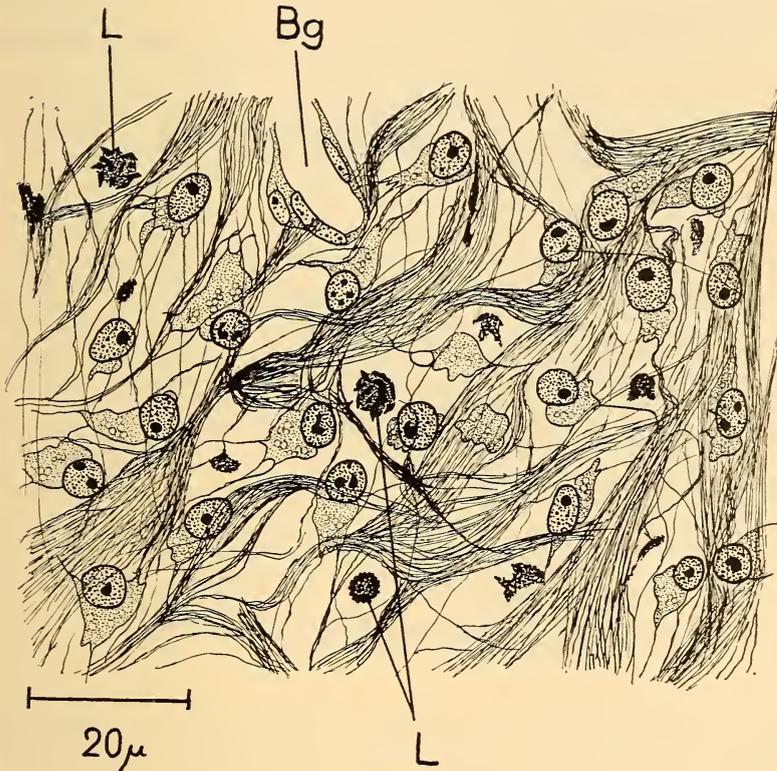


FIG. 12.

Bindegewebe des Schnabelwulsts. Schlüpfstag.  
Bg Blutgefäss, L Leukocyten mit kristalloiden Granula.

Am Schlüpfstag ist der Zustand grösster Ausbildung des Schnabelwulsts bereits in den Grundzügen vorgezeichnet. Die  $\pm$  satten, kleinen Stränge von kollagenen Fasern sind zu langen, lockeren Strähnen geworden, die sich zwischen den auseinanderrückenden Fibroblasten in allen Richtungen durchkreuzen und durchflechten. Die Fibroblastenkerne haben ihr am 10. eTag erlangtes Aussehen behalten; die Plasmakörper, wohl noch immer durch Ausläufer

untereinander verbunden, sind aber stark angewachsen. Sie liegen entweder um den Kern geballt, oft mit unregelmässigen Zipfeln oder schweifartig ausgezogen. Im Plasma ist andeutungsweise eine äusserst feine Schaumstruktur zu erkennen (Abb. 12). Für die Verteilung dieser Fibroblasten gilt noch das oben Gesagte. Das den Wulst umkleidende Integument bietet nun nach Abstossung von 2—3 oberflächlichen Lagen von mit Keratohylinschollen beladenen

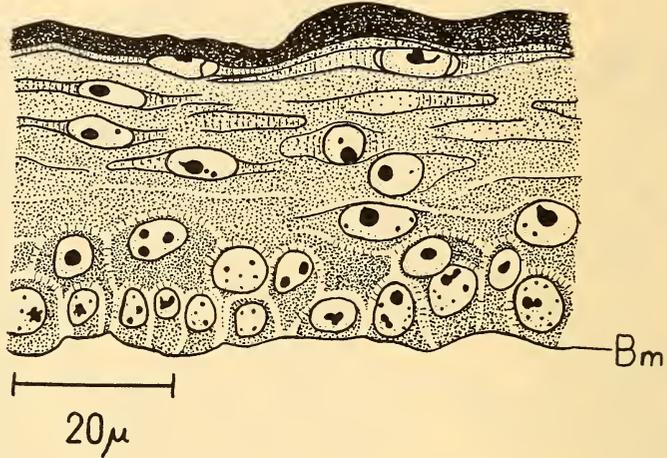


FIG. 13.

Epidermis des Schnabelwulsts, distal. Schlüpfstag.  
Bm Basalmembran.

Zellen (Peridermzellen im weiteren Sinne; WEBER 1950) den Anblick des typischen, verhornenden Plattenepithels der Vogelepidermis (für ihren Aufbau muss auf die Literatur verwiesen werden; GRESCHIK 1915, LANGE 1934) (Abb. 13). Es ist im Vergleich zur Epidermis der befiederten Haut schichtenreicher, d.h. es nimmt, ausgehend von der am Schlüpfstag etwa 5-schichtigen (die voll verhorneten Zellen nicht mitgerechnet) Epidermis der Kopfseite, stetig an Lagen zu und geht etwa 8-schichtig auf der Höhe des Unterkiefers in das nicht verhornende Plattenepithel der Mucosa der Mundschleimhaut über. Der Übergang von der Epidermis in die Mucosa ist ein recht unmittelbarer: auf einer kurzen Strecke wird die Schicht der verhornenden Zellen allmählich dünner und verliert sich bald ganz. Im gleichen Bezirk strecken sich die

kubischen Basalzellen der Epidermis und werden zylindrisch. Diese später nach aussen rückende Übergangsstelle ist in den Übersichtsskizzen (Abb. 7) mit einem Pfeil bezeichnet. (Ihre Lage ist individuellen Schwankungen unterworfen. Sie liefert also keine

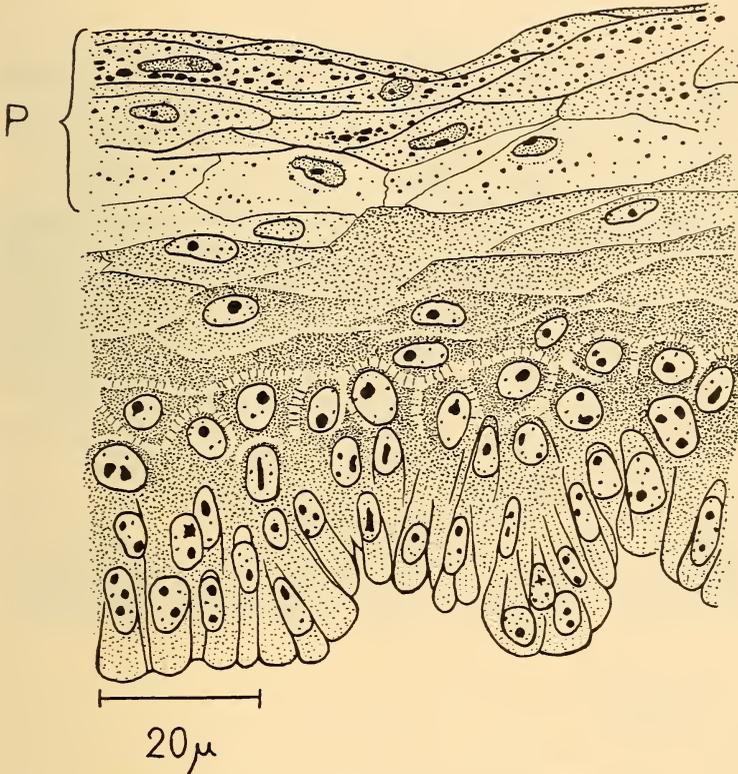


FIG. 14.

Mucosa auf der Höhe des Unterkiefers. Schlüpfstag.  
P Peridermzellen mit Keratohyalinschollen.

strenge Vergleichsmarke.) Am Schlüpfstag nimmt also die Mucosa noch keinen Teil an der Hülle des Schnabelwulsts. Der in allen Teilen charakteristischen Mucosa (keine Verhornung; grössere, plasmareichere Zellen) sitzen noch einige Lagen des im Epidermisbereich bereits abgestossenen Periderms, kenntlich an den Keratohyalinschollen, auf. Einschliesslich der Peridermzellen besteht sie aus 10—12 Zelllagen (Abb. 14). Die Mucosa und die angrenzende

Epidermis sind weiterhin dadurch ausgezeichnet, dass ihre Grenze gegen das Bindegewebe nicht glatt ist, sondern dass dieses in Form von jetzt noch unbedeutenden, später aber deutlich ausgeprägten Papillen zwischen die basalen Epithelschichten hineingreift. An der

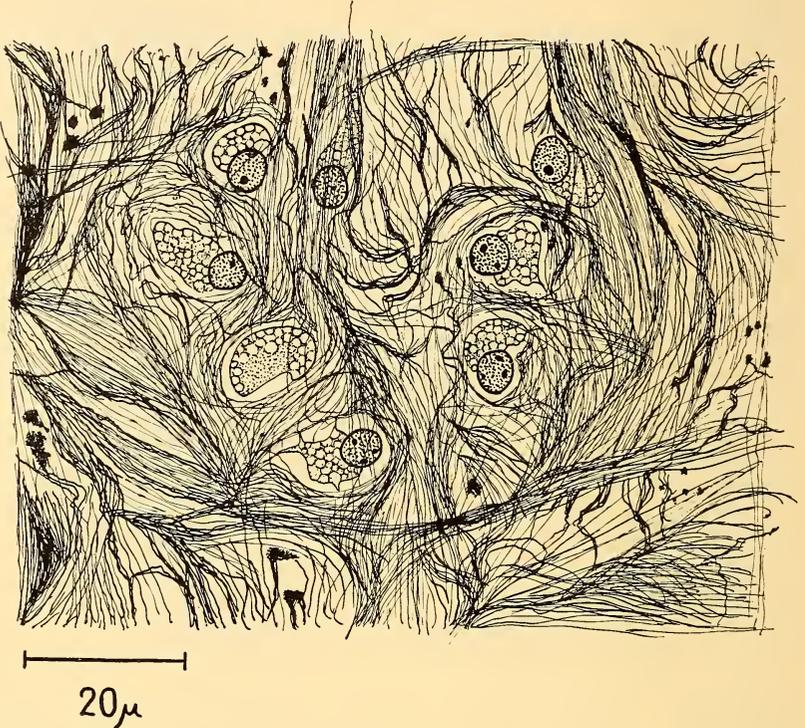


FIG. 15.

Bindegewebe des Schnabelwulsts, zentral. 8. peTag.

Spitze dieser Papillen kann die Basalmembran des Epithels durchbrochen sein und eine Verbindung der basalen Zylinderzellen mit dem Bindegewebe durch Wurzelfüßchen hergestellt werden.

Eine stetige Entwicklung führt zum Höhepunkt am 8. peTag. Die kollagenen Fasern des Wulsts beherrschen jetzt völlig das histologische Bild und durchdringen sich als ungemein dichter Filz, von dem die Zeichnung nur ein vergrößertes Abbild liefern kann. Die weit auseinandergedrängten Fibroblasten unterscheiden sich vom Zustand am Schlüpftag durch verkleinerte Kernkörperchen

und durch eine auffällige Blasenstruktur der Plasmaleiber, die sich am Schlüpfstag erst ankündigte. Das Plasma ist ganz oder teilweise durchsetzt von ansehnlichen Vakuolen von etwa gleicher Grösse, die, wie mit fettfärbenden Substanzen behandelte frische Gefrierschnitte lehren, Fettröpfchen enthalten (Abb. 15). Die in der Zeichnung um die einzelnen Fibroblasten sichtbaren Höfe sind durch Schrumpfung entstandene Fixationsartefakte. Dieses für den Schnabelwulst charakteristische Bindegewebe erfüllt einen deutlich

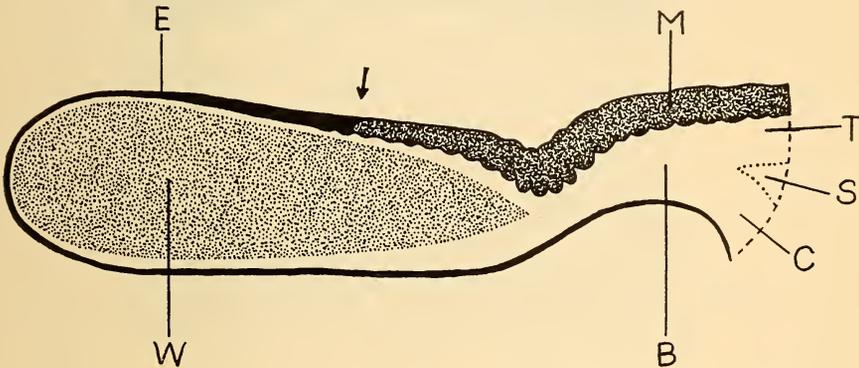


FIG. 16.

Querschnitt durch den Unterschnabelwulst, 8. peTag, schematisch. W Wulst mit transitorischem Füllgewebe, das von gewöhnlichem Bindegewebe umfasst wird; B Basis, E Epidermis, M Mucosa, C Corium, T Tunica propria, S Subcutis. Pfeil = Uebergang Epidermis-Mucosa.

abgegrenzten Bezirk, der im schematischen Schnittbild (Abb. 16) als punktierte Fläche wiedergegeben ist. Der Bezirk wird nicht ganz gleichförmig eingenommen. Das Bindegewebe zeigt eine leichte, proximodistale Verschiedenheit, die schon früh in der eZeit festzustellen war. Proximal liegen die Zellen etwas lockerer als distal. Gleichermassen ist der Faserfilz proximal durchsichtiger und gröber, distal ausserordentlich dicht und fein gewoben. Verschiedene Schnittrichtungen ergeben gleiche Bilder. Der Filz ist also durchgehend gleichgestaltet und keine Faserrichtung ist bevorzugt. Der Bezirk wird umfasst von  $\pm$  straffen, ziemlich groben, sich kreuzenden und der Oberfläche parallel verlaufenden, kollagenen Faserbündeln, die der Basis angehören und in proximal ziemlich dicker Schicht, das Epithel unterlagernd, in den Wulst eintreten. Das Ausmass dieser Schicht wird in distaler Richtung immer kleiner,

bis schliesslich am Wulstrand nur eine dünne, jeweiligen 1—2 Fibroblasten enthaltende Lage den Filz vom Epithelüberzug trennt. Die diese Faserbündel begleitenden (typischen) Fibroblasten haben ziemlich kleine, rundliche oder langgestreckte Kerne mit mehreren kleinen Nukleolen und einen meist schlanken, spindelförmigen Plasmakörper. Sie unterscheiden sich also scharf von den ursprüng-

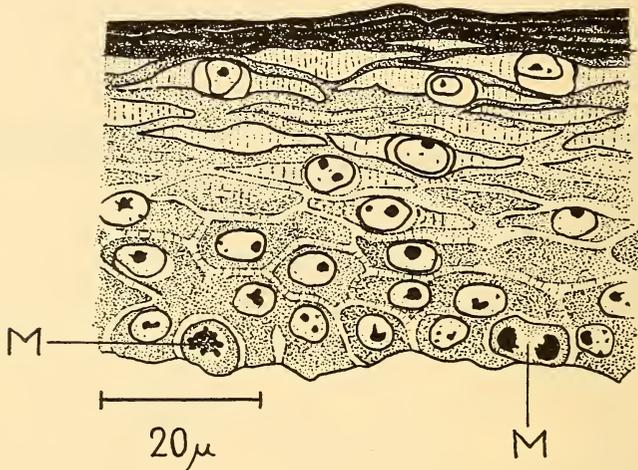


FIG. 17.

Epidermis des Schnabelwulsts, distal. 8. peTag.  
M Mitosen.

lich äquivalenten, aber ganz anders differenzierten (spezialisierten) Fibroblasten des Wulstgewebes. Auf der äusseren, der Körperhaut zugewandten Seite sind den sich in den Wulst erstreckenden Faserzügen proximal vereinzelt, schwache Bündel von glatten Muskelfasern beigegeben. Subcutanes Gewebe dringt nicht in den Schnabelwulst ein. Im Integument hat ein Schichtenzuwachs stattgefunden. Der Zuwachs in der Epidermis ist gering (sie ist am Wulstrand 8—10 Zellen hoch) und kommt nicht stark zur Geltung, da die Zellen dichter liegen. Die Verhornung erscheint kräftiger. Die Hornfibrillen und der Hornmantel der einzelnen Zellen treten in der Schichtenfolge früher auf und sind augenfälliger. Trotzdem muss die Hornschicht als schwach bezeichnet werden (Abb. 17). Dagegen ist die Mucosa mit 14—17 Lagen von sehr wasserreichen

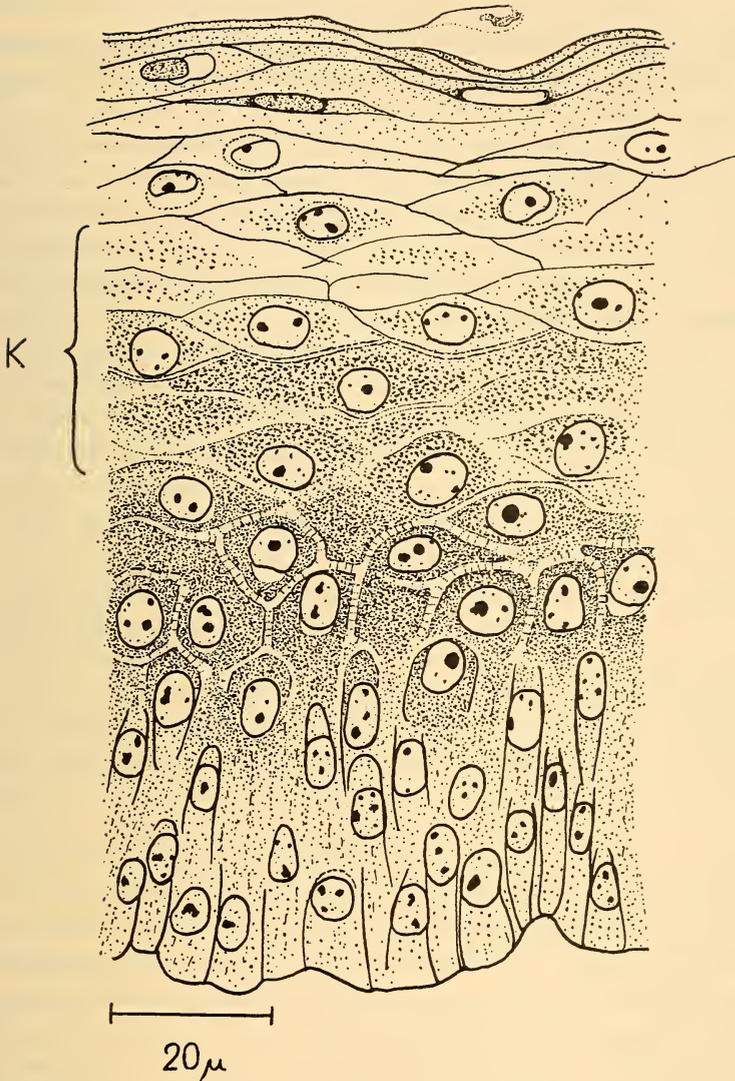


FIG. 18.

Mucosa des Schnabelwulsts. 8. peTag. K feine Keratohyalin granula in den sich abflachenden Zellen der mittleren Schicht.

Zellen bedeutend mächtiger als am Schlüpftag. Der Wasserreichtum findet in der Kerngrösse und im Umfang des Plasmas seinen Ausdruck (Abb. 18). Im Schema (Abb. 16) sind Epidermis und Mucosa

durch verschiedene Signatur hervorgehoben. Die Verlagerung der Übergangsstelle in distaler Richtung muss mit der Abgliederung und Streckung des Basalteils des Schnabelwulsts in Beziehung gebracht werden.

Neben dem bis jetzt allein betrachteten, zwischen den Fibroblasten eingelagerten, mächtigen Flechtwerk der kollagenen Fasern treten andere Gewebeelemente stark zurück. Zu erwähnen sind zuerst als stete Begleiter der kollagenen die elastischen Fasern. Sie sollen unten gesamthaft besprochen werden. Stete Begleiter des Bindegewebes sind ferner farblose Blutzellen: Leukocyten und Lymphocyten finden sich in wechselnder Zahl vom Schlüpftag an regelmässig im Schnabelwulst. Früh besonders zahlreich und auffällig sind Leukocyten mit kristalloiden, durch Azocarmin stark färbbaren Granula (Abb. 12 und 19). Vom 8. peTag an treten die Lymphocyten („Rundzellen“) ganz ausnahmsweise im Wulst, häufiger in der Basis an den verschiedensten Stellen zu grösseren oder kleineren Haufen zusammen. Das zahlenmässige Auftreten dieser Zellen steht mit den Auf- und Abbauvorgängen im Schnabelwulst in keinem erkennbaren Zusammenhang. Die Gefässversorgung ist eine mässige. Dies geht schon daraus hervor, dass beim Anschneiden des frischen Schnabelwulsts niemals Blut austritt. Proximal sind grössere, von der Basis in den Wulst übertretende Gefässe regelmässig anzutreffen. Distal finden sich nurmehr kleinste Gefässe und vor allem Kapillaren, die den Wulst durchziehen oder dem Epithel anliegen. Auch Lymphgefässe kommen vor. Nach der Literatur ist die Innervierung der Körperhaut (SCHARTAU 1938) und der Mundteile (BOTEZAT 1906) der Vögel eine ausserordentlich reiche. Dies kann, soweit es mit den gewöhnlichen Färbemethoden möglich ist, für die Basis, nicht aber für den eigentlichen Schnabelwulst bestätigt werden. In der Basis werden in jedem Schnitt zahlreiche grössere und kleinere Nervenbündel in meist geschlängeltem Verlauf in vielfältiger Weise getroffen. Im Wulst dagegen finden sie sich selten, und es müssen zahlreiche Schnitte durchmustert werden, bis man kräftigere, in ihn eintretende Nervenstränge entdeckt. Da Untersuchungen mit spezifischen Nervenfärbungen nicht angestellt wurden, begnügen wir uns mit der Aussage, dass die Innervation des Schnabelwulsts jedenfalls keine gesteigerte ist. Schliesslich sind noch Lamellenkör-

perchen zu nennen. Sie kommen einerseits in der Form der HERBSTSchen Körperchen im ganzen Schnabelwulst vor. Entgegen der anfänglichen Vermutung sind sie aber ausserordentlich dünn gesät. Auch stehen sie am 8. peTag, zur Zeit der vollen Entfaltung des Schnabelwulsts, noch weit vor ihrem Entwicklungsabschluss. Andererseits finden sich kleinere, einfacher gebaute Lamellenkörperchen, die BOTEZAT (1906) den VATER-PACINISchen zurechnet, im Bereich der Mundschleimhaut. Sie sind etwas häufiger als die HERBSTSchen Körperchen. Näheres über die Gestalt und Verteilung dieser Organe soll unten gesagt werden. Es sei hier schon erwähnt, dass die nach HEIDECHE (1897) im Schnabelwulst des Haussperlings vorkommenden GRANDRYSchen Körperchen weder beim Star, noch beim Haussperling, noch bei den andern untersuchten Arten wieder aufgefunden werden konnten.

### 3. Die Rückbildung.

Der Höhepunkt der Entfaltung und der Beginn der Reduktion des Schnabelwulsts fallen beide auf den 8. peTag.

Der Vorgang im definierten Bezirk des Wulsts ist verschieden von dem in der Basis und soll zuerst gesondert beschrieben werden. Anschliessend wenden wir uns zur Basis und zuletzt zum Epithel. Dieses erfährt im Verlaufe der Rückbildung eine starke Verkürzung.

#### a) Die Rückbildung des Wulsts.

Die Veränderungen im Wulst verlaufen in ihrer ersten Phase, die sich über etwa 8 Tage hinzieht, unter dem Bilde einer typischen Entdifferenzierung mit Rückkehr des Gewebes auf die embryonale Organisationsstufe. Sie nehmen (im Schnittbild) ihren Anfang auf der äusseren, der Körperhaut zugekehrten Seite, und zwar fast gleichzeitig auf der ganzen Breite, und dehnen sich hernach allmählich gegen die Mundseite aus. Sie schreiten distal, wo der Wulst den grössten Umfang besitzt, etwas rascher voran und erfassen zuerst diesen Teil, bald aber auch den übrigen Bezirk des Wulsts. Sie führen zu einer  $\pm$  vollständigen Auflösung des kollagenen Faserfilzes und bewirken so die schon genannten, äusserlich wahrnehmbaren Erscheinungen der Volumabnahme und der, zuerst auf der äusseren Seite sich zeigenden, Faltungen des Epithels.

Am Schluss dieser ersten Phase der Umwandlung steht der abgeflachte, dünne Wulst des 16. peTags (Abb. 7, *g-l*). Das histologische Geschehen verläuft wie folgt. Solange der Faserfilz nicht vom Abbau ergriffen wird, behält er seine am 8. peTag erlangte Orga-

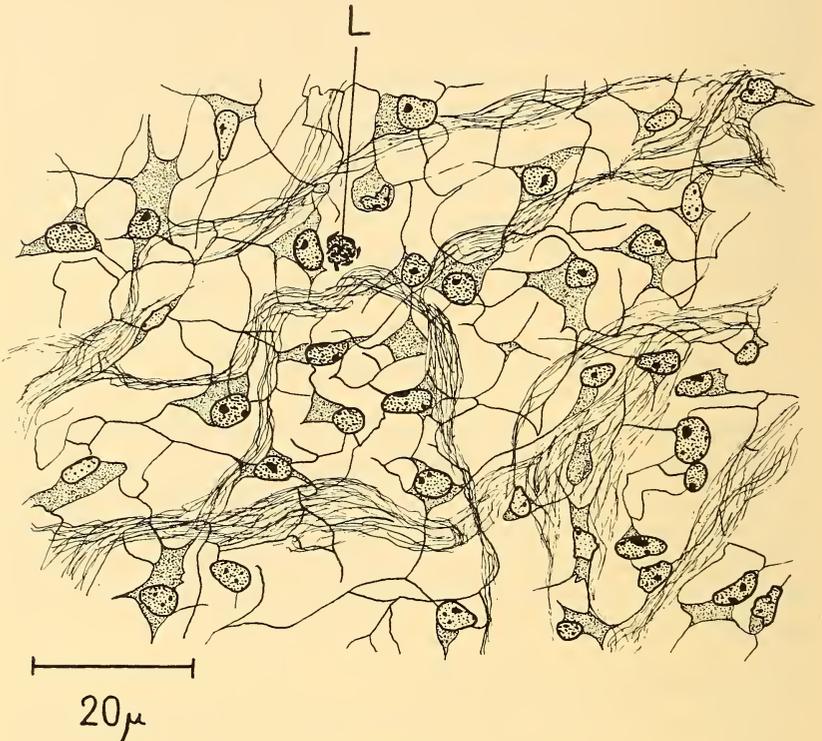


FIG. 19.

Bindegewebe des Schnabelwulsts, distal, zentral. 15. peTag. Das Gewebe gleicht dem reticulären Bindegewebe. L Leucocyt mit kristalloiden Granula.

nisation. In der allmählich vorrückenden, relativ schmalen Umwandlungszone lichten sich fast unmerklich die kollagenen Fasern ohne sich zu desorganisieren und schwinden schliesslich mit Ausnahme vereinzelter, zarter Stränge ganz. (Die erwähnten, den Wulst umfassenden Faserzüge bleiben in der Regel unberührt.) Gleichzeitig wandeln sich die Fibroblasten. Ihre Kerne verkleinern sich, bewahren aber in der Regel ihre rundliche, pralle Form und den Charakter ihrer Binnenstruktur. Nur ausnahmsweise fältelt

sich die Kernmembran. Die Plasmakörper verdichten sich, die Vakuolen werden kleiner und gehen verloren (und mit ihnen auch das Fett), und das Plasma gewinnt ein  $\pm$  homogenes Aussehen. In Korrelation mit dem Faserschwund rücken die Fibroblasten wieder beträchtlich zusammen. So entsteht entlang der Umwandlungszone eine Gewebeform, die dem reticulären Bindegewebe gleicht (Abb. 19). Am 15. peTag ist der grösste Teil des Wulsts in dieser Weise umgewandelt. Proximal auf der Mundseite steht noch ein Rest unveränderten Wulstgewebes. Durch die Faserauflösung kommen die von der eingelagerten Fasermasse wohl nur verdeckten, aber niemals aufgegebenen Plasmaverbindungen der Fibroblasten wieder zum Vorschein.

Diese Beobachtung bestärkt die neuerdings wieder vermehrt vertretene Ansicht, dass es sich bei dieser Art des Bindegewebes um einen zusammenhängenden, plasmodialen Gewebeverband handelt. Demgemäss muss dessen Leistung der Faserbildung und -auflösung als die Gesamtleistung eines Gewebes verstanden werden, und nicht als die einzelner Zellen (STÖHR 1951, STUDNICKA 1952). Damit im Einklang steht die Tatsache, dass die Fasern von Anfang an in der durch ihre Gesamtheit hervorgebrachten Struktur einen auf das ganze Gewebe und nicht (oder nur in untergeordnetem Masse) auf die einzelnen Zellkörper bezogenen Verlauf beobachten lassen.

Die Entdifferenzierung geht stetig weiter: Fortgesetzte Faserauflösung, weitgehender Schwund der um die Kerne gelagerten Plasmakörper und dauerndes Zusammenrücken der Zellen ergeben am 16. peTag im ganzen Wulst ein Bild, das mit dem embryonalen Mesenchym viele Züge gemein hat (Abb. 20, vergl. Abb. 8). Das Bild ist allerdings uneinheitlich. Neben den Zellen von  $\pm$  embryonalem Charakter finden sich manche, die in der jetzt einsetzenden Differenzierung zu gewöhnlichen Fibroblasten schon  $\pm$  weit fortgeschritten sind (die kleine, oft sehr kleine, rundliche oder längliche Gestalt und die kleinen, häufig in Mehrzahl vorhandenen Nukleolen sind Merkmale der typischen Fibroblastenkerne), und einzelne andere, die einer pyknotischen Degeneration entgegengehen, die sich in der Kernschrumpfung und der Verdichtung der färbbaren Kernsubstanz ankündigt.

Mit dem Einsetzen dieser Differenzierungsvorgänge tritt das histologische Geschehen im Schnabelwulst in eine neue, progressive

Phase. Sie ist dadurch gekennzeichnet, dass sich das Gewebe, wie es in der Basis von Anfang an geschah, in der für die Lederhaut typischen Weise ordnet, während die Reduktion der gesamten Gestalt fortschreitet. Sie lässt sich in zwei Abschnitte gliedern. Im ersten wird das weiter zusammengefallene, distale Wulstge-

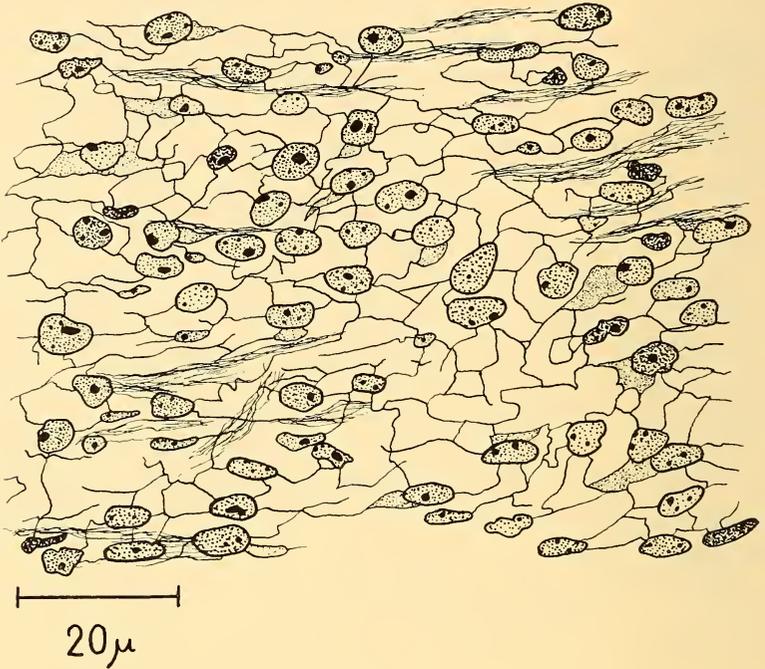


FIG. 20.

Bindegewebe des Schnabelwulsts. 16. peTag. Vgl. Abb. 8.

webe in proximaler Richtung verlagert. Die Mundwinkelfalte erlangt dabei am 20. peTag annähernd ihre definitive Gestalt (Abb. 7 *m* und *n*). Die Fibroblasten vollenden ihre Umwandlung und gruppieren sich parallel zur Oberfläche. Es werden zunächst noch keine neuen Fasern gebildet. Die Abb. 21 zeigt die Verhältnisse im distalen Teil des Wulsts am 18. peTag. Man erkennt die der Basalmembran der stark angenäherten Epithelschichten beiderseits parallel verlaufenden und vom Abbau unberührten, straffen Faserzüge; dazwischen das  $\pm$  faserfreie Gewebe des reduzierten Wulsts mit den umdifferenzierten Fibroblasten und

einzelnen pyknotischen Kernen. Nach vollendetem Rückzug der distalen Wulstpartie wird im zweiten und letzten Abschnitt das Gewebe in endgültiger Lagerung ausdifferenziert. Es verschmilzt dabei völlig mit dem Bindegewebe der Basis, indem es den gleichen

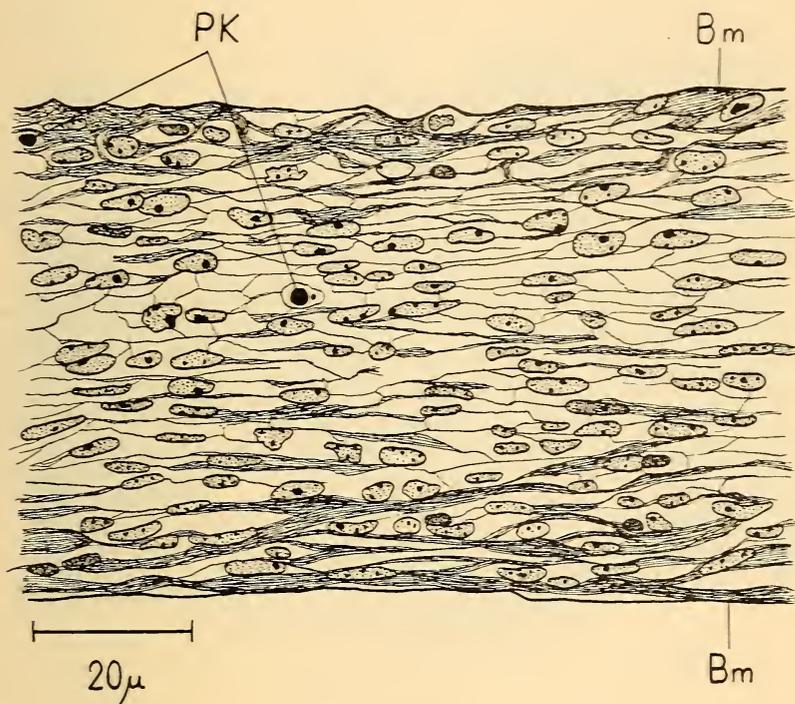


FIG. 21.

Bindegewebe des Schnabelwulsts, distal. 18. peTag. Bm Basalmembran der Epidermis, PK pyknotische Kerne.

Charakter annimmt (Abb. 7, *n-g*). Die Faserbildung, die bereits im späteren Verlauf des vorigen Abschnitts einsetzte, wird jetzt mächtig gefördert. Überall zwischen den nach der Verschiebung (besonders distal) vorübergehend wieder lockerer gelagerten Fibroblasten treten in ähnlichen Strängen wie am 10. eTag neue kollagene Fasern auf (Abb. 22). Sie wachsen der neuen Gewebestruktur gemäss zu derben, sich kreuzenden, mehrheitlich parallel zur Oberfläche geschichteten Bündeln heran. Proximal geht das Gewebe in der Entwicklung voraus. Die letzten Differenzierungsvorgänge

lassen sich am distalen Rand der Hautfalte beobachten. Noch immer finden sich im Gewebe einzelne zugrundegehende Kerne. Bereits am 22. peTag ist der neue Faseraufbau zur Hauptsache

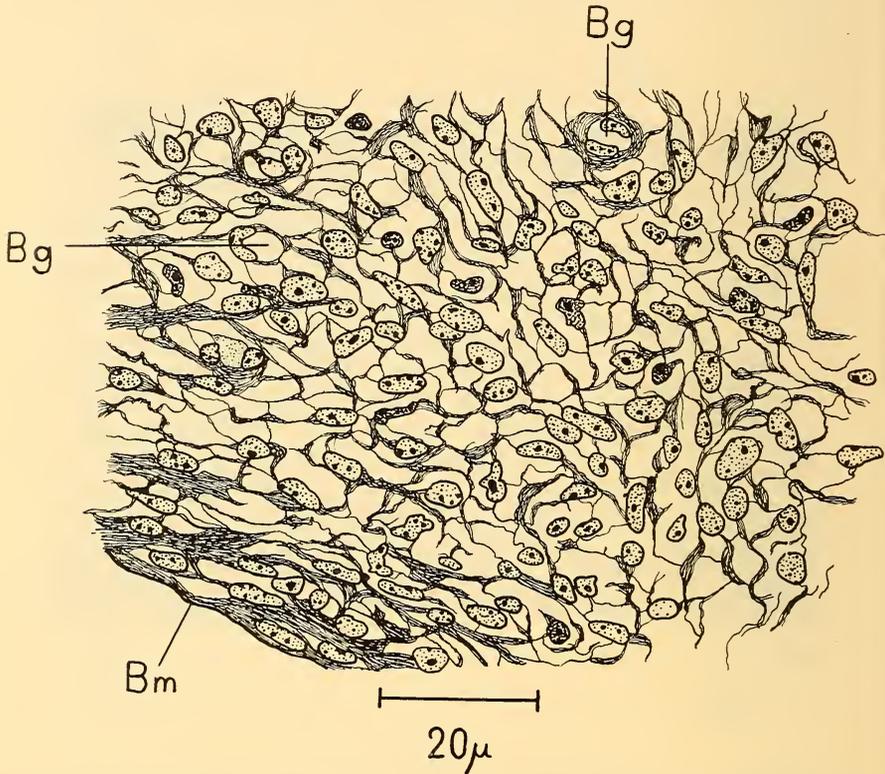


FIG. 22.

Bindegewebe des Schnabelwulsts, distal. 20. peTag. Bg Kapillaren, Bm Basalmembran der Epidermis. Vgl. Abb. 10.

vollzogen. Zu diesem Zeitpunkt sind die Fasern noch in einer  $\pm$ -reichlich vorhandenen Grundsubstanz („Gewebsflüssigkeit“) eingelagert. Diese geht in den folgenden Tagen allmählich zurück, wobei sich die Bündel immer dichter zusammenschliessen. In diesem Vorgang der Wasserabgabe ist die Volumabnahme der Mundwinkelfalte nach dem 20. peTag begründet. Er ist nach wenigen Tagen im wesentlichen abgeschlossen, setzt sich aber in geringem

Masse noch einige Zeit in der Juvenilperiode fort. Das Bindegewebe der Mundwinkelfalte gleicht jetzt in allen Zügen dem gewöhnlichen Unterhautbindegewebe mit der einen Ausnahme, dass es an Zellen reicher ist (Abb. 23). Das dicht geschlossene

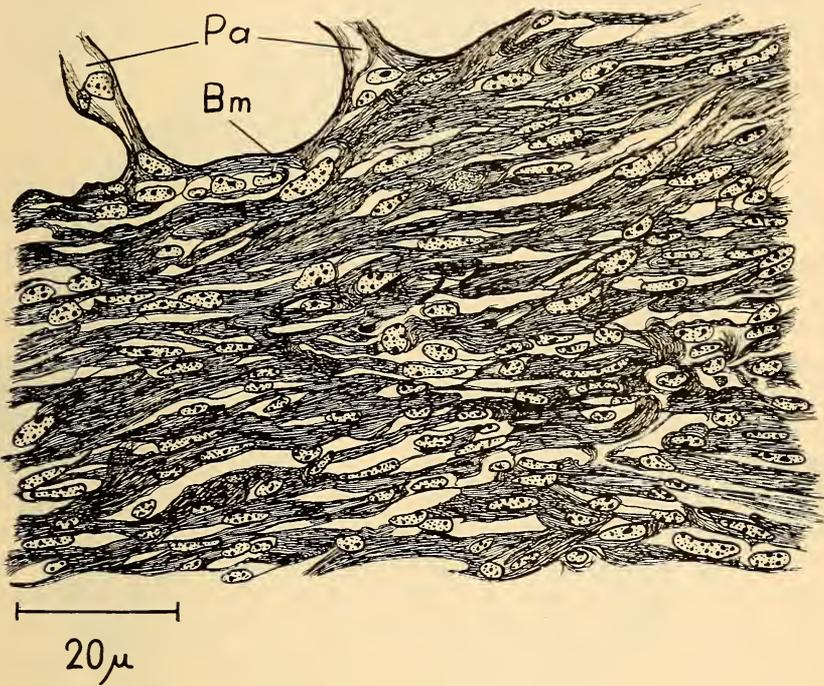


FIG. 23.

Bindegewebe der definitiven Mundwinkelfalte. Juveniler Star. Bm Basalmembran der Epidermis, Pa Papillen des Bindegewebes.

Fasergefüge verleiht der Mundwinkelfalte die trockenhäutige, ledrige Beschaffenheit.

Während der Umwandlung des Wulsts lässt sich das Oblitieren und Zerfallen von Kapillaren und kleineren Gefässen beobachten. Grössere Gefässe und Nervenbündel und die Lamellenkörperchen werden aber nicht angegriffen. (Über die feinere Nervenversorgung kann aus den angeführten Gründen nichts ausgesagt werden.)

b) *Die Rückbildung der Basis.*

Die Reduktion der Basis und der ihr angehörenden, in den Wulst eintretenden Faserzüge verläuft ganz analog der eben geschilderten, auf Wasserabgabe beruhenden Volumabnahme der Mundwinkelfalte. (Hier findet also kein Faserabbau statt.) Sie ist ein einfacher Schrumpfungsvorgang, der sich auch in der gewöhnlichen, am 8. peTag in gleichem Grade wasserhaltigen Körperhaut in identischer Weise vollzieht. Dies soll weiter unten noch belegt werden.

c) *Die Rückbildung des Epithels.*

Während der Reduktion des Schnabelwulsts passt sich das Epithel dem abnehmenden Volumen des Füllgewebes fortlaufend an. Die Reduktion von Epithel und Füllgewebe verläuft soweit koordiniert, dass nur verhältnismässig unbedeutende Falten entstehen. Die Anzahl der Zellagen im Epithel bleibt während der ganzen Reduktion, von kleinen Schwankungen bei der Faltenbildung abgesehen, unverändert. Die notwendige Verminderung der Zellenzahl wird durch eine beschleunigte Abstossung der obersten Elemente herbeigeführt. Diese Abstossung lässt sich für die Mucosa nur ungenügend nachweisen, da hier die obersten, absterbenden Zellagen wohl dauernd bei der Nahrungsaufnahme abgeseuert werden. In der Epidermis kommt dagegen der beschleunigte Verhornungsprozess, der, wie schon erwähnt, auch am lebenden Vogel auffällt, histologisch gut zum Ausdruck. Über dem ganzen Wulst, besonders aber am distalen Rand wird die Hornschicht mit den Tagen zusehends mächtiger und erreicht vom 15. bis zum 22. peTag die grössten Ausmasse. Der Grad der Verhornung ist verhältnismässig gering. Die oft 10—20 Schichten zählende Hornmasse ist sehr locker gebaut und stets von blasigen, nicht zusammengepressten Zellen durchsetzt (Abb. 24). Ihre Stärke wechselt, da die oberflächlichen Zellen stets in  $\pm$  grossen, zusammenhängenden Fetzen abblättern. Nach dem 22. peTag wird der normale Verhornungsprozess wieder aufgenommen. Bald sind die letzten, von der lebhaften Verhornungstätigkeit zeugenden Hornlagen völlig abgestreift. Die zweifellos beträchtlichen Zellverschiebungen, die sich im Stratum germinativum abspielen und seine Verkürzung zur Folge haben, lassen sich aus dem histologischen Präparat nicht ablesen. Sie lassen sich nur erschliessen.

Das Stratum germinativum zeigt im Vergleich zum 8. peTag in seinem Aussehen keine Besonderheiten mit der Ausnahme, dass die in der Regel sehr gleichmässig geformten basalen Zellen be-

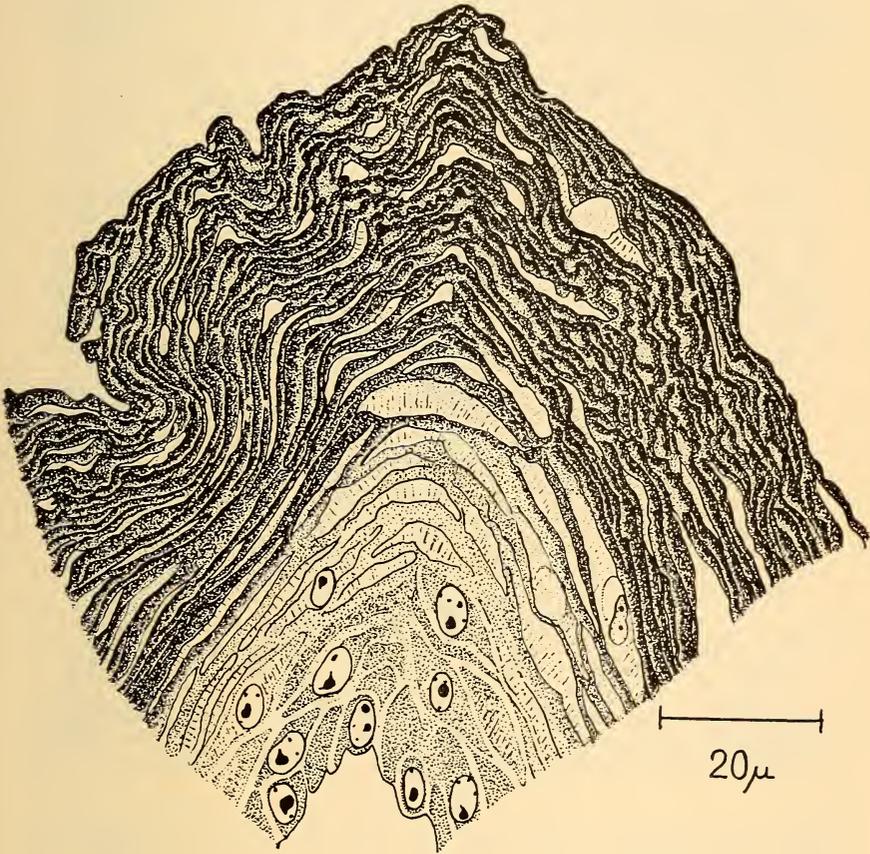


FIG. 24.

Epidermis des Schnabelwulsts, distal. 18. peTag.

sonders am 15. peTag im Zeitpunkt der erhöhten Faltenbildung den verschiedenen Druck- und Spannungsverhältnissen entsprechend in verschiedener Weise gepresst oder gedehnt erscheinen. Die Mitosetätigkeit bleibt unbeeinflusst. Sie verläuft vom 5. peTag an sehr regelmässig (vorher ist sie den Wachstumsvorgängen ent-

sprechend gesteigert). Auf jedem Schnitt können in ungefähr konstanter Zahl Zellteilungen beobachtet werden. Wohl in Korrelation mit der stärkeren Abnutzung sind sie auf der Mundseite stets häufiger.

Gewissermassen als Indikatoren, dass die Umwälzungen in der Epidermis abgeschlossen sind, treten am 22. peTag im distalen

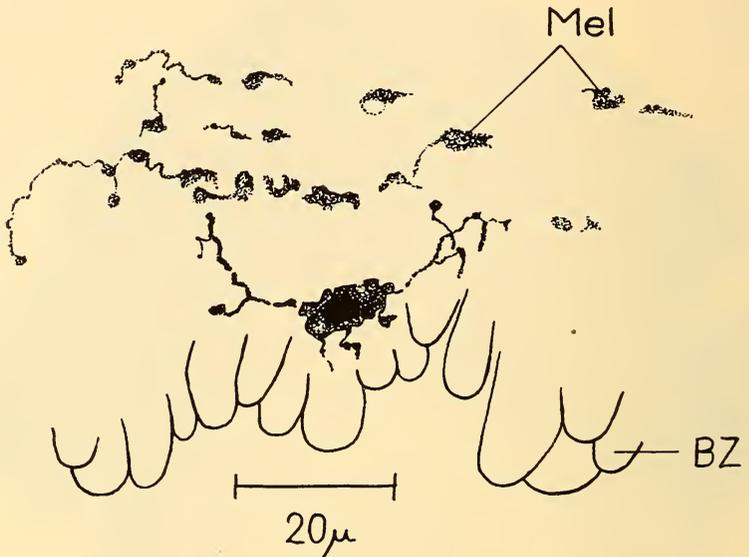


FIG. 25.

Melanophore zwischen den basalen Epidermiszellen des rückgebildeten Schnabelwulsts, distal. 26. peTag. BZ angedeutete basale Zylinderzellen, Mel Melanin in Epidermiszellen. Formol, ungefärbter Gefrierschnitt, 20  $\mu$ .

Rand der Hautfalte in den basalen Epithelschichten Melanophoren auf, die die Epithelzellen mit Melaninkörnchen beladen (Abb. 25).

Die früh auf die Mucosa und die angrenzende Epidermis beschränkte Verzahnung des Epithels mit der Cutis durch die erwähnten Papillen wird im Verlauf der Entwicklung markanter (Abb. 26) und breitet sich nach dem 20. peTag allmählich auch auf die Epidermis bis zum Rand der Falte aus (Abb. 27). (Solche Papillen kommen in der Regel nur an Hautstellen vor, die einer erhöhten Beanspruchung ausgesetzt sind und fehlen in der von Federn bedeckten Körperhaut.)

Der erwähnte hohe Wassergehalt der Mucosa geht nach dem 8. peTag nach und nach zurück (vergl. Abb. 18 und Abb. 26).

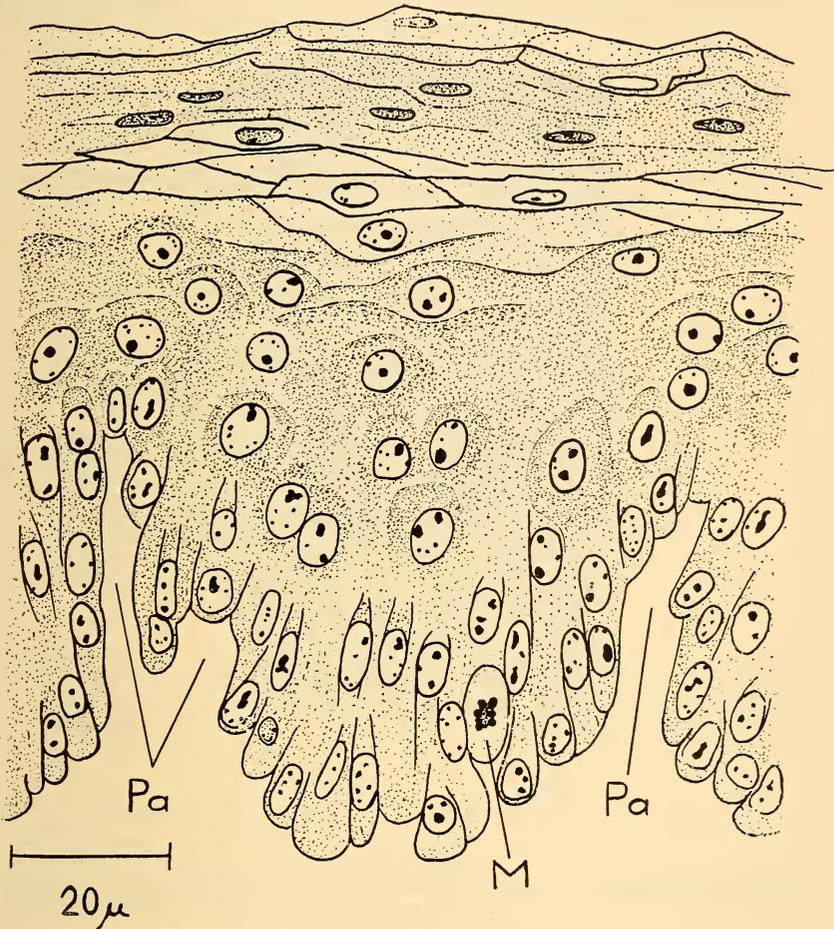


FIG. 26.

Mucosa des Schnabelwulsts. 16. peTag.  
M Mitose, Pa Bindegewbspapillen (nicht gezeichnet).

Der Endzustand ist in einer halbschematischen Zeichnung festgehalten und dem Höhepunkt gegenübergestellt (Abb. 28). Die Epidermis zeigt keine derartigen Veränderungen. Nach dem 22. peTag setzt in der Mucosa ausserdem ein geringer Schichten-

abbau von durchschnittlich 15 auf 11 Lagen ein. Ähnliches erfolgt in der Epidermis, die den Übergang vom Schnabelwulst zur Körperhaut bildet, schon nach dem 11. peTag. Die Zahl der übereinandergelagerten (unverhornten) Zellen vermindert sich hier von 5 auf

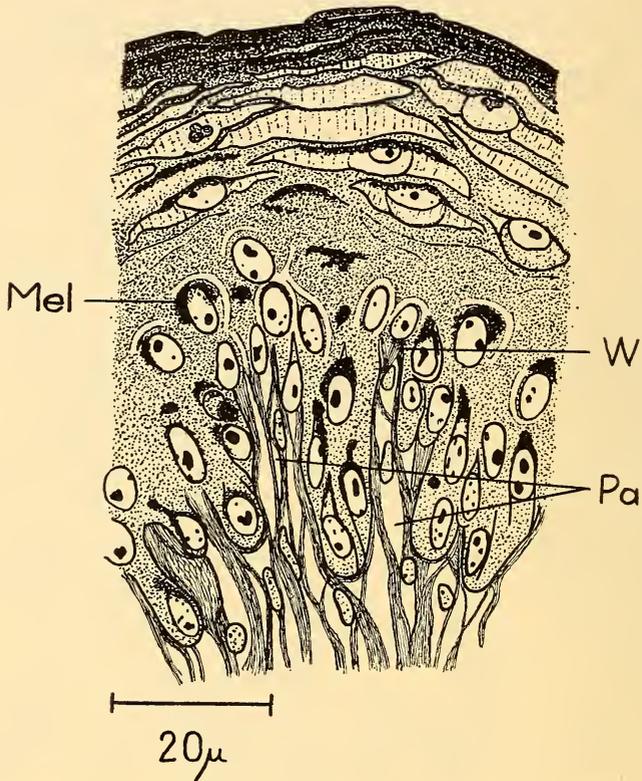


FIG. 27.

Epidermis der definitiven Mundwinkelfalte, distal. Juveniler Star. Mel Melanin in den Epidermiszellen, Pa Bindegewebspapillen, W Wurzelfüßchen.

1—2. Beide Vorgänge ziehen sich bis zum Entwicklungsabschluss der Mundwinkelfalte hin.

Ein eigentliches Stratum granulosum konnte ich im ganzen, den Schnabelwulst umhüllenden Epithel nicht feststellen. Es fanden sich aber regelmässig in den mittleren, sich abflachenden Zellen der Mucosa aller Entwicklungsstadien mehr oder weniger deutlich zutagetretende, sehr feine Granula, die sich in den frischen Gefrier-

schnitten durch starke Lichtbrechung und in den Paraffinschnitten durch Aufnahme von Hämatoxylin oder Azocarmin hervorgehoben. Den Farbstoffen gegenüber verhalten sie sich gleich wie die allerdings viel größeren Körner des Periderms. Sie sind wohl ebenfalls als Keratohyalinkörner anzusprechen (Abb. 18).

#### 4. „Quantitativer Überblick“ über die Vorgänge im Bindegewebe.

Die Volumzunahme und -verminderung des Schnabelwulstbindegewebes beruht auf der Einlagerung und Wiederentfernung

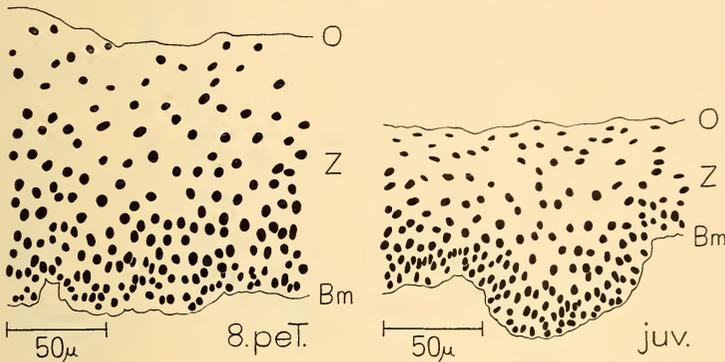


FIG. 28.

Schematisiertes Schnittbild der Mucosa des Schnabelwulsts am 8. peTag (links) und der Mucosa der definitiven Mundwinkelfalte des juvenilen Stars (rechts). O Oberfläche, Z Zellkerne, Bm Basalmembran. Beim juvenilen Star ist die Schichtenzahl etwas geringer und die Zellen und Zellkerne sind kleiner.

von Interzellulärsubstanz bei ungefähr konstanter Zellzahl. Die Zellvermehrung ist um den 10. eTag am lebhaftesten. Anschliessend wird sie allmählich schwächer und ist am 3. peTag abgeschlossen. Man trifft die Mitosen im ganzen Wulst, stets aber distal und vom Schlüpftag an bei der Streckung des Basalteils auch proximal gehäuft. Nach dem 3. peTag können im Wulst keine, in der Basis nurmehr ganz vereinzelt Zellteilungen beobachtet werden. Die Massenzunahme der Interzellulärsubstanz findet im Auseinanderücken, die Abnahme im Zusammenrücken der Fibroblasten ihren Ausdruck. Der Vorgang kann durch das Auszählen der Fibroblasten/Flächeneinheit dargestellt werden. Als Vertreter der Zellen wurden die Kerne in der Zeichnung aufgetragen. Wir betrachten zuerst

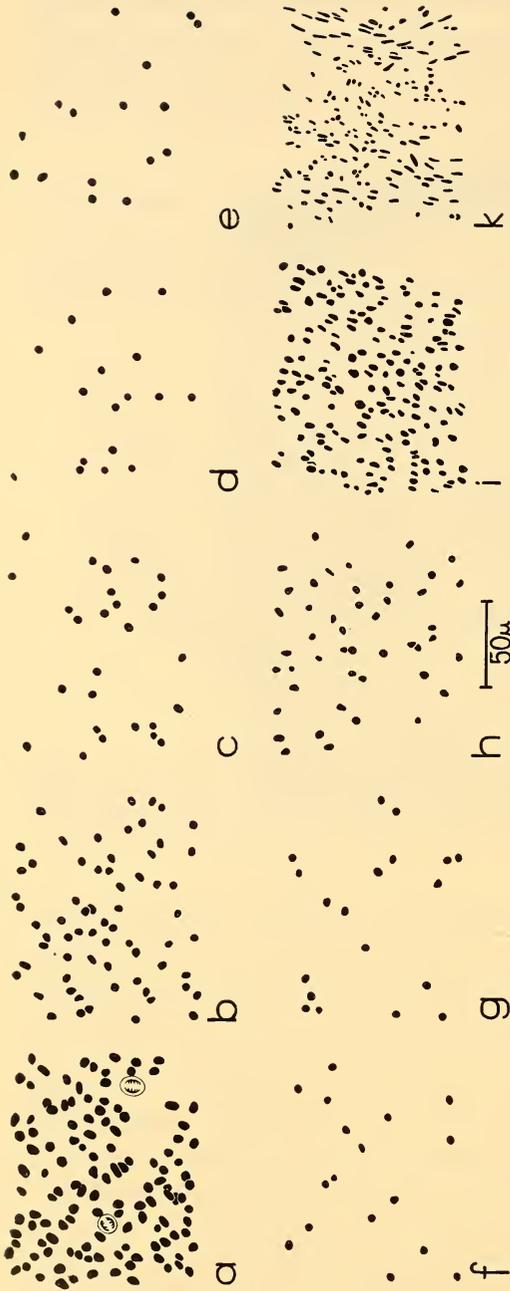


FIG. 29

Die Zelldichte im Bindegewebe des Schnabelwulsts in verschiedenen Entwicklungsstadien, dargestellt durch die Anzahl der Kerne/Flächeneinheit.

Probe/flächen	Alter	Kerne/Flächeneinheit
a	10. eTag	126
b	Schlüpfstag	66
c	3. peTag	27
d	5. peTag	17
e	8. peTag	16
f	14. peTag	16
g	15. peTag, proximal	19
h	15. peTag, distal	46
i	16. peTag	182
k	juvenil	201

In Probe/flächen a sind 2 Mitosen durch besondere Signatur hervorgehoben. Erklärung im Text.

allein den Wulst (Abb. 29). Die Probeflächen *a-k* (mit Ausnahme von *g* und *h*) wurden alle an der entsprechenden Stelle zentral im Schnittbild gewählt. Das Auseinanderweichen und Wiedezusammenschliessen der Zellen geht aus der Abbildung deutlich hervor. Um den 5. peTag (*d*) wird eine minimale Zelldichte erreicht, die

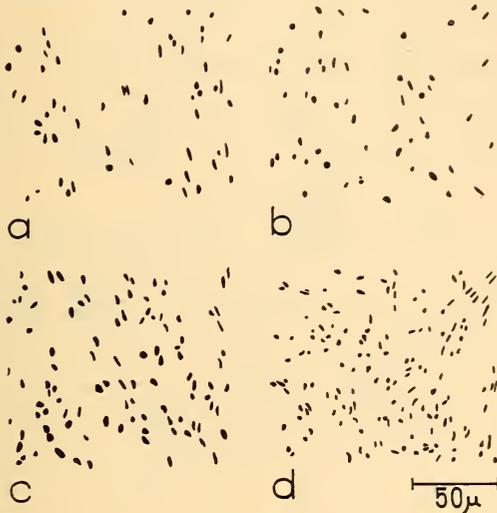


FIG. 30.

Die Zelldichte im Bindegewebe der Basis des Schnabelwulsts in verschiedenen Entwicklungsstadien (*a*, *c*, *d*). Zum Vergleich die Zelldichte im Bindegewebe der gewöhnlichen Körperhaut am 8. peTag (*b*).

Probeflächen	Alter	Kerne, Flächeneinheit
<i>a</i>	8. peTag	57
<i>b</i>	8. peTag	56
<i>c</i>	15. peTag	104
<i>d</i>	juvenil	156

Erklärung im Text.

unverändert erhalten bleibt, bis die rückläufige Entwicklung einsetzt. Dieselbe Zelldichte treffen wir noch am 15. peTag im proximalen Teil des Wulsts (*g*), während distal der Schwund der Zwischensubstanz und der Zusammenschluss der Zellen schon weit fortgeschritten ist (*h*). Die fortgesetzte Umwandlung führt zu der grossen Zelldichte der definitiven Mundwinkelfalte (*k*). Der vom 16. bis zum 22. peTag vereinzelt beobachtete Zelltod fällt im gesamten Abbaugeschehen kaum ins Gewicht. Im Gegensatz zum Wulst ist in der Basis allein die flüssige Interzellulärsubstanz

vorübergehend vermehrt. Die Faserbildung ist hier von Anfang an auf den Endzustand ausgerichtet. Am 8. peTag ist die Basis ausserordentlich wasserreich. Dies zeigt sich in der relativ geringen Dichte der Fibroblasten (Abb. 30, *a*). Eine Stichprobe von der Haut am Kinn am selben peTag (*b*) lässt schliessen, dass der hohe Wassergehalt in diesem Entwicklungsstadium für das ganze Integument typisch ist (und Beobachtungen an Nestlingen bei der Aufzucht scheinen diesen Befund zu bestätigen). Im Verlauf der Reduktion nimmt die Gewebsflüssigkeit allmählich ab und die Fibroblasten und Fasern rücken zusammen (*c*). Die endgültige Zelldichte an der Basis der Mundwinkelfalte steht hinter der distalen Partie zurück (*d*).

#### 5. Die Fettröpfchen in den Fibroblasten.

Wie erwähnt, sind die in den Paraffinschnitten beobachteten, früh kleinen und schwer wahrnehmbaren, später aber grossen und deutlichen Vakuolen in den Plasmakörpern der Schnabelwulst-Fibroblasten durch darin enthaltene Fettröpfchen bedingt. In Ergänzung des Gesagten seien darum noch die an den mit Sudan III gefärbten Gefrierschnitten erhobenen Befunde mitgeteilt. Die Sudanfärbung bringt beinahe alle im tierischen Gewebe vorkommenden Fettsubstanzen (Fette und Lipide) zur Darstellung und erlaubt daher kein Urteil über ihre Gruppenzugehörigkeit.

Zur Untersuchung wurden 20  $\mu$  dicke Schnitte von in Formol fixiertem Material verwendet. (Da beim Schneiden des frischen Materials leicht Fett aus den Vakuolen austritt, empfiehlt sich die Fixierung.) Zur Kernfärbung diente Hämalaun (MAYER). Die Schnitte wurden in Glycerin oder Glyceringelatine eingeschlossen.

Das Fett lässt sich erstmals am 10/11. eTag nachweisen. Zu diesem Zeitpunkt erscheint das mit Sudan III gefärbte Wulstgewebe bei schwacher Vergrösserung leicht orange getönt. Bei starker Vergrösserung erkennt man in den noch wenig umfangreichen Plasmaleibern bereits zahlreiche, distinkte, kleinste Tröpfchen. Am 12. eTag lassen sich schon alle für die weitere Entwicklung charakteristischen Einzelheiten feststellen: Sämtliche Zellen des definierten Gewebebezirks enthalten Fettröpfchen von leicht verschiedener Grösse in  $\pm$  grosser Zahl. Die zentral gelegenen Zellen sind etwas stärker beladen. Die zunächst noch sehr kleinen

Tröpfchen vergrössern sich stetig bis zum 8. peTag. An diesem Tag sind die ansehnlichen und in manchen Zellen dicht gedrängten Tropfen ausserordentlich augenfällig (dies gilt nur für die gefärbten Schnitte, unbehandelte sind farblos) und heben die Eigenart dieser

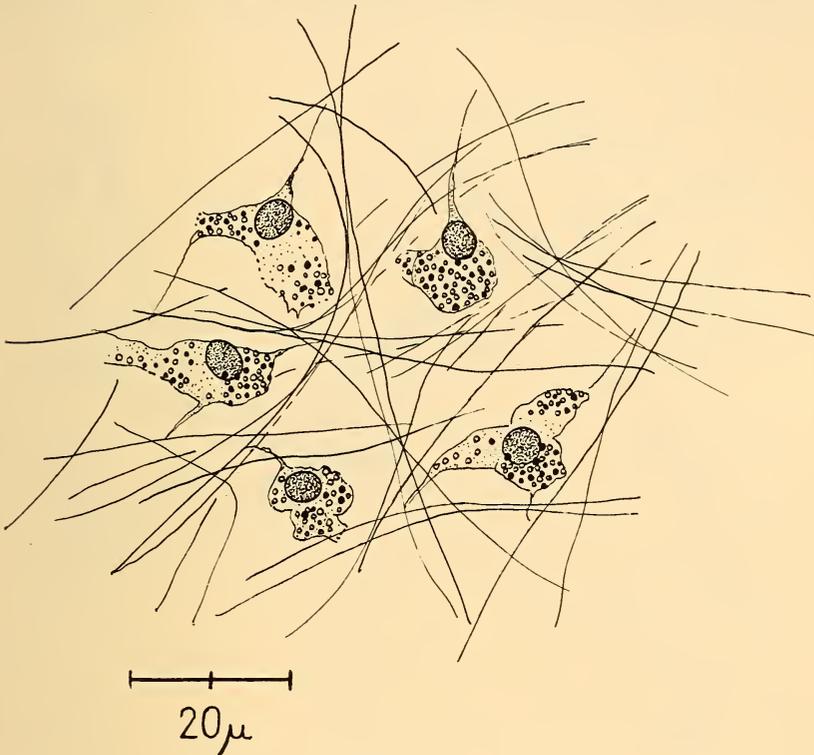


FIG. 31.

Fibroblasten des Schnabelwulsts mit Fettvakuolen. Proximal, zentral.  
7. peTag. Kollagene Fasern nur angedeutet.

transitorischen Gewebeform noch einmal deutlich hervor (Abb. 31). Der Fettgehalt bleibt konstant bis der Abbau beginnt. In der genannten Umwandlungszone vollzieht sich eine rückläufige Entwicklung. Die Tröpfchen werden wieder zu feinsten Körnchen und schwinden schliesslich ganz. Jenseits der Umwandlungszone ist das Gewebe frei von Fett.

Ausserdem zeigen die Sudanpräparate, dass die gewöhnlichen Fibroblasten im angrenzenden Gewebe ebenfalls Spuren von Fett

in ähnlicher Verteilung enthalten können. (Generelle Eigenschaft der Fibroblasten.) Aus solchen Zellen entwickeln sich wohl die am 15. peTag in der Basis vereinzelt oder in kleinen Gruppen auftretenden plurivakuolären Fettzellen mit zahlreichen grösseren und kleineren Vakuolen und mehrfach eingedellten Kernen.

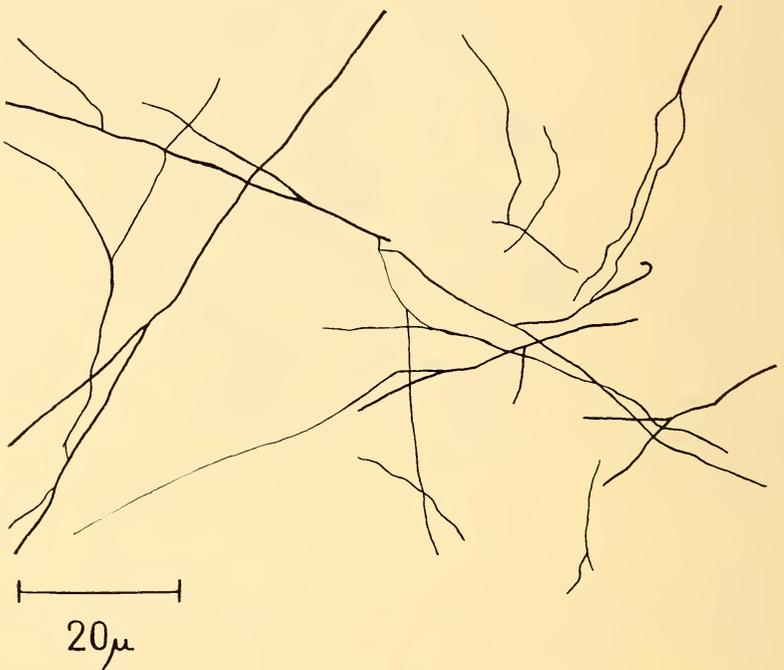


FIG. 32.

Elastische Fasern im Bindegewebe des Schnabelwulsts, zentral. 8. peTag.

Im Schnabelwulst der Kohlmeise und der Amsel konnte das Vorkommen von Fett in ähnlicher Form, aber in viel geringerem Masse festgestellt werden. Die mit wenig kleinen, locker gelagerten Fettröpfchen versehenen Fibroblasten liegen bei der Kohlmeise vor allem peripher, bei der Amsel nur zentral im Schnabelwulst. Der Schnabelwulst von Teichrohrsänger, Rabenkrähe, Dohle und Wiedehopf enthält kein Fett. Eine Bemerkung zur möglichen Funktion dieser Fettröpfchen findet sich bei der Erörterung der Funktion des Faserfilzes.

## 6. Die elastischen Fasern.

Am Schlüpftag können im basalen Teil des Schnabelwulsts einzelne elastische Fasern erkannt werden. Im eigentlichen Wulst lassen sie sich zu diesem Zeitpunkt noch nicht mit Sicherheit von den kollagenen unterscheiden. Dies ist hier erst am 3. peTag

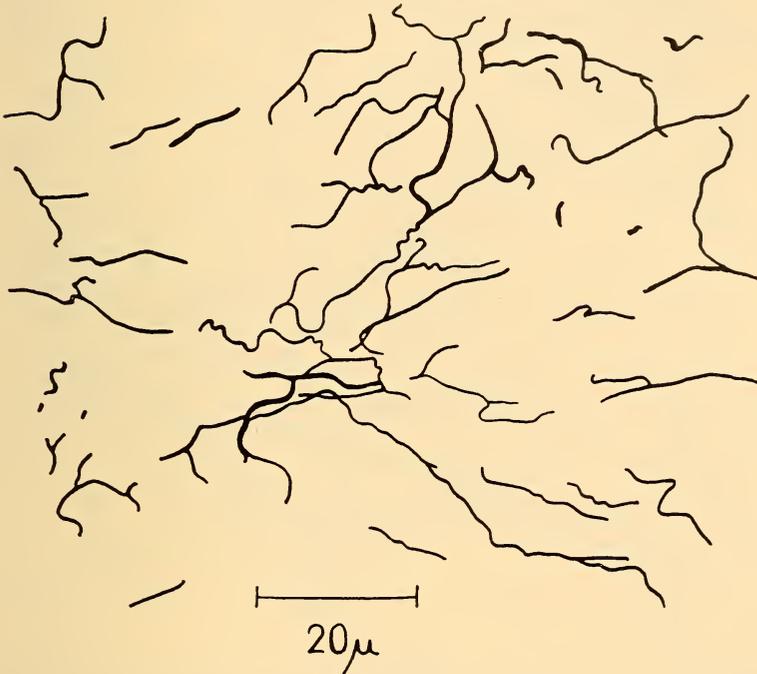


FIG. 33.

Elastische Fasern im Bindegewebe des Schnabelwulsts, distal, zentral. 15. peTag.

möglich. An diesem Tag bietet sich bereits in allen Teilen das für die Entwicklung bis zum 8. peTag typische Bild. Die elastischen Fasern der Basis zeigen durchaus das für die gewöhnliche Unterhaut bezeichnende Verhalten (GRESCHIK 1915, LANGE 1931). Sie sind  $\pm$  kräftig, werden etwas stärker bis zum 8. peTag und rücken im Verlauf der Reduktion gemeinsam mit den kollagenen Fasern in der geschilderten Weise zusammen. Die elastischen Fasern des Wulsts durchziehen das Gewebe in der Form eines feinen, weitmaschigen, straff gespannten Netzes, das im ganzen Wulst sehr

gleichmässig gebaut ist. Die Maschen halten im allgemeinen die im kollagenen Filz vorherrschende Faserrichtung ein. Bisweilen zeigen sie aber eine relative Unabhängigkeit. Eine geringe Kaliberzunahme der Fasern und eine Erweiterung der Netzmaschen führen zum Zustand am 8. peTag (Abb. 32). (Diese und die folgenden

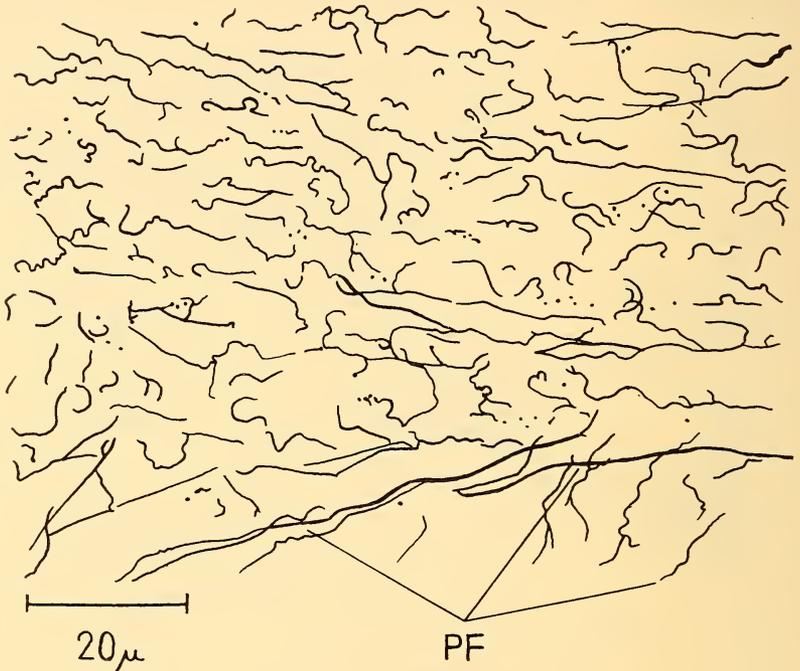


FIG. 34.

Elastische Fasern im Bindegewebe des Schnabelwulsts. 16. peTag. PF dicht unter dem Epithel gelegene Fasern, die der Rückbildung nicht anheimfallen.

Abb. 33—36 geben den Abb. 15, 19, 20, 22 und 23 entsprechende Gewebeausschnitte wieder. Sie können mit ihnen verglichen und gewissermassen in sie hineinprojiziert werden.) Von einer weiteren leichten Kaliberzunahme abgesehen, bleibt dieser Zustand unverändert bis die Rückbildung einsetzt. Die Rückbildung verläuft nicht synchron mit der der kollagenen Fasern. Sie vollzieht sich später. Sie hat aber gleichfalls eine  $\pm$  vollständige Auflösung und anschliessende Neuorganisation der Fasern zur Folge. Die ersten Umwandlungsvorgänge und die damit verbundene Schrumpfung

des Schnabelwulsts bewirken eine Entspannung des elastischen Netzes. Die Fasern zeigen danach einen geschlängelten Verlauf (Abb. 33). Im abgeflachten Wulst des 16. peTags sind die Fasern stark zusammengedrängt. Der geringere Faserdurchmesser lässt auf die im Gange befindliche Auflösung schliessen (Abb. 34). Die

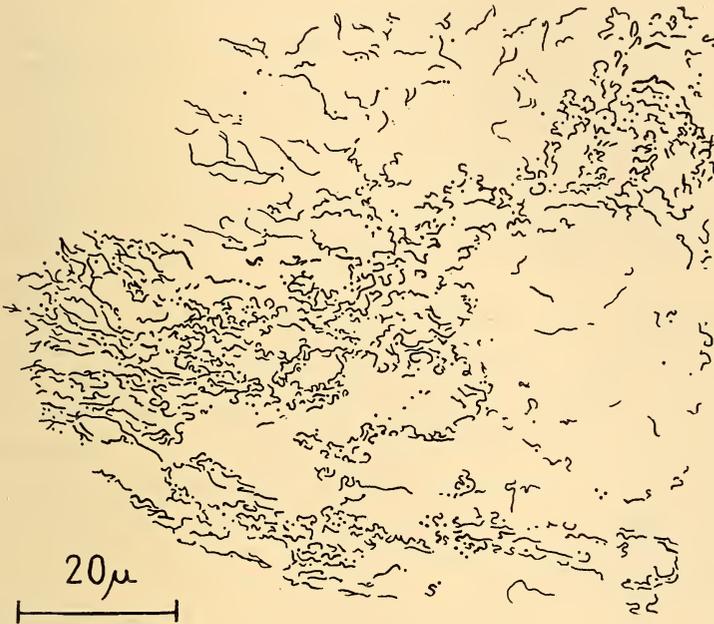


FIG. 35.

Anhäufung von elastischen Fasern am distalen Rand des in Rückbildung begriffenen Schnabelwulsts. 20. peTag.

Regel, dass die dicht unter dem Epithel gelegenen Fasern persistieren, gilt auch hier. Solche Fasern sind am unteren Rand der Abb. 34 zu sehen. Mit dem Rückzug der distalen Wulstpartie kommt es bis zum 20. peTag am distalen Rand zu einer  $\pm$  umfangreichen Anhäufung von dicht geknäuelten und nunmehr äusserst dünnen Fasern (Abb. 35). Die rasche Auflösung dieser Haufen bis zum 22. peTag ist wohl die Regel. Die individuellen Unterschiede sind hier aber beträchtlich. Der Umfang dieser Fasermassen ist grossen Schwankungen unterworfen, und unaufgelöste Reste können noch bis am 30. peTag beobachtet werden. Im Laufe der

definitiven Gestaltung der Mundwinkelfalte tauchen zwischen den kollagenen Bündeln neue elastische Fasern auf, die nach Zahl und Anordnung mit denen im gewöhnlichen Unterhautbindegewebe übereinstimmen. Sie sind proximal ziemlich kräftig, distal aber zart und geringer an Zahl (Abb. 36).

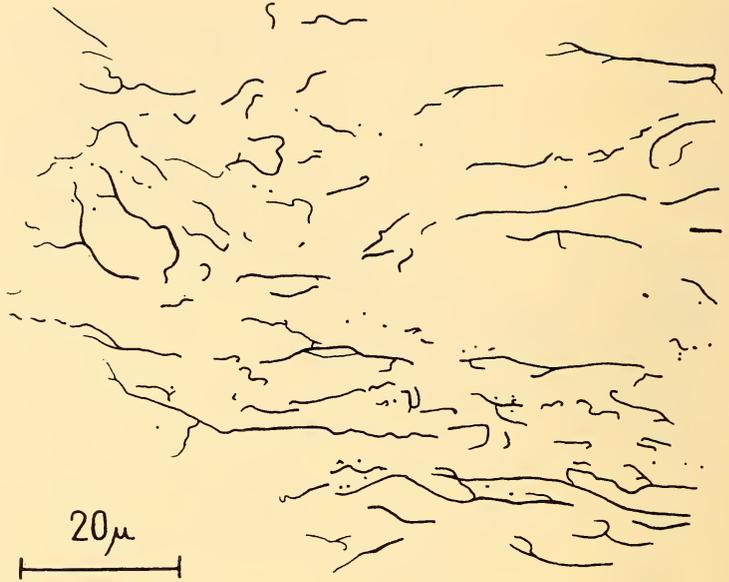


FIG. 36.

Elastische Fasern im distalen Rand der definitiven Mundwinkelfalte.  
Juveniler Star.

### 7. Das gelbe Pigment.

Zur Untersuchung des gelben Pigments des Schnabelwulsts stellte ich Gefrierschnitte durch den frischen Oberschnabelwulst eines 9 Tage alten Staren her. Beim Präparieren des Gewebes sieht man schon von blossem Auge, dass die gelbe Farbe streng auf das Epithel beschränkt ist, während sich das darunterliegende Bindegewebe schneeweiss darbietet. Wie wir bereits vom lebenden Vogel wissen, ist die Farbe nahe der Mundhöhle am intensivsten. Nach aussen nimmt ihre Intensität allmählich ab, und schliesslich verliert sie sich am Wulstrand ganz. Die dem Körper zugewandte Seite ist ± farblos.

Zur mikroskopischen Betrachtung verwandte ich etwa 20  $\mu$  dicke Gefrierschnitte, die ungefärbt in Wasser untersucht wurden. Sie bestätigten den makroskopischen Befund: Der Farbstoff findet sich nur im Epithel, welches sich scharf vom glasklaren Bindegewebe abhebt. Die Löslichkeit des Farbstoffs in Äther und Chloroform und seine Blaufärbung bei Zusatz von konzentrierter Schwefelsäure stellen ihn in die Reihe der Carotinoide (Lipochrome, Fettfarbstoffe). Da die Carotinoide im Körper der höheren Wirbeltiere immer in Lipoiden oder Fetten gelöst vorkommen, ist es möglich, ihre Verteilung mit Hilfe von fettfärbenden Substanzen deutlicher zu machen. Ich gebrauchte dazu Sudanschwarz B, das auch die kleinsten Fetttröpfchen scharf zur Darstellung bringt. So gefärbte Schnitte führte ich in Glyceringelatine über. Diese Methode leistete indessen nicht mehr als die Betrachtung frischer, ungefärbter Schnitte in Wasser.

SCHMIDT (1918) hat die Verteilung der gelben Färbung im Epithel der Mundhöhle und des Schnabelwulsts der Amsel eingehend untersucht und in Abbildungen dargestellt, sodass ich mich bei der Beschreibung der Verhältnisse beim Star, die nur in Einzelheiten von denen der Amsel abweichen, kurz fassen kann. Das gelbe Carotinoid ist an kleine Fetttröpfchen gebunden, die im Plasma der Epithelzellen liegen. Der Kern bleibt stets frei von ihnen. Beim Star findet sich der Farbstoff in allen Epithelzellen von der Mundhöhle bis zum Rande des Schnabelwulsts. Am stärksten gehäuft treten die Fetttröpfchen in der mächtigen Epithellage auf, die den Übergang des Mundhöhlenepithels zur Epidermis der Körperoberfläche vermittelt, und die durch das Eindringen kleiner Bindegewebspapillen in die basale Epithelschicht gekennzeichnet ist. Hier sind die basalen Zylinderzellen ausserordentlich dicht mit Tropfen bepackt, die alle Ausmasse von winzigsten Körnchen bis zu Kugeln, die etwa einen Drittel der Kerngrösse erreichen, annehmen können, sodass die Kerne und Zellgrenzen vollkommen verdeckt werden. Nach oben nimmt die Zahl und Grösse der Tropfen stetig ab, und die Umriss der Zellen lassen sich mehr und mehr erkennen. Noch in der mittleren Schicht der polyedrischen Zellen finden sich Tröpfchen von etwa einem Fünftel der Kerngrösse. In den abgeplatteten, oberflächlichen Zellen aber sind meist nur noch feinste Gebilde zu sehen. Die Tröpfchen erfüllen die ganze Zelle, sind aber in der Regel um den Kern besonders dicht

geschart, oft stärker an seiner dem Bindegewebe zugekehrten Seite, so eine basalwärts gerichtete Kappe bildend. Bei den verhornenden Zellen finden sich die Fettröpfchen im unverhornten Binnenraum der Zelle, während bei den vollständig verhornten und abschuppenden Zellen keine Tröpfchen mehr sichtbar sind. Bei diesen letzteren, die schon dem blossen Auge gelb erscheinen, ist wohl die Hornmasse homogen vom Farbstoff durchtränkt.

Nicht nur von der Basis zur Oberfläche, sondern auch mit wachsender Entfernung von der Mundhöhle nimmt die Zahl und Grösse der Tropfen in den Epidermiszellen stetig ab. Das Verhältnis der Tropfen zueinander bleibt aber gewahrt. Immer finden sich in den basalen Zellen die meisten und grössten Tropfen. In den Zellen am Rand des Schnabelwulsts lassen sich nurmehr kleinste Tropfen nachweisen, mit Ausnahme der basalen Zellagen, wo vereinzelt auch etwas grössere vorkommen. Auch hier sind die Tröpfchen mehrheitlich basal vom Kern gruppiert und vermindern sich an Zahl nach der Oberfläche zu. Vom Wulstrand an geht nun die Zahl der Tröpfchen rasch zurück, bald bleiben sie auf die basalen Zellen beschränkt und fehlen schliesslich ganz. Die Epidermis des Schnabelwulsts nahe dem Übergang in die typische Körperhaut ist frei von Farbstoff.

Die Anordnung des Pigments bei der Kohlmeise, die ich in gleicher Weise geprüft habe, ist ausserordentlich ähnlich wie beim Star, und die beiden Arten sind in dieser Beziehung bei der ersten Betrachtung kaum zu unterscheiden. Die Differenz besteht vor allem darin, dass bei der Kohlmeise die grösste Dichte des Farbstoffs nicht in Mundnähe, sondern in der Mitte zwischen Mundhöhle und Wulstrand angetroffen wird und dass der Farbstoff nicht in den basalen Zellen überwiegt, sondern ziemlich regelmässig auf alle Schichten verteilt ist. Allgemein sind die Zellen etwas stärker mit Fetttropfen erfüllt.

Die Ergebnisse bei Amsel, Star und Kohlmeise und Beobachtungen an mit Sudan gefärbten Gefrierschnitten von älterem Formolmaterial von Dohle und Teichrohrsänger (das nur noch die allgemeine Verteilung des Pigments, aber nicht mehr die Einzelheiten erkennen lässt) deuten auf eine weitgehende Gleichförmigkeit der histologischen Grundlage dieses bei Singvögeln verbreiteten Färbungsmerkmals. Im Epithel des Schnabelwulsts der Rabenkrähe, der Elster und des Wiedehopf kommt kein Carotinoid vor.

Wie bereits oben erwähnt, werden die Carotinoide im Vogelkörper nicht synthetisiert, sondern höchstens umgewandelt und müssen mit der Nahrung aufgenommen werden. PALMER (1919, zitiert nach STRESEMANN 1927) hat nachgewiesen, dass die am Ende der eZeit in den Hautteilen von Jungvögeln erscheinenden Carotinoide aus dem an solchen Farbstoffen reichen Dotter stammen.

Durch Carotinoide gefärbte Hautteile sind in der Klasse der Vögel eine sehr allgemeine Erscheinung. Das ganze Körperepithel (einschliesslich des Epithels der Mund- und Rachenschleimhaut, Ektoderm!) besitzt die Potenz, Carotinoide einzulagern. Als Beispiel sei der Nestling des Gartenrotschwanzes genannt. Er ist am ganzen Körper gelb gefärbt. Die Körperfarbe wird von der Rachenfarbe nur wenig an Intensität übertroffen.

### 8. Die Lamellenkörperchen.

Die Lamellenkörperchen sind im ganzen Vogelkörper verbreitet. Nach VON BUDDENBROCK (1952) darf mit Sicherheit behauptet werden, dass sie speziell der Druckwahrnehmung dienen. „In der Haut existiert keine Stelle, welche derselben ganz entbehrte“ (MERKEL 1880). Überaus reichlich finden sie sich zum Beispiel in der Zunge der Spechte, im Schnabel der Enten, Schnepfen und Papageien, am Grunde der Tastfedern (Schnabelborsten) der Eulen und Singvögel und regelmässig an den Federbälgen und zwischen den Federmuskeln der Konturfedern. Sie fehlen aber auch nicht an der Fusssohle, in der Bürzeldrüse, im Augenlid, in der Kloakenschleimhaut (Schrifttum gesammelt durch PORTMANN 1950). In geringer Zahl kommen sie auch in nackten Hautlappen wie im Kamm (CHAMPY und KRITCH 1926) und in den Wangenlappen des Haushuhns (eigene Beobachtung, weisse Leghornrasse), im Stirnanhang des Truthuhns (SCHNEIDER 1931) sowie im Schnabelwulst vor.

Quantitative Angaben verdanken wir KROGIS (1931). Sie untersuchte die Schnäbel mehrerer Entenarten und fand beispielsweise bei der Stockente am vorderen Rande des Oberschnabels (wo sie am häufigsten sind) im 1 mm<sup>2</sup> der Wachshaut 89—106 in mehreren Schichten übereinanderliegende HERBSTSche Körperchen. Dagegen sind die im Schnabelwulst ermittelten Zahlen bescheiden. So fan-

den sich bei einem Star vom 8. peTag in einem Abschnitt von 0,72 mm (zusammenhängende Serie von 90 8  $\mu$ -dicken Querschnitten) 3 HERBSTSche Körperchen; bei Staren vom 11., 13. und 15. peTag in Abschnitten von 0,86 mm (108 Schnitte), 0,91 mm (114 Schnitte) und 0,94 mm (118 Schnitte) 0,4 beziehungsweise 5 HERBSTSche Körperchen. In weiter fortgeschrittenen Abbau-stadien erscheinen sie infolge der Schrumpfung natürlich häufiger im Schnitt. Wie erwähnt, bleiben sie bei der Umwandlung unver-schrt. Sie werden nur in proximaler Richtung verlagert. In der definitiven Mundwinkelfalte eines juvenilen Stars zählte ich in einem Abschnitt von 0,96 mm (120 Schnitte) 9 HERBSTSche Körperchen.

Es sind typische HERBSTSche Körperchen, wie sie in der Lite-ratur vielfach beschrieben sind. Sie sind länglich eiförmig und bestehen aus einem langgestreckten, aus einer Doppelreihe von Zellen gebildeten Innenkolben, der einen starken axialen Nerv umschliesst und von einem zweiten, schwächeren umspinnen wird, und einer Hülle von zahlreichen, zwiebelschalenartig geschichteten, bindegewebigen Lamellen. Für die Einzelheiten des Baus und für die Entwicklung muss auf das Schrifttum verwiesen werden. Man trifft sie immer einzeln, häufiger proximal im Wulst, meist unweit des Epithels und mit der Längsachse stets  $\pm$  parallel dazu gelagert. Ihre Grösse schwankt in kleinen Grenzen. Am 8. peTag, wenn der Schnabelwulst seine Funktion bereits im wesentlichen erfüllt hat, sind sie noch sehr wenig differenziert. Die später  $\pm$  straff grup-pierten Zellen des Innenkolbens liegen noch sehr locker und die Lamellen sind noch kaum ausgebildet. Zu diesem Zeitpunkt messen sie etwa  $96-150 \times 40-48 \mu$ . Ihr langsames, stetiges Wachstum findet erst nach dem Ausgang der Präjuvenilzeit seinen Abschluss. Die Masse der voll ausgebildeten HERBSTSchen Körperchen betra-gen etwa  $156-192 \times 72-96 \mu$ . Bei Nestflüchtern besitzen die HERBSTSchen Körperchen am Schlüpftag bereits den Ausbildungs-grad, den sie beim Star erst am Ende der Nestlingszeit erreichen. (KROGIS 1931: domestizierte Stockente; SCHILDMACHER 1931: Haushuhn; eigene Beobachtung: Kiebitz, Mundwinkelfalte.) Bei den andern untersuchten Nesthockern sind die Verhältnisse ähnlich wie beim Star.

Im Bereich der Mundschleimhaut werden die HERBSTSchen Körperchen durch kleinere Lamellenkörperchen vertreten. Man

findet sie etwa in doppelter Zahl, oft zu zweien oder zu dreien. Sie haben meist eine gewundene Gestalt und nur wenige Bindegeweblamellen und liegen dicht unter dem Epithel (VATER-PACINISCHE Körperchen, BOTEZAT 1906).

Prüfungen an anderen Arten lassen vermuten, dass sich die Singvögel in Bezug auf die HERBSTSchen Körperchen im Schnabelwulst sehr gleichartig verhalten. Vereinzelte HERBSTSche Körperchen in ähnlicher Zahl wie beim Star fanden sich bei: Mehlschwalbe, Amsel, Weisse Bachstelze, Kleiber, Kohlmeise, Buchfink, Rohrammer, Haussperling, Feldsperling, Rabenkrähe und Elster. MACA (1926) beobachtete sie ferner beim Mauerläufer und Eichelhäher. Die grösste Zahl ermittelte ich bei einem Haussperling (ca. 10. peTag). Er besass in einem Abschnitt von ca. 2 mm (248 Querschnitte von 8  $\mu$ ) 18 HERBSTSche Körperchen. Negative Ergebnisse lieferten: Teichrohrsänger, Gartenrotschwanz, Neuntöter, ein nicht näher bestimmter *Icteride* aus Peru und die Dohle. Umfangreichere Schnittserien hätten aber wohl auch bei diesen Arten HERBSTSche Körperchen zutagegefördert. CHUN (1904) bezeugt das Fehlen von Tastkörperchen in den Reflexionsperlen des Prachtfinken *Poephila Gouldiae*.

Im Schnabelwulst von Blauracke und Wiedehopf, der dem der Singvögel sehr ähnlich gebaut ist, scheinen die HERBSTSchen Körperchen ebenfalls zu fehlen oder sehr spärlich vorzukommen: Die Durchsicht eines Abschnitts von ca. 1 mm ergab bei beiden Arten ein negatives Resultat (Blauracke, Schlüpftag, 126 Querschnitte von 8  $\mu$ ; Wiedehopf, ca. 6. peTag, 132 Querschnitte von 8  $\mu$ ). Gleiches gilt für die Knötchen am Grund des Unterschnabels der Spechte. Bei der Prüfung einer lückenlosen Querschnittserie durch ein solches Knötchen kam beim Wendehals (ca. 9. peTag, 280 Schnitte von 8  $\mu$ ) 1 HERBSTSches Körperchen, beim Grauspecht (ca. 14. peTag, 342 Schnitte von 8  $\mu$ ) keines zum Vorschein. SCHILDMACHER (1931) fand gleichfalls kein Herbstsches Körperchen im Wulst des grossen Buntspechts. An einem ca. 8 Tage alten Nestling des Mauerseglers (der auf direktem Wege seine grosse, für viele Luftjäger typische Mundwinkelhaut aufbaut — und eigentlich nicht in diese Reihe gehört) fand ich in einem Abschnitt von ca. 1 mm der Mundwinkelhaut (139 Querschnitte von 8  $\mu$ ) 8 HERBSTSche Körperchen. Zum Vergleich seien noch die in der Mundwinkelfalte eines Nestflüchters festgestellten Zahlen mitge-

teilt: Kiebitz (Schlüpftag, 101 Querschnitte von 8-10  $\mu$ ), Falte des Oberschnabels 24 HERBSTSche Körperchen, Falte des Unterschnabels 2 HERBSTSche Körperchen.

Zusammenfassend kann für die transitorischen Hautgebilde in den Schnabelwinkeln von Nesthockern verschiedener Ordnungen gesagt werden, dass die in ihrer unmittelbaren Nachbarschaft, im Mund und in der angrenzenden befiederten Körperhaut, beim Wiedehopf und beim Grauspecht (und vielleicht auch bei anderen Arten ?) auch in der Nähe der Kieferknochen stets relativ häufigen Lamellenkörperchen nicht oder nur in sehr geringer Zahl in sie eindringen und an ihrem Aufbau teilhaben.

Das spärliche Vorkommen oder Fehlen von Tastkörperchen in den Schnabelwülsten spricht nicht gegen eine allfällige Tastfunktion dieser Organe. Als Rezeptoren von Berührungsreizen können entweder die zahlreichen Tastkörperchen in den unmittelbar angrenzenden Körperteilen angenommen werden. Dann würde der Schnabelwulst ähnlich wie die Schnabelborsten als Überträger der Berührungsreize dienen. Oder aber es können die freien Nervenendigungen im Epithel für eine besondere Tastempfindlichkeit verantwortlich gemacht werden. Diese zweite Auffassung ist wahrscheinlicher. Ihr stellen sich nach den Angaben von SCHARTAU (1938) keine Schwierigkeiten entgegen. Er fand zwischen den basalen Epithelzellen der Vogelhaut ein dichtes Netz sensibler Fasern, das die Haut zu einem empfindlichen Sinnesorgan ausgestaltet. Dem Schnabelwulst der Sperlingsvögel und des Wiedehopf kommt keine besondere Tastfunktion zu. Er ist durch eine auffällige Farbe gekennzeichnet und trägt zur visuellen Gestaltung der Mundregion bei. Der Schnabelwulst der Blauracke und die Knötchen der Spechte sind aber hervorragende Tastorgane, deren Berührung einen Reflex auslöst, der darin besteht, dass die Nestlinge nach der Ursache des Reizes schnappen (HEINROTH 1924, BUSSMANN 1944, 1946, SUTTER 1941, eigene Beobachtungen). Dieser Schnappreflex muss als Hautreflex angesehen werden. Die Rezeptoren sind in den freien Nervenendigungen des Epithels zu suchen. BUSSMANN (1944) schreibt, dass beim Grauspecht mit der Rückbildung des Tastwulsts (17./18. peTag) die Empfindlichkeit verloren geht. Vom Tastwulst des Grossen Buntspechts schreibt derselbe Autor (1946): „Am 23. peTag ist er nur noch als dürre, runzlige Warze zu erkennen, bei deren Berührung keine Reaktion

mehr erfolgt.“ Nicht die anatomische Untersuchung, sondern allein das Experiment kann in der Frage nach der Funktion dieser verschiedenen Hautgebilde zu einer endgültigen Lösung führen.

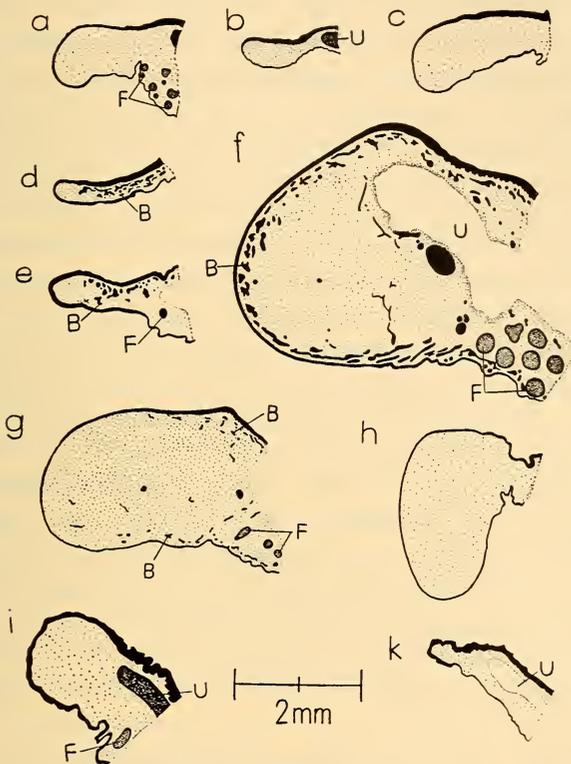


FIG. 37.

Querschnitte durch den Schnabelwulst des Untersnabels von a Mehl-  
schwalbe, b Weisse Bachstelze, c Kleiber, d Buchfink, e Rohrammer, f Raben-  
krähe, g Dohle, h Wiedehopf, i Grauspecht (Nestling) k Grauspecht (adult).  
B Blutgefässe, F Federanlagen, U Unterkiefer (bei f und k wegpräpariert).

### 9. Vergleich mit den andern untersuchten Arten und Erörterung der Funktion des Faserfilzes.

Mit Ausnahme mancher *Corviden* stimmt der Schnabelwulst aller von mir untersuchten Singvogelarten (siehe die oben aufgeführte Liste) mit dem des Stars in den wesentlichen Merkmalen überein (Abb. 37). Bei allen findet sich ein  $\pm$  dicht und fein gewobener Faserfilz als bindegewebige Grundlage und ein besonders

im Übergang zur Mundhöhle lipochromatisch gefärbtes Epithel. (Die letztere Aussage ist allerdings nur für die unter „Pigment“ genannten Arten einwandfrei nachgewiesen. Das Urteil über die andern Arten stützt sich auf die äusserliche Betrachtung von lebenden Nestlingen [vgl. auch HEINROTH 1924 und Handbook of British birds 1938]. Die Nestlinge des Mauerläufers und des *Icteriden* kamen in fixiertem Zustand in meine Hände und erlaubten kein Urteil mehr.) In Bezug auf die Auf- und Abbauvorgänge darf der Schnabelwulst des Stars mit grosser Wahrscheinlichkeit als repräsentativ für diese Arten angesehen werden. Variationen in der äusseren Erscheinung beziehen sich vor allem auf den Ton und die Intensität der lipochromatischen Färbung und auf die Grösse. Als Regel gilt, dass sich der Schnabelwulst durch eine hellere Farbe von der Rachenfarbe abhebt. Relativ stark ausgebildet ist er vor allem bei Höhlenbrütern wie Kleiber, Meisen, Haus- und Feldsperling, Star und Dohle. Abweichungen im histologischen Bau sind neben den in den vorangehenden Abschnitten bereits erwähnten folgende: Im Faserfilz der Kohlmeise sind in verschiedenen Richtungen sich erstreckende, schlanke Bündel von glatten Muskelfasern eingeschlossen. Bei der Rohrammer und beim Buchfink zeigt nur die distale Partie des Wulsts mit den andern Arten übereinstimmende Verhältnisse. Die dem Rot des Rachens wohl aller *Fringilliden* zugrundeliegenden stark erweiterten Kapillaren und Venen (einfaches Endothel) der Mundschleimhaut dringen bei diesen Arten bis in die Basis ein und verleihen auch ihr eine rötliche Farbe (Abb. 37, *d* und *e*)<sup>1</sup>.

Einfacher und wie mir scheint ursprünglicher gebaut ist der Schnabelwulst der Rabenkrähe, der Elster und auch des Eichelhäher (MACA 1926). Er ist verhältnismässig klein und von gewöhnlicher Fleischfarbe. Im histologischen Bau weicht er nur wenig von der Körperhaut ab. Der für die andern Formen charakteristische Faserfilz fehlt. Die zwischen den locker verteilten Faserbündeln überaus reichlich eingelagerte Gewebsflüssigkeit ist wohl allein

<sup>1</sup> Den Rachenfarben galt in dieser Arbeit keine besondere Aufmerksamkeit. Die Mehrzahl der roten Rachenfarben (*Fringilliden*, Sperlinge, *Corviden*, Wiedehopf) dürfte in einer starken Vaskularisierung der Schleimhaut begründet sein. Beim Sperren findet wohl ein Blutandrang statt. Eine Kombination von lipochromatisch gefärbtem Epithel und dichtem Gefässnetz, wie sie z.B. in den „Rosen“ des Auerhahns vorkommt, ist aber ebenfalls in Betracht zu ziehen (Kuckuck?).

für die Volumvergrößerung verantwortlich. Das Epithel besitzt kein Carotinoid. Die Epidermiszellen des Schnabelwulsts der Rabenkrähe sind gleich wie die der Körperepidermis mit Melaninkörnchen beladen. Die wohl allen nackten Nesthockern eigene Gefässchicht an der Oberfläche der Körperhaut setzt sich ohne Unterbruch über den ganzen Wulst fort (*f*)<sup>1</sup>. Dagegen besitzt die Dohle (Höhlenbrüter!) einen mächtigen, die Gefässchicht durchbrechenden Faserfilz und ein lipochromatisch pigmentiertes Epithel (*g*).

Der grosse, weisse Schnabelwulst des Wiedehopfs besteht aus einem an den der Singvögel erinnernden Faserfilz, der von einem besonders dünnen, pigmentfreien Epithel überzogen ist (*h*). Der unscheinbare Schnabelwulst der Blauracke gleicht in allen Teilen dem der Rabenkrähe. Ähnlich wie der Schnabelwulst der genannten Corviden verdanken die hell fleischfarbenen, unpigmentierten Knötchen der Spechte allein der vorübergehend vermehrten Gewebsflüssigkeit ihre pralle Fülle (*i*). Auch hier scheinen keine transitorischen Fasern ausgebildet zu werden. Die Reduktion des Bindegewebes dürfte also ein reiner Schrumpfungsvorgang sein (*k*).

Diese Beobachtungen zeigen, dass transitorische Hautgebilde von ansehnlichem Ausmass auch ohne Mithilfe von Bindegewebsfasern aufgebaut werden können. Diese Feststellung wird durch die von CHAMPY und KRITCH (1926) am Hühnerkamm erhobenen Befunde bestärkt. Die Autoren fanden, dass das Anschwellen und Abschwollen des Hennenkammes am Anfang und am Ende der Legeperiode (und das Abschwollen des Hahnenkammes nach Kastration) ebenfalls lediglich auf einer Zunahme beziehungsweise Abnahme von flüssiger Interzellulärschicht in der von den Autoren „tissu muco-élastique“ genannten Gewebeschicht beruht, die sich zwischen dem fettreichen Subcutangewebe und der oberflächlichen, das dichte Gefässnetz führenden Coriumschicht befindet. Dieses Zwischengewebe gleicht bei der Henne in der Ruheperiode und beim kastrierten Hahn dem gewöhnlichen Unterhautbindegewebe. Umgekehrt ist dieses Zwischengewebe in geschwelltem Zustand dem

---

<sup>1</sup> Diese starke Vaskularisierung der Körperhaut nackter Nesthockerjungen steht wohl im Dienste der Thermoregulation. Sie schwindet mit eintretender Befiederung. Ich fand sie auch in der Haut vom Kinn bei Teichrohrsänger, Amsel, Kohlmeise, Buchfink, Feldsperling und Star. Die Gefässe sind wie jene, welche die Rachenfarbe der genannten *Fringilliden* hervorrufen, als stark erweiterte Kapillaren und Venen anzusprechen. MACA (1926) schreibt, dass die Gefässchicht im Schnabelwulst des Eichelhähers mit der in der Halshaut des Nackthalshuhnes übereinstimmt.

Bindegewebe im Schnabelwulst der genannten *Corviden* und der Spechte ausserordentlich ähnlich (eigene Beobachtung; vgl. auch FREUND 1926). Der Faserfilz findet sich nur in Schnabelwülsten, die visuell ausgezeichnet sind. Es ist bemerkenswert, dass er in den nur fleischfarbenen Wülsten fehlt. Neben der elementaren Stützfunktion kommt ihm in hohem Masse auch eine visuelle Funktion zu. Er ist eine Weiss erzeugende Struktur. Die satten und leuchtenden Farben im Tier- und Pflanzenreich kommen häufig dadurch zustande, dass die Farbe auf eine dünne, oberflächliche Schicht beschränkt ist und von einem Reflektor unterlagert wird, der das Licht zurückwirft. Dies ist auch beim Schnabelwulst der Fall. Das gelbe Pigment liegt im Epithel. Der Reflektor besteht aus dem dicht gewobenen, in frischem Zustand schneeweissen, kollagenen Faserfilz. (Das an kollagenen Fasern reiche Bindegewebe wird von den Anatomen auch „weisses Bindegewebe“ genannt. Bekannt ist die Reflektorfunktion des aus solchem Bindegewebe aufgebauten Tapetum fibrosum des Augenhintergrundes mancher Säuger.) Einer ähnlichen Disposition verdanken zum Beispiel die gelben Flecke des Feuersalamanders oder die Blumenfarben ihre hohe Leuchtkraft. Beim Feuersalamander liegen die Lipophoren in der Epidermis über einer dichten Lage von Guanophoren in der Lederhaut, die ähnlich den Guanophoren der sogenannten Silberschicht in der Bauchhaut der Fische eine starke Reflektorwirkung erzielen (BALLOWITZ 1931). Entsprechend ist bei den Blumen die Farbe in den Epidermiszellen enthalten. Die Spiegelwirkung wird durch Lufteinschlüsse im Parenchym hervorgebracht. Fehlt die oberflächliche Farbschicht, so kommt durch den Reflektor allein ein strahlendes Weiss zustande. Dies gilt für den Schnabelwulst des Wiedehopfs. Damit in Korrelation steht die Dünne seines Epithels. In gleicher Weise entsteht das Weiss der Wangenlappen des Huhns und des Stirnschildes des Blässhuhns. Es ist denkbar, dass die in den Fibroblasten des Schnabelwulsts des Stars eingeschlossenen, mikroskopisch kleinen Fettröpfchen (vgl. Milch) die Reflektorwirkung noch erhöhen.

#### 10. *Schlussbemerkung*

Wenn wir uns abschliessend fragen, welche Eigenschaften den Schnabelwulst der Mehrzahl der Singvögel charakterisieren, so ist

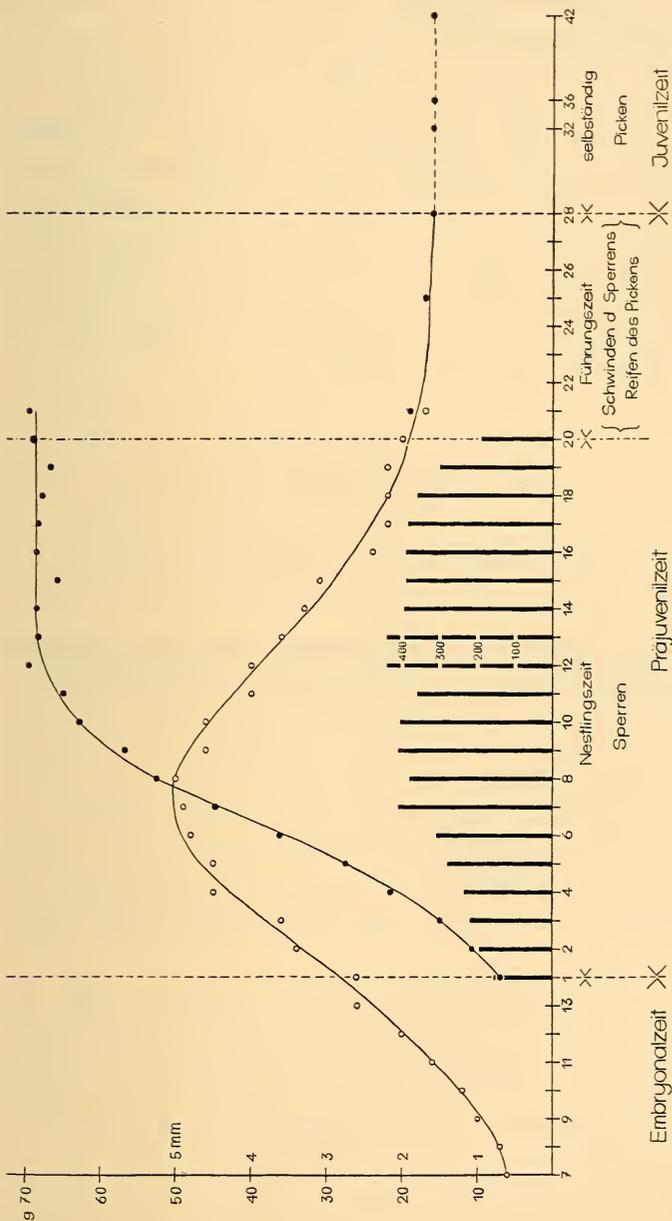


Fig. 38.

Star. Breite des Schnabelwulsts in mm. Gewicht in g. Die Masse nach dem 21. peTag (Ausfliegen) wurden an im Laboratorium gehaltenen Staren genommen. Die Säulen stellen die Fütterungsfrequenz bei einer Brut von 5 Nestlingen nach unveröffentlichten Zahlen von J. Bussmann, Hitzkirch, dar.

es zweifellos seine Grösse und die durch Einlagerung besonders strukturierter Bindegewebssubstanz und durch ein lipochromatisch gefärbtes Epithel herbeigeführte Farbe, mit andern Worten seine Augenfälligkeit, seine visuelle Gestaltung. Der Schnabelwulst des Wiedehopf schliesst sich eng an dieses bei den Singvögeln verbreitete Prinzip an. Die Ausbildung der Gefässe und Nerven scheint höchstens insoweit gesteigert, als das transitorische Gewebe ernährt und mit Nerven versorgt werden muss. Die Beschickung mit Tastkörperchen scheint von Anfang an auf den Endzustand der definitiven Mundwinkelfalte abgestimmt zu sein. Die Reduktion betrifft in erster Linie die genannten charakteristischen Merkmale. Nach der Reduktion ist die Mundwinkelfalte des Stars der des Kiebitz bis in die Einzelheiten ähnlich.

## II. DISKUSSION

### *1. Aufbau und Rückbildung des Schnabelwulsts, bezogen auf das Verhalten des Nestlings und die Bedingungen der Präjuvenilzeit.*

Die zeitliche Koinzidenz des vollständigen Abbaus des Schnabelwulsts mit dem Ausgang der abhängigen Jugendphase ist auffällig. Es zeigt sich, dass der Schnabelwulst streng auf die 4 Wochen dauernde Präjuvenilzeit beschränkt ist. Er hat keine Beziehung zur Gestalt oder Lebensweise des ausgewachsenen Vogels und erweist sich somit als typisches transitorisches Jugendorgan (PORTMANN 1938). Seine Rolle als Hilfsorgan der Ernährung tritt klar zutage, wenn wir ihn zum Verhalten des heranwachsenden Nestlings und zu den besonderen Bedingungen dieser Periode in Beziehung setzen (Abb. 38).

Entsprechende Untersuchungen an der Kohlmeise (Abb. 39) und an einem geringeren Zahlenmaterial ermittelte Befunde bei Teichrohrsänger und Amsel (Abb. 40) legen nahe, dass das hier für den Star Gesagte für alle Sperlingsvögel weitgehende Gültigkeit besitzt (vgl. NICE 1943, 2. bis 5. Kapitel; KOENIG 1951). Die Ergebnisse der brutbiologischen Untersuchungen von BUSSMANN (1940 und 1943) am Gartenrötel und am Kleiber, von PORTMANN (1938) an der Rabenkrähe, von SCHIFFERLI und LANG (1940) an der Alpenkrähe und auch die Beobachtungen von BUSSMANN (1950)

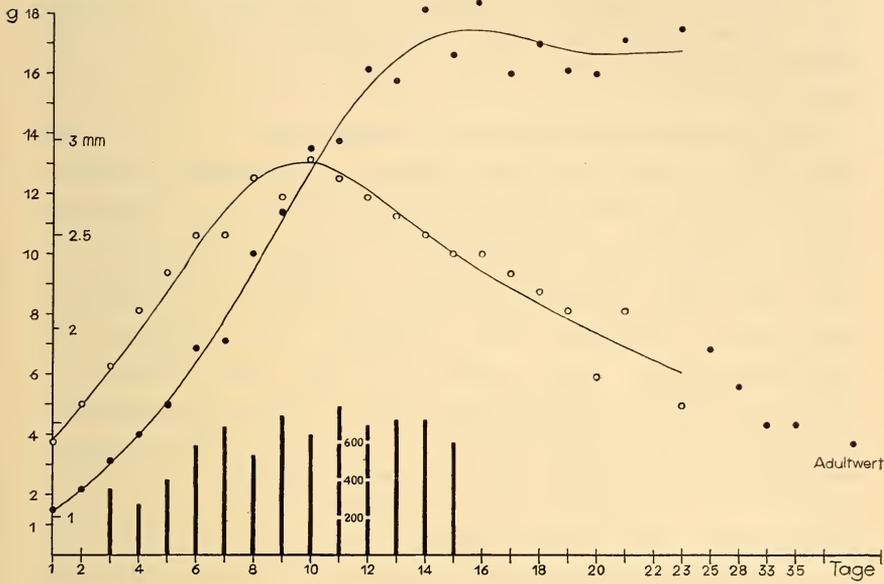


FIG. 39.

Kohlmeise. Gleiche Darstellung wie Abb. 38. Die Masse nach dem 23. peTag (Ausfliegen) wurden an im Laboratorium gehaltenen Vögeln genommen. Fütterungsfrequenz bei einer Brut von 9 Nestlingen nach Bussmann (1940).

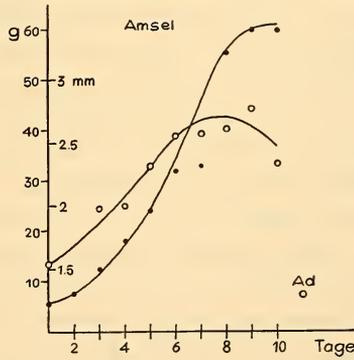
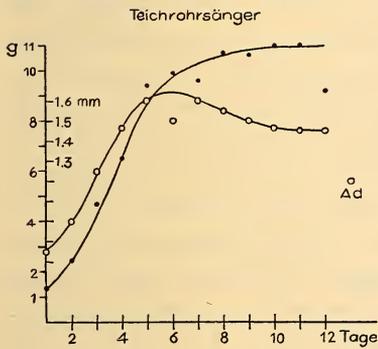


FIG. 40.

Teichrohrsänger (links), Amsel (rechts). Entsprechende Darstellung wie Abb. 38. Ad. = Breite der definitiven Mundwinkelfalte.

am Wiedehopf (*Coraciae*) decken sich mit meinen Resultaten. Die Knötchen der Spechte zeigen in ihrem zeitlichen Auftreten mit dem Schnabelwulst der Sperlingsvögel übereinstimmende Verhältnisse (vgl. die oben zitierten Arbeiten von BUSSMANN und SUTTER).

Die Gewichtsentwicklung der Sperlingsvögel ist auf eine sehr kurze Zeit zusammengedrängt. Mit einer besonders zu Beginn ausserordentlich hohen Wachstumsintensität wird in der Präjuvenilzeit das endgültige Körpergewicht aufgebaut. Dieses stürmische Wachstum wird einerseits durch eine ausgiebige Ernährung von seiten der Eltern, andererseits durch ein äusserst leistungsfähiges Darmsystem auf früher Stufe ermöglicht. Die Ausbildung der Stoffwechselorgane Darm, Leber und Niere wird während der eZeit und besonders während den ersten peTagen stark gefördert. Ihr Anteil am Gesamtgewicht wird auf Kosten des übrigen Körpers, vor allem des Gehirns, der Sinnes- und Bewegungsorgane und des Gefieders stark gesteigert und erreicht beim Star um den 6. peTag das Maximum. Das absolute Gewicht des Darmes und der Leber übertrifft dabei sogar schon den Adultwert. Während dieser Zeit ist die Wachstumsintensität am höchsten, nachher nimmt sie rasch ab, und neben die Substanzvermehrung treten in zunehmendem Masse Differenzierungsvorgänge. Die in ihrer Ausbildung zurückgebliebenen Organe des Orientierungs- und Bewegungsapparates und das Gefieder werden nun entwickelt. Das absolute Gewicht von Darm, Leber und Niere steigt nur noch wenig an (absolutes Maximum des Darm-Frischgewichts 9./11. peTag), bleibt längere Zeit konstant und nimmt bei Darm und Leber, die ein beträchtliches Übergewicht aufweisen, gegen Ende der peZeit wieder ab. Diese Dissoziation der Wachstumsprozesse, die frühzeitige Begünstigung des vegetativen auf Kosten des animalen Systems, führt zu einer Disharmonie des Nestlings, die nur im Schutze der elterlichen Brutpflege denkbar ist (PORTMANN 1938, 1950; SUTTER 1943).

Entsprechend seiner körperlichen Konstitution sind Sperren, Kotentleeren und Schlafen die einzigen Tätigkeiten des Nestlings in den ersten Lebenstagen. Infolge der noch ungeriffen Sinnesorganisation ist das Sperren durch das Fehlen jeder nach dem Altvogel gerichteten Orientierungsreaktion gekennzeichnet. Der Jungvogel sperrt senkrecht in die Höhe, und das Ausführen der Orientierungsbewegungen ist ganz auf den Altvogel übertragen. Auch

sind es ganz unspezifische Reize, die das Sperren auslösen. Alles, was den Nestling weckt, wird damit beantwortet. Diese Phase des einfachen, blinden Verhaltens, die sich mit der Periode des intensivsten Stoffwechsels deckt, dauert bis zum 9./10. peTag. Um diese Zeit zeichnet sich eine auffällige Wandlung im Verhalten des Nestlings ab, das fortan durch vermehrtes Aktivwerden und durch orientierte Handlungen charakterisiert ist. Die nun funktions-tüchtigen Sinnesorgane — das Öffnen der Augen begann am 5./6. peTag sehr allmählich und ist nun vollzogen — und das Heranreifen koordinierter Bewegungen gestatten ihm, die Beziehungen zur Umwelt aufzunehmen. Optische Reize werden die wirksamsten Sperr-Auslöser. Der Jungvogel steht jetzt zum Sperren auf und ist imstande, seinen Hals dem ankommenden Altvogel entgegenzustrecken. Die piependen Bettellaute wandeln sich in ein lautes Schnarren. Die spriessenden Federkiele beginnen sich zu entfalten, Putz- und Streckbewegungen treten auf und die Gliedmassen nähern sich den Adultproportionen. Bald sind die Bewegungen vollkommen koordiniert und gleichen denen der Altvögel. Das Betteln wird jetzt zunehmend heftiger und ist stets von Flattern begleitet. Vom 14. Tage an klettern die Jungstare zum Flugloch der Nisthöhle und nehmen dort den Eltern das Futter ab. Sie vermögen jetzt auch, den Bewegungen der Altvögel zu folgen und nach dem Futter zu schnappen. Mit 17 Tagen sind sie flugbar und verlassen am 19. bis 21. Tag das Nest. Gleichzeitig setzt das erste Picken ein. In der nun folgenden, etwa eine Woche dauernden Führungszeit wird die transitorische Nahrungsaufnahme, das Sperren, nach und nach durch das adulte Picken verdrängt. Mit vier Wochen ist der Jungstar selbständig und geht in der für die Altvögel typischen Weise seiner Nahrung nach.

Während der ganzen Abhängigkeitsperiode tragen die Eltern unermüdlich Futter zu. Die Fütterungsfrequenz steigt mit dem Alter des Nestlings stetig an bis zum 10. Tag, an welchem ein „Plateau“ erreicht wird. 2 bis 3 Tage vor dem Ausfliegen fällt sie wieder etwas ab. Nach KLUIJVER (1933) nimmt gleichzeitig mit der Frequenz auch die Zahl und die Grösse der auf einmal gebrachten Futtertiere zu. Das Gewicht der einzelnen Fütterungen steigt nach seinen Angaben bis am 10. Tag regelmässig an und bleibt nachher ungefähr auf derselben Höhe. Die Jungen erhalten in der ersten Zeit pro Tag ungefähr die Hälfte ihres Gewichts an Nahrung,

nachher etwa 6/7. In der Woche nach dem Ausfliegen geht der Anteil der elterlichen Fütterungen zurück und weicht dem unabhängigen Nahrungserwerb des Jungvogels.

Es lassen sich in Zusammenfassung des Gesagten in ihrem Verlauf drei etwa 10 Tage dauernde Stadien unterscheiden, die durch markante Wendepunkte getrennt sind. Das erste Stadium währt vom Schlüpfen bis etwa zum 10. peTag und ist die Zeit des steilen Gewichtsanstiegs. Die ganze Aktivität des Nestlings bezieht sich auf die Ernährung, und die alleinige Vorherrschaft von Wachstum und Verdauung gibt ihr das besondere Gepräge. Am Ende dieses Abschnitts ist die durch die Eltern herbeigeschaffte Nahrungsmenge relativ am grössten. Das zweite Stadium vom 10. Tage bis zum Ausfliegen trägt den Stempel des zunehmend aktiven und schliesslich ungestümen, auf den Kopf des Altvogels gezielten Bettelns des immer kräftiger und dem Altvogel ähnlicher werdenden Jungstars. Mit dem dritten Stadium, das beim Ausfliegen beginnt, tritt das Picken auf, und der anfänglich noch lebhaftere Sperrtrieb erlischt mit den Tagen. In diesem Stadium vollzieht sich der Übergang zur Lebensweise des Erwachsenen.

Das Werden und Vergehen des Schnabelwulsts ist mit diesem Geschehen eng verknüpft. Am 1. peTag besitzt er bereits seine charakteristischen Form- und Färbungsmerkmale und eine im Verhältnis zur Körpergrösse ansehnliche Ausdehnung. Seine dem Wachstum des Nestlings vorausseilende und dem frühen Darmwachstum parallele Entfaltung bis zum Höhepunkt fällt in das erste Stadium. Er formt den Mund, die Pforte des vergrösserten und gewaltig arbeitenden Darms zu einem mächtigen, nahrungsempfangenden Trichter, der sich dank seinen Färbungseigenschaften: gelbes Zentrum mit hellem Rand, beim Sperren wie eine Zielscheibe darbietet. Die Hauptfunktion dieses durch Schnabelwulst und Rachenfarbe ausgezeichneten „Sperr-Rachens“, die weiter unten noch näher erörtert werden soll, besteht darin, Auslöser der Fütterungshandlungen der Eltern zu sein, d.h. als wirksames Farbsignal Reize auszusenden, die die Fütterungsbewegungen der Eltern auslösen und orientieren. Es ist verständlich, dass das Wachstum des den Rachen wesentlich verbreiternden Schnabelwulsts im Stadium der gesteigerten Ernährungsfunktionen stark vorgetrieben wird: das die Fütterung auslösende Signal wird früh möglichst gross gestaltet. Ausserdem gestatten die wie die Seiten eines ledernen

Geldbeutels sich aufschlagenden Lappen eine saubere Nahrungsübergabe, zumal der noch schwache Nestling mit dem Kopfe wackelt und dem Altvogel nicht entgegenkommt.

Diese Verhältnisse ändern sich im zweiten Stadium mit dem Heranreifen zielstrebigere und kräftiger Bettelbewegungen. An die Seite des Sperr-Rachens treten Flatterbewegungen beider Flügel und lautes Rufen, die ebenfalls Auslöserfunktion besitzen. Der Schnabelwulst kann darum allmählich entbehrt werden. Gegen das Ende des zweiten Stadiums wird der Rachen, dessen Zielscheibencharakter dadurch gewahrt bleibt, dass sein Gelb jetzt mit der dunklen Gefiederfarbe kontrastiert, überdies gar nicht mehr so extrem aufgesperrt wie am Anfang der Nestlingszeit, und das Sperren wird häufig durch aktives Zusehappen unterbrochen.

Im dritten Stadium geht der Schwund der letzten Reste des Schnabelwulsts mit dem Verblässen der Rachenfarbe und dem Einschlafen des Sperrtriebs einher.

Zahlenmäßig nicht belegte Beobachtungen an stark untergewichtigen Nestlingen sprechen ebenfalls für eine enge Beziehung zwischen Ernährung, Schnabelwulst und Sperr-Reaktion. Bei solchen Nestlingen wird die Rückbildung des Schnabelwulsts verzögert und es tritt eine starke Reizschwelenerniedrigung der Sperr-Reaktion ein. Von schon befiederten Jungvögeln werden dann wie im frühen Nestlingsleben alle nicht zu derben Reize mit Sperren beantwortet. Ähnliche Beobachtungen machten auch GIBB 1950, LÖHRL 1950, PRECHTL 1953 und SUTTER 1941.

Der Gestaltwechsel des Schnabelwulsts zur Mundwinkelfalte geht mit einem Funktionswechsel einher. Die Umwandlung mit zeitlich genau festgelegtem Beginn und Abschluss erinnert in ihrer Präzision an einen Metamorphosevorgang. Histologisch unterscheidet sich aber das Geschehen im Wulst von einem typischen Metamorphosevorgang dadurch, dass die Histolyse nicht zu einer totalen Einschmelzung des Gewebes führt, sondern auf die Interzellulärsubstanz beschränkt bleibt. Phagozytose spielt dabei keine Rolle. Auch bei der Amphibienmetamorphose fehlt die Phagozytose dort, wo keine Gewebstrümmer, sondern nur flüssige Abbauprodukte entstehen (BREDT 1933). Im Hinblick auf eine gewisse Ähnlichkeit des am Schnabelwulst beobachteten Gestaltwechsels mit einer Metamorphose kann der Schnabelwulst als „Larvenorgan“ angesprochen werden.

2. *Der Schnabelwulst wurde in Korrelation mit der Instinktverschränkung des Fütterns entwickelt.*

Der Fütterungsakt der Sperlingsvögel ist ein typisches Beispiel einer Instinktverschränkung im Sinne von ALVERDES (1925) und LORENZ (1935). Eine Handlung des einen Tiers, das Anfliegen des futterbringenden Altvogels, setzt Reize, die beim andern Tier, dem Nestling, eine zweite Handlung, das Sperren, in Gang bringen, das seinerseits wiederum beim Altvogel eine Antwort, und zwar die Übergabe des Futters, bewirkt. Die Jungenpflege bei Nesthockern ist an solchen Instinktverschränkungen, die ganze Ketten bilden, ausserordentlich reich. Das Hudern, Kotwegtragen, Beschatten der Jungen sind weitere Beispiele, die leicht vermehrt werden können. Diese Instinktverschränkungen gewährleisten das Funktionieren der komplizierten Brutfürsorge, unter der allein der infolge seiner Wachstumsweise unharmonische Nestling gedeihen kann. Eine Harmonie wird auf der überindividuellen Stufe durch das Ineinandergreifen der Instinkte von Eltern und Jungen erreicht.

Der Schnabelwulst und die Rachenfarbe sind als körperliche Differenzierungen aufzufassen, die in Korrelation mit der Instinktverschränkung des Fütterns herangebildet wurden. Sie dienen dazu, die die Futterübergabe beim Altvogel auslösende Bettelbewegung des Nestlings auffälliger zu machen (vgl. BAERENDS 1950). Im gleichen funktionellen Zusammenhang wurden in verschiedenen Evolutionslinien auch bei den *Cuculi*, *Coraciae* und *Colii* entsprechende Bildungen entwickelt. Innerhalb der Ordnung der Sperlingsvögel hat der Schnabelwulst verschiedene Grade der Ausbildung erreicht. Die (1) oben genannten Rabenvögel, (2) der Star und wohl die Mehrzahl der Singvögel und (3) die mit Reflexionsperlen ausgestatteten Prachtfinken zeigen uns Stufen steigender Komplikation. Der Wiedehopf (*Coraciae*) stellt sich nach der Komplikation seines Schnabelwulsts an die Seite des Stars.

Der weisse Federkranz um die Afteröffnung der Meisen steht im Dienste der Instinktverschränkung des Kotwegtragens und bildet gewissermassen das Gegenstück zum Schnabelwulst.

### 3. Sind die Erscheinungen des Schnabelwulsts, der Rachenfarbe und des Sperrens auf die Präjuvenilzeit beschränkt?

Beim Star sind der Schnabelwulst und die Rachenfarbe, die sich in ihrem Auftreten gleich verhält, typische transitorische Jugendorgane. Ebenso ist das Sperren, die abhängige Nahrungsaufnahme, auf die Präjuvenilzeit beschränkt. Manche Beobachtungen lassen aber vermuten, dass das jugendliche Bettelverhalten nicht ganz erlischt, wenn der Vogel selbständig wird, sondern latent erhalten bleibt. Bei in Gefangenschaft gehaltenen jungen Singvögeln kann der Abbau des Sperrens lange Zeit hinausgeschoben werden, wenn man sie weiter füttert (HOLZAPFEL 1939, RAND 1942). LACK (1946) zitiert Beispiele von adulten Singvögeln, die nach einer Verletzung wieder in jugendliches Betteln verfielen und von Artgenossen gefüttert wurden. Viele Vögel führen in der Fortpflanzungszeit Balzhandlungen aus, bei welchen in der Regel das Männchen das Weibchen füttert. Solche Balzfütterungen sind zahlreichen Singvögeln eigen. Sie wurden beobachtet bei Raben, manchen Finken, Meisen, beim Kleiber, Baumläufer, Neuntöter, bei der Wasserramsel, bei einzelnen Vertretern der Familie der Drosseln sowie beim Teichrohrsänger, grauen Fliegenschnäpper und anderen. Die dabei von den Weibchen gezeigten Bettelbewegungen: Sperren, Flügelschlagen und Rufen sind denen eines flüggen Jungvogels zum Verwechseln ähnlich. Diese Tatsachen zeigen deutlich, dass die Erbkoordination des Sperrens die Jugendzeit latent überdauern und im Dienste eines andern Funktionskreises wieder aufgenommen werden kann.

Es stellt sich nun die Frage, ob die mit dem Sperren korrelierten Organe, der Schnabelwulst und die Rachenfarbe, bei einzelnen Arten die Jugendzeit ebenfalls überdauern und in die Adulthoodzeit übernommen werden.

Einige Paradiesvögel (*Astrapimachus ellioti*, *Loborhamphus nobilis*, *Loboptiloris ptilorhis*, *Pseudastrapia lobata*; IREDALE 1950) haben im Adultzustand einen typischen Schnabelwulst. Er ist bei *Pseudastrapia* weisslich, bei den drei andern Arten gelb gefärbt. Ob dieser von der Jugendzeit her persistiert oder ob er zur Zeit der Geschlechtsreife neu entsteht, ist noch nicht bekannt. Er kann aber leicht unabhängig entstanden gedacht werden, besitzen doch viele

Vogelarten im Adultzustand bunte Schnabelwinkel- oder Zügel-lappen, denen sie in der Jugend nicht zukommen, zum Beispiel *Numida*-Arten, *Jacana* und manche *Charadriinae*. Ähnliche, zum Teil sehr umfangreiche Hautstrukturen im Schnabelwinkel, die wohl alle erst zur Zeit der Geschlechtsreife herangebildet werden, kommen auch bei vielen *Passeres* vor, z.B. bei *Procnias tricarunculata* (CRANDALL 1947), *Lobotos*, verschiedenen *Meliphagidae* (*Melidectes*, *Foulehaio*, *Meliphaga*), *Callaeidae*, *Paradigalla*, *Loria*, *Loboparadisea*. Man kann mit grosser Sicherheit annehmen, dass alle diese Gebilde bei einer ganz bestimmten auslösenden Handlung eine Rolle spielen.

Das gleiche gilt für die Rachenfarben. Rachenfarben sind in der ganzen Klasse der Vögel weitverbreitet und „es gibt keine Farbe, die nicht im Rachen eines Vogels verborgen läge“ (ARMSTRONG 1947). Wir finden sie einerseits bei Formen, denen sie in der Jugend fehlen. Andererseits aber bei solchen, die in der Jugend einen „Sperr-Rachen“ besitzen. Hier gilt aber die Regel, die SWYNNERTON (1916) bei der Untersuchung einer Reihe von Singvögeln und eines Mausvogels fand. Er schreibt: „The mouths of adult birds are, in very numerous instances, quite as brilliant and striking as those of nestlings — often more so — but in very few cases are they the same.“ Die ebenfalls sperrenden Nestlinge der *Bucerotidae* besitzen keinen bunten Sperrachen, während z.B. beim adulten Männchen von *Buceros rhinoceros* ein schwarzer Rachen beobachtet wurde. Wir müssen danach annehmen, dass Schnabelwulst und Rachenfarben bei Nestlingen und adulten Vögeln unabhängig entwickelt wurden. Auffällige Rachenfarben sind nicht nur bei Vögeln eine allgemeine Erscheinung, sondern kommen auch bei Reptilien und Fischen (z.B. *Cichliden*) vor. Sie müssen als Konvergenzerscheinungen aufgefasst werden. Sie erfüllen alle dieselbe Funktion, „dem Auge des Artgenossen ein optisch wirksames Signal recht auffallend und, um die Wirksamkeit des Reizes nicht durch sein ‚Einschleichen‘ zu vermindern, möglichst plötzlich darzubieten“ (LORENZ 1943). „And if we ask where a bird may most conveniently keep concealed a patch of colour available for startling exhibition the obvious answer is — in its mouth“ (ARMSTRONG 1947). Bei den *Steganopodes* geschieht die Futterübergabe vom Alt- zum Jungvogel so, dass der Jungvogel seinen Schnabel in den Rachen des Alten taucht, also gerade umgekehrt

als bei den Sperlingsvögeln. Vielleicht steht der den Altvögeln einiger Vertreter dieser Ordnung (Kormorane, Töpel) eigene gefärbte „Sperrachen“ mit dieser Fütterungsweise im Zusammenhang. (Bei diesen Arten spielt allerdings die bunte Mundhöhle bei Balzhandlungen eine hervorragende Rolle. Die vermutliche „Sperrachenfunktion“ müsste erst experimentell geprüft werden. Für den roten Fleck an der Spitze des Unterschnabels der grossen *Larus*-Arten wurde am Beispiel der Silbermöve durch TINBERGEN und PERDECK (1950) einwandfrei nachgewiesen, dass er ein die Bettelreaktion des Jungen auslösendes Farbmerkmal ist.)

#### 4. *Der Schnabelwulst als visuelles Organ.*

Bei äusserlicher Betrachtung bietet sich der Schnabelwulst des Stars dem Auge als ein Organ von leuchtender Farbe und hohem Glanz. Die histologische Prüfung zeigt, dass die ganze Struktur auf den visuellen Effekt hin ausgerichtet ist. Das Epithel ist durch ein Carotinoid gelb gefärbt. Die bindegewebige Grundlage ist ein an kollagenen Fasern reicher, dicht gewobener Faserfilz, der das Licht reflektiert und die hohe Leuchtkraft der oberflächlichen Farbschicht hervorruft. In den Fibroblasten eingeschlossene Fetttröpfchen verstärken möglicherweise diese Reflektorwirkung. Nervöse Elemente haben einen geringen Anteil am Aufbau des Schnabelwulsts. Die überall in der Vogelhaut vorkommenden Lamellenkörperchen sind hier nur sehr spärlich vertreten. (Es kann auch bei der Beobachtung lebender Nestlinge keine Tastempfindlichkeit des Schnabelwulsts festgestellt werden, die diejenige der übrigen Körperhaut übertrifft.)

Der Schnabelwulst muss als ein visuelles Organ bezeichnet werden. Seine Bedeutung lässt sich indessen nicht erörtern, wenn man ihn allein betrachtet. Schnabelwulst und Rachenfarbe ergänzen sich zu einer funktionellen Einheit, dem „Sperrachen“. Der Sperrachen wird nach der heute geltenden und auch in dieser Arbeit übernommenen Auffassung (die meines Wissens allerdings noch nie experimentell geprüft wurde) als visueller Auslöser angesehen, der die Fütterungsbewegung der Eltern auslöst und steuert. Zugunsten dieser Ansicht lassen sich manche Indizien anführen.

1. Der Sperrachen ist ein „Phänomen visueller Anpassung“ (SÜFFERT 1932). Nach Süffert fällt „jede Einrichtung an einem

Organismus, deren Funktion in einer visuellen Wirkung besteht, d.h. in der Wirkung auf einen andern Organismus auf dem Wege über dessen Gesichtssinn“ unter diesen von ihm geprägten Begriff. Ferner ist nach SÜFFERT in sehr vielen Fällen die „visuell wirksame körperliche Ausgestaltung“ mit einer bestimmten Verhaltensweise verbunden, die erst die Bedingungen für die visuelle Wirkung schafft. Der Sperrachen besitzt diese Eigenschaften. Er wird bei der Bettelbewegung des Nestlings, dem Sperren, dem Altvogel in optimaler Orientierung gezeigt, und es tragen nur die dabei schaubaren Teile die auffällige Färbung.

2. Ausserdem besitzt der Sperrachen Eigenschaften, die für Auslöser bezeichnend sind. (a) Seine visuelle Wirkung ist auf einen Artgenossen gerichtet, und (b) seine Form und Farbe ist einfach und zugleich in hohem Masse unverwechselbar (regelmässige,  $\pm$  symmetrische Form, reine Spektralfarbe). Oft sind die Rachenfarben solche, für die das Vogelauge besonders empfindlich ist (Rot-Töne, VON BUDDENBROCK 1952; vgl. Vogelblumen, Früchte). Der Schnabelwulst umrahmt den Rachen meist in kontrastierender (hellerer) Färbung (Zielscheibenkonfiguration). Manche Nestlinge von Brutparasiten ahmen in ihren Sperrachen den Schlüssel des Wirts nach (z.B. *Viduinæ* bei *Estrildinæ*, NEUNZIG 1929). (c) Die Sperrbewegung, mit welcher das auslösende Farbmerkmal dem Auge des Altvogels gezeigt wird, ist als in diesem Zusammenhang formalisierte Bettelbewegung aufzufassen. Die unmittelbare Beziehung zum erstrebten Futter ist gelöst. Mit grosser Plötzlichkeit und mit extrem gestrecktem Hals und geöffnetem Schnabel wird der bunte Sperrachen dargeboten. Bei manchen Arten wird durch rhythmisch schwingende (Buchfink), vibrierende (*Ploceinæ*) oder drehende (Pirol) Kopfbewegungen diese Verhaltensweise noch auffälliger gemacht. Die plötzliche Entfaltung überraschender Farben ist ein Hauptzug visueller Auslöser.

Die Mehrzahl der sperrenden Jungvögel verschiedener Ordnungen (*Cuculidæ*, *Upupinæ*, *Colii*) zeigen dieselbe Gestaltung der Mundteile wie die *Passeres*. In dem mit Reflexionsperlen ausgerüsteten Sperrachen der Prachtfinken ist die höchste Steigerung des visuellen Prinzips verwirklicht.

Aufschlussreich ist der Vergleich mit den Spechten (SUTTER 1941). Bei den Spechten geschieht die Kommunikation zwischen Alt- und Jungvogel beim Fütterungsvorgang nicht auf visueller,

sondern auf taktiler Grundlage. Der Schnabelwulst der Spechte ist ein Tastorgan, dessen Berührung einen Schnappreflex auslöst. Dementsprechend fehlen bei den Nestlingen dieser Ordnung die Mundregion hervorhebende Farben völlig. Innerhalb der Ordnung der *Coraciae* finden wir beide Typen der Fütterungstechnik. Der Wiedehopf folgt dem Prinzip der Sperlingsvögel, die Blauracke und der Eisvogel dem Spechtprinzip.

### ZUSAMMENFASSUNG

In dieser Arbeit wird versucht, zur Kenntnis der Morphologie und Histologie des Schnabelwulsts des Stars beizutragen.

Der Schnabelwulst ist ein dem Nestling eigenes, auffällig gefärbtes Hautgebilde, das auf der Grundlage der Ober- und Unterschnabel verbindenden Mundwinkelfalte entsteht.

Er ist in seinem Auftreten streng auf die Präjuvenilzeit beschränkt und daher als typisches, transitorisches Jugendorgan anzusprechen.

Die ganze Struktur steht im Dienste der visuellen Gestaltung. Der Schnabelwulst wird daher in dieser Arbeit als visuelles Organ aufgefasst.

Er ist ein integrierender Bestandteil des bunten Sperrachens, der als visueller Auslöser der Fütterungsbewegung des Altvogels angesehen werden muss.

### LITERATUR

- ALVERDES, F. 1925. *Tiersoziologie*. Leipzig.  
 ARMSTRONG, E. A. 1947. *Bird display and behaviour*. London.  
 BAERENDS, G. P. 1950. *Specializations in organs and movements with a releasing function*. Symposia Soc. Exper. Biol. 4, 337-360.  
 BALDWIN, S. P. 1932. und KENDEIGH, S. C. *Physiology of the temperature of birds*. Sci. Publ. Cleveland Mus. Nat. Hist. 3.  
 BALLOWITZ, E. 1931. *Die Pigmentzellen, Chromatophoren und ihre Vereinigung (chromatische Organe) in der Haut der Fische, Amphibien und Reptilien im Hinblick auf Färbung und Farbenwechsel der Haut*. Handb. vgl. Anat. Wirbelt. (Bolk, Göppert, Kallius, Lubosch). 1, 505-520. Berlin, Wien.

- BENT, A. C. 1939-1950. *Life histories of North American birds (Pici-formes-Passeriformes)*. U. S. Nat. Mus. Bull. 174, 176, 179, 191, 195, 196, 197. Washington.
- BOTEZAT, E. 1906. *Die Nervenendapparate in den Mundteilen der Vögel und die einheitliche Endigungsweise der peripheren Nerven bei den Wirbeltieren*. Z. wiss. Zoologie, 84, 205-360.
- BREDT, H. 1933. *Histologische Untersuchungen zur Wirkung des Thyroxins im Kaulquappenversuch*. Wilhelm Roux'Arch. Entwickl.-Mech. Organismen, 129, 573-600.
- V. BUDDENBROCK, W. 1952. *Vergleichende Physiologie, I. Sinnesphysiologie*, 3. Aufl. Basel.
- BUSSMANN, J. 1940. *Besiedlung eines neuen Gebiets*. Ornith. Beob. 37, 69-74.
- 1940. *Beitrag zur Kenntnis der Brutbiologie des Gartenrötels (Phoenicurus phoenicurus L.)*. Ornith. Beob. 37, 51-59.
- 1943. *Beitrag zur Kenntnis der Brutbiologie des Kleibers ((Sitta europaea L.)* Ornith. Beob. 40, 57-67.
- 1944. *Beitrag zur Kenntnis der Brutbiologie des Grauspechts (Picus canus Gm.)*. Schweiz. Arch. f. Ornith. 2, 105-123.
- 1946. *Beitrag zur Kenntnis der Brutbiologie und des Wachstums des Grossen Buntspechts, Dryobates major (L.)*. Ornith. Beob. 43, 137-156.
- 1950. *Zur Brutbiologie des Wiedehopfs (Upupa epops L.)*. Ornith. Beob. 47, 144-151.
- CHAMPY, C. und KRITCH, N. 1926. *Etude histologique de la crête des Gallinacés*. Arch. Morph. gén. et expér. 25, 1-32.
- CHUN, C. 1904. *Über die sogenannten Leuchtorgane australischer Prachtfinken*. Zool. Anz. 27, 61-64.
- GRANDALL, L. S. 1947. *Notes on the display of the Three-wattled Bellbird (Procnias tricarunculata)*. Zoologica New York 32, 113-114.
- FREUND, L. 1926. *Besondere Bildungen im mikroskopischen Aufbau der Vogelhaut*. Verh. dtsh. Zool. Ges. 1926, 153-158.
- GIBB, J. 1950. *The breeding biology of the Great and Blue Titmice*. Ibis, 92, 507-539.
- GRESCHIK, E. 1915. *Zur Histologie der Vogelhaut. Die Haut des Kernbeissers und Haussperlings*. Aquila, 22, 89-110.
- HEIDECKE, E. 1897. *Über den Schnabelwulst des jugendlichen Sperlings*. Diss. Leipzig.
- HEINROTH, O. und M. 1924-1931. *Die Vögel Mitteleuropas*. Berlin.
- HOLZAPFEL, M. 1939. *Analyse des Sperrens und Pickens in der Entwicklung des Stars*. Journ. f. Ornith. 87, 525-553.
- IREDALE, T. 1950. *Birds of Paradise and Bower Birds*. Melbourne.
- KLUIJVER, H. N. 1933. *Bijdrage tot de Biologie en de Ecologie van den Spreeuw (Sturnus v. vulgaris L.) gedurende zijn Voortplantingstijd*. Versl. en Med. Plantenziektenk. Dients. Wageningen, 69, 1-146.

- KOENIG, O. 1951. *Das Aktionssystem der Bartmeise (Panurus biarmicus L.)*. I. Teil. Oest. Zool. Z. 3, 1-82.
- KRAUSE, W. 1906. *Die Entwicklung der Haut und ihrer Nebenorgane*. Handb. vgl. exper. Entwickl. Lehre Wirbelt. (Hertwig), 2 (I), 253-348. Jena.
- KROGIS, A. 1931. *On the topography of Herbst's and Grandry's corpuscles in the adult and embryonic duck-bill*. Acta Zoologica, 12, 241-263.
- LACK, D. 1946. *The life of the Robin*. London.
- LANGE, B. 1931. *Integument der Sauropsiden*. Handb. vgl. Anat. Wirbelt. (Bolk, Göppert, Kallius, Lubosch), 1, 375-448. Berlin, Wien.
- LÖHRL, H. 1950. *Zum Verhalten einiger Singvögel vor und nach dem Flüggewerden*. Vogelwarte, 15, 213-219.
- LORENZ, K. 1935. *Der Kumpan in der Umwelt des Vogels*. Journ. f. Ornith. 83, 137-213, 289-413.
- 1943. *Die angeborenen Formen möglicher Erfahrung*. Z. Tierpsychol. 5, 235-409.
- MACA, F. 1926. *Über den histologischen Bau besonderer Hautgebilde an Köpfen von verschiedenen Vögeln*. Prag. Arch. Tiermed. vgl. Pathologie, 6 (A), 171-186.
- MAYR, E. und AMADON, D. 1951. *A classification of recent birds*. Amer. Mus. Novitates, 1496. New York.
- MERKEL, F. 1880. *Über die Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut der Wirbeltiere*. Rostock.
- NEUNZIG, R. 1929. *Beiträge zur Kenntnis der Ploceiden. I. Rachenzeichnungen und Reflexionspapillen der Nestjungen der Spermestinen, ihre systematische Bedeutung und ihr biologischer Wert bei dem Fütterungsvorgang*. Beitr. Fortpfl.-Biol. Vögel, 5, 7-17.
- 1929. *Zum Brutparasitismus der Viduinen*. Journ. f. Ornith., 77, 1-21.
- NICE, M. M. 1943. *Studies in the life history of the Song Sparrow. II. The behavior of the Song Sparrow and other Passerines*. Trans. Linn. Soc. New York, 6.
- PORTMANN, A. 1938. *Beiträge zur Kenntnis der post-embryonalen Entwicklung der Vögel. I. Vergleichende Untersuchungen über die Ontogenese der Hühner und Sperlingsvögel*. Rev. Suisse Zool. 45, 273-348.
- 1950. *Le développement postembryonnaire*. Traité de Zool. (Grasset), 15, 521-535. Paris.
- 1950. *Les organes des sens*. Traité de Zool. (Grasset), 15, 204-220. Paris.
- PRECHTL, H. 1953. *Zur Physiologie der angeborenen auslösenden Mechanismen. I. Quantitative Untersuchungen über die Sperrbewegung junger Singvögel*. Behaviour, 5, 32-50.

- RAND, A. L. 1942. *Some notes on bird behaviour*. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 69, 517-524.
- SARASIN, F. 1913. *Die Vögel Neu-Caledoniens und der Loyalty-Inseln*. Nova Caledonia (A. Zoologie), 1, 44-47. Wiesbaden.
- SCHARTAU, O. 1938. *Die periphere Innervation der Vogelhaut*. Zoologica Stuttgart, 35, 1-17.
- SCHIFFERLI, A. und LANG, E. M. 1940. *Beitrag zur Naturgeschichte der Alpenkrähe, Pyrrhocorax p. erythrorhamphus* (Vieillot). Journ. f. Ornith. 88, 550-575.
- SCHILDMACHER, H. 1931. *Untersuchungen über die Funktion der Herbstschen Körperchen*. Journ. f. Ornith., 79, 374-415.
- SCHMIDT, W. J. 1918. *Über die gelbe Färbung der Mundhöhle junger Vögel*. Verh. naturwiss. Ver. preuss. Rheinlande u. Westfalens, 75, 169-188.
- SCHNEIDER, A. 1931. *Über den Kopfanhang des Truthuhns (Meleagris gallopavo L.)*. Journ. f. Ornith. 79, 236-255.
- SCHNEIDER, G. 1944. *Rhinoplax vigil* (Forst.) und sein Nestling. Verh. Naturforsch. Ges. Basel, 56, 1-36.
- SÉGUY, E. 1936. *Code universel des couleurs*. Paris.
- STÖHR, jr., P. 1951. *Lehrbuch der Histologie und der mikroskopischen Anatomie des Menschen*. Berlin, Göttingen, Heidelberg.
- STRESEMANN, E. 1927-1934. *Aves. Handbuch der Zoologie* (Kükenthal), 7 (II). Berlin, Leipzig.
- STUDNICKA, F. K. 1952. *Die Entwicklung der Bindegewebsfibrillen (Desmofibrillen). Zugleich ein Kapitel aus der Geschichte der Histologie*. Ergebn. Anat. Entwickl.-Gesch. 34, 402-498.
- SÜFFERT, F. 1932. *Phänomene visueller Anpassung*. I. bis III. Mitteilung. Z. Morph. Oekologie Tiere, 26, 147-316.
- SUTTER, E. 1941. *Beitrag zur Kenntnis der post-embryonalen Entwicklung des Wendehalses (Jynx torquilla L.)*. Schweiz. Arch. f. Ornith. 1, 481-508.
- 1943. *Über das embryonale und post-embryonale Hirnwachstum bei Hühnern und Sperlingsvögeln*. Denkschr. Schweiz. Naturforsch. Ges. 75, 1-110.
- SWYNNERTON, C. F. M. 1916. *On the coloration of the mouths and eggs of birds*. I. *The mouths of birds*. Ibis (10), 4, 264-294.
- TINBERGEN, N. und PERDECK, A. C. 1950. *On the stimulus situation releasing the begging response in the newly hatched Herring Gull chick (Larus a. argentatus Pont.)*. Behaviour, 3, 1-38.
- VÖLKER, O. 1944. *Die stofflichen Grundlagen der Pigmentierung der Vögel*. Biol. Zentr.-Bl. 64, 184-235.
- WEBER, R. 1950. *Transitorische Verschlüsse von Fernsinnesorganen in der Embryonalperiode bei Amnioten*. Rev. Suisse Zool., 57, 16-108.
- WITHERBY, H. F. et al. 1938. *The handbook of British birds 1 und 2*. London.

# Schwanzfunktionen bei Wirbeltieren

Ein Beitrag zur vergleichenden Biologie und Psychologie  
der Wirbeltiere

von

**Peter BOPP**

Mit 24 Textabbildungen.

## INHALT:

A. *Einleitung.*

B. *Mechanische Schwanzfunktionen:*

1. Lokomotion; 2. Stütze; 3. Greiforgan; 4. Steuer; 5. Gleichgewichtsorgan; 6. Tragfläche; 7. Kopfpolster; 8. Territoriummarkierung; 9. Paarung und Paarungszeremoniell; 10. Schutz und Abwehr; 11. Brutpflege.

C. *Vegetative und animalische Schwanzfunktionen:*

1. Akzessorische Wärmeregulation; 2. Tastorgan; 3. Fettspeicher.

D. *Psychische Schwanzfunktionen:*

I. Der Schwanz als Ausdrucksorgan:

1. Vitales Bewegungsbedürfnis; 2. Schwanzhaltungen während der Defäkation und der Miktion; 3. Schwanzgestik bei Huftiersäuglingen; 4. Sexuelle Reaktionen; 5. Zur Terminologie der Begriffe Abwehr, Drohung und Warnung; 6. Drohreaktionen; 7. Inferioritätsreaktionen; 8. Ausdruckserscheinungen während der Territoriummarkierung; 9. Schwanzschütteln als Übersprungbewegung; 10. Autotomie und Regeneration; 11. Fluchtreaktionen; 12. Freundschaftliche Gebärde; 13. Bettelorgan; 14. Aufregungszustände.

II. Schwanzhaltungen und -bewegungen als Artmerkmale.

III. Der Schwanz in seiner Beziehung zum Analpol.

IV. Zur Frage der funktionellen Wertigkeit des Schwanzes.

E. Zusammenfassung.

F. Nachwort.

G. Literatur.

## A. EINLEITUNG

„Wie der Mensch immer mehr ist als das, was er wissenschaftlich über sich aussagen kann, so ist auch das Tier stets mehr als das, was wir jeweils forschend von ihm erfassen können.“

(PORTMANN, 1948, p. 325.)

Die zunehmende gestaltliche Differenzierung von archaischen zu evoluierten Wirbeltierorganismen geht Hand in Hand mit psychischer Entwicklung und steigenden Ausdrucksmöglichkeiten, die sich verschiedener Körperorgane und -strukturen bedienen.

Ein solches Organ ist der Schwanz. Besonders wo er von Elementarfunktionen (z. B. Lokomotion) entlastet ist, kann er oft andere, sogar mehrere Funktionen zugleich übernehmen. Die vorliegende vergleichend-biologische Studie will in erster Linie die Schwanzfunktionen bei Wirbeltieren in ihrer Gesamtheit würdigen. Bis dahin ist der Schwanz, sofern ihm nicht eine offensichtliche mechanische Funktion zukam, im Grossen und Ganzen als bedeutungsloser Appendix übergangen worden. Selbstverständlich kann eine derartige Übersicht nur ein erster vorläufiger Versuch sein.

Im Vordergrund stand die auf unseren biologischen Sonderfall abgestimmte phänomenologische Arbeitsweise, die durch einige einfache Experimente und morphologische Untersuchungen ergänzt wurde. Das Grundlegende der phänomenologischen Methode ist die möglichst vorurteilslose Beschreibung tierlichen Verhaltens. Ferner gilt es, das Tier in einer seiner Lebensweise weitgehend adäquaten Umgebung zu beobachten. Wenn immer möglich, wurden Spezies, Alter, Geschlecht, Zeit, Ort und nähere Begleitumstände berücksichtigt.

Die phänomenologische Methode ist meines Erachtens nicht mehr und nicht minder objektiv als andere Forschungsrichtungen, nur stellt sie an den Beobachter insofern grössere Anforderungen, als er sich dem Tier mehr anpassen und sich zugleich dieser Anpassung stets bewusst bleiben muss. Deshalb ist neben dem empirischen Vorgehen gerade in der Tierpsychologie auch die Intuition von Bedeutung. Der Beobachter entwickelt im steten Umgang mit lebenden Tieren ein gewisses „Feingefühl“ für die Wahrnehmung minimaler Reaktionen, die oft recht schwer darzustellen sind. Auf dieses Faktum stützt sich letztlich die Phänomenologie: Der Mensch besitzt ein Minimum an unmittelbarem Verstehen des Tieres. BUYTENDIJK (1938) spricht von der inneren Verständlichkeit der lebenden Phänomene, von der Einheit der inneren Gefühlsregungen, HEDIGER (1940, 1941, 1942) seinerseits von Angleichungstendenzen. Solche haben bei Tier und Mensch eine unmittelbare, primäre Tier-Mensch-Beziehung zur Voraussetzung. In der Begegnung mit Tieren ist der Mensch sowohl objektiver Beobachter als auch mitfühlender Artgenosse. Eine umfassende Tierpsychologie kann Anthropomorphismen in dieser Hinsicht nicht grundsätzlich ausschalten; sie wird sie in die biologische Methodik sinnvoll einordnen und mitberücksichtigen müssen.

Neben feldzoologischen Studien wurde im Zoologischen Garten Basel, dann während dreier Monate im Parc Zoologique du Bois de Vincennes (Paris) und in der Menagerie des Jardin des Plantes (Paris) beobachtet. Dabei wurden neben Skizzen ca. 250 photographische Dokumentaufnahmen gemacht.

Als Schwanz bezeichnet man den bei Wirbeltieren an die Beckenregion nach hinten anschliessenden, durch eine spezifische Anzahl teils freier, teils mit dem Becken verwachsener Wirbel gestützten, beweglichen oder unbeweglichen Körperabschnitt und dessen Anhänge. Der Schwanz kann morphologisch in die allgemeine Körperform des Tieres eingefügt sein (Fische, viele Reptilien) oder als anders gestalteter Körperanhang auftreten (Säuger). Die Verbindungsstelle zwischen Rumpf und äusserem Schwanz bezeichnen wir als Schwanzwurzel. Gemäss den Funktionen unterscheiden wir hier drei, im Einzelnen mehr oder weniger bestimmbare Regionen des äusserlich sichtbaren Schwanzes: 1. Basisstück; 2. Mittelstück; 3. Endstück. Bei der Angabe von Schwanzhaltungen und -bewegungen werden, wenn möglich, folgende Winkel berücksichtigt: 1. Bewegungswinkel des Schwanzes bei Pendel- und Horizontalbewegun-

gen (BW); 2. Schwanz-Körper-Winkel (SKW); 3. Schwanzbasisstück-Körper-Winkel (BKW); 4. Schwanzmittelstück-Körper-Winkel (MKW); 5. Schwanzendstück-Körper-Winkel (EKW). Auch „unechte“ Schwanzfedern (z. B. Oberschwanzdecken bei *Pavo*) werden berücksichtigt; schliesslich wird unter dem Ausdruck „Analpol“ die hintere Rumpfpartie und deren Anhänge verstanden.

## B. MECHANISCHE SCHWANZFUNKTIONEN

### 1. Lokomotion

#### *Ausschliessliches Lokomotionsorgan.*

Der Schwanz tritt als Fortbewegungsorgan an Stelle paariger Extremitäten bei caudigraden Fischen, aquatilen Amphibien, fusslosen Schleichen, Schlangen, Walen und Sirenen auf. Meist sind grössere oder kleinere Partien der Rumpfreigion, zusammen mit dem Schwanz, an der Lokomotion beteiligt. Ausnahmen bilden die pinnigraden Fische, bei denen der Schwanz nicht oder zum mindesten nicht ausschliessliches Lokomotionsorgan ist (*Tetrodon*, *Diodon*, *Myliobatidae*, *Hippocampus*).

#### *Zusätzliches Lokomotionsorgan.*

Bei Salamandern dient der Schwanz, neben seiner lokomotorischen Funktion beim Schwimmen, in Zusammenarbeit mit den hinteren Extremitäten auch dem Springen auf dem Land (*Batrachoseps attenuatus*, *Plethodon cinereus*, *Desmognathus fuscus*) (BOEKER 1935, Bd. 1, p. 137). Unter den Reptilien gehören zu den temporären Wasserformen mit Ruderschwanz die Brückenechsen, gewisse Warane und Leguane, Krokodile, Alligatoren, nach BARBOUR (1921, p. 42) der Skink *Tropidophorus*. Bei Eidechsen wirkt der Schwanz an der Schlängelbewegung des gesamten Körpers mit; die Lokomotionsgeschwindigkeit schwanzloser Individuen ist beträchtlich herabgesetzt. Die Schwanzspitzen der *Lygodactylus*-Arten tragen auf der Unterseite Saugscheiben (BOEKER 1935, p. 83). Unter den Säugetieren finden wir ebenfalls temporäre Wasserformen mit runden, dorso-ventral oder lateral abgeplatteten Schwänzen, die beim Schwimmen Verwendung finden: *Lutra lutra*, *L. canadensis*, *Chironectes*, *Fiber zibethicus*, *Neomys fodiens*, *Potamogale velox*, *Limnogale mergulus*.

Eine gewisse lokomotorische Bedeutung besitzt der Schwanz auch bei manchen auf dem Land lebenden Säugern. Bei langsamer Fortbewegung übernimmt der Känguruschwanz die Funktion einer stützenden Extremität, solange die Hinterextremitäten vom Boden gehoben und nach vorn geschoben werden. Lokomotionsorgan in diesem Sinne ist der Schwanz auch bei *Didelphys* (HEDIGER 1934 a, p. 40; HARTMAN 1952). Fledermäuse (z. B. *Nyctalus noctula*, *Myotis myotis*) benützen ihren Schwanz als Abstossorgan beim Auffliegen vom flachen Boden (BOPP 1949, p. 54). Bei Klammeraffenarten und anderen Cebiden kommt der Schwanz als Lokomotionsorgan funktionell einer Extremität gleich (siehe dazu Gehirnuntersuchungen von FULTON und DÜSSER de BARENNE (1933) an *Ateles ater*, wonach die motorische Cortex-Zone für „Schwanzbewegung“ bei ausgesprochenen Greifschwänzern grösser sein kann als diejenige für die Bewegung der hinteren Extremitäten).

Nagetiere unterstützen ihre Sprünge oft durch den Schwanz. Über die Beziehung Schwanzmorphologie — Lokomotion bei Säugern siehe DOR (1937), über einige mechanische Funktionen MERTENS (1921).

## 2. Stütze.

Der Lokomotion dienende Schwänze können obligatorisch oder fakultativ Stützorgane sein. *Periophthalmus* kann sich auf der Schwanzflosse senkrecht aufrichten; ebenso *Syngnathus floridae*. Als temporäres Stützorgan wird der Schwanz bei den Urodelen und bei Vertretern aller Reptilien-Ordnungen verwendet. *Chamaeleo* benützt auf flachem Boden seinen gerollten Schwanz als Stütze. Grabende Schlangen (*Typhlopidae*, *Uropeltidae*) besitzen verkürzte Stemmschwänze. Nach WERNER (in BOEKER 1935) zeigen Baumeidechsen (z. B. *Draco volans*) Hornschuppen an der Basis des Schwanzes, die dem Erklettern von Baumstämmen dienen. Dass der Eidechsen Schwanz ganz allgemein stützende Funktion besitzt, ist jedem Feldbeobachter bekannt. Über bipedes Gehen mit Unterstützung des Schwanzes bei *Varanus komodoensis* berichtet BURDEN (in HEDIGER 1934, p. 495.).

Bei Vögeln ist die Verwendung der Schwanzfedern als Stütze weit verbreitet. Am auffälligsten zeigen sie die Klettervögel (*Picidae*, besonders *Picinae*, dann *Certhia*). Auch andere Vögel benützen zeitweise ihren Schwanz als Stütze (Alken, Schwalben,

Papageien, Pinguine, Nachtschwalben, Eulen, Marabus, Sperlinge, Kormorane, Stare, Wiedehopfe).

Während des Kampfes stützen sich die Känguruhs bisweilen lediglich auf ihre Schwänze und schlagen mit beiden Hinterextremitäten zugleich gegen den Gegner. Während der Begattung wird der Schwanz ebenfalls aufgesetzt, und zwar in beiden Geschlechtern. *Anomalurus* und *Idiurus* zeigen an der Schwanzbasis Hornschuppen, die das Erklettern von Baumstämmen erleichtern (BOEKER 1935, p. 80). Mäuse stützen sich, auf den Hinterextremitäten aufrichtend, auf ihren Schwanz (Fig. 1). Der auf- oder angelegte Schwanz scheint ihnen ein Gefühl besonderer Sicherheit zu verleihen. *Mus musculus* und weisse Mäuse zeigen während des Kletterns eine deutliche Schwanzsteifung, ebenso *Muscardinus avellanarius*. *Dipus* sitzt meist auf den langen Hinterextremitäten und dem känguruhartigen Schwanz, ebenso *Sicista betulina* (GOTTLIEB, geb. von SANDEN 1950, p. 103/7). Auch *Orycteropus*, *Castor fiber*, *Mungos*, *Mephitis mephitis*, Meerkatzen, *Macaca irus* und *Ailuropus melanoleucus* (letzterer nach SCHNEIDER 1939, p. 203/5) verwenden ihre Schwänze bisweilen als Stütze, ebenso *Tamandua* in der Abwehrstellung (BOURLIERE 1951, p. 83).

### 3. Greiforgan.

*Greifen im Dienste der Lokomotion und der Sicherung.*

Vom einfachen, dem Tier beim Klettern oder in der Ruhestellung Sicherheit bietenden Schwanzgreifen bis zu den eigentlichen Wickel- und Aufhängeschwänzen mit weitgehendem Extremitätencharakter kommen bei Wirbeltieren alle Übergänge vor. Bei *Hippocampus* und *Nerophis* ist der Schwanz verlängertes Greiforgan (siehe dazu PETERS 1951). Greifschwänze besitzen nach van DENBURGH *Autodax iecanus*, nach BANTA und Mc ATEE *Spelerpes* und nach MOLLER *Chioglossa lusitanica* (alle in BREHM 1912, Bd. 4).

Mehr oder weniger als Greiforgan ist der Schwanz tätig bei gewissen Amphisbaeniden und bei Schlangen, wobei oft besondere Wickelschwänze ausgebildet sind (*Atheris*, *Boidae*, *Corallus*, *Elaphe longissima*, *Herpetodryas carinatus*, *Lachesis*). Chamaeleontiden benützen ihren Rollschwanz beim Klettern. Unter den Scinciden besitzt nur die baumbewohnende *Corucia zebrata* einen ausgesprochenen Wickelschwanz (HEDIGER 1937, p. 594). Ferner ist der

Schwanz Greiforgan bei *Varanus prasinus*, mehr oder weniger bei verschiedenen Baumeidechsen (z. B. *Polychrus acutirostris*) (BOEKER 1935, p. 64) und unter den Agamen bei der Gattung *Cophotis*.

Greifschwänzer unter den Säugetieren sind mit Ausnahmen (z. B. *Bettongia*) meist Baumbewohner, deren Schwänze in der entwickeltsten Form eine nackte, sehr sensible Spitze aufweisen

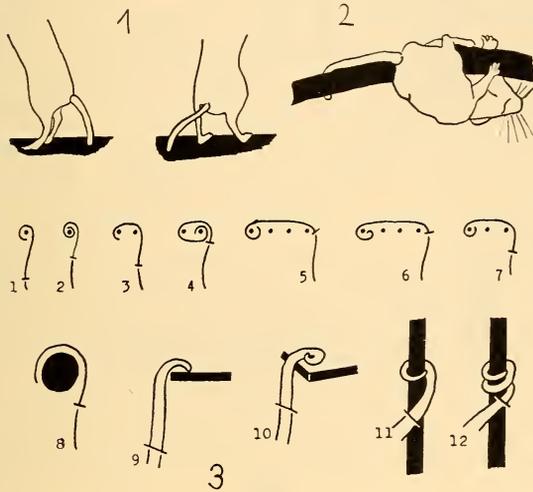


FIG. 1-3.

1. *Apodemus flavicollis* benützt den Schwanzstummel (übriger Teil autotomiert) als Stütze.

2. Kletternde weisse Maus.

3. Einige Möglichkeiten der Fixation mit dem Schwanz bei *Ateles belzebuth*:

- 1-7. Fixation am Gitter (Querschnitt);
- 8. Fixation an breiten Gegenständen;
- 9-10. Fixation an vorstehendem Brett;
- 11-12. Fixation an Stab.

(Die Strichmarke gibt das proximale Ende der haarlosen, ventralen Greiffläche an.)

(*Didelphys*, *Ateles*, usw.). Bei den folgenden Formen ist der Schwanz zugleich eigentliches Aufhängeorgan, das bisweilen allein die Körperlast trägt:

Marsupialia (*Didelphys*, *Bettongia*, viele *Phalangeridae*).

Pholidota (*Manis*).

Xenarthra (*Tamandua*, *Cyclopes didactylus*).

Rodentia (*Coëndu*, *Chiruromys*, *Micromys minutus*, *Mus musculus*, *Capromys*, *Plagiodontia*, *Sicista betulina*) (Fig. 2).

Carnivora (*Potos*, *Arctictis*, *Cercoleptes*).

Simiæ (*Cebidae*: *Ateles*, *Alouatta*, *Lagothrix*, *Brachyteles*, *Cebus*, *Saimiri*) (Fig. 3).

#### Materialtransport.

*Plethodon oregonensis* transportiert seine Eier eingerollt in der Schwanzschlinge (VAN DENBURGH in BREHM 1912, Bd. 4, p. 80). Vom *Ornithorhynchus anatinus* ♀ berichtet FLEAY (1944, p. 44), dass es Nestmaterial mit dem beweglichen Schwanz ergreife und transportiere; dasselbe gilt nach GOULD (in BREHM 1912, Bd. 10, p. 190) für *Bettongia*, nach HEDIGER (1934 a, p. 40/1) für *Didelphys paraguayensis* und nach LAYNE (1951) für *D. virginiana*. Ähnlich wie das Schnabeltier kann auch *Castor* Material in seiner nach vorn eingeklappten Schwanzkelle transportieren (WARREN, 1927, p. 29). Bei den Rollschwanz-Cebiden kommt das Ergreifen von Material mit dem Schwanzendstück oft spielerisch vor. Versuche an *Ateles belzebuth* ergaben folgende Resultate und Folgerungen (siehe dazu auch GUILLAUME und MEYERSON 1931, p. 525):

1. Nahrung (u. a.) wird nur dann mit Hilfe des Schwanzes ergriffen, wenn es dem Tier nicht möglich ist, sie mit den Händen direkt zu erreichen.

2. Ohne direktes Tasten mit dem Schwanzende oder ohne dauernde optische Orientierung können die Tiere kein Material ergreifen. Fig. 4 zeigt die optische Orientierung.

3. Nie wird ein Nahrungsbissen mit dem Schwanz direkt zum Mund geführt: entweder wird er mit den Händen aus dem eingerollten Schwanzende genommen, oder das Tier ergreift den Schwanz mit einer Hand und führt ihn samt Leckerbissen zum Mund (Fig. 6).

4. Das ♂ der beiden beobachteten Tiere holte Nahrung nie mit dem Schwanz heran, obwohl es den Vorgang täglich beim ♀ sehen konnte. Dieses Verhalten eines sonst völlig normalen und intelligenten Tieres musste auf bedeutend grössere Scheuheit zurückgeführt werden. Der vorliegende Fall zeigt die Abhängigkeit von Dressurerfolgen vom Zahnheitsgrad des betreffenden Tieres.

5. Die Präzision der Schwanzbewegungen beim Ergreifen von Nahrung ist abhängig von der jeweiligen Übung; sie ist von Natur aus gering:

a) Bissen in Schwanzreichweite (bis 53 cm) auf flacher Unterlage konnten durch horizontale Greifbewegungen meist gut gefasst werden (Fig. 4).

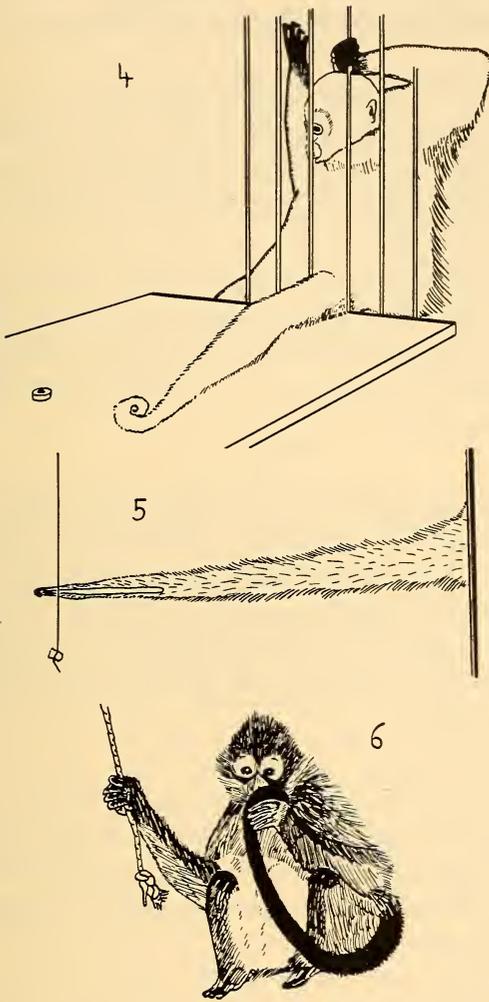


FIG. 4-6.

4. *Ateles belzebuth* ♀ ergreift mit dem Schwanz einen Leckerbissen.  
 5. *Ateles belzebuth* ♀ ergreift den vertikalen Bindfaden.  
 6. *Ateles belzebuth* ♀ führt mit der Hand den Schwanz, der einen Leckerbissen ergriffen hat, zum Mund.

b) Auf schmaler Unterlage oder an deren Rande dargebotene Bissen wurden meist hinuntergewischt, ohne vorher ergriffen worden zu sein.

- c) Bissen, die auf horizontal verlaufenden Schäftchen von 1 cm Abstand geboten wurden, konnten nicht oder nur zufällig erreicht werden.
  - d) Bissen an vertikalem Bindfaden wurden meist nicht direkt angegangen; das Tier ergriff irgendwo den Faden, zog ihn heran und löste den Bissen vermittels der Hände aus der Schlinge (Fig. 5).
6. Hinter Brettchen oder in Schalen versteckte, für das Tier optisch nicht wahrnehmbare Bissen interessierten nicht; rein tastende Versuche führten selten zum Erfolg.

Bei *Ateles* kommt das Ergreifen von Material (besonders Nahrung) mit dem Schwanz in freier Natur wohl höchst selten vor; es kann aber in Gefangenschaft erlernt werden bei entsprechender Futterdarbietung und bei Erreichung eines gewissen Grades von Zahmheit.

#### *Taschenbildung.*

Das „Taschenmachen“ bei Microchiropteren tritt während der Nahrungsaufnahme bei fliegenden oder sitzenden Tieren auf und äussert sich in einem leichten ventralen Einklappen des Uropatagiums; ein mit dem Mund ungeschickt gefasstes oder zu grosses Beutetier wird gegen den Flugbeutel gestemmt und richtig gefasst und verzehrt. Die gleiche Stellung nehmen auch gebärende ♀♀ vieler Fledermausarten ein.

#### 4. Steuer.

Steuerfunktion kommt den Schwänzen bei Fischen und schwimmenden Urodelen zu; dabei kann der Schwanz seine lokomotorische Funktion bisweilen weitgehend aufgeben und nur noch als Steuer dienen (*Rajidae* als Brustflossenschwimmer, *Orthogoriscus* als Rücken- und Afterflossenschwimmer). Der bei rascher Lokomotion meist vom Boden leicht abgehobene Schwanz dient den langschwänzigen Reptilien beim Schwimmen, Laufen und Springen, speziell bei plötzlicher Richtungsänderung, als Steuer. Die Schwanzfedern, sofern sie nicht eine extreme Gestaltung aufweisen, dienen vorwiegend der Höhen- und Tiefensteuerung bei fliegenden und schwimmenden Vögeln. Bei Säugern übernimmt der Schwanz Steuerfunktion bei springenden Typen mit ausgestrecktem Schwanz (Schwanzaffen, Hörnchen, Flughörnchen, Flugbeutel, Katzen, Känguruhs, Springnager), bei schwimmenden und fliegenden Typen (bei Chiropteren z. B. nehmen Schwanz, Hinterextremitäten und

das bei insectivoren Arten besonders entwickelte Uropatagium Anteil an der in erster Linie durch die Flügel bewirkten Körpersteuerung).

### 5. Gleichgewichtsorgan.

Im besonderen wird der Schwanz als Gleichgewichtsorgan benutzt bei baumbewohnenden oder zeitweise biped laufenden Echsen. Bei Vögeln hat der Schwanz erheblichen Anteil an der Erhaltung des Gleichgewichts. Wo er bei Säugern Steuerfunktion übernimmt, wird er zugleich auch als Gleichgewichtsorgan auftreten; ferner noch bei anderen springenden und kletternden Langschwanzsäugern (Beuteltiere, Insektenfresser, Schuppentiere, Raubtiere, vor allem Nager).

### 6. Tragfläche.

MERTENS (in BOEKER 1935, p. 93) hat an „fliegenden“ Reptilien (*Ptychozoon kuhli*) beobachtet, dass beim Sprung die Hautlappen am flachen Schwanz gespannt werden und dadurch die Fallgeschwindigkeit vermindern. Durch Spreizen der Schwanzfedern wird bei Vögeln eine Vergrößerung der Tragfläche erreicht. Eine erweiterte Tragfläche wird geschaffen durch das Uropatagium bei den Chiropteren und den Galeopitheciden, ferner durch abgeplattete Schwänze mit lateralen Haarfahnen bei Säugern, die weite Sprünge durch die Luft unternehmen (Flughörnchen, *Sciurus*-Arten, Siebenschläfer). Bei all den Tieren, deren Schwanz mit seinen Anhängen als Tragfläche tätig ist, wird diese, wenn sie dem umgebenden Medium maximalen Widerstand leistet, eine Bremswirkung ausüben können (siehe dazu BREDER 1926, p. 208).

### 7. Kopfpolster.

Bei kleineren Säugetieren mit buschigen Schwänzen kann man oft beobachten, dass sie ihren Schwanz nach vorn schlagen und während des Schlafens als Kopfpolster benutzen (z. B. Hauskatzen, *Megalotis zerda*, *Felis pardus*).

### 8. Territoriummarkierung.

Die ♂♂ von *Hippopotamus amphibius* und *Choeropsis liberiensis* (seltener auch die ♀♀) verschleudern mit Hilfe des Schwanzes, der in schwirrende Bewegung versetzt wird, aus dem After austretende

Kotpartikel, vermischt mit Urin, der aus dem caudalwärts nach oben gerichteten Penis auf den Schwanz zu gespritzt wird (siehe HEDIGER 1944, p. 176/7). Die Beigabe von Urin im ♂ Geschlecht ist nicht obligatorisch.

#### 9. Paarung und Paarungszeremoniell.

Das ♂ von *Xiphophorus* stösst mit seinem Schwanzflossenfortsatz gegen die Urogenitalpapille des ♀ und bewirkt damit einen mechanischen, sexuellen Berührungsreiz (MEISENHEIMER 1921, p. 382). *Scyllium catulus* ♂♂ umschlingen ringförmig das ♀, *Petromyzon* ♂♂ mit dem Schwanz spiralförmig den Schwanz des ♀ während der Begattung (ebd. p. 170/1).

Ebenso umschlingt während der Kopulation das ♂ in vielen Fällen das ♀ mit dem Schwanz, so bei *Megapterna montana* und *Euproctus* (ebd. p. 170). HILZHEIMER (1913, p. 343) erwähnt Horntuberkel an der Unterseite der Schwanzbasis bei Oeduriden und Schwanzbasissporen bei den Tejidern *Cnemidophorus* und *Centropyx* als Hilfsorgane bei der Begattung. Schwanzschlagen und -greifen vor und während der Begattung ist auch bei *Natrix natrix* beobachtet worden (MEISENHEIMER 1921, p. 229).

#### 10. Schutz und Abwehr.

Bei evoluierten Säugetieren (grössere Raubtiere, Huftiere, Affen) bildet der Schwanz einen mechanischen Schutz der höchst sensiblen Anal-Genital-Zone. Gerade diese für hochbeinige Säuger so wesentliche Funktion des Schwanzes darf nicht übersehen werden; hier hat sich eine sehr bezeichnende Wandlung im Bereich mechanischer Schwanzfunktionen bei Wirbeltieren vollzogen: das bei archaischen Typen vorwiegend lokomotorisch tätige Organ wurde beim evoluierten Typ im Zusammenhang mit der Abhebung des Körpers vom Boden und der zunehmenden semantischen Gestaltung des Analpols zum mechanischen Schutzorgan.

Schlagfähige, bei Fischen und Reptilien teils mit Widerhaken Dornen oder Stacheln versehene Schwänze besitzen unter den Fischen die Trygoniden, Myliobatiden, viele Selachioideen und *Acanthurus chirurgus*, unter den Reptilien manche Emydosaurier, gewisse Leguane (z. B. *Iguana tuberculata*), *Zonurus giganteus*, viele Warane, gewisse Stachelskinke (*Egernia*), *Tupinambis teguixin*, *Zamesis hippocrepsis*, *Chlamydosaurus kingi* und *Uromastix*.

Laterale, elektrische Schwanzorgane besitzen gewisse Rajiden, die Mormyriden, *Malapterurus electricus* und *Electrophorus electricus*. Unter den Säugetieren findet sich Schwanzschlagen bei Sirenia, Cetacea, *Manidae*, *Orycteropus* und *Erethizon*. Primär der Abwehr dienende Schwänze können sekundär auch zum Beutenerwerb Verwendung finden (Erschlagen, Umschlingen, z. B. bei Krokodilen, bzw. Schlangen).

Insektenabwehr mit Hilfe des Schwanzes ist weit verbreitet bei Ungulaten; bei ihnen (speziell bei Equiden und Boviden) sind die Schwanzhaare oft verlängert oder quastenartig ausgebildet. Insektenabwehrende Schwanzbewegungen zeigen Schlägecharakter mit gewisser Zielsicherheit. Bei zunehmender Wärme, d. h. bei zunehmendem Insektenbefall werden die Bewegungen intensiver (beim Pferd im Sommer durchschnittlich bis 50 Abwehrschläge pro  $\frac{1}{2}$  Minute). Insektenabwehrbewegungen werden oft begleitet von Stampfen mit den Hinterextremitäten, von Hautmuskelkontraktionen auf der Kruppe und an den Flanken und von Ohrmuschelbewegungen.

Es lassen sich grob zwei Typen unterscheiden:

1. Huftiere, die sehr oft auch vertikale Schläge gegen die Genital- und Bauchzone ausführen (Pferd, Zebra, Esel, Giraffe);
2. Huftiere, die solche Bewegungen (auch bei starkem Kitzelreiz, äusserst selten oder nie zeigen (Rind, Zwergzebu, Damhirsch, Bison, Nilgauantilope).

Eine merkwürdige Beobachtung machte ich an Freiburger Pferden. Über Mittag entzogen sie sich der direkten Sonnenbestrahlung und stellten sich gruppenweise irgendwo in den Schatten, aber stets so, dass das eine Individuum von den Schwanzbewegungen des anderen möglichst viel „profitieren“ konnte; sie streckten ihre Köpfe, wenn möglich, in den Aktionsbereich des Schwanzes eines Artgenossen und liessen sich Fliegen wegzagen; gleiches Verhalten sah ich bei einem *Dama dama* ♂.

#### 11. Brutpflege.

*Phyllopteryx* zeigt Haut-Incubation der Eier an der Ventralseite des Schwanzes im ♂ Geschlecht; Schwanzbeutel-Incubation findet sich auch bei den ♂♂ von *Syngnathus* und *Hippocampus*. Über *Plethodon oregonensis* und *Chiroptera* siehe Kapitel B 3.

Die Jungen von *Didelphys* werden auf dem Rücken getragen und klammern sich mit ihren Schwänzen am mütterlichen Schwanz fest. Ähnliches beobachtete ich an einem *Cercopithecus callitrichus*: das am Bauch getragene Junge streckte seinen Schwanz zwischen den Hinterextremitäten der Mutter durch und wickelte ihn um die Basis des mütterlichen Schwanzes. Bei gewissen Soriciden (*Crocidura leucodon*, *Sorex araneus*) folgen sich Mutter und Junge in Einerkolonne, indem sie sich gegenseitig an den Schwänzen festhalten (BOURLIERE 1951, p. 138). *Papio papio* ♀♀ tragen ihre Jungen oft auf dem Rücken; sobald das Junge aufsitzt, trägt die Mutter ihren Schwanz zur Sicherung erhoben (Fig. 7). Die Jungen sitzen dann gewöhnlich möglichst weit hinten bei der Schwanzwurzel. Erklettert das Junge die Halsgegend der Mutter, bleibt das Emporrichten des Schwanzes meist aus oder ist nur schwach zu erkennen.

#### *Anhang.*

Andere Bedeutungen des Schwanzes (z. B. Angriffs- und Fressobjekt, Ersatzzitze, Spielobjekt, Schwanzputzen) und einige interessante phylogenetisch-morphologische Fakten (Variabilität der Schwanzlänge, sekundäres Geschlechtsmerkmal, Domestikationseinflüsse, Drüsen, „Rattenkönige“) werden, da wir uns hier auf Funktionen i. e. S. beschränken, in diesem Zusammenhang nicht behandelt. Immerhin sei hier auf eine kurze Mitteilung des Verfassers über einen intra-uterin entstandenen „Rattenkönig“ hingewiesen (1953b), sowie auf die „Betrachtungen zur Morphologie des Wirbeltierschwanzes“ (1954).

## C. VEGETATIVE UND ANIMALISCHE SCHWANZFUNKTIONEN

Unter vegetativen Funktionen verstehen wir solche der Ernährung in weitem Sinne, des Energieumsatzes und der Fortpflanzung (Wärmeregulation, Fettspeicher), unter animalischen Funktionen solche der Bewegung und Empfindung (Tastorgan).

### 1. Akzessorische Wärmeregulation.

#### *Kälteschutz.*

Bei vielen Ungulaten und gewissen Carnivoren lässt sich beobachten, dass sie bei kühlem Wetter den Schwanz maximal ein-

gezogen tragen, um die Afterzone vor zu starker Abkühlung zu schützen. Erwähnenswert sind ferner die Winterschlaf-, Schlaf- und Ruhestellungen verschiedenster Säuger, die ihren Schwanz um den Körper oder um Körperteile wickeln (*Jaculidae*, *Sicista betulina*, *Myoxidae*). Ähnlich (mit individuellen Variationen) verhalten sich Lemuren und Saimiris, im Gegensatz etwa zu den Cercopitheciden, die ihre Schwänze meist einfach auf den Boden legen. Auch andere Säuger bedecken sich während des Schlafes mit dem eigenen Schwanz (*Myrmecophaga*, *Ateles*, *Ailurus fulgens* und nach MOHR 1929, p. 99, *Epimys rattus*).

#### Wärmeschutz.

Beobachtungen an *Equus burchelli böhmi* während eines ganzen Jahres ergaben die Temperaturabhängigkeit verschiedener Schwanzhaltungen und -bewegungen. Die vier wärmereregulatorischen Schwanzverhaltensmodi sind in Fig. 8 dargestellt:

1. Kälteschutz: Schwanz maximal eingezogen; bis ca. 9° C. Schattentemperatur.

2. Kälteschutz: Schwanz weniger stark eingezogen; Basis aber satt an den Körper angelegt; bis ca. 16° C.; hie und da, aber selten. Insektenabwehrbewegungen.

3. Wärmeschutz: Schwanz ruhig hängend; Basis gelockert; bis ca. 30° C.; Insektenabwehrbewegungen häufig.

4. Wärmeschutz: ab ca. 30° C. Beginn rhythmischer Schwanzpendelbewegungen; mit steigender Temperatur immer häufiger zu beobachten; häufig unterbrochen durch insektenabwehrende Schlagbewegungen. Die Intensität der rhythmischen Bewegungen ist stets die gleiche (ca. 2 Ausschläge pro sec.); sie nimmt nicht zu mit steigender Temperatur; es wird lediglich öfters und mit weniger Unterbrüchen gependelt, je wärmer es ist.

Die an der 5-köpfigen Zebragruppe des Basler Zoo gewonnenen Zahlen dürfen nicht ohne weiteres auf andere Arten übertragen werden; erstens bestehen innerhalb der gleichen Art erhebliche individuelle Abweichungen (unsere Zahlen sind Mittelwerte), zweitens konnte ich im Pariser Zoo beobachten, dass Grant- und Chapman-Zebras bereits rhythmische Schwanzbewegungen zeigten, während ein benachbartes Grevy-Zebra nur die Schwanzbasis erhob und nicht pendelte.

Ähnliche Beobachtungen zufälliger Art deuten darauf hin, dass diese wärmereregulatorischen Schwanzverhaltensmodi auch anderen langschwänzigen Grosshufttieren zukommen (z. B. Bison, Wisent,

Kamel, Dromedar, Elefant). Rhythmische Schwanzbewegungen bei Säugetieren scheinen ganz allgemein wärmeregulatorischen Charakter zu besitzen. BENEDICT und LEE (1938) haben auf die metronomartigen Schwanzbewegungen der Elefanten aufmerksam gemacht. Wie weit solche Bewegungen Ausdruck eines psychischen Gleichgewichtszustandes sind, oder in welchem Masse ihr rhythmischer Ablauf durch Umwelteinflüsse (z. B. Zoo-, Zirkus-Milieu) bestimmt wird, lässt sich heute, zumal, da diesbezügliche Beobachtungen aus freier Natur fehlen, noch nicht sagen. Immerhin lassen meine Beobachtungen an 5 indischen und 3 afrikanischen Elefanten (Basel, Paris) folgende Schlüsse zu:

1. Rhythmische Pendelbewegungen kommen als wärmeregulatorische Mechanismen bei vielen Huftieren vor; sie sind auf Elefanten nicht beschränkt.

2. Rhythmische Bewegungen bleiben bei kühlerem Wetter auch bei Elefanten aus und werden konstanter (d. h. weniger oft unterbrochen) mit zunehmend wärmerem Wetter.

3. Die Konstanz rhythmischer Schwanzbewegungen ist auch bei Elefanten individuell äusserst variabel und abhängig von äusseren Situationen (Unterbruch bei Futterdarbietung).

4. Schläge auf die Kruppe und vertikal gegen die Genitalzone bei Insektenbefall sind auch bei Elefanten häufig zu beobachten.

## 2. Tastorgan.

Der Schwanzhaut bei Wirbeltieren im allgemeinen, dem Lateralissystem als „Ferntastorgan“ der Schwanzzone bei Fischen und Wasseramphibien im besonderen kommt auf Grund der Sensibilität eine gewisse Bedeutung für die Orientierung im Raume zu. Ein besonders intensives Tastvermögen besitzen die eigentlichen Greifschwänzer (*Hippocampus*, *Alouatta*, *Lagothrix*, *Ateles*).

## 3. Fettspeicher.

Einlagerung von Fett zwischen Wirbelsäule und Epidermis des Schwanzes zeigen: *Alligator mississippiensis*, *Osteolaemus tetraspis*, *Nephrurus*, *Gymnodactylus milli*, *Oedura*, *Uromastix*, *Anguis fragilis*, *Heloderma*, *Trachysaurus*, *Lygosoma fasciolatum*, *L. monotropis* (SCHNEIDER 1941 und 1942); *Dromicia nana*, *Pachyuromys*, *Attililemur*, *Cheirogaleus*, *Microcebus* (SCHNEIDER 1941).

Bei domestizierten Schafen kommen sowohl Fettsteissigkeit als auch Fettschwänzigkeit vor (HILZHEIMER 1926, p. 185).

Der Schwanz als lokale Ablagerungsstätte für Fett kann bei Winter- resp. Sommerschläfern als Nahrungsdépôt und bei Steppen- und Wüstantieren als Wasserreservoir in Erscheinung treten (STROHL 1929).

## D. PSYCHISCHE SCHWANZFUNKTIONEN

### I. DER SCHWANZ ALS AUSDRUCKSORGAN

Wir verstehen unter Ausdruck alle Manifestationen innerer Zustände des Tieres, also nicht nur interindividuelle und interspezifische Beziehungen stiftende Erscheinungen. Schwanzhaltungen und -bewegungen können Ausdruck eines momentanen psychischen Zustandes sein; in Gruppen, bei denen der Schwanz zu den typischen Organen gehört, nimmt dessen Bedeutung als spontanes Ausdrucksorgan mit steigender Differenzierungshöhe zu. Wenn von der Ausdrucksfunktion des Schwanzes die Rede ist, so ist damit nur ein Teil einer Verhaltensweise beschrieben, die dem Tier als Ganzem zukommt.

Rhythmische Schwanzbewegungen haben, wie wir gesehen haben, meist wärmeregulatorischen Charakter (nicht psychischen). Beobachtungen an rund 200 Pferden in der Eidg. Militärpferdeanstalt in Bern ergaben denn auch das völlige Fehlen rhythmischer Schwanzbewegungen bei niederen Temperaturen (Stalltemp. 10—12° C.). Spontane Erregungsäusserungen bei völlig wachen, stehenden Tieren zeigten sich in einem Erheben der Schwanzbasis in horizontale Lage (in Abständen von 5—295 sec.): Der Schwanz wird rasch erhoben, bleibt mehr oder weniger lang in dieser Stellung (2—48 sec.) und sinkt dann langsam wieder ab. Äussere Einflüsse können dieses Schwanzbasiserheben intensivieren. Namentlich einige Minuten und Sekunden vor der Haferfütterung werden die Tiere aufgeregter, stampfen mit den Hinterextremitäten, wiehern und zeigen die Ausdrucksbewegungen des Schwanzes in rascherer Folge (alle 1—12 sec.:  $\frac{1}{2}$ —3 sec. erhoben); bisweilen kann es zu vertikalen Schlagbewegungen kommen. Statistisch konnte durch genaue Eruierung der Dauer des Schwanzerberhebens bei 26 Individuen verschiedenen Alters und Geschlechtes ermittelt werden, dass das Schwanzerberheben bei Defäkieren und Urinieren (durchschnittlich 36 sec. dauernd) und beim Gasen (durchschnittlich 9 sec. dauernd) sich seiner viel engeren individuellen Variabilität wegen von den spontanen Erregungsäusserungen absondert.

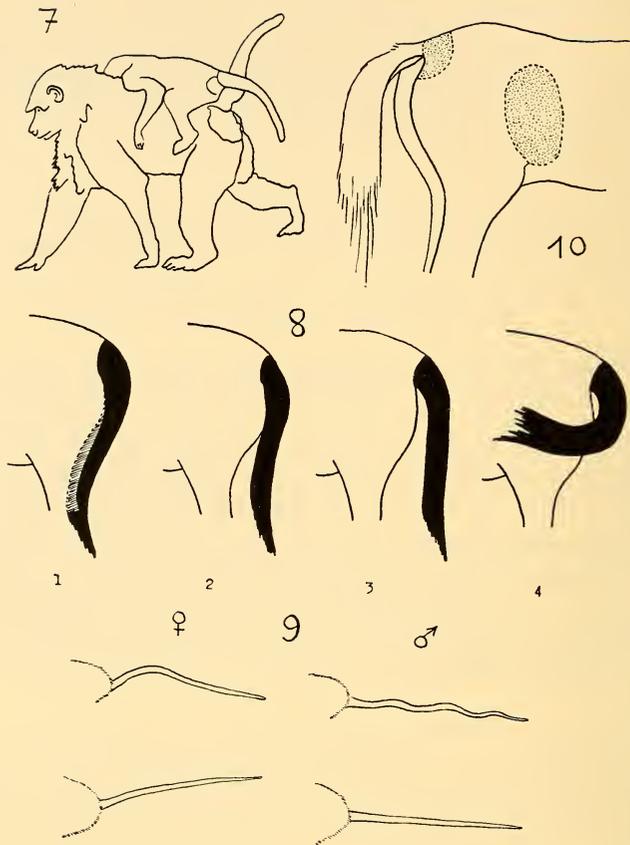


FIG. 7-10.

7. *Papio papio* ♀ trägt sein Junges auf dem Rücken und erhebt den Schwanz zur Sicherung.

8. Wärmeregulatorische Schwanzhaltungen und -bewegungen beim Zebra:

- 1) stark eingezogen;
- 2) schwach eingezogen;
- 3) hängend, Basis locker;
- 4) rhythmische Bewegungen.

9. Schwanzverhalten brünstiger weisser Ratten:

- ♀: oben: von der Seite; Schwanzbasis gehoben;  
 unten: von oben; Schwanz zur Seite gedrückt;  
 ♂: oben: Schwanztrillern während der Begattung; von der Seite;  
 unten: von oben; Schwanz gerade ausgestreckt.

10. Zonen extremer Sensibilität am Analpol des Pferdes: Circumcaudale Zone um die Schwanzwurzel bei ♂ und ♀ und Flankenzone beim ♀.

### 1. *Vitales Bewegungsbedürfnis.*

Bei Huf- und Raubtieren können vertikale oder horizontale Schwanzbewegungen als Ausdruck des vitalen Bewegungsbedürfnisses auftreten, 1. im Zusammenhang mit dem „Streckbedürfnis“ bei Adulten und Jungen, 2. als Entladung überschüssiger Energien bei Jungtieren (in Verbindung mit anderen extravaganten Bewegungen: Umherrennen, Sprünge, Ausschlagen mit den Hinterextremitäten).

### 2. *Schwanzhaltungen während der Defäkation und der Miktion.*

Der Verhinderung des Sichselbst-Beschmutzens während der Kot- und Urinabgabe dienen bei Vögeln und Säugern das Einnehmen besonderer Körperstellungen (Hocke, Spreizen der Hinterextremitäten), das Aufrichten des Schwanzes und das Vorstülpen der Kloaken- resp. Enddarmschleimhaut. Auch bei kleineren Säugern (z. B. Mäusen) lässt sich während der Kotabgabe ein leichtes Erheben der Schwanzbasis beobachten; am auffälligsten tritt es aber bei Ungulaten und gewissen Carnivoren in Erscheinung, bei denen der Schwanz die Anal-Genital-Zone bedeckt. Oft werden Defäkation und Miktion durch vertikale, einige Sekunden andauernde Schwanzbewegungen eingeleitet (*Camelus bactrianus*); seitliche Bewegungen sah ich bei *Canis lupus*. Im Anschluss an das Koten und Urinieren bleibt der Schwanz meist noch einige Sekunden erhoben und sinkt dann langsam, nie rasch, sofern keine Störungen erfolgen, wieder ab. Defäzierende und urinierende Huf- und Raubtiere (auch ♂♂, bei denen eine Beschmutzung des Schwanzes bei der Miktion weniger möglich wäre) erheben durchwegs ihren Schwanz mehr oder weniger. Ausnahmen, d. h. Koten und Urinieren mit hängendem oder sogar angepresstem Schwanz (letzteres sah ich bei *Pseudaxis sika* und *Dama dama*) können wohl individuell auftreten, sind aber stets Ausdruck eines scheuen, zur Flucht bereiten Tieres. Schwanzerektion tritt während der Defäkation und der Miktion nicht unbedingt automatisch auf, sondern kann in bestimmten Situationen willkürlich unterdrückt werden.

Nach HEDIGER (1934 a, p. 29) streckt *Didelphys* während des Kotens normalerweise den Schwanz parallel zur Unterlage aus; bei Verstopfung aber wird er ventral eingekrümmt.

### 3. Schwanzgestik bei Huftiersäuglingen.

Schwanzhaltungen und -bewegungen bei Huftiersäuglingen (*Ungulata*) werden nur dann als im Zusammenhang mit dem Saugakt stehend gedeutet, wenn sie situationsbedingt sind, d. h. vor oder nach der nutritiven Triebphase nicht vorkommen. Wir unterteilen die nutritive Triebphase wie folgt:

1. Streben nach Nahrung: Phase I: Aufsuchen der Zitze.  
Phase II: Auffinden der Zitze.
2. Nahrungsaufnahme: Phase III: Saugen i.e.S. (Milchfluss).

*Suidae*. Bei Hausschweinferkeln wird die Erregung (Phasen I—III) durch starke Aufringelung des Schwanzes dokumentiert (Steigerung der Erregung durch den steten Kampf um die mütterlichen Zitzen). 10-tägige saugende Ferkel von *Sus scrofa* zeigen ebenfalls keine Schwanzbewegungen; der Schwanz wird gehoben (SKW 30—140°), in Phasen I und II stets stärker als in III. Die Vergrößerung des SKW läuft parallel mit der sich steigenden Erregung; dies gilt auch für andere Situationen.

*Hippopotamidae*. Zweimal konnte ich einen saugenden *Choeropsis liberiensis* (im Alter von 2,5 und 5,5 Monaten) beobachten: stets blieb der Schwanz in allen 3 Phasen regungslos.

*Camelidae*. Junge von *Camelus bactrianus* (1,3, 3½, 4, 6 Monate alt) zeigten keine oder nur leichte Pendelbewegungen (BW 110—130°), die aber auch sonst häufig auftraten. Die mit dem Nahrungsbedürfnis verbundene Erregung äusserte sich in einem leichten Abheben der Schwanzbasis (BKW 70°) vom Körper. Ein *Camelus dromedarius* zeigte während der Phase I die Schwanzbasis leicht, während II und III den ganzen Schwanz (bis SKW 80°) erhoben (keine Bewegungen). *Lama glama* zeigt insofern eine Intensivierung des Ausdrucks, als der ganze Schwanz in Phasen I—III nach oben geschlagen wird. 8-tägige Individuen zeigten in Phase II oft, aber nicht obligatorisch, seitliche Bewegungen, die in III fast regelmässig gestoppt wurden. Ähnlich verhält sich *Lama vicugna*: ein 3 Wochen altes Individuum zeigte in Phase II den Schwanz erhoben (SKW ca. 90°), in Phase III meist wieder hängend, jedoch die Basis noch leicht erhoben (keine Bewegungen).

*Cervidae*. 1-25-tägige *Dama dama* zeigten in Phasen I und II keine Bewegungen, gewisse Individuen aber leichte, ruckartige Vertikalbewegungen (SKW bis 95°). Solche Bewegungen können auch in Phase III auftreten; meist aber wird der Schwanz gehoben (SKW 90—180°) und bleibt regungslos. Nach dem Saugen bleibt der Schwanz noch mehrere Sekunden aufgerichtet, und die unbedeckte Afterzone wird von der Mutter beleckt. Ein 1-jähriges saugendes ♀ zeigte ebenfalls Erektion des Schwanzes. Bei einem 3—4 Wochen alten *Pseudaxis hortulorum* war Phase I meist charakterisiert durch leichte, vertikale oder seit-

liche Bewegungen (im letzteren Fall SKW 45°), die aber auch nicht unbedingt auftreten mussten. Ein 3—4 Wochen alter *Cervus elaphus* trug beim Saugen (Phasen I—III) seinen Schwanz ebenfalls bewegungslos erhoben (SKW meist ca. 140°). Ein junger *Pseudaxis sika* trug seinen Schwanz bewegungslos und leicht erhoben (SKW 40—80°). Ein 2-3-tägiger *Hyelaphus porcinus* zeigte ebenfalls keine Bewegungen. Phase I war meist charakterisiert durch das erhobene Schwänzchen (SKW 150°); während II und III zog er den Schwanz ein und erhob ihn nur während des Leckens durch die Mutter.

**B o v i d a e.** Junge von *Boselaphus tragocamelus* zeigen in Phasen I und II hastige, seitliche Bewegungen des Schwanzes (ca. 3 Ausschläge pro sec.); in III wird der Schwanz meist ruhig hängen gelassen. *Antilope cervicapra* scheint von der Regel abzuweichen: Vier 2—4 Wochen alte Junge zeigten in Phasen I—III keine Bewegungen. Dasselbe gilt für *Poëphagus grunniens* und *Connochaetes albojubatus*, nur dass letzterer den Schwanz beim Saugen leicht erhebt (Phasen I und II: SKW ca. 70°; Phase III: SKW ca. 30°). Deutlich zeigten ca. 4 Wochen alte *Ovis musimon* — Junge in allen 3 Phasen intensive, horizontale Bewegungen (bisweilen senkrecht Aufrichten des Schwanzes). Vertikales und seitliches, heftiges Schütteln der Schwänze beobachtete ich bei 5-8-tägigen *Ovis strepsiceros* in allen 3 Phasen (Schwanz in der Basis gehoben; SKW 50—90°; BW ca. 60°). In Phase III kommen häufig Unterbrüche im Schütteln vor. Dasselbe gilt allgemein für Hausschafe. Ein 5-tägiger *Ammotragus lervia* zeigte in allen 3 Phasen rasche, seitliche Bewegungen. Bei Jungen von *Capra hircus nanus* wird der Schwanz meist senkrecht emporgereicht und heftig seitlich hin und her bewegt (SKW 180°, seltener 90°). Bei Walliserziegen (*Capra hircus*) beobachtete ich in Phase I vertikale, aber auch (besonders in III) seitliche Bewegungen (starke individuelle Variation). Seitliche Schwirrbewegungen in I und II zeigte auch ein 2 Wochen alter *Hemitragus jemlahicus*. Ein 3 Wochen alter Bison bewegte in Phase I bei leicht gehobener Basis (SKW 45°) den Schwanz mässig in seitlicher Richtung.

**E q u i d a e.** Beobachtungen an *Equus burchelli böhmi*, *Equus asinus sardinicus* und Freiburger Hauspferden ergaben, dass der Schwanz in allen 3 Phasen völlig ruhig hängen gelassen, bisweilen sogar eng an den Körper angepresst wird.

Allgemein stellen wir fest, dass die Regelmässigkeit und Präzision der Schwanzgestik mit dem Älterwerden abnehmen; je jünger der Säugling ist, umso präziser treten die arttypischen Schwanzhaltungen und -bewegungen in Erscheinung; sie werden später z. T. leicht verändert oder zeigen Ausfallerscheinungen. Als durchgehende Regel kann folgendes gelten: Wo die Erregung in bestimmten, charakteristischen Schwanzhaltungen und -bewegungen Ausdruck findet, tritt sie besonders während des Aufsuchens und

Auffindens der Zitze in Erscheinung; während des eigentlichen Saugens jedoch sinkt die Erregung fast überall in beträchtlichem Masse; in Phase III ist das Ziel (wenn auch nur für kurze Zeit) erreicht, und die Erregungsimpulse klingen ab.

Anhang: C a n i d a e . Beobachtungen an Jungen von *Canis lupus* zeigen die parallele Erscheinung bei Raubtieren: Phasen I und II: eifrige Schwanzbewegungen; Phase III: keine Bewegungen.

#### 4. Sexuelle Reaktionen.

Schwanzflossenfächerung, -schlagen und -zittern kommen im Balzverhalten mancher Fisch ♂♂ vor. (SEITZ 1940, BAERENDS und BAERENDS-VAN ROON 1950).

Schlagen, Wellen- und Zitterbewegungen des Schwanzes als Begattungsvorspiele sind ebenfalls bei den Urodelen ♂♂ allgemein üblich (siehe dazu TINBERGEN und TER PELKWIJK 1938), ferner bei vielen Reptilien (Panzerechsen, Echsen, Schlangen).

Im Balzverhalten der Vögel spielen die Schwanzfedern eine wesentliche Rolle; gefächert oder aufgerichtet dienen sie ganz allgemein der Oberflächenvergrößerung (massigere Erscheinung) und damit einer maximalen optischen Demonstration seitens der ♂♂. Schwanzaufrichten und andere sexuelle Erregungen lassen sich auch im Balzverhalten der ♀♀ Tiere beobachten, was ich (1950) am Beispiel der Lachtaube (*Streptopelia risoria*) beschrieben habe.

Im Schwanzverhalten brünftiger weisser Ratten zeigt sich ein deutlicher Geschlechtsunterschied: Das brünftige ♀ erhebt seinen Schwanz in der Basis und drückt ihn meist etwas seitlich (vor, während und eine Zeitlang nach der Begattung); das brünftige ♂ hingegen zeigt im Momente der Begattung eine Schwanzversteifung mit gleichzeitiger, rascher, wellenförmiger Bewegung, die auf hartem Boden als schwaches „Trillern“ zu hören ist (Fig. 9).

Im Balzverhalten des *Oryctolagus cuniculus* ♂ wird der Schwanz nach oben umgeklappt (SOUTHERNS 1948).

Bei Feliden kommt es vor der Begattung bei ♀ und ♂ lediglich zu leichten Bewegungen des Schwanzendes. Während der Begattung erhebt das ♀ seine Schwanzbasis etwas; das ♂ stützt sich mit dem Schwanz meist auf den Boden.

Der Schwanz brünftiger Affen ♀♀ (Cebiden, Cercopitheciden) wird vor und während der Begattung mehr oder weniger erhoben

getragen (vor der Begattung = Darbietung der Genitalzone als Aufforderung zur Begattung; während der Begattung = damit sie überhaupt vollzogen werden kann).

Das Schwanzverhalten brünftiger Affen ♂♂ ist sehr verschieden: *Papio*-Arten zeigen m. W. keine besonderen Reaktionen. Meerkatzen-, Mangaben- und Makakenartige richten gewöhnlich den Schwanz senkrecht in die Höhe (oft sogar bogenförmig nach vorn).

Das Sexualverhalten gliedert sich hier, wie ich bei *Cercopithecus leucampyx* eingehender beobachten konnte, in drei Phasen:

1. Vorphase (Balz) mit erhobenem Schwanz (=psychische Schwanzfunktion).
2. Begattung nach plötzlichem Niederschlagen des Schwanzes (= mechanische Schwanzfunktion; Stütze).
3. Nachphase mit erhobenem Schwanz (= psychische Schwanzfunktion).

Ähnliches kann man bei Huftieren beobachten: ein *Dama dama* ♂ z. B. treibt seine ♀♀ mit erigiertem Penis und senkrecht aufgestelltem, bisweilen auf den Rücken umgeklapptem, selten auch vertikal schlagendem Schwanz. Die Begattung hingegen vollzieht er mit mehr oder weniger satt angezogenem Schwanz. Gleiches Verhalten beobachtete ich bei Antilopen (*Antilope cervicapra*, *Boselaphus tragocamelus*).

Allgemein kann gesagt werden, dass die Schwanzhaltung im Fortpflanzungsverhalten mancher Huftiere (Antilopen, Hirsche) in zunehmendem dem Masse (SKW 0—270°) die sexuelle Erregung dokumentiert, und dass der Schwanz dabei meist völlig ruhig gehalten wird. Jede Ablenkung vom ♀ hat ein Absinken des Schwanzes zur Folge.

Equiden ♂♂ erheben vor und während der Begattung den Schwanz gewöhnlich nur leicht in der Basis, bisweilen auch den ganzen Schwanz, nie aber über 90° SKW. Berührung der Kruppe und der Anal-Genital-Zone hat bei ♂ und ♀ sofortiges Einklemmen des Schwanzes zur Folge. Nach Möglichkeit geht das Pferd einige Schritte vorwärts oder weicht seitlich aus.

♀♀ sind auf solche Reize viel empfindlicher als ♂♂.

Rasches Schwanzeinklemmen erfolgt nicht nur bei Berührung unbehaarter Hautstellen (After-Genital-Zone), sondern auch ebenso intensiv bei Berührung der circumcaudalen Kruppenzone (eine

ca. 10 cm im Durchmesser aufweisende Region um die Schwanzwurzel). Diese Zone ist eine derjenigen Stellen, die berochen wird, wenn zwei Artgenossen sich begegnen (Fig. 10). Eine weitere, beim ♀ Pferd äusserst empfindliche Stelle ist das hintere Flankengebiet, dessen Berührung ebenfalls Einklemmen des Schwanzes und meist Ausschlagen mit den Hinterextremitäten zur Folge hat. Diese sensible Zone ist diejenige Stelle, die von den Vorderextremitäten des aufreitenden Hengstes berührt wird (Fig. 10).

Bei Fütterung wird die Schwanzbasis leicht gehoben. Die Aufmerksamkeit des Pferdes konzentriert sich ganz auf das Futter. Kitzeln am Euter bewirkt Ausschlagen mit den Hinterextremitäten und Schwanzschlagen bei gehobener Schwanzbasis (= Insektenabwehr ohne sexuellen Charakter, darum Schwanz gehoben).

##### 5. Zur Terminologie der Begriffe Abwehr, Drohung und Warnung.

HUXLEY [1939, gestützt auf HINGSTON (1933)], und MERTENS (1946) haben zwischen Droh- und Warnmerkmalen unterschieden; eine Drohung soll sich gegen Individuen der gleichen Art, eine Warnung aber gegen Individuen einer anderen Tierart richten. Diese Einteilung führt in wissenschaftlichen und populären Veröffentlichungen zu Unklarheiten, weil der Begriff „Warnung“ vollständig umgedeutet erscheint. Ich finde es zweckmässig, einer anderen, einfacheren Einteilung zu folgen, die die Begriffe in ihrer ursprünglichen Bedeutung beibehält, sie aber zu präzisieren versucht.

Unter Warnung verstehen wir eine Alarmierung von Artgenossen (oder auch von artfremden Tieren) vor einem Feind. Die Warnung hat mit der Abwehrsituation grundsätzlich nichts zu tun.

Drohung hingegen, gleichgültig, ob sie sich gegen artgleiche oder artfremde Tiere richtet, stellt eine Form der mannigfaltigen Abwehrreaktionen dar. Diese dienen der Vermeidung eines Kampfes.

Eine gerichtete Abwehrreaktion kann zugleich die Bedeutung eines ungerichteten Warnens erhalten, wenn Artgenossen (oder andere Tierarten) dadurch auf den Feind aufmerksam werden. Das Primäre aber ist hier immer das gerichtete Abwehrverhalten. Missachtet der Gegner solche Abwehrreaktionen, kann es zu ganz

verschiedenen Verhaltensweisen kommen, z. B. zum Angriff im Anschluss an eine Drohung oder eine Territoriummarkierung oder zur Flucht im Anschluss an eine Inferioritätsreaktion.

Gerichtete Warnungen, vollzogen durch besondere Ausdrucksweisen (z. B. Locktöne Mutter-Kind), haben stets „freundschaftlichen“, niemals „feindlichen“ — oder Rivalencharakter.

Zusammenfassend ergibt sich:

1. **Abwehr**: stets gerichtet gegen Artgenossen oder gegen artfremde Feinde:
  - a) Drohung;
  - b) Inferioritätsreaktion;
  - c) Territoriummarkierung;
  - d) Schwanzschütteln als Übersprungbewegung;
  - e) z. T. Schwanzautotomie und Schwanzhautverlust.
2. **Warnung** (= Alarmierung):  
entweder gerichtet an Artgenossen vor einem Feind (z. B. Locktöne) oder ungerichtet, d. h. unabsichtlich als sekundäre Bedeutung des Abwehrverhaltens.

### 6. *Drohreaktionen.*

Drohung ist eine der Möglichkeiten psychischer Abwehr. Schwanzbewegungen als Drohreaktion sind besonders bei Amphibien und Reptilien weit verbreitet; sie können als Symbole für richtige Schwanzschläge aufgefasst werden und gehen diesen oft voraus, wie es MERTENS (1942, p. 42) für die Varaniden beschreibt. Aufrichten, peitschenartige oder vibrierende, geräuschlose oder geräuschvolle Bewegungen der Schwanzenden als Drohreaktionen sind bei vielen Emydosaurier- und Squamaten-Arten zu beobachten (MERTENS 1946). Der psychologische Vergleich solcher Haltungen und Bewegungen, die sich z. T. auch akustisch äussern (Klapperschlange) einerseits und Beobachtungen des individuellen Verhaltens andererseits zeigen deutlich, dass wir es hier mit ausgesprochenen Abwehrreaktionen zu tun haben. Die Klapperschlange z. B. nimmt während des Klapperns eine typische Abwehrstellung ein und beisst sofort zu, wenn sich der Feind nicht abschrecken lässt.

Im Drohverhalten der Vögel (Erzeugung einer wirksamen, ungewöhnlichen Erscheinung) kommt es zum Aufrichten und

Fächern des Schwanzes sowie zu Vertikalbewegungen als Zeichen der Erregung.

In Analogie zum Rasseln der Klapperschlangen steht das Schwanzrasseln bei *Hystrix*; auch hier bildet der Schwanz eine sehr wirksame akustische Waffe. Es steht vorläufig noch nicht fest, ob die akustischen Signale, die *Castor fiber* und *Fiber zibethicus* durch Aufklatschen des Schwanzes auf die Wasseroberfläche erzeugen, ebenfalls territorialen Abwehrcharakter besitzen. Exakte Beobachtungen, auf Grund derer man dieses Klatschen als Ausdruck bezeichnen könnte (als akustische Territoriummarkierung mit Abwehrcharakter, wie wir (1950 a und 1952) sie z. B. für den aggressiven Schrei des Murmeltiers beschrieben haben), fehlen aber meines Wissens vollständig.

Schlangenbewegungen des Schwanzes als Droh- (d. h. Schreck-)mittel beschreibt HEDIGER (1934 a, p. 32) bei *Didelphys paraguayensis*. Ähnliches berichtet HILZHEIMER (1913, p. 653) von *Mephitis*. Huftiere erheben ihren Schwanz im allgemeinen leicht in der Basis, bevor sie zum Angriff übergehen. Knurrende und zum Angriff bereite Feliden richten den hinteren Teil des Mittelstückes und das Ende ebenfalls etwas aufwärts; dabei können, im Gegensatz zu den Caniden, seitliche Bewegungen des ganzen Schwanzes beobachtet werden.

### 7. Inferioritätsreaktionen.

Inferioritätsreaktionen haben passiven Abwehrcharakter; sie dienen dazu, dem sozial überlegenen (superioren) Artgenossen (oder auch einem Feinde) die Unterlegenheit zum vorne herein zu demonstrieren; solche Szenen enden deshalb meist kampfflos. Ich hatte im Pariser Zoo Gelegenheit, eine ca. 60-köpfige *Papio papio*-Herde zu untersuchen. Über das Analverhalten und die Abhängigkeit der Inferioritätsreaktionen vom Sexualzyklus weiblicher Cynocephalen ist (1953) an dieser Stelle berichtet worden. Ergänzend sei beigefügt:

Die normale, d. h. sozial indifferente Schwanztragart ist in Fig. 11 wiedergegeben: Schwanzbasis waagrecht gehoben, Mittelstück und Ende mehr oder weniger hängen gelassen. Diese Tragart ist Artmerkmal und kommt ♂♂ und ♀♀ zu, nicht etwa nur dem ♀, bei dem während der Brunftzeit die Genitalpartie aufschwellt und

den Raum zwischen Körper und Schwanz ausfüllt. Dass der Schwanz stets auf diese Weise getragen wird, erkennt man auch an der leichten Knickung, die der hängende Schwanz älterer Tiere zeigt (Fig. 11).

Begegnet ein sozial tiefer stehendes (inferiores) Tier (♂ oder ♀) einem superioren, und will es dabei einen Kampf vermeiden, so bietet es seine Anal-Genital-Zone dar.

Ranghöchste Tiere zeigen keine besondere Schwanzhaltung; ihre positiven Ausdruckserscheinungen konzentrieren sich auf den Kopf: direkter, „furchtloser“ Blick, Mundaufsperrn und Zähnefleetschen als Zeichen der Superiorität.

Inferioritätsreaktion und Angriffslust können miteinander gekoppelt sein oder sich zum mindesten in rascher Folge ablösen, etwa dann, wenn ein Individuum ein inferiores verfolgt, dabei aber von einem superioren „scharf“ angeschaut wird. Es verfolgt dann seinen Gegner weiter, kehrt aber dem superioren Tier stets den Hinterteil zu. Dies ist besonders dann häufig zu beobachten, wenn die soziale Stellung ausgemacht wird; namentlich die jüngeren ♂♂ versuchen immer wieder, den alten den Rang streitig zu machen. In solchen Fällen kann ein Tier gleichzeitig Zeichen der Inferiorität (Emporheben des Schwanzes und Darbietung der Anal-Genital-Zone) und der Superiorität (nach rückwärts Blicken, Zähnefleetschen, Brüllen) gegen einen Artgenossen richten und dessen Reaktion abwarten. Auf diese „neutrale“ Weise wird stets versucht, auf der sozialen Stufenleiter zu steigen.

Das Hochhalten des Schwanzes kann bei *Papio* auch während der sozialen Körperpflege (Entfernung von Hautschüppchen) beobachtet werden. Hier wird das Aufrichten des Schwanzes gleichsam zur freundschaftlichen Gebärde, die auch die superioren Tiere zeigen, wenn sie „gelaust“ sein wollen.

„Lausen“ und „Gelaustwerden“ sind nicht Ausdruck einer sozialen Stellung, denn oft werden auch Felle inferiorer Tiere von superioren durchsucht; das superiöre nähert sich in diesem Fall dem inferioren, indem es laute Schmatztöne von sich gibt, was Aufforderung zum Hinhalten zwecks „Lausen“ oder Begattung, resp. Begattetwerden bedeutet.

Begattungswillige ♀♀ drücken bei Aufforderung durch das ♂ den Schwanz leicht zur Seite (Fig. 11). Auf kleinem Raum gehaltene Paviane zeigen oft psychopathische Formen der Inferioritätsreaktion (Fortspringen so weit als möglich, Schreien, Schwanz in die Höhe werfen, bisweilen Abliegen und Anal-Genital-Zone Frei-

legen; darauf folgt gewöhnlich eine Art Erschöpfungszustand). Die Erregung klingt ab, und das superiore Tier ist befriedigt, weil bis zur nächsten Attacke der „Comment“ gewahrt ist. Inferioritätsreaktionen können wegfallen in Situationen sozialer Einigkeit (bei Abwehr einer Gefahr, Flucht usw.).

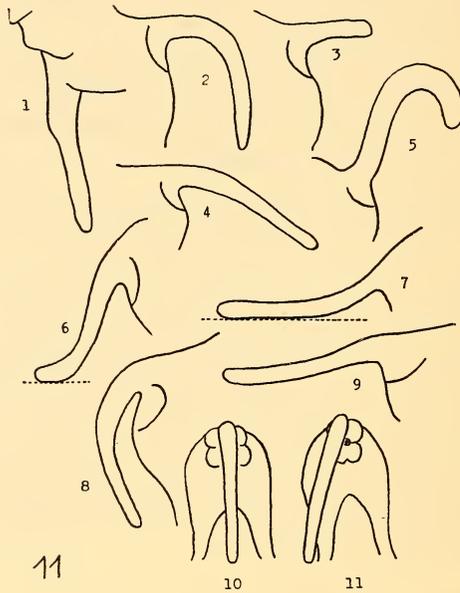


FIG. 11.

Schwanzhaltungen bei *Papio papio*:

1. Altes ♂ mit geknicktem Schwanz;
2. Normale, d. h. sozial indifferente Schwanztragart;
3. Stummelschwänziges Tier;
4. Erheben des Mittelstücks und des Endes bis SKW 45° als Vorbereitung zu einer Inferioritätsreaktion;
5. Variation der Inferioritätsgebärde;
- 6.-7. Schwanz aufstützen und -ablegen bei ängstlichen und gehemmten Tieren;
8. Schwanzeinziehen bei ängstlichem Tier.
9. Ausgestreckter Schwanz bei wütendem Angriff;
10. Bei Begegnung mit einem ♂ begattungsunwilliges ♀;
11. Bei Begegnung mit einem ♂ begattungswilliges ♀.

Wir sehen grösstenteils nur die Wirkweisen dieses sich gegenseitig Verstehens; die Ausdrucksbewegungen aber, die zum Teil geringfügige Intensionsbewegungen sein müssen, kennen wir nur selten. Tierlicher Ausdruck ist oft komplizierter und reicher als wir ihn erfassen können.

Ängstliche, gehemmte Tiere ziehen ihre Schwänze leicht ein (Fig. 11) oder versuchen, sie auf einem Ast oder auf dem Boden aufzustützen (Fig. 11).

Die bei *Papio papio* geschilderten analen, bzw. caudalen Verhaltensweisen treffen wir auch bei anderen Affen an, so bei *P. hamadryas*, *P. porcarius*, *P. leucophaeus* und *P. sphinx*, ferner (wenn auch nur selten und andeutungsweise) bei *Macaca irus* (Halbwüchsiger gegenüber einem Adulten), beim schwanzlosen *Simia inuus* und bei *Cercocebus aterrimus*.

Maximales Schwanzeinziehen, d. h. Entzug der Anal-Genital-Region ist als Inferioritätserscheinung bei manchen Carnivoren und Ungulaten zu beobachten (SCHENKEL 1947).

### 8. Ausdruckserscheinungen während der Territoriummarkierung.

Das Hochhalten des Schwanzes als optischer Ausdruck sozialer Überlegenheit während der olfaktorischen Territoriummarkierung tritt besonders bei Caniden deutlich in Erscheinung. Ich schildere drei Beispiele:

1. Ein Schäferhund harnt mit erhobenem Schwanz spritzweise und zeigt anschliessend die typischen Scharrbewegungen mit den Hinterextremitäten. Allein die Schwanzhaltung lässt erkennen, dass es sich dabei nicht um ein Verscharren, sondern im Gegenteil um eine maximale Verteilung des Urins handelt.

2. Ein anderer Schäferhund jagt ein Eichhörnchen, erwischt es aber nicht; der erregte Hund uriniert spritzweise mit erhobenem Schwanz.

3. In der Menagerie (Paris) konnte ich eine Wolfsfamilie (*Canis lupus*; ♂, ♀ und vier, ca. 4 Wochen alte Junge) diesbezüglich eingehender beobachten: Das ♂ scharrte im Anschluss an die übliche Miktion (vom Harnspritzen als Territoriummarkierung nicht immer eindeutig zu unterscheiden) stets heftig mit den Hinterextremitäten; das ♀ jedoch nicht. Vor der Reinigung der Wolfsanlage, d. h. wenn der Wärter sich bis auf ca. 50 m Entfernung genähert hatte, begannen die Tiere unruhig zu werden, zeigten mit erhobenem Schwanz 2-3-4 mal hintereinander Harnspritzen und anschliessende Scharrbewegungen. Das ♂ scharrte bisweilen auch mit den Vorderextremitäten. Merkwürdig war, dass das ♀ in diesem Erregungszustand ebenfalls zu scharren begann, was normalerweise nicht geschah, oft auch ohne vorangegangenes Harnen. Dieser Vorgang spielte sich täglich ab.

Die eben bei Hundeartigen geschilderte Erscheinung kenne ich auch vom Löwen (*Felis leo*) bei ♂ und ♀ (urinieren, scharren,

schwanzerheben) und von der Gemse (*Rupicapra rupicapra*) im ♂ Geschlecht (abstreifen des Sekretes des Retrocornualorgans bei erhobenem Schwanz); sie tritt namentlich bei rudelbildenden Huf-tieren (Intensivierung der Territoriummarkierung während der Brunftzeit) im ♂ Geschlecht in engstem Zusammenhang mit sexuellen Reaktionen auf. Erst die gesamtheitliche Betrachtung des Verhaltens eines Tieres wird uns in solchen Fällen die spezielle Ausdrucksfunktion eines Körperorgans verständlich machen.

Auch das harnspritzende *Felis serval* ♂ erhebt seinen Schwanz, der während des Markierungsaktes Zitterbewegungen ausführt.

Das Balzverhalten des Pfau ♂ (*Pavo cristatus*) (Aufrichten der Oberschwanzdecken und der Schwanzfedern zum Rad usw.) kann ebenfalls als Territoriummarkierung auftreten. Merkmale für das Radschlagen als optische Territoriummarkierung:

Zum Radschlagen gesellt sich der typische, laute Territorium-markierungsruf; die ♀♀ halten sich dabei gewöhnlich nicht in unmittelbarer Nähe des radschlagenden ♂ auf; Ruf und Radschlagen richten sich nicht gegen ein ♀, stets gegen ein ♂ im Nachbarterritorium; das Nachbar ♂ beantwortet gewöhnlich den Ruf des Rivalen durch Ruf und Radschlagen; oft beginnt das ♂ zuerst mit Rufen und schlägt erst während des Rufens das Rad, das aber meist nicht zur vollen Entfaltung kommt und nach ein paar Rufen wieder in sich zusammenfällt.

Die Doppelnatur des Radschlagens beim Pfau zeigt, dass speziell bei Vögeln gleiche optische Ausdrucksmittel in sehr verschiedenen Situationen (Balz, Abwehr) zur Anwendung kommen können. Auch hier lassen nur die jeweiligen Begleitumstände eine einwandfreie Interpretation zu.

### 9. Schwanzschütteln als Übersprungbewegung.

Neben dem bekannten Schwanzschütteln zwecks Entfernung feinsten Wassertröpfchen von den Schwanzfedern (Gefiederreinigung) kommt bei Enten und Gänsen ein intensives Schwanzschütteln vor, das als typische Übersprungbewegung im Sinne TINBERGENS (1940) bezeichnet werden darf.

Das Übersprungsschwanzschütteln tritt regelmässig als Ausdruck zweier mehr oder weniger gleichzeitig wirkender antagonistischer Triebe auf, des Fluchttriebes einerseits und des Angriffs-triebes andererseits; dadurch kommt ein typisches Abreagieren

zustande. Diese Gebärde, die als eine Art Abwehrreaktion aufgefasst werden kann und bei schwacher Reaktion nur noch als kaum erkennbare Schwanzvibration auftritt, lässt sich besonders häufig in Zoos beobachten. Durch den Beobachter aufgeschreckte Enten oder Gänse schwimmen, zunächst ohne Schwanzbewegung, auf kurze Distanz davon (ein bis mehrere Meter je nach Fluchtdistanz), stoppen dann plötzlich und zeigen das geschilderte Schwanzschütteln.

Dasselbe geschieht bei Auseinandersetzungen zwischen artgleichen oder artfremden Tieren: ein von einem Artgenossen verjagtes, sozial tiefer stehendes Individuum schüttelt ebenfalls seinen Schwanz sehr energisch, was gewöhnlich nie länger als etwa 5 Sekunden andauert. Der Fluchttrieb dominiert also zunächst für kurze Zeit; kann er, etwa durch ständiges Gejagtwerden, nicht zum Stillstand kommen, stauen sich die Abwehrreaktionen und brechen nachher viel intensiver durch.

Das Übersprungschwanzschütteln unterscheidet sich in keiner Weise vom üblichen Schütteln: beide erfolgen horizontal und entsprechen sich auch ungefähr in ihrer Intensität (durchschnittlich 7 Ausschläge pro Sekunde); nur das Gesamtverhalten des Tieres und die äussere Situation erlauben eine Sonderung.

#### 10. Autotomie und Regeneration.

Unter Schwanzautotomie verstehen wir eine willkürliche Selbstverstümmelung des Schwanzes; sie äussert sich in Abwurf oder in Benagen und Abfressen des eigenen Schwanzes. Eine kurze Übersicht über die Verhältnisse bei Säugern habe ich (1952b) gegeben; die folgende Darstellung enthält nur das Wesentlichste (siehe auch SŁOTOPOLSKY 1921).

Über Schwanzabwurf bei Ergriffenwerden am Schwanz berichtet LANTZ (in BREHM 1912, 4, p. 142) bei *Salamandra caucasica*, *Chioglossa lusitanica*, *Spelerpes* und *Batrachoseps*.

Partielle Schwanzautotomie ohne nennenswerten Blutverlust mit anschliessender mehr oder weniger ausgeprägter Regeneration tritt bei Reptilien sehr häufig in Erscheinung.

Fähigkeit zur Autotomie besitzen: *Rhynchocephalia*; *Squamata*: LACERTILIA: *Geckonidae*, *Eublepharidae*, *Uroplatidae*, *Pygopodidae*, *Agamidae*, *Iguanidae*, *Zonuridae*, *Anguidae*, *Tejidae*,

*Lacertidae* (Fig. 12), *Gerrhosauridae*, *Scincidae*. Keine Fähigkeit zur Autotomie haben: *Testudinata*, *Emydosauria*, *Squamata*: *RHIPTOGLOSSA* (CHAMAELEONTIDAE), *OPHIDIA*, *LACERTILIA*: *Helodermatidae*, *Varanidae*, *Amphisbaenidae*; d. h. einerseits Tiere mit sehr kurzen, andererseits solche mit schlagenden oder greifenden Schwänzen. Einzelne Vertreter der autotomierenden Gruppen können von der Regel abweichen, besonders wenn ihre Schwänze ausgesprochene Wickelschwänze sind (z. B. *Corucia zebrata* unter den Scinciden; Fig. 13).

Wenig scheue oder handzahme Eidechsen (*Lacerta*) verzichten bei Berührung des Schwanzes auf Abwurf. Beim Ausbleiben der Fluchtreaktion findet auch kein Schwanzabwurf statt. Dagegen kann es vorkommen, dass Schwanzautotomie auch dann erfolgt, wenn das Tier z. B. am Rumpf gefasst oder überhaupt nur erschreckt wird. Am zurückgebliebenen Schwanzstummel tritt Regeneration auf; bei partieller Ruptur kommt es bisweilen zur Ausbildung eines 2–5-teiligen Schwanzes.

Über „Auffressen“ des eigenen Schwanzes berichtet STEMMLER (1941, p. 135) von einer *Natrix natrix*.

Schwanzautotomie (nach Reptilienart und ohne Blutverlust) kann auch bei Säugern auftreten: bei den langschwänzigen *Mysateles*-Arten (MOHR 1939, 1941), bei *Atherura* (ALLEN 1918, p. 143) und bei *Perognathus* (SUMNER und COLLINS 1918).

Bei den meisten anderen Nagetieren handelt es sich aber bloss um einen unwillkürlichen Verlust eines Teiles der Schwanzhaut bei relativ schwachem Zug durch den angreifenden Feind. Von Schwanzhautautotomie darf daher nicht gesprochen werden. Von Autotomie im allgemeinen sprechen wir bei diesen Nagern nur deshalb, weil die übriggebliebene Knochenrute in den meisten beobachteten Fällen vom Tier selbst entfernt wird, sei es durch Abbeissen, Abnagen oder durch Abbrechen bei geeigneten Bewegungen.

Nach eigenen Beobachtungen und Angaben von MOHR (1941), THOMAS (1905), BREHM (1914, *II*, p. 197, 209, 415) und EIBL-EIBESFELDT (1951) sind bis heute folgende Nagerarten bekannt, die Schwanzhautverlust zeigen:

*Muridae*: *Epimys rattus*, *E. r. alexandrinus*, *E. norvegicus*, *Mus musculus*, *Apodemus sylvaticus*, *A. flavicollis*, *A. agrarius*, *Peromyscus baylei rowleyi*, *Meriones persicus*.

*Myoxidae*: *Glis glis*, *Dyromys nitedula*, *Eliomys quercinus*, *E. spec.* (Innerasien), *Muscardinus avellanarius*, *Graphiurus spec.*, *Claviglis crassicaudatus* (Afrika).

Jaculidae: *Jaculus* (Afrika).

Octodontidae: *Proëchimys cayennensis*.

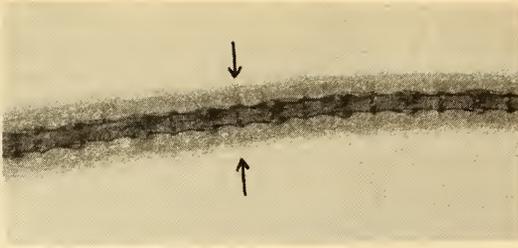
An *post mortem* untersuchten Haus-, Wald- und Gelbhalsmäusen konnte ich die Schwanzhaut jeweils bis zu einer bestimmten, relativ konstanten Stelle mit Leichtigkeit abziehen; die folgende Tabelle gibt einige Beispiele:

	Schwanzlänge cm	Länge der abgezogenen Schwanzhaut cm	Wirbelzahl der freigeordneten Schw. rübe
<i>Mus musculus</i> . . . . .	7,6	3,7	16
—	7,7	3,8	17
—	7,8	3,9	17
<i>Apodemus sylvaticus</i> . . . .	7,8	4,1	
—	6,8	4,2	
—	6,5	4	17
—	7,2	4,3	18
—	7,7	5,1	18
—	9	5	15
—	7,8	4,2	18
—	7	4,4	18
—	8,9	5,9	19
<i>Apodemus flavicollis</i> . . . .	10	5,8	20
—	10,5	6,5	20

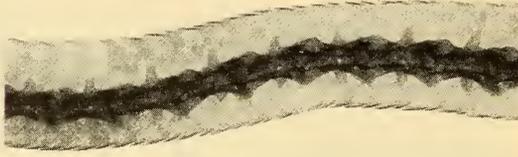
Aus der Tabelle geht die relative Konstanz der Risstelle bei den einzelnen Arten hervor; die Länge der abreisenden Schwanzhaut nimmt im allgemeinen zu mit dem Längerwerden des gesamten Schwanzes; dass dabei Abweichungen auftreten, hängt mit der starken Variabilität der Schwanzlänge zusammen. Die Wirbelzahl zeigt ebenfalls eine relative Konstanz; wir müssen daraus folgern, dass in diesen Fällen der längere Schwanz meist auf einer Verlängerung, nicht auf einer Vermehrung der Wirbel beruht.

Eine *post mortem*-Untersuchung eines *Muscardinus avellanius* ♀ mit einer Anzahl 6—10 Wochen alter Jungen ergab nachstehende Zahlen (Nr. 1—7); vergleichsweise führte ich auch

12



13



14



Fig. 12-14.

12. Schwanzanschnitt aus Röntgenaufnahme von *Lacerta agilis*; Wirbel mit präformierten Bruchstellen (Pfeile!); vergrößert.  
 13. Schwanzanschnitt aus Röntgenaufnahme von *Corucia zebra*; Wirbel ohne präformierte Bruchstellen; Wickelschwanz; Normalgröße.  
 14. Röntgenaufnahme eines toten Haselmaus ♀ (Lateralanalansicht, Normalgröße, Formolexpl.):  
 1. Stelle der seinerzeitigen Autotomie;  
 2. Schwanzende (exkl. Haare);  
 1.-2. Regenerierte Zone; der letzte abgebrochene Wirbel wächst weiter.  
 Das Endkölbchen tritt hier nicht so drastisch in Erscheinung infolge seiner leicht dorso-ventralen Abplattung. Man beachte die enorme Größe der Schwanzwirbel im Vergleich mit den übrigen Wirbeln.

(alle 3 Fig. Universitäts-Röntgeninstitut  
 Bürgerspital Basel; Vorst. Prof. M. LUENIN.)

an Haselmäusen aus der Sammlung des Naturhistorischen Museums Basel Messungen durch (Nr. 8—23):

Nr.	Sex.	Kopf-Rumpf länge cm	Schwanz- länge (inkl. Endhaare) cm	Schwanz- länge (ohne Endhaare) cm	Länge der abgezog. Schw. haut (inkl. End- haare) cm	Wirbelzahl d. freigew. Schw. rübe	mit dunkle- rem Schw. ende (dorsal u. seitlich) cm
1	♀	8	5	2,7	aut. + regen.	Schwanz	2,8
2	juv.	4	4,9	4,3	3,7	14	
3	juv.	4,5	5,5	4,7	3,8	12	
4	juv.	4,5	5,9	5	3,9	13	
5	juv.	4,5	6,1	5,2	4,5	14	
6	juv.	5	6	5	4,6	13	
7	juv.	6	7,2	5,7	5,1	13	
8	♂	8	7	5,8	aut. + regen.	Schwanz	3
9	♂	8,1	7,1	6,2			
10	♂	9,8	7,9	6,7			
11	♂	8,5	7,5	6,6			3,5
12	♂	8	7,1	6			
13	juv.	7	3	1,8			3
14	juv.	6	3,7	3,5			1,5
15	juv.	6,5	4,5	3,7			
16	♂	7,8	7,2	6			
17	juv.	5	5,8	4,6			4,5
18	♂	8	7,3	6,2			
19	♂	7,5	7,2	6,2			
20	juv.	4,5	3,6	3			
21	♂	6,8	7,1	6			
22	♂	6	6,1	5,4			
23	♂	8	8,3	6,8			

Haselmaus Nr. 1 zeigte beim Fang einen bereits autotomierten und regenerierten Schwanz (Fig. 14): Der stark verkürzte Schwanz wies an seinem Ende eine ca. 5 mm lange, kolbenartige Verdickung auf (Regenerat). Auch bei den Haselmäusen ist die Wirbelzahl der frei gewordenen Schwanzrübe relativ konstant; gerade bei jungen Tieren ist sie oft nicht eindeutig festzustellen, weil die letzten 2—3 Wirbel noch schwach entwickelt sind. Auch hier ist die Länge der abgezogenen Schwanzhaut wieder ungefähr proportional der Länge des Schwanzes. Es scheint mir auch, dass am Haselmausschwanz mehrere Riststellen auftreten (wie GOEGL 1930 schreibt); die von mir erwähnten wären dann jeweils die körpernächsten; oft riss aber der Schwanz weiter endwärts, gewöhnlich ca. 1 cm von der körpernächsten Riststelle entfernt.

Ich konnte einige Wochen alte, sehr scheue Haselmäuschen oft an der Schwanzhaut fassen, ohne dass diese riss; dasselbe erlebte ich bei jungen Gelbhalsmäusen. Die Vermutung liegt nahe, dass die Risstellen erst spät im Verlaufe der postembryonalen Wachstumsperiode ausgebildet werden.

An einem in grossem Käfig gehaltenen Siebenschläfer (*Glis glis*) provozierte ich Schwanzhautverlust. Nach einigen massiven Angriffen auf den Schwanz konnte ich ein 6,5 cm langes Schwanzhautstück abziehen; dabei kam es zunächst zu einer maximalen Fluchtreaktion: das Tier schnellte empor, durchkletterte den ganzen Käfig und klammerte sich an den Gitterstäben des Daches an, wo es sich einigermassen in Sicherheit wähnte. Dort trat eine Art Schockwirkung auf — eine Phase der Erschöpfung, während der es die Augen zukniff und kein Abwehrverhalten zeigte. Die blossgelegte Schwanzrübe wurde krampfartig ventral eingeknickt und erst nach ca. einer halben Stunde wieder gestreckt. Mit dem Abklingen der Schockwirkung (nach ca.  $\frac{1}{2}$  Stunde) blieb der Siebenschläfer immer noch oben hängen, grunzte aber häufig (wohl infolge der Juckreize am Schwanz) und beleckte oft die Schwanzrübe. Erst nach 2 Stunden stieg er wieder auf den Käfigboden hinunter, der für ihn immer noch mit negativen Valenzen behaftet war. Jede Beunruhigung führte zu einer Flucht nach oben, was vorher (und 1—2 Tage nachher) nie geschah. Leider konnte nicht beobachtet werden, auf welche Weise die Schwanzrübe entfernt wurde; jedenfalls ragte anderentags immer noch ein kleines Stückchen aus dem Fell hervor.

Siebenschläfer zeigen gelegentlich ein interessantes Verhalten, bei welchem der Schwanz gleichsam als imaginäres Schutzorgan auftritt. Wird ein Individuum von einem Feind überrascht, ergreift es entweder die Flucht oder es wehrt sich. Ist es aber an der Flucht verhindert, und fühlt es sich zugleich völlig machtlos dem Feind ausgeliefert, kann ein Mittelweg eingeschlagen werden; es duckt sich, indem es rasch seinen Schwanz ventral einkrümmt und sich (in Rückenlage) dahinter verbirgt; in dieser Stellung harrt es solange aus, bis sich der Feind zurückzieht; dann erst löst sich langsam die krampfartige Schwanzhaltung, und das Tier nimmt wieder die übliche Bauchlage ein (Phot. in BOPP 1952 a).

Dass auch bei Säugetieren wirkliche Schwanzregeneration (wenn auch nicht in dem Masse wie bei den Reptilien) auftritt, darf heute als völlig gesichert betrachtet werden [THOMAS (siehe MOHR 1941) und HAFFNER (1941)].

#### *Autophagie bei Säugern.*

Schwanzautophagie stellt eine Möglichkeit der Schwanzautotomie dar. Wir haben bereits betont, dass man den partiellen

Schwanzverlust bei Nagetieren als Autotomie bezeichnen dürfe, weil die Schwanzrübe später abgebissen oder abgefressen wird; wir haben allen Grund anzunehmen, dass dafür vor allem die nach dem Schwanzhautverlust an der Schwanzrübe auftretenden Juckreize massgebend seien.

Schwanzautophagie (teilweise letal verlaufend) kommt aber auch bei anderen Säugern (z. B. Schlaffschwanzaffen, Löwen usw.) vor.

Autophagie bei Säugetieren (ausgenommen die autotomierenden Nager) ist wahrscheinlich meist eine gefangenschaftsbedingte Erscheinung; Ursachen können sein: Unzulängliche Ernährung, zu kleiner Käfig, zu niedere Temperatur, Parasitierung, eventuell Verletzungen, psychische Gefangenschaftstörungen (Mangel an Betätigung, eventuell Gehirnerkrankungen).

Der Schwanzautotomie kommt speziell bei Reptilien eine erhebliche Bedeutung im Dienste der Feindvermeidung zu (siehe Magenuntersuchungen von HEDIGER 1934). Ähnliches gilt für den Schwanzhautverlust bei Nagern, trifft man sie doch in freier Natur sehr häufig mit autotomierten Schwänzen an (siehe auch CUENOT 1907).

#### 11. Fluchtreaktionen.

Wir können bei Huftieren hinsichtlich der Schwanzbewegungen generell 4 Typen von Fluchtreaktionen unterscheiden:

##### 1. Maximal eingezogene Schwänze:

- z. B. *Boselaphus tragocamelus*  
*Antilope cervicapra*  
*Otelaphus* (nach BREHM)  
*Odocoileus hemionus* (nach ANTHONY)  
*Damaliscus korrigum* (nach HEDIGER 1951).

(Hieher gehören bekanntlich auch die Caniden.)

##### 2. Mehr oder weniger horizontal getragene Schwänze:

- z. B. *Sus scrofa*  
*Equus*  
*Syncerus* (nach GROMIER 1948)  
*Camelus bactrianus*  
*Lama huanachus*  
*Lama glama*  
*Ovis musimon*  
*Elephas, Loxodonta* (nach URBAIN 1940).

## 3. Mehr oder weniger vertikal aufgerichtete Schwänze:

- z. B. *Rupicapra rupicapra*  
*Connochaetes albojubatus*  
*Ammotragus lervia*  
*Capra hircus*  
*Tragelaphus scriptus* (nach BREHM)  
*Poëphagus grunniens*  
*Bison americanus*, *Bison Bonasus*  
*Bos taurus*  
*Rangifer tarandus*  
*Dama dama*  
*Muntiacus muntjac*  
*Rusa porcinus* (nach BREHM)  
*Odocoileus virginianus* (nach ANTHONY)  
*Cervus axis*  
*Pseudaxis sika*  
*Diceros bicornis* (nach Fliegeraufnahme aus Afrika)  
*Ourebia ourebi* (nach HEDIGER 1951).

## 4. Aufgeringelte Schwänze:

- z. B. *Giraffa*.

Auffälliges Schwanzverhalten während der Flucht kann auch ganz fehlen:

- z. B. *Ovis strepsiceros*  
*Ovis aries palustris* (Tavetscherschaf).

Wir sehen, wie verschieden das Schwanzverhalten während der Flucht selbst innerhalb der gleichen Tiergruppe sein kann. An einer Tierart gefundene Verhaltensweisen dürfen daher bei anderen Vertretern der gleichen Gattung oder Familie nie ohne weiteres vorausgesetzt werden. Die vergleichende Tierpsychologie wird jeden Fall einzeln prüfen müssen, um Endgültiges aussagen zu können.

Wie intensiv verschiedene Faktoren die Art und Weise der Fluchtreaktion mitbestimmen, sollen einige Beispiele zeigen:

In der primären Fluchtreaktion legt z. B. *Dama dama* den Schwanz auf den Rücken. Sekundär treten dann, je nach Zähmheit und fluchtauslösendem Element, schwächere Reaktionen in Erscheinung (SKW 270° bis eventuell 90°, meist 180°).

Die Abhängigkeit der Reaktionsweise vom Zähmheitsgrad zeigten zwei trüchtige Mähnschafe (*Ammotragus lervia*) im Basler Zoo. Das weniger zutrauliche, sehr scheue Individuum erhob

den Schwanz, während das andere, zahme, keine besonderen Reaktionen mehr zeigte, wenn man sich ihnen näherte.

Bei den im Basler Zoo untersuchten, durch einen angreifenden Hund ausgelösten Fluchtreaktionen gingen einige Mähnschafe und Damhirsche (vorwiegend Junge führende ♀♀) zum Angriff über: dabei wurde der Schwanz eingezogen.

Ein *Choeropsis liberiensis* ♀ und ein *Tapirus terrestris* ♂ reagierten auf den angreifenden Hund mit Territoriummarkierungsverhalten. Der Tapir spritzte Harn ohne besondere Schwanzhaltung oder -bewegung und ohne anzugreifen; das Zwergflusspferd griff den Hund mit offenem Rachen an und setzte seinen Schwanz in intensive Schwirrbewegungen, jedoch ohne zu defäzieren.

Von *Sylvilagus floridanus* ist bekannt, dass er auf der Flucht seinen unterseits weissen Schwanz signalartig aufrichtet, dabei aber nicht wippt (BREHM 1914, Bd. 11, p. 53); dasselbe sah ich bei adulten und jungen Kerguelen-Kaninchen. In der Jagdliteratur wird behauptet, dass bei *Lepus europaeus* das ♂ auf der Flucht viel mehr und andauernder mit dem Schwanz wippe als das ♀. Man glaubt, auf Grund dieses Schwanzverhaltens sogar die Geschlechter bestimmen zu können. Ich benützte in den letzten Jahren jede Gelegenheit, Hasen in freier Natur zu beobachten. Die Ergebnisse, die mit den Beobachtungen von Ph. SCHMIDT (Basel, mündl. Mitt.), einem der besten Kenner freilebender Feldhasen, übereinstimmen, sind folgende:

1. Das Schwanzwippen bildet kein Kriterium zur Bestimmung der Geschlechter.

2. Der flüchtende Hase (♂ oder ♀) wippt in der Regel nicht; er presst den Schwanz während des Springens an; erst im Moment des Aufhorchens und Umschauhaltens wird er gewöhnlich nach oben geklappt.

3. Besonders Junghasen wippen häufig, vorwiegend während des Spiels (= vitales Bewegungsbedürfnis).

Flüchtende Warzenschweine (*Phacochoerus aethiopicus*) richten den Schwanz auf der Flucht senkrecht auf (STEVENSON-HAMILTON 1947, p. 64/5).

#### *Das Schwanzverhalten beim Hausschwein.*

Während *Sus scrofa* den Schwanz auf der Flucht gewöhnlich ausstreckt (SKW 90° bis evt., besonders bei Jungen, 180°), zeigen Hausschweine ganz andere Reaktionen. Werden sie erschreckt,

springen sie weg und ringeln den Schwanz sofort auf, während er sonst (besonders bei Jungen) hängend getragen wird. Adulte Tiere sind weniger scheu und zeigen deshalb diese Tendenz nicht so deutlich. Schwanzringelung bei Ferkeln ist Ausdruck höchster Erregung, keine spezifische Fluchtreaktion.

Die folgenden Beobachtungen an rund 800 Edelschweinen und Veredelten Landschweinen (*Sus scrofa domesticus*) verschiedenen Alters und Geschlechtes wurden teils in der Schweinezucht der Strafanstalt Witzwil (Bern), teils im Schlachthof Basel-Stadt und grösstenteils in der Schweinezucht des Bürgerspital Basel gemacht. Zur allgemeinen Orientierung diene folgendes:

1. Ferkel (Geburt bis 8—10 Wochen), 2. Springer (von 8—10 Wochen bis 4—5 Monate; von den Müttern getrennt), 3. Mastschweine (von 4—5 Monaten bis 8—10 Monate; jüngere Mastschweine: 4—6 Monate, ältere Mastschweine: 6—10 Monate), 4. Tragende Moren (Begattung bis Geburt), 5. Säugende Moren (Geburt bis Trennung von den Jungen), 6. Leere Moren (Trennung von den Jungen bis neue Begattung), 7. Eber (männliche Zuchttiere).

Hausschweine (nach LANG 1914, p. 886/7 auch F<sub>1</sub>-Bastarde zwischen geradschwänzigen Ebern von *Sus scrofa* und ringelschwänzigen Moren von *Sus scrofa domesticus*) kommen mit ringelfähigen Schwänzen zur Welt. Ringelschwänze können beliebig entringelt, d. h. vollständig gestreckt, nach allen Richtungen geschlagen und gebogen werden. Links-, bzw. Rechtsringelung ist individuell angeboren und wird zeitlebens beibehalten. In der folgenden Tabelle sind die beiden Ringelungsmodi an den beobachteten Schweinen statistisch erfasst worden:

	total Tiere	geringelt links	geringelt rechts	gestreckt
Ferkel . . . . .	98	32	53	13
Springer . . . . .	134	48	61	25
Jüngere Mastschweine . .	101	33	56	12
Ältere Mastschweine . . .	55	15	27	13
Mastschweine vor der Schlachtung . . . . .	85	34	51	0
Säugende Moren . . . . .	31	11	7	13
Leere Moren . . . . .	26	8	16	2
Eber . . . . .	4	2	2	0
Total . . . . .	534	183	273	78

Ferkel: Zählungen während des Saugens (Phasen I und II). In 99% aller Fälle Schwanz in Phase III wieder gesenkt. Alter: Neugeborene bis 80 Tage alte.

Springer, Mastschweine: Zählungen während des Fressens; selbst bei dieser starken Erregung gab es Tiere, die nicht ringelten; „gestreckt“ = Tiere, die während der prozentualen Stichzählung (Fressen im Verband) nicht geringelt hatten.

Mastschweine vor der Schlachtung: Zählungen während des Betäubens und Tötens. Weil dabei stets maximale Erregung eintrat, fehlen die „gestreckten“ Schwänze. Hinsichtlich der Schwanzringelung bei diesen und allen übrigen beobachteten Schweinen bestand kein Geschlechtsunterschied.

Säugende Moren: „Gestrecktschwänzige“ dominieren, weil meist einzeln gehalten; dadurch ruhiges Fressen möglich.

Auf welche Weise sich die Schwanzringelungsmodi vererben, könnten nur systematische Vererbungsexperimente zeigen. In den meisten diesbezüglich beobachteten Würfen waren stets beide Modi vertreten. Die Ringelung selbst hat nichts zu tun mit den Knickschwänzen, wie sie NORDBY (1934) als Defekte beschrieben hat.

Während des Schlafens und Ruhens zeigten 11 von 163 Individuen jeden Alters geringelte Schwänze; 152 hatten entringelte, an den Körper angelegte oder meist frei liegende Schwänze. Fig. 15—19 zeigen die verschiedenen Haltungen und Bewegungen.

Die Aufringelung des Schwanzes kann auf zweierlei Arten erfolgen:

1. Bei plötzlich auftretenden starken Erregungen (Erschrecken, Flucht usw.) wird der Schwanz dorsal gekrümmt und geringelt; hauptsächlich bei Jungtieren (Ferkeln und Springern, auch etwa jungen Mastschweinen).
2. Bei schwachen, meist spontanen Erregungen wickelt sich der Aufringelungsprozess langsam ab: Erheben der Schwanzbasis, ventrale Krümmung des ganzen Schwanzes bei horizontal gehaltener Basis, seitliches Abbiegen (nach links oder rechts) im Mittelstück, Erheben des hinteren Mittelstückteiles und des Endes zum „Ring“; besonders bei Alttieren (Moren und Ebern), die weitgehend an den Menschen gewöhnt sind.

Jede dieser vorhin beschriebenen Aufringelungsphasen kann auch für einige Zeit als „Dauerzustand“ auftreten. Die individuelle Variation ist in dieser Hinsicht besonders gross: Moren zeigen bisweilen sogar eine Doppel-Ringelung (Fig. 19).

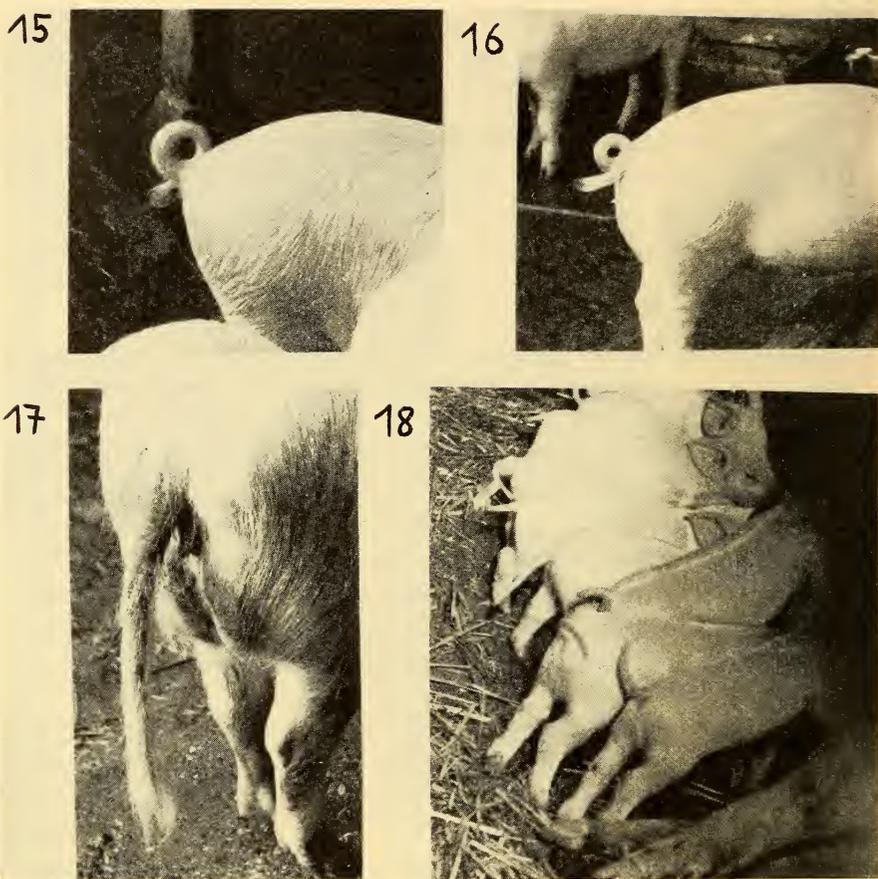


FIG. 15-18.

15. Linksgeringelter Schwanz eines jungen Mastschweines (♀).

16. Rechtsgeringelter Schwanz eines jungen Mastschweines (♀).

17. Gestreckter Schwanz einer säugenden More.

18. 6-tägige Ferkel während des Saugens; die ersten 5 Tiere von vorn nach hinten:

- 1) linksgeringelt;
- 2) rechtsgeringelt;
- 3) Stummelschwanz erhoben;
- 4) gestreckt;
- 5) halbwegs geringelt.

Schwanzringelung ist beim Hausschwein primär Ausdruck höchster Erregung. Interessant ist nun, dass bei einem domestizierten Tier eine derartige Ausdrucksbewegung zu einer statischen Haltung werden kann, die auch in ganz anderen Situationen beibehalten wird.

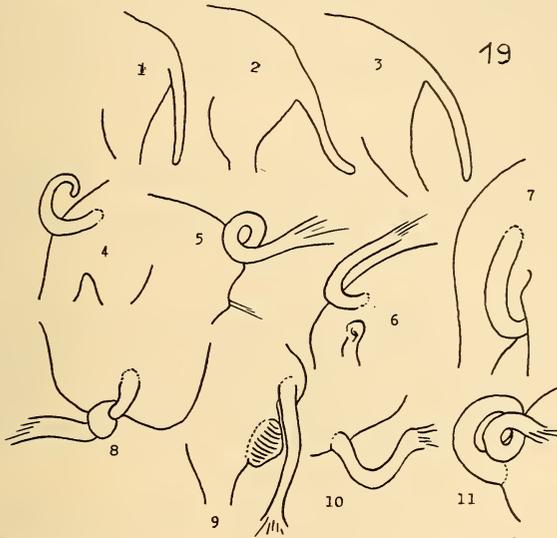


FIG. 19.

Schwanzhaltungen und -bewegungen beim Hausschwein:

- 1.-3. Fressende Ferkel;
4. Ferkel in Erregung;
5. Urinierende More mit linksgeringeltem Schwanz;
6. Schwanzschlagen einer More (Insektenabwehr);
7. More mit eingezogenem Schwanz bei verhinderter Flucht;
8. Liegender Eber mit abgelegtem Ringelschwanz;
9. Eber mit gestrecktem Schwanz und deutlich sichtbarem Scrotum;
10. Gestörtes liegendes Mastschwein zeigt den Beginn einer Schwanzringelung;
11. Doppel-Ringelung nach rechts eines älteren Mastschweins.

Frischgeborene Ferkel zeigen in den ersten Lebensstunden bereits lebhaftere Schwanzringelung während des Saugens; während der ersten 5 Lebenstage treten weder Flucht noch Schreckbewegungen auf. Die Nest (d. h. Mutter-)Gebundenheit ist noch sehr stark: mit eingezogenen Schwänzchen rotten sie sich zusammen und versuchen, sich zu verbergen (Duckreaktion); nur in ganz seltenen Fällen kommt es zu kurz andauernden Schwanzringelungen. Mit

5—6 Tagen tritt das typische „Schrecken“ auf: die Tiere flüchten und ringeln den Schwanz. Wir sehen, wie wenig zahm selbst Haustiere sind, wenn sie zur Welt kommen. Jungtiere sind äusserst ängstlich und schreckhaft, was uns die Schweine als Nestflüchter besonders schön demonstrieren.

Beobachtungen über das Schwanzverhalten von 85 sterbenden Schweinen im Schlachthof Basel-Stadt ergeben folgendes:

1. Allgemeine Erregung beim Hereintreiben in den Schlachtraum: Schwänze in den meisten Fällen bereits voll geringelt; Ausnahmen kamen vor.
2. Maximale individuelle Erregung beim Treiben des Einzeltiers in den Elektrisierungszwinger: Ausnahmslos Schwänze geringelt.
3. Schockwirkung beim Ansetzen des Elektrisierungsgerätes im Kopf-Nacken-Gebiet: Schwanz schlagartig entringelt und schlapp fallen gelassen.
4. Während des Elektrisierens, das zur Bewusstlosigkeit (Narkose) führt, begann 5—10 Sek. nach dem Schock die Wiederaufringelung des Schwanzes, was 5—10 Sek. dauerte. Diese Aufringelung steht in Zusammenhang mit anderen krampfartigen Bewegungen des Körpers (Zitterbewegungen des Schwanzes, der Kruppenhautmuskulatur und der Hinterextremitäten). Der Ringelschwanz wird während der Dauer des Elektrisierens beibehalten.
5. Während des anschliessenden Stechens (Blutausfluss) des narkotisierten Tiers anfänglich noch krampfhaft Ringelung oder sogar noch einige Bewegungen des ganzen Schwanzes; anschliessend deutliche Erschlaffung und Ausstreckung des Schwanzes; Bewegungen können noch einige Minuten auftreten, werden aber stets seltener.
6. Totale Erschlaffung des Schwanzes bei Eintritt des Todes. Die Schwänze toter Tiere sind ohne Ausnahme gestreckt.

## 12. *Freundschaftliche Gebärde.*

Schwanzwedeln bei Huftieren (EIPPER 1944, p. 30/1 beschreibt es bei der Giraffengazelle) scheint, soweit meine Beobachtungen reichen, nicht den freundschaftlichen Charakter des Wedelns der Hunde zu besitzen, sondern ist Ausdruck des Strebens nach Nahrung. Dass letztlich auch eine solche Bettelbewegung Ausdruck freundschaftlicher Beziehungen ist, scheint selbstverständlich; Ausdruckerscheinungen lassen sich in dieser Hinsicht nie scharf von einander trennen.

Allgemein bekannt ist das seitliche Schwanzschlagen (Wedeln) als freundschaftliche Gebärde bei Caniden.

### Der Feliden-Schwanz.

#### a) Ausdruck freundschaftlicher Beziehung:

Wenn im Folgenden nichts Anderes erwähnt wird, beziehen sich die Beobachtungen auf Hauskatzen.

1. Steiles Aufrichten des Schwanzes (SKW  $180^\circ$ ) bedeutet sexuell gefärbte Freundschaft, Ergebung und Unterwürfigkeit und tritt bei positiver Einstellung gegenüber der Umwelt auf. Diese Gebärde zeugt von starker positiver Gebundenheit, niemals von Überlegenheit oder Gelöstheit. Der emporgerichtete Schwanz versteift sich, zeigt im Mittelstück gespreizte Haare und führt mit dem Ende langsame laterale Bewegungen aus; das Schwanzende verweilt jeweils in steifer Form für einige Sekunden auf der linken oder der rechten Seite. Berühren des hinteren Körperteils oder des Schwanzes führt beim freundschaftlich gestimmten Tier sofort zu Schwanz-Erektion, was auf die Beziehung dieser Gebärde zum sexuellen Verhalten hinweist. Dieses Schwanzaufrichten erfolgt vollkommen willkürlich; es ist beim gehemmten Tier weder durch Betupfen noch durch Bestreichen des hinteren Körperteils zu erreichen. Schwanz-Erektion tritt stets zusammen auf mit leichter ventraler Krümmung der Wirbelsäule (Buckel) und Spreizen der Rückenhaare. Im wirklich sexuellen Verhalten erfolgt eine Steigerung dieser Gebärde.
2. Laterale oder vertikale Bewegungen des Schwanzendes sind Ausdruck allgemeiner, aber weniger verbindlicher Zutraulichkeit; unvertraute Tiere zeigen sie anfänglich nicht, zahme dagegen oft und besonders intensiv, wenn man mit ihnen spricht oder sie krault (*Panthera pardus*, *Panthera tigris*). Schwanzendbewegungen treten auch beim überlegenen Tier auf; nur muss die Grundstimmung stets eine zutraulich-freundschaftliche sein (Ausdruck kleinster psychischer Erregungen).

#### b) Individuelle Schwanztragarten:

In Fig. 20 sind die Normalhaltungen der Schwänze bei 9 Leoparden (*Panthera pardus*) dargestellt; sie sind nicht Ausdruck momentaner Stimmungen, kennzeichnen jedoch eine gewisse „Grundstimmung“ des betreffenden Individuums. Die in Basis und Mittelstück ventral gekrümmten Schwänze gehören weniger zutraulichen und raum-vertrauten Tieren an. Solch individuelle Variationen trifft man nur bei extrem langschwänzigen Arten an, deren Schwänze bei normaler Felidenschwanzhaltung am Boden nachgeschleppt würden (Schwanzlänge sehr variabel). (BRANDER, 1941, p. 140.)

#### c) Ausdruck der Überlegenheit:

In der Situation der Gelöstheit, der relativ neutralen Einstellung gegenüber der Umwelt wird der Schwanz als Ganzer oder nur das Basisstück horizontal getragen (SKW oder BKW  $90^\circ$ ).

d) Ausdruck der Überlegenheit vor einem Angriff:

Im „Maus“-Versuch (Korkzapfen an Schnur), wenn sich das Tier vollständig sicher fühlt, treten folgende Reaktionen auf: Wenn Möglichkeit und Zeit vorhanden sind, versteckt sich die Katze und lauert; der Schwanz wird zunächst (allerdings nicht obligatorisch) in Sicherheitsstellung gebracht, d. h. seitlich eingeschlagen und an den Körper ange-

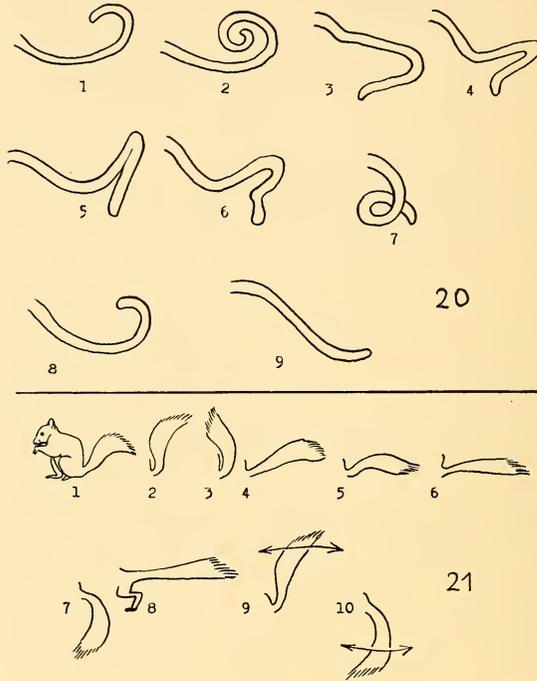


FIG. 20-21.

20. Individuelle, durch die Grundstimmung bewirkte Schwanztragarten bei Leoparden. Die in Basis und Mittelstück ventral gekrümmten Schwänze gehören weniger zutraulichen und raumvertrauten Tieren zu.

1.-7. 7 Individuen aus der Menagerie Paris.

8.-9. 2 Individuen aus dem Zoo Basel.

21. Schwanzhaltungen und -bewegungen beim Eichhörnchen:

1.-7. verschiedene Phasen der Erregtheit;

8. Steuerschwanz;

9.-10. Schwanzschlagen bei starker Erregtheit.

legt. Wenn diese Möglichkeit nicht besteht, duckt sie sich, indem sie auf freiem Boden platt abliegt. Wenn die „Maus“ in Sprungnähe kommt, wird der Schwanz nach hinten ausgestreckt und dem Boden aufgelegt; dabei treten dann die lateralen Schwanzendbewegungen auf (durchschnittlich 3 Halbschläge pro sec.). Unmittelbar vor dem Angriff kommt

es meist zu lateralen Schlägen des ganzen Schwanzes (2—3 Halbschläge pro sec.) und oft zu Hin- und Herbewegungen des ganzen Hinterkörpers (in diesem zweiten Falle wird der Schwanz etwas versteift und macht die Bewegungen des Körpers mit). Der Angriff erfolgt dann mit entweder horizontal völlig ausgestrecktem oder mit leicht ventral gebogenem Schwanz. Beim Zugriff wird der Schwanz ruckartig angezogen, um die plötzliche Stoppbewegung auszugleichen.

e) Drohung der kampfbereiten Katze:

Während des Drohens gegenüber einem Feinde (in unserem Versuch ein Hund) knurrt und faucht das Tier; der Schwanz ist ausgestreckt und wird bisweilen lateral geschlagen; die Haare des Schwanzmittelstückes sind gespreizt; Schwanzendbewegungen fehlen jedoch bei dieser Begegnung mit dem Feind, während sie im „Katze-Beute-Verhältnis“ auftreten.

f) Furcht, Unsicherheit, Hemmung:

In solchen Situationen negativer Beziehung zur Umwelt wird der Schwanz vollständig hingengelassen (SKW also  $0^\circ$ ) oder meist sogar etwas eingezogen, beim Sitzen seitlich an den Körper gepresst. Das gehemmte stehende oder gehende Tier zeigt dann eine typische S-Form des Schwanzes: Basis und Mittelstück sind an den Körper angelegt; das Schwanzende hingegen wird nach hinten abgebogen (ventrale Krümmung).

g) Urinieren:

Schwanz in der Basis gehoben (BKW  $90^\circ$ ); oft können dabei laterale Schwanzendbewegungen (1 Halbschlag pro sec., also langsamer als beim Angriffsverhalten) beobachtet werden. Das anschließende Scharren erfolgt dann bei eingezogenem Schwanz ohne Endbewegungen (bei der Katze also im Gegensatz zum Hund richtiges Verscharren von Kot und Urin).

*Das Haarknabbern.*

In diesem Zusammenhang soll noch auf das Haarknabbern, das speziell bei Equiden auftritt, aufmerksam gemacht werden. Zwei Individuen stellen sich entgegengesetzt nebeneinander und beknabbern sich gegenseitig das Fell am Hals, auf der Kruppe oder an der Schwanzwurzel. Die Schwänze ziehen sie dabei satt ein (siehe dazu HECK 1935/36, p. 180/1). Ausser bei Equiden konnte ich auch bei *Lama glama* solches Knabbern an der Schwanzwurzel feststellen (ein Junges knabberte im Fell der Mutter, nicht gegenseitig). Man kann diese Verhaltensweise generell als freundschaftliche Gebärde (in doppeltem Sinne: 1. Knabbern und 2. Hinhalten) auffassen. Wesentlich ist, dass in der Situation gegenseitiger Vertraulichkeit die hintere Körperregion vom Artgenossen ohne weiteres berührt werden darf. Junge Equiden zeigen diese Geste auch gegenüber dem Menschen, wenn sie gefüttert und gekraut werden.

13. *Bettelorgan*

Auffällige Schwanzbewegungen (Schwanzwippen bei Vögeln, intensivere Bewegungen oder Aufrechthtragen des Schwanzes bei vielen Säugern) vor oder während der Nahrungsaufnahme treten als Ausdruck des Strebens nach Nahrung oft in Erscheinung. Dies gilt sowohl im interspezifischen als auch im interindividuellen Verkehr. Das bettelnde Zebra (*Equus burchelli böhmi*) z. B. zeigt intensive Pendelbewegungen (ca. 3 Ausschläge pro Sekunde). Man beachte, dass bei den wärmeregulatorischen Pendelbewegungen durchschnittlich nur 2 Ausschläge stattfinden.

Manifestiert sich in den eben genannten Erscheinungen im Schwanz nur die allgemeine nutritive Triebssituation, so kann bei Klammeraffen (speziell bei *Ateles*-Arten) der Schwanz als solcher in den Dienst des Bettelns gestellt werden. Zahme Tiere gewöhnen sich in Gefangenschaft an, ihren distal Greifbewegungen ausführenden Schwanz so weit als möglich zwischen den Gitterstäben hindurch zu strecken, um damit den Pfleger aufzufordern, Futter zu spenden. Die Genese dieser Bettelbewegungen ist im Folgenden dargestellt; sie stellt ein eindrückliches Beispiel eines Organs dar, das zusätzlich zur rein mechanischen Funktion (Ergreifen von Ästen und Nahrung) sekundär Ausdrucksfunktion erwerben kann:

Genese der Bettelbewegungen bei *Ateles belzebuth* (♀):

- 1) Das Tier ergreift Futter, das es nicht mit den Händen erreichen kann, mit dem Schwanz;
- 2) Der Pfleger bietet das Futter mit der Hand dar;
- 3) Das Futter wird dem Affen auf nahe Distanz zuerst nur gezeigt, dann überreicht;
- 4) Das Futter wird auf weite Distanz gezeigt und anschliessend überreicht;
- 5) Der Affe bettelt bei Anwesenheit des Pflegers, ohne dass er Futter sieht.

14. *Aufregungszustände.*

Besonders auffallend ist das vertikale Schwanzschlagen erregter Rallen, wobei die semantisch gefärbten Unterschwanzdecken zur Wirkung gelangen (*Rallus aquaticus*, *Notornis*, *Gallinula chloropus*, *Porzana porzana*, *P. pusilla intermedia*, *P. parva*). Beobachtungen an *Gallinula chloropus* ergaben folgendes:

1. Das Schwanzschlagen bei Rallen ist nicht Artmerkmal, denn es tritt nur beim erregten Tier auf (Flucht, zeitweise bei intensiver Nahrungssuche, während des Sicherns, bei Angriffen von Seiten von Artgenossen oder Enten und in ähnlichen Situationen). Zahme Tiere hingegen wippen selten und nur bei grosser Aufregung. In Gefangenschaft nimmt bei steter Verkleinerung der Fluchtdistanz auch das Schwanzschlagen immer mehr ab.  
Schwanzwippen, meist verbunden mit leichter Fächerung, kann bei vielen Vögeln im Zustande verschiedenster Erregungen beobachtet werden.
2. Dem Schwanzschlagen der Rallen kommt keine phänolytische Wirkung zu wie SCHIFFERLI in NOLL (1924, p. 115) gemeint hat. Wippende Rallen fallen stets auf, weil sie ein semantisch gefärbtes Körperorgan an einem sonst cryptisch gefärbten Körper signalartig zur Schau stellen. Im natürlichen Milieu der Rallen fehlt jede Korrelation zwischen Schwanzbewegung und Umgebung, die Voraussetzung zu einer phänolytischen Wirkung wäre.

Fig. 21 zeigt die typischen Schwanzhaltungen und -bewegungen bei *Sciurus vulgaris*:

Das springende, hüpfende oder kletternde Eichhörnchen streckt seinen Schwanz mehr oder weniger horizontal aus (Steuerfunktion); der Schwanz wird nie am Boden nachgezogen (8). Sichernde, lauernde, sich aber in gewisser Sicherheit wahnende, also wenig erregte Tiere lassen den Schwanz oft bogenförmig hängen (7). Maximal erregte Tiere (auch „freudig-erregt“ wie z.B. in Erwartung von Nahrung, nicht nur „ängstlich-erregt“) richten den Schwanz mehr oder weniger auf (1—6); zahme Tiere können ihn während des Fressens sogar flach auf den Boden auflegen (6), wobei leichtere Erregungen durch minimale Schwanzkrümmung gekennzeichnet sind (5); im Extremfall wird der Schwanz direkt auf den Rücken geschlagen (3); solche Schwanzhaltungen kann man in verschiedenen Situationen beobachten: beim Fressen, beim erregten Sichern, bei Unsicherheit usw.

Neben diesem optisch-statischen Ausdruck existiert ein optisch-dynamischer: bei sehr starken Erregungen (meist gegenüber Feinden) tritt vertikales Schwanzschlagen entweder bei erhobenem (9) oder bei gesenktem Schwanz (10) auf (die Pfeile geben die Ausschlagsdimensionen an) (siehe dazu auch EIBL-EIBESFELDT 1951 a).

Eine Reihe ähnlicher Ausdruckserscheinungen beschreibt LINGDALE (1946) beim kalifornischen Erdhörnchen (*Citellus beecheyi*).

Ausdruck der Aufregung sind auch das vertikale Schwanzschlagen bei *Marmota marmota* (Bopp 1952, p. 101) und die horizontalen Zitterbewegungen bei manchen anderen Nagern (z. B. Hausmaus, Gelbhalsmaus). Bei Hörnchenartigen und kleineren Carnivoren (Marder) kann man meist auch Spreizen der Schwanzhaare beobachten.

## II. SCHWANZHALTUNGEN UND -BEWEGUNGEN ALS ARTMERKMALE

Jede Schwanzhaltung oder -bewegung ist bis zu einem gewissen Grad Ausdruck einer Art- oder Gruppenzugehörigkeit. Was ich hier in den Vordergrund stellen möchte, sind einige typische Beispiele von Haltungen und Bewegungen, die jeweils allen Individuen mehr oder weniger in beiden Geschlechtern zukommen und nicht als Ausdruck einer Erregung auftreten. Ich will solche Schwanzverhaltensweisen vorläufig als „Normalhaltungen“, resp. „Normalbewegungen“ bezeichnen: sie charakterisieren die Art wie irgendein morphologisches Merkmal.

1. Das vertikale Schwanzwippen bei Vögeln (als Beispiel für arttypische Schwanzbewegungen);
2. Die Schwanzhaltung bei Halbaffen und Affen (als Beispiel für arttypische Schwanztragarten).

1. Die Angaben über schwanzwippende Vögel sind in der Literatur im allgemeinen so ungenau, dass ich vorläufig lediglich etwas über unsere einheimischen auszusagen wage.

Zu den Dauerwippern dürfen wir mit Sicherheit folgende Vogelarten zählen:

- Weisse Bachstelze (*Motacilla alba*).
- Gebirgsbachstelze (*Motacilla cinerea*).
- Schafstelze (*Motacilla flava*).
- Hausrotschwanz (*Phoenicurus ochruros*).
- Gartenrotschwanz (*Phoenicurus phoenicurus*).
- Wasserpieper (*Anthus spinoletta*).
- Brachpieper (*Anthus campestris*) (nach FEHRINGER 1931 und WITHERBY/HOLLOM 1952).
- Grauer Steinschmätzer (*Oenanthe oenanthe*).
- Wasseramsel (*Cinclus cinclus*).
- Flussuferläufer (*Actitis hypoleucos*).

Das Wippen kann zeitweise kurz unterbrochen werden, namentlich wenn „gesichert“ wird. Das Ruhighalten der Schwänze bei den oben genannten Vögeln ist darum meist Ausdruck der Gespanntheit und Aufmerksamkeit.

Bemerkenswert ist die Tatsache, dass auch eine relativ kurzschwänzige Art, wie die Wasseramsel, zu den Wippern gehört. Einige Beobachtungen an Weissen Bachstelzen zeigen noch ein paar Einzelheiten über das vertikale Schwanzwippen:

Gewippt wird während des Gehens, Fressens und Putzens, am intensivsten jeweils unmittelbar nach einer Landung (durchschnittlich 5—7 mal, an Intensität abnehmend). Es werden immer wieder Pausen von 1 bis mehreren Sekunden eingeschaltet. Nicht gewippt wird während des Fliegens, in Momenten grösster Aufmerksamkeit und beim Ausruhen.

2. Fig. 22 gibt eine Zusammenstellung einiger Schwanztragarten bei Halbaffen und Affen. (Beobachtet wurden rund 150 Individuen von 25 Arten.) Diese psychisch indifferenten „Normalhaltungen“ sind bis zu einem gewissen Grad, abgesehen von leichten, individuellen Abweichungen, ebenfalls Artmerkmal, das nur in Situationen der Sicherheit zur Demonstration gelangt.

Die dargestellten Schwanztragarten kennzeichnen den stehenden oder gehenden Affen; sie sind Artkennzeichen und besitzen einen zusätzlichen Darstellungswert im Sinne PORTMANN'S (1948 a).

*Lemur macaco*, der normalerweise seinen Schwanz erhoben trägt, rollt ihn in Situationen der Unsicherheit (Erschrecken, Flucht usw.) ventral ein. Hier ist also der eingerollte Schwanz Ausdruck einer momentanen Stimmung, der aufgerichtete hingegen die artgemässe Normalhaltung.

Während in den besprochenen Fällen die individuelle Abweichung von der Normaltragart im allgemeinen eine sehr geringe ist, kann sie bei anderen Tierarten sehr gross sein, so besonders bei langschwänzigen Feliden (Fig. 20).

### III. DER SCHWANZ IN SEINER BEZIEHUNG ZUM ANALPOL.

Fig. 23 zeigt eine schematische Darstellung der verhaltensmässig relevanten Organe und Körperöffnungen am Analpol des höheren Säugetiers:

1. Der Schwanz als dynamisches Ausdrucksorgan (Horizontal-, Vertikal- und Pendelbewegungen); er ermöglicht Verbergen oder der Schau-Stellen der Anal-Genital-Zone.
2. Dorsalseite des Schwanzes (oft semantisch gefärbt und speziell behaart).

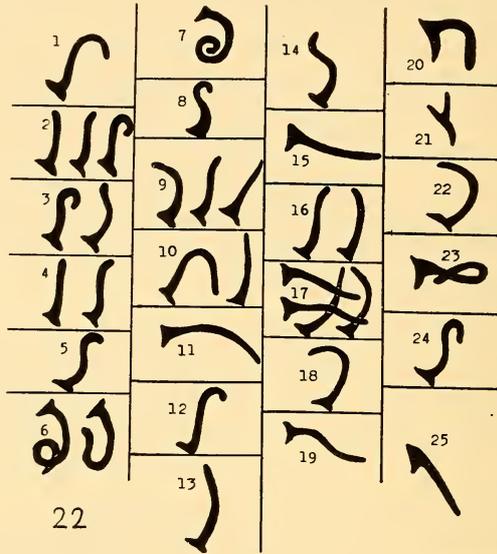


FIG. 22.

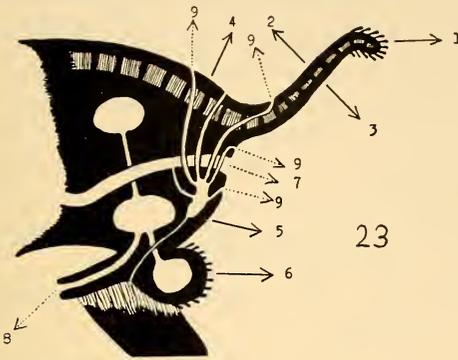
Schwanztragarten als Artmerkmale bei Halbaffen und Affen; sie charakterisieren den stehenden oder gehenden Affen in Situationen der Sicherheit:

*Prosimia* e: Lemuridae: *Lemur catta* (1), *L. macaco* (2), *L. fulvus* (3), *L. rufifrons* (4), *L. mongoz* (5).

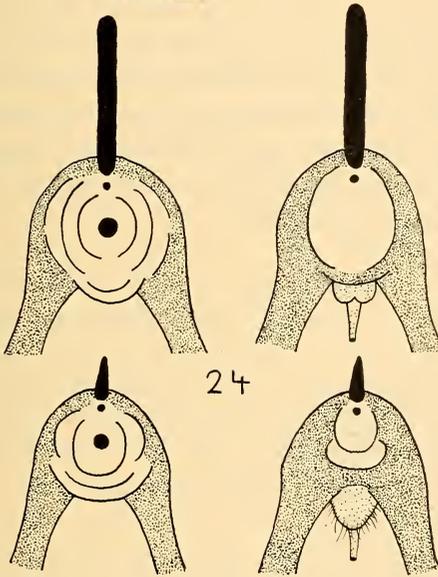
*Simia* e: Cebidae: *Saimiri sciureus* (6), *Cebus apella* und *C. capucinus* (7), *Ateles belzebuth* (8).

Cercopithecidae: *Cercopithecus aethiops* (9), *C. mona* (10), *C. schmidti* (11), *C. nictitans* (12), *C. callitrichus* (13), *Cercocebus chrysogaster* (14), *C. albigena* (15), *C. torquatus* (16), *C. aethiops* (17), *C. aterrimus* (18), *Erythrocebus patas* (19), *Papio papio* und *P. porcarius* (20), *P. leucophaeus* und *P. sphinx* (21), *Colobus polycomus* (22), *Semnopithecus entellus* (23) (nach HILL 1938), *S. priamus* (24) (nach HILL 1938), *Presbytis melalophus*, *Kasi vetulus*, *K. johnii*, *Trachypithecus obscurus* und *T. cristatus* (25) (nach HILL 1938).

3. Ventralseite des Schwanzes (meist hell gefärbt wie die Anal-Genital-Zone).
4. Circumcaudale Zone (oft semantisch gefärbt).
5. Anal-Genitalzone mit semantischer Färbung, die beim Hochhalten des Schwanzes zur Wirkung kommt; beim erregten Rhesusaffen z. B. wird das Rot dieser Zone viel intensiver; erinnert sei an die



23



24

FIG. 23-24.

23. Die verhaltensmässig relevanten Organe und Körperöffnungen am Analpol des höheren Säugetiers (ausgezogene Pfeile: optische Wirkung, punktierte Pfeile: olfaktorische Wirkung: 1) Schwanzbewegungen; 2) Dorsalseite des Schwanzes; 3) Ventralseite des Schwanzes; 4) Circumcaudale Region; 5) Anal-Genital-Zone; 6) Scrotum; 7) Anus; 8) Urogenitalöffnung; 9) Drüsenöffnungen.
24. Analgesichter beim langschwänzigen *Papio papio* (oben) und beim kurzschwänzigen *Papio sphinx* (unten); links ♀♀, rechts ♂♂; die weissen Partien sind leuchtend rot.

während der Brunft aufschwellenden, leuchtend roten Genitalpolster bei ♀ Affen (*Papio*, vgl. Fig. 24).

6. Das Scrotum kann gestaltlich und farbmässig relevant sein. Die Scrotumfärbung ist neben auffälligen Afterzeichnungen bei Meerkatzen geradezu Artmerkmal: grün bei *Cercopithecus callitrichus*, diverse Blauvarianten bei *C. aethiops*, *C. cynosurus* und *C. pygerythrus*; das Scrotum bei *Papio sphinx* ist mit langen hellroten Haaren besetzt (siehe Fig. 24: Analgesichter bei *Papio*-Arten).
7. Anus: Ausstossung des evt. der Markierung dienenden Kotes oder Rectaldrüsensekretes.
8. Urogenitalöffnung: Ausstossung des evt. der Markierung dienenden Urins und der Geschlechtsprodukte (Sperma).
9. Rücken-, Schwanz-, Anal- und Genitaldrüsenöffnungen: Ausscheidung von Sekreten.

Diese optischen und olfaktorischen Wirkweisen sind im sozialen Funktionskreis eingeordnet und auf die Fernsinnesorgane der Artgenossen abgestimmt. Die überaus reiche Gestaltung des analen Pols steht in direktem Zusammenhang mit der Cephalisation bei höher organisierten Tieren (Bipolare mimische Ausprägung). Hier sei auf die Cerebralisationsstudien von PORTMANN (1939, 1946/8, 1948, 1948 a, 1951) hingewiesen.

#### IV. ZUR FRAGE DER FUNKTIONELLEN WERTIGKEIT DES SCHWANZES

Es scheint notwendig und zweckmässig, im Anschluss an diese Studie über den Wirbeltierschwanz dieses Körperorgan, das einen wesentlichen, z.T. dynamischen Teil des Analpols darstellt, einer funktionellen Wertung zu unterziehen.

Da aber Werturteile in einer biologischen Arbeit bei manchen Biologen verpönt sind, wird es nötig sein, zunächst das — wie mir scheint — wissenschaftlich zulässige und sogar zu fordernde Werturteil im biologischen Bereich etwas zu präzisieren.

Im Begriff der funktionellen Wertigkeit anerkennen wir eine Hierarchie der Funktionen innerhalb einer gestaltlichen Differenzierungsreihe des Organischen. „Ranghöhe der Organismen ist eine Grundtatsache“ (PORTMANN 1953). Das Wort „Wert“ bedeutet in diesem Sinne nicht „mehr oder weniger wert“ für den betreffenden Organismus, sondern „mehr wert“ oder „mehrwertig“ heisst weiter entfernt von der Elementarfunktion, d. h. mit zusätzlichen Funktionen versehen. Prinzipiell liegen also ähnliche Verhältnisse vor wie bei der Bestimmung der morphologischen Wertigkeit eines

Körperorgans durch den „Abstand von den ursprünglichen ontogenetischen Formzuständen“ (PORTMANN 1948, p. 20). Von diesen Wertigkeitskriterien gehen wir bekanntlich auch aus, wenn wir Tierformen in „höhere“ oder „niedere“ klassieren. Die Bestimmung der morphologischen und der funktionellen Wertigkeit ist an ähnliche Regeln gebunden wie diejenige der chemischen Wertigkeit, wo ein Element mehr oder weniger „wertig“ ist, je nachdem eines seiner Atome mehr oder weniger Wasserstoffatome bindet oder ersetzt.

Es kann kaum ernsthaft daran gezweifelt werden, dass ein Organ mit mehreren Funktionen das reichere, in unserem Sinne mehrwertige, differenziertere, aber auch zentral-nervös anspruchsvollere sein muss als ein weniger leistungsfähiges. Die Beurteilung der Differenzierungshöhe (Ranghöhe) eines Tieres ist darum auch nur möglich, wenn die volle Leistungsfähigkeit sichtbarer Körperorgane geprüft und mitberücksichtigt wird. Es mag aus dem bis jetzt Gesagten hervorgehen, dass Urteile über Wertigkeiten auch in biologischen Belangen auf wissenschaftlich einwandfreie Weise gewonnen werden können und sie an keine moralischen oder ästhetischen Grundauffassungen geknüpft zu sein brauchen.

Wir haben den Schwanz als einen die Erscheinung des Tiers wesentlich mitbestimmenden Faktor kennengelernt; vom umfassendbiologischen Standpunkt aus wäre es also ungenügend, nur das Mechanische, unmittelbar zur eigenen Erhaltung Dienende sehen zu wollen, wie GRABER (1886) oder BOULENGER (1927, p. 206), z. T. auch MERTENS (1924). BOEKER (1935, p. 141/2) schrieb:

„Die erste Voraussetzung für Verlust des Schwanzes ist also das Auftreten von gleichzeitigen Bewegungen der hinteren Extremitäten. Wie es einleuchtend ist, dass Hunde als Läufer zur beweglichen Lende einen Schwanz nötig haben, so ist auch verständlich, dass die eines Renngalopps fähigen Huftiere den Schwanz als Balancier- und Steuerorgan reduzieren, oder ihn nur noch als Abwehrmittel gegen Insekten benutzen.“

Mir scheint diese Argumentation weder „einleuchtend“ noch „verständlich“; es gibt unter den Affen springende Formen mit reduziertem Schwanz, unter unseren Haushunden stummelschwänzige Läufer (etwa Boxer, Schnauzer, Pinscher); in hohem Masse gilt dies gerade auch für viele kurzschwänzige Huftiere, deren

Schwänze als Steuer- und Balancierorgane praktisch kaum mehr von Bedeutung sind. Andererseits erinnere ich an den merkwürdig grossen und ausladenden Borstenhaarschwanz des schwerfälligen Ameisenbären (*Myrmecophaga*). Wenn wir — wie BOEKER — von einem Aspekt aus bewerten, ergeben sich wohl gewisse Richtlinien und Regelmässigkeiten, nie aber „einleuchtende“, selbstverständliche Gesetzmässigkeiten. BOEKER stellt hier eine deutliche Wertigkeitsskala für einige Schwanzfunktionen auf: Lokomotionsorgan — Balancierorgan/Steuerorgan — nur noch Abwehrorgan. Wenn man aber bedenkt, in welcher eminenten Weise gerade bei den evoluierten Tierformen der Schwanz Organ des Ausdrucks und der Darstellung sein kann, muss eine derartige funktionelle Wertung als extrem einseitig bezeichnet werden.

Den Grundgedanken einer sinnvollen biologischen Wertung hat BUYTENDIJK (1928, p. 402) ausgesprochen: „Das Organische... ist nicht nach seiner grösseren oder geringeren Zweckmässigkeit zu ordnen, sondern nach seinem grösseren oder geringeren Reichtum“. Dies bezieht sich sowohl auf das Gestaltliche als auch auf das Funktionelle; dieser Reichtum, nicht die Zweckmässigkeit, bestimmt schliesslich den vollen Erscheinungswert einer organischen Bildung.

Eine vergleichend-funktionelle Bewertung des Schwanzes bei Wirbeltieren kann nicht unternommen werden ohne steten Seitenblick auf die phylo- und ontogenetische Gestaltentwicklung der Organismen in ihrer Gesamtheit. Der beim Fisch noch in den Fortbewegungsapparat eingegliederte Schwanz (primäre, individuelle Funktion) ist beim höheren Säuger, weil lokomotorisch bedeutungslos, nicht einfach zum „nur Fliegenwedel“ reduziert worden; im Gegenteil: Der Schwanz als ein der lokomotorischen Funktionen ledig gewordenes Körperorgan ist für die Übernahme gänzlich anderer, durch die gestaltliche und psychische Differenzierung wichtig gewordener Funktionen freigeworden. Er wird eingegliedert in interindividuelle und interspezifische Funktionskreise und dient dem gegenseitigen „Sichverstehen“ (sekundäre, überindividuelle Funktion). Durch ein sehr lebhaftes Formenspiel (Aufstellen, Spreizen von Haaren und Federn), d. h. durch Veränderungen der Grundformen wird die Mannigfaltigkeit der Ausdrucksweisen enorm gesteigert. Es braucht nicht immer eine Funktionsablösung stattzufinden; sekundäre können neben den primären Funktionen bestehen.

Ich erinnere noch einmal an das Pfauenrad, jenes „aesthetische“ männliche Merkmal (HESSE-DOFLEIN 1935), um die unumgängliche Rolle sekundärer Organfunktionen zu zeigen: hier wird der Schwanz zum Schauapparat, der unbedingt notwendig ist, um bei einem Artgenossen eine bestimmte Stimmung (Begattungsbereitschaft) zu erreichen und bestimmte Reaktionen auszulösen. Wir haben seinerzeit auch gesehen, dass das Radschlagen sogar im Zusammenhang mit dem interindividuellen Abwehrverhalten (Territoriummarkierung) stehen kann. Noch frappanter erscheint vielleicht die gestaltliche Veränderung des balzenden Leierschwanzes (*Menura*), wenn er seinen Schwanzschleier darbietet. Solche Strukturen bestehen ja nie für sich allein; sie sind zentral-nervös verankert und gesteuert. Zu einer bestimmten Struktur gehört ein bestimmtes Verhalten; zu diesem jeweils eine besondere Stimmung. Aber auch überall da, wo solche Zeremonielle nicht in derart — vom Menschen aus gesehen — auffälliger und üppiger Pracht ablaufen, sind sie trotzdem ebenso wesentliche und ernst zu nehmende Verhaltensweisen mit gleichem Effekt (Schwanzwippen, -bewegung, -federnspreizen usw.).

Kein Organ der sichtbaren tierlichen Gestalt kann nur von einem Aspekt aus beurteilt werden. Erst die Vielfalt der Betrachtungsweisen lässt die Komplexität eines Organismus in ihrem vollen Umfang erscheinen. Es sei hier noch einmal die tierpsychologisch wesentliche und nicht gering zu achtende Tatsache hervorgehoben, dass Regelmässigkeiten des Tierverhaltens stets eine mehr oder weniger grosse Variationsbreite aufweisen; diese ist ihrerseits bedingt durch eine gewisse psychische Plastizität, die im allgemeinen zunimmt mit fortschreitender gestaltlicher Differenzierung. Der Ausdruck „Reaktionsnorm“, mit dem die genetische Forschung das Verhalten von Rassen-Merkmalen bezeichnet, könnte somit auch innerhalb der deskriptiven Verhaltensforschung Verwendung finden. Durch die individuelle Variation erfährt der Norm-Begriff auch in der Tierpsychologie eine bedeutende Erweiterung. Der Biologe wird demnach mit dem Wort „Gesetzmässigkeit“ sehr sparsam umgehen und jeweils zunächst den zurückhaltenderen Terminus „Regelmässigkeit“ wählen müssen. Eine solche Bemerkung scheint umso mehr gerechtfertigt als heute Human- und Tierpsychologie in eine Phase weitgehender Popularisierung getreten sind, die derartigen Begriffsverwässerungen gerne Vorschub leistet.

Weit über das Zweckmässige hinaus gehen die Formgestaltungen, die wir als „Artmerkmale“ kennengelernt haben. BUYTENDIJK (1928) spricht von „Seinswert“ oder „Eigenwert“ des Organischen: „Das primär wesentlich Organische bleibt immer der rein demonstrative Seinswert“ (p. 400). PORTMANN (1948 *a*, 1953) fasst dieselbe Erscheinung als „Darstellungswert“ oder „Selbstdarstellung des Organismus“ auf, hebt die besondere tierliche Seinsweise — die „Innerlichkeit“ — hervor und zeigt die Regel tierlicher Gestaltung: „alles Erscheinende trägt bei höherer Organisation die besonderen Gestaltmerkmale der Sichtbarkeit, einer eigentlich visuellen Struktur“ und „Die Erforschung der Gestalt muss daher auch die Erforschung der Selbstdarstellung des Organismus sein, ja, sie muss dies sogar in erster Linie sein“.

Darstellungsorgane stellen in ihrer Art neue wissenschaftliche Probleme. Wenn auch als Ausdruck der schöpferischen Möglichkeiten des Organischen in ihrem tiefsten Sinn unverständlich, können solche Strukturen dem Biologen nicht unwichtig, nicht als wertloses Spiel der Natur erscheinen. Sie sind Rätsel, mit denen sich jede Epoche des biologischen Denkens wieder neu auseinanderzusetzen hat. Man wird sich heute kaum mehr abfinden können mit der WALLACE'schen Behauptung (1891), dass die vielen Farben im Tierreich „keine andere Erklärung erheischen als die Farbe des Himmels oder des Meeres, des Rubins oder Smaragds“. Man sucht heute nicht nur nach physikalischen und nach chemischen, sondern auch nach biologischen Erklärungen. Wir wissen sogar, dass nicht nur primär äusserliche Organe, wie der Schwanz, sondern auch „Bildungen, wie Zähne oder Keimdrüsen, die primär der Innenseite der Organisation eines Tieres angehören, bei ranghohen Formen zu Merkmalen der Gestalt werden“ können (PORTMANN 1953).

Wir beachten die terminologische Sonderung: die Darstellungsfunktion ist nicht mehr Ausdruck i.e.S., nicht Kundgabe innerer Stimmungen; sie ist etwas völlig Neues und ordnet sich nicht nach Zweckmässigkeiten. Es geht heute in der Biologie vor allem darum, am gestaltlichen Reichtum nicht achtlos vorbeizugehen, sondern ihn als etwas spezifisch Organisches zu werten. Wir heben darum noch einmal die reiche gestaltliche Differenzierung des analen Pols bei höheren Wirbeltieren hervor, wo sich Organe (ähnlich wie im Kopfgebiet) zu einem wirksamen Bild zusammenfügen (Schwanz, Kruppe, Genitalzone, Scrotum usw.) und verfolgen kurz ein Stück

weit einen solchen Differenzierungsprozess innerhalb der Gruppe der Eutheria.

Bei den vorwiegend olfaktorisch oder akustisch (d. h. nicht optisch) orientierten Formen (etwa den Insectivoren, Chiropteren, Rodentiern) begegnen wir keiner auffälligen Anal-Genital- oder Schwanzgestaltung; es sind die vielen uns vertrauten „Mäuse- und Buschschwänze“, die mit der Anal-Genitalregion in keiner direkten Beziehung stehen. Erste Anzeichen einer Entfaltung auffälliger Analgestaltung finden sich bei zwar noch olfaktorisch, z. T. aber auch schon optisch orientierten Lagomorphen, bei *Procavia* unter den Subungulaten, in steigendem Masse bei den Musteliden, Caniden und Feliden unter den Carnivoren, bei den Suiden unter den Ungulaten und den Lemuren unter den Primaten (verschiedene Schwanzhaltungen bei allerdings ziemlich homogener Gestaltung). Bei den hauptsächlich optisch orientierten Gruppen kann die Analgestaltung äusserste Entfaltung erreichen (z. B. bei vielen Boviden, Cerviden, Giraffiden und Equiden unter den Ungulaten, bei den Cercopitheciden unter den Primaten). Wir erinnern uns noch einmal an *Cercopithecus pygerythrus*, der, wenn er seinen Schwanz erhebt, ein eindruckliches Analbild zur Schau trägt: ein blaues Scrotum, eingerahmt von weissen Haaren, oder an die komplizierten analen Verhaltensweisen bei den *Papio*-Arten. Das Bild wird vielleicht etwas vollständiger, wenn wir bedenken, dass gerade die Vögel als Ganzes, unter denen wir die auffälligsten Schwanzfederbildungen antreffen, jener letztgenannten Gruppe optisch orientierter Tiere angehören. Noch ein zweites Faktum gewinnt in diesem Zusammenhang an Bedeutung: Die Cephalisationsstudien von PORTMANN (1939, 1948, 1948 a, 1951, 1953) ergeben, dass die Indices des Neopalliums mit zunehmender optischer Gestaltung stets grösser werden. Optisch wenig gestaltete Tierformen zeigen geringere neopalliale Entwicklung und Differenzierung als optisch reich gestaltete; es ergibt sich dabei eine ähnliche Reihenfolge von Tierformen wie oben.

Es scheint in diesem Zusammenhang gerechtfertigt, das Problem der hypertelen- oder Luxusbildungen kurz kritisch zu beleuchten. Wenn wir hinsichtlich solch reicher Formbildungen von Luxus sprechen (in unserem Falle den Schwanz als luxurierendes Organ bezeichnen, d. h. als ein über das absolut Notwendige und Zweckmässige hinausgehender Körperteil) so könnte

es scheinen, wir wüssten über Wert (bzw. Unwert) und Bedeutung solcher Phänomene endgültig Bescheid. Auch die Bezeichnung „hypertelisch“ setzt eine gewisse Einsicht in das sinnvolle Ende (telos) voraus. Wir degradieren ein Phänomen damit zur nebensächlichen Begleiterscheinung der Natur, die nicht in den Rahmen einer wissenschaftlichen Erforschung hineingehört. Dass dabei zur Bezeichnung solch komplexer Sachverhalte ein mit vielen Vorurteilen behafteter Terminus aus dem Bereich des Humanen angewendet wird, hilft die Unzulänglichkeit verstärken. Eingehender hat sich KRIEG (1937) mit dem Problem der Luxusbildungen bei Tieren beschäftigt. Für ihn sind sie Eigenschaften ohne Notwendigkeit für die Erhaltung von Individuum und Art und entstehen durch Überschuss an Nahrung. Er bezeichnet solch „hypertele“ Bildungen (z. B. gewisse Hörner und Geweihe, übermässiges Haarwachstum bei Affen und Löwen, unnötige Federbildungen, langschwänzige Vögel, evt. Färbungen und Zeichnungen) als „sichtbare Gewebekomplexe, von welchen wir beobachtungsgemäss überzeugt sind, dass sie für die Erhaltung der Art und des Individuums zwecklos, aber... vorläufig noch ohne Schaden tragbar sind“. Nicht nur Gestalten können „luxurieren“, sondern auch Bewegungen. KRIEG spricht von unnötiger, sinnloser Muskeltätigkeit, die unterbleibe, wenn sich die Lebenslage wesentlich verschlechtere (etwa spielerischer Bewegungstrieb gewisser Affen, Springanfalle bei Antilopen, Brüllen der Brüllaffen, Schreien vieler Papageien). Wenn wir beim Tier all das abstreichen, was hier als „Luxus“ auftritt und „abgewertet“ erscheint, dann bleibt die physiologische Maschinerie übrig, wie sie das mechanistische Weltbild früher gerne konstruiert hat. Die Gestalt- und Verhaltensforschung der letzten Jahrzehnte kommt allerdings zu anderen Resultaten: sie zeigt uns die zentrale Bedeutung solch sichtbarer („luxurierender“) Organe in ihrer Beziehung zum Milieu, in ihrem überindividuellen Funktionszusammenhang; noch mehr: sie weist darauf hin, dass es organismische Leistungen gibt, die vom rein zweckmässig-physiologischen Standpunkt aus überhaupt nicht mehr erfasst werden können, deswegen aber keineswegs den Stempel des „vorläufig noch Tragbaren“ tragen. Tierliche Formgestaltungen, da wo wir sie in ihrem tiefsten Sinne nicht oder noch nicht verstehen, mit dem Worte „Luxus“ abtun zu wollen, wäre, wie wenn wir das menschliche Kunstschaffen als Luxurieren unseres Geistes bezeichnen wollten. In beiden Fällen

besitzt das Wort „Luxus“ abwertenden Charakter und sieht der Gleichgültigkeit nicht unähnlich, mit der man früher solche Tatsachen einfach übergangen hat. Die Tatsache, dass Tiere in schlechter Lebenslage (KRIEG) „hyperteler“ Tätigkeiten entbehren und trotzdem leben und sich vielleicht noch fortpflanzen, ist für den Biologen noch kein Beweis für die Auffassung, sie seien beim Normaltier überflüssig oder sogar sinnlos.

Es mag einleuchten, dass beispielsweise der Fettschwanz der Dickschwanzschafe in direkter ernährungsphysiologischer Korrelation zum gesamten Organismus steht.

Meines Erachtens steht die Grosszahl sogenannter „hyperteler“ Strukturen und Tätigkeiten in keiner derartigen Korrelation; sie liegt auch nicht gerade noch im Bereich des Tragbaren, sondern ist für Individual- und Arterhaltung zum Teil unbedingt notwendig. Auch GUENTHER's Auffassung (1905, 1909) ist zweifellos zu eng, wenn er — allerdings im Hinblick auf den Geschlechtsdimorphismus — „hypertele“ Bildungen bei Männchen als Abschreckmittel im Rivalenkampf bezeichnet; gleiches gilt für diejenige LEBEDINSKY'S (1918): „Ich bin nämlich der Ansicht, dass wir vom selektionistischen Standpunkt aus erst dann die geschlechtliche Zuchtwahl und den auf ihr beruhenden Sexualdimorphismus richtig bewerten können, wenn wir die Frage nach deren Nutzen für die Arten als solche stellen“; den Nutzen sieht er in einer „fortwährenden Verbesserung des allgemeinen Gesundheitszustandes der Arten“.

Die Gestaltforschung darf nicht die methodisch notwendige analytische Betrachtung zur Forderung schlechthin erheben, denn ein tierlicher Organismus ist stets mehr als ein Konglomerat von Teilen und Teilchen. Wenn wir mit dem Blick aufs Ganze bewerten, wird der Schwanz innerhalb der aufsteigenden Wirbeltierreihe keine Abwertung, sondern eine Höherwertung erfahren dürfen. Beim höheren Säuger kommt dem Schwanz eine ebenso grosse Bedeutung zu wie beim Fisch, nur in ganz anderem Sinne und zu anderen Zwecken; während dieser sich damit einfach fortbewegt, tut sich jener vermittels des Schwanzes kund: in diesem zweiten Fall ist der Schwanz in ein sehr kompliziertes Zusammenspiel von sozialen und interspezifischen Beziehungen eingeordnet, wie sie beim niederen Tier in solcher Intensität gar nicht möglich sind. Mit zunehmender gestaltlicher und psychischer Differenzierung steigt auch der funktionelle Wert des Schwanzes als Ausdrucks-

organ. Die Ausdrucksfunktion ist beim höheren Wirbeltier überhaupt die Hauptfunktion, während die mechanischen, vegetativen und animalischen (sofern sie noch bestehen) zu Nebenfunktionen werden.

In diesem Lichte tritt die Bewertung der Schwanzfunktionen in einen ganz anderen Sinnzusammenhang: an Stelle eines einfachen Abbaus wegen Nichtgebrauch, wie es die rein physiologische Auffassung postuliert, tritt ein komplizierter Umbau zu anderen Verwendungsmöglichkeiten (ein echter Funktionswechsel); und letztlich bildet der Schwanz einen Teil jener Darstellungsfunktionen, die uns im Tierreich auf Schritt und Tritt als grossartige Rätsel begegnen. „Aber erst an dieser Grenze des wissenschaftlich Sagbaren zeigt sich uns auch die Eigenart der Tiergestalt“ (PORTMANN 1948 a, p. 240). Wenn hier die Naturwissenschaft die Grenzen des naturphilosophischen Denkens tangiert und in dieser Zone zwischen Wissen und Glauben einen kurzen Moment rastet und Rückschau hält, so tut sie das nur, um sich der unabsehbaren Weite des Organischen bewusst zu werden und sich von der Idee frei zu machen, sie habe ein endgültiges, abschliessendes Urteil gesprochen und das Sein des Organischen damit erklärt. Die Anerkennung solcher Grenzen gehört mit zum biologischen Arbeiten.

Wir haben in unserem Zusammenhang ein einzelnes Körperorgan herausgegriffen und seine biologische Bedeutung zu zeigen versucht; man wird sich aber stets vor Augen halten müssen, dass ein solches Organ Glied eines Ganzen ist und erst in Beziehung zu diesem Ganzen verstanden werden kann. Darum ist innerhalb dieser Arbeit immer wieder der Versuch gemacht worden, die analytische Betrachtung durch den Blick aufs Ganze nach Möglichkeit zu ergänzen.

## E. ZUSAMMENFASSUNG

Diese vorwiegend auf phänomenologischer Arbeitsweise basierende Untersuchung will einen Überblick über die Schwanz-

funktionen bei Wirbeltieren vermitteln. Wir unterscheiden mechanische, vegetative, animalische und psychische Funktionen, wobei den letzteren grössere Beachtung geschenkt wird. Wir verstehen unter Ausdruck alle Manifestationen innerer Zustände des Tieres, also nicht nur interindividuelle und interspezifische Beziehungen stiftende Erscheinungen.

Zum Studium der Greiffähigkeit des Klammeraffenschwanzes werden Experimente durchgeführt: Die Präzision der Schwanzbewegungen beim Materialergreifen hängt von der jeweiligen Übung ab; Voraussetzungen sind entsprechende Futterdarbietung und Erreichung eines gewissen Grades von Zahmheit. Der Schwanz dieser Tiere ist in erster Linie Organ der Lokomotion und der Sicherung, kann aber sekundär Ausdrucksfunktion erwerben (Betteln).

Beobachtungen von insektenabwehrenden Schwanzbewegungen bei Pferden und Damhirschen ergeben das dabei auftretende Verhalten des gegenseitigen „Profitierens“.

Es wird die Temperaturabhängigkeit verschiedener Schwanzhaltungen und -bewegungen beim Zebra gezeigt. Rhythmische Schwanzbewegungen bei Säugern scheinen ganz allgemein wärmeregulatorischen Charakter zu besitzen; in diesem Zusammenhang werden statistische Beobachtungen über Ausdruckserscheinungen bei Pferden gegeben.

Schwanzerektionen während der Defäkation und der Miktion bei Säugern treten nicht unbedingt automatisch auf, sondern können in bestimmten Situationen (z. B. Scheuheit, Fütterung) willkürlich unterdrückt werden.

An der Schwanzgestik bei Huftiersäuglingen werden die mehr oder weniger gruppentypischen Schwanzverhaltensweisen demonstriert; wir erhalten eine aufsteigende Reihe von ausdrucksarmem zu ausdrucksreichem Schwanzverhalten (*Equidae*, *Suidae*, *Cervidae*, *Bovidae*).

Im Schwanzverhalten brünftiger weisser Ratten zeigt sich ein deutlicher Geschlechtsunterschied.

Bei vielen Affen und Huftieren tritt während des Sexualverhaltens ein Funktionswechsel des Schwanzes ein: Vorphase (Balz mit psychischer Schwanzfunktion), Begattung (mechanische Schwanzfunktion) und Nachphase (psychische Schwanzfunktion).

Beim Pferd werden zwei extrem-sensible Zonen beschrieben: die circumcaudale Kruppenzone und das hintere Flankengebiet.

Die Begriffe Abwehr, Drohung und Warnung werden präzisiert: Drohung = Abwehr, Warnung = Alarmierung.

Am Analverhalten der Hundsaffen wird das Problem der Inferioritätsreaktionen gestreift.

Das Markierungsverhalten beim Wolf und beim Pfau wird beschrieben.

Das Schwanzschütteln der Enten und Gänse wird als Übersprungbewegung mit Abwehrecharakter gedeutet.

Schwanzautotomie bedeutet willkürliche Selbstverstümmelung; von Schwanzhautautotomie darf bei Nagern nicht gesprochen werden, weil es sich dabei bloss um einen unwillkürlichen Verlust eines Teiles der Schwanzhaut bei schwachem Zug durch den angreifenden Feind handelt. Messungen bei Mäusen und Haselmäusen ergaben u. a., dass individuelle Schwanzverlängerung in erster Linie auf Verlängerung, nicht auf Vermehrung der Wirbel zurückzuführen ist. Schwanzautophagie bei Nicht-Nagern ist meist gefangenschaftsbedingt. An den Fluchtreaktionen werden die art-spezifischen Verhaltensweisen gezeigt; andererseits kommen aber individuelle Eigenschaften (z. B. Zahmheit) in der Schwanzhaltung zum Ausdruck.

Das Schwanzwippen der Feldhasen bildet kein Kriterium zur Bestimmung der Geschlechter.

Neugeborene Hausschweine zeigen bereits die Fähigkeit zur Schwanzringelung; Links-, bzw. Rechtsringelung ist angeboren und wird zeitlebens beibehalten; jeder Schweineschwanz kann in bestimmten Situationen vollständig gestreckt, hängengelassen oder eingezogen werden. Es wird das Schwanzverhalten sterbender Schweine beschrieben.

Die häufigsten Haltungen und Bewegungen des Felidschwanzes werden kurz skizziert.

Schwanzhaltungen und -bewegungen können Ausdruck von Aufregungszuständen sein (Rallen, Eichhörnchen) oder als Artmerkmale mit zusätzlichem Darstellungswert auftreten (gewisse wippende Vögel, Halbaffen und Affen).

Die interindividuellen und interspezifischen Wirkweisen des Analpols werden kurz beleuchtet.

In einem abschliessenden Kapitel werden die Frage der funktionellen Wertigkeit des Schwanzes geprüft und das Problem der „Luxusbildungen“ kritisch beleuchtet. An Stelle eines einfachen

Abbaus wegen Nichtgebrauch tritt ein komplizierter Umbau zu anderen Verwendungsmöglichkeiten — ein echter Funktionswechsel.

## F. NACHWORT

Es ist mir abschliessend ein grosses Bedürfnis, meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Heini Hediger (Direktor des Zoologischen Gartens Basel), von ganzem Herzen zu danken; stets bekundete er ein lebhaftes Interesse für meine Untersuchungen und war mir auch beim Sammeln der Literatur behilflich.

Aber auch Herrn Prof. Dr. Adolf Portmann (Vorsteher der Zoologischen Anstalt der Universität Basel), der mir manchen Hinweis auf morphologischem Gebiet gegeben und sich immer für meine Arbeit interessiert hat, möchte ich an dieser Stelle danken.

Dank schulde ich ferner den Herren Professoren Dr. R. Geigy (Direktor des Schweizerischen Tropeninstitutes) und Dr. E. Handschin (Direktor des Naturhistorischen Museums Basel) für die freundliche Überlassung von Tiermaterial, meinen Kollegen und Freunden, mit denen ich manch unvergessliche Stunden auf zoologischen Exkursionen erleben durfte und nicht zuletzt meinen Eltern, die mir das Studium überhaupt ermöglicht haben.

## G. LITERATUR

- ALLEN, G. M. 1918. *Fossil mammals from Cuba*. Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll. 62.
- ANTHONY, H. E. 1928. *Field Book of North American Mammals*. New York-London.
- BAERENDS, G. P. & BAERENDS-VAN ROON, J. M. 1950. *An introduction to the study of the ethology of cichlid fishes*. Suppl. I. Behaviour.
- BARBOUR, T. 1921. *Aquatic skins and arboreal monitors*. Copeia, 97.
- 1934. *Reptiles and Amphibians*. Boston/New York.
- BENEDICT, F. G. & LEE, R. C. 1938. *Further observations on the physiology of the elephant*. J. Mamm. 19 (2), 175-194.
- BOEKER, H. 1935. *Einführung in die vergleichende biologische Anatomie der Wirbeltiere* (I). Jena.
- BOPF, P. 1949. *Kann sich eine Fledermaus vom flachen Boden erheben?* Tierfreund, 4.
- 1950. *Ein Beispiel von Verhaltenswandel bei einer gefangengehaltenen Lachtaube*. Die Vögel der Heimat, 12.
- 1952. *Eine Murmeltierkolonie im Nationalpark*. Schweiz. Naturschutz, 4.

- BOPP, P. 1952a. *Säugetiere als Nistkastenbewohner*. Die Vögel der Heimat, 11.
- 1952b. *Schwanzautotomie bei Säugetieren*. Leben und Umwelt, 5.
- 1953. *Zur Abhängigkeit der Inferioritätsreaktionen vom Sexualzyklus bei weiblichen Cynocephalen*. Rev. suisse de Zool. T. 60, Fasc. 3, Nr. 11.
- 1953a. *Röntgenaufnahmen zur Frage der Schwanzautotomie bei Reptilien*. Die Naturwiss. H. 22.
- 1953b. *Ein intra-uterin entstandener „Rattenkönig“ bei weissen Mäusen*. Acta Anat. 19, 305/8.
- 1954. *Betrachtungen zur Morphologie des Wirbeltierschwanzes*. Biol. Zbl. 73, H. 1/2.
- 1954a. *Der Schrei des Murmeltiers als akustische Territoriummarkierung*. Säugetierkundl. Mitt. (im Druck).
- BOPP, P. und LEMP, M. 1950a. *Zur Bedeutung des Murmeltierpiffes*. Tierfreund, 3.
- BOULENGER, E. G. 1927. *Animal mysteries*. London.
- BOURLIÈRE, F. 1951. *Vie et mœurs des Mammifères*. Paris.
- BRANDER, A. A. D. 1941. *Les bêtes sauvages de l'Inde centrale*. Paris.
- BREDER, C. M. 1926. *The locomotion of fishes*. Zoologica, IV (5).
- BREHM, A. 1911/16. *Brehms Tierleben*. Leipzig/Wien.
- BUYTENDIJK, F. J. J. 1928. *Anschauliche Kennzeichen des Organischen*. Phil. Anz. II (4).
- 1938. *Wege zum Verständnis der Tiere*. Zürich/Leipzig.
- CUÉNOT, L. 1907. *L'autotomie caudale chez quelques Mammifères du groupe des Rongeurs*. Comp. rend. Soc. Biol. 62, 174/6.
- DOR, M. M. 1937. *La Morphologie de la Queue des Mammifères dans ses rapports avec la locomotion*. Diss. Paris.
- EIBL-EIBESFELDT, I. 1951. *Gefangenschaftsbeobachtungen an der persischen Wüstenmaus (Meriones p. persicus)*. Z. Tierpsych. 8 (3), 400-423.
- 1951a. *Beobachtungen zur Fortpflanzungsbiologie und Jugendentwicklung des Eichhörnchens (Sciurus vulgaris)*. Z. Tierpsych. 8 (3), 370-400.
- EIPPER, P. 1944. *Tierkreis der Liebe*. Olten.
- FEHRINGER, O. 1931. *Die Singvögel Mitteleuropas*. Heidelberg.
- FULTON, J. F. & DUSSEY DE BARENNE, J. G. 1933. *The representation of the tail in the motor cortex of primates, with special reference to spider monkeys*. J. Cell. & Comp. Physiol. 2 (4), 399-426.
- GOEGL, H. 1930. *Zur Frage der Schwanzautotomie bei Nagern*. Z. Morph. Oekol. 19.
- GOTTLIEB, geb. VON SANDEN, G. O. 1950. *Zur Kenntnis der Birkenmaus*. Zool. Jb. (Syst.), 79 (1/2).
- GRABER, V. 1886. *Die äusseren mechanischen Werkzeuge der Wirbeltiere*. Leipzig/Prag.
- GROMIER, E. 1948. *La vie des animaux sauvages de l'Afrique*. Paris.

- GUENTHER, K. 1905. *Zur geschlechtlichen Zuchtwahl*. Arch. f. Rassen- u. Gesellsch. biologie, 2.
- 1909. *Der Kampf um das Weib in Tier- und Menschenentwicklung*.
- GUILLAUME, P. & MEYERSON, I. 1931. *Recherches sur l'usage de l'instrument chez les Singes*. J. de Psych. 28.
- HAFFNER, K. von. 1941. *Ergebnisse der histologischen Untersuchung der von E. Mohr beschriebenen Schwanzregenerate von Myoxiden*. Zool. Anz. 135 (3/4).
- HARTMAN, C. G. 1952. *Possums*. Meriden (Connecticut).
- HECK, H. 1935/36. *Bemerkungen über die Mähne der Urwildpferde*. D. Zool. Garten, 8 (7/9).
- HEDIGER, H. 1934. *Beitrag zur Herpetologie und Zoogeographie Neu Britanniens*. Zool. Jb. (Syst.), 65.
- 1934a. *Über einen Fall von Zähmheit bei Didelphys*. D. Zool. Garten, 7 (1/3).
- 1937. *Seltene Reptilien und Amphibien der Salomon-Inseln*. Natur & Volk, 67.
- 1940. *Über die Angleichungstendenz bei Tier und Mensch*. Die Naturwiss. 28 (20).
- 1941. *Biologische Gesetzmässigkeiten im Verhalten von Wirbeltieren*. Mitt. Naturf. Ges. Bern.
- 1942. *Wildtiere in Gefangenschaft*. Basel.
- 1944. *Die Bedeutung von Miktion und Defäkation bei Wildtieren*. Schweiz. Z. Psych. u. ihre Anwend. III (3).
- 1951. *Observations sur la psychologie animale dans les parcs nationaux du Congo Belge*. Expl. d. Parcs Nat. du Congo Belge, Fasc. 1. Bruxelles.
- HESSE, R. & DOFLEIN, F. 1935. *Tierbau und Tierleben* (I). Jena.
- HILZHEIMER, M. 1913. *Handbuch der Biologie der Wirbeltiere*. Stuttgart.
- 1926. *Natürliche Rassengeschichte der Haussäugetiere*. Berlin/Leipzig.
- HINGSTON, R. W. G. 1933. *The meaning of animal colour and adornment*. London.
- HUXLEY, J. S. 1939. *Droh- und Warnfärbung bei Vögeln nebst einer allgemeinen Erörterung der biologischen Funktionen der Farbe*. J. Ornithol. 87, 240-271.
- KRIEG, H. 1937. *Luxusbildungen bei Tieren*. Zool. Jb. (Syst.), 69 (4), 303-18.
- LANG, A. 1914. *Experimentelle Vererbungslehre in der Zoologie seit 1900*. (I. Hälfte). Jena.
- LAYNE, J. N. 1951. *The use of the tail by an opossum*. J. Mamm. 32 (4).
- LEBEDINSKY, N. G. 1918. *Darwins geschlechtliche Zuchtwahl und ihre arterhaltende Bedeutung* (Habilit. vortr.). Basel.
- LINSDALE, J. M. 1946. *The California Ground Squirrel*. Berkeley/Los Angeles.

- MEISENHEIMER, J. 1921. *Geschlecht und Geschlechter im Tierreich*. (I). Jena.
- MERTENS, R. 1921. *Über die Funktion des Schwanzes der Wirbeltiere*. Nat. wiss. Wochenschr. N. F. 20 (51), 721/6.
- 1942. *Die Familie der Warane*. Abh. senck. nat. f. Ges. 462, 1-116.
- 1946. *Die Warn- und Droh-Reaktionen der Reptilien*. Abh. senck. nat. f. Ges. 471, 1-108.
- MOHR, E. 1929. *Gefangenleben einer Hausratte*. D. Zool. Garten, 1 (3/4).
- 1939. *Die Baum- und Ferkelratten-Gattungen Capromys Desmarest und Plagiodontia Cuvier*. Mitt. Zool. Inst. Hamburg. 48.
- 1941. *Schwanzverlust und Schwanzregeneration bei Nagetieren*. Zool. Anz. 135 (3/4).
- NOLL, H. 1924. *Sumpfvogelleben*. Wien/Leipzig/New York.
- NORDBY, J. E. 1934. *Kinky tail in swine*. J. Heredity, 25 (4), 171-4.
- PETERS, H. M. 1951. *Beiträge zur ökologischen Physiologie des Seepferdchens (Hippocampus brevivirostris)*. Z. vergl. Physiol. 33, 207-265.
- PORTMANN, A. 1939. *Nesthocker und Nestflüchter als Entwicklungszustände von verschiedener Wertigkeit bei Vögeln und Säugern*. Rev. suisse de Zool. 46 (12).
- 1946/48. *Etudes sur la cérébralisation chez les Oiseaux, I-V. Alauda, 14-16*.
- 1948. *Einführung in die vergleichende Morphologie der Wirbeltiere*. Basel.
- 1948a. *Die Tiergestalt. Studien über die Bedeutung der tierischen Erscheinung*. Basel.
- 1951. *Ontogenesetypus und Cerebralisation in der Evolution der Vögel und Säuger*. Rev. suisse de Zool. 58 (3).
- 1953. *Um ein neues Bild vom Organismus*. In „Offener Horizont“ (Festschrift für K. Jaspers), München.
- SCHENKEL, R. 1947. *Ausdrucks-Studien an Wölfen*. Behaviour, 1 (2).
- SCHNEIDER, K. M. 1939. *Einiges vom Grossen und Kleinen Panda*. D. Zool. Garten, 11 (6).
- 1941. *Über Fettlager im Schwanz der Krusten-(Heloderma) und Stutzechse (Trachydosaurus)*. D. Zool. Garten, 13.
- 1942. *Fettlager im Krokodil-Schwanz*. D. Zool. Garten, 14.
- SEITZ, A. 1940. *Die Paarbildung bei einigen Cichliden*. Z. Tierpsych. 4.
- SLOTOPOLSKY, B. 1921. *Beiträge zur Kenntnis der Verstümmelungs- und Regenerationsvorgänge am Lacertilienschwanz*. Zool. Jb. (Anat.), 43.
- SOUTHERNS, H. N. 1948. *Sexual and aggressive behaviour in the wild rabbit*. Behaviour, 1, 173-194.
- STEMMLER, C. 1941. *Freundschaft mit Tieren*. Erlenbach/Zürich.
- STEVENSON-HAMILTON, J. 1947. *Wild life in South Africa*. London/Toronto/Melbourne/Sydney.

- STROHL, J. 1929. *Wasserhaushalt und Fettbestand bei Steppen- und Wüstentieren*. Verh. nat. f. Ges. Basel, 40, 423-440.
- SUMNER, F. B. & COLLINS, H. H. 1918. *Autotomy of the tail in rodents*. Biol. Bull. Woods Hole, 34.
- THOMAS, O. 1905. *Regeneration of the tail of mice*. Proc. zool. Soc. London.
- TINBERGEN, N. 1940. *Die Übersprungbewegung*. Z. Tierpsych. 4, 1-40.
- TINBERGEN, N. & TER PELKWIJK, J. J. 1938. *De Kleine Watersalamander*. De Levende Natuur. 8, Amsterdam.
- URBAIN, A. 1940. *Psychologie des animaux sauvages*. Paris.
- WALLACE, A. R. 1891. *Der Darwinismus* (übers. v. BRAUNS).
- WARREN, E. R. 1927. *The Beaver*. Baltimore.
- WITHERBY, H. F. & HOLLOM, P. A. D. 1952. *The popular handbook of British Birds*. London.
-



# Inkretorische Drüsenkomplexe im Gehirn decapoder Cephalopoden

(Untersuchungen an *Illex coindetii*)

von

**H. R. HAEFELFINGER**

(Zoologische Anstalt der Universität Basel.)

Mit 5 Textfiguren.

## EINLEITUNG

Seitdem die Erforschung innersekretorischer Funktionen sich auf Wirbellose ausdehnte, standen auch die Cephalopoden im Brennpunkt des Interesses. Die ersten Publikationen, welche dieses Gebiet berührten, erschienen 1928 durch SERENI und HUTCHINSON. Sie gaben den Anlass zu weiteren Untersuchungen, in deren Verlauf gezeigt wurde, dass sich in den verschiedensten Organen hormonale Funktionen nachweisen oder zum Mindesten annehmen lassen.

Bis zum heutigen Zeitpunkt sind folgende Organe mit einiger Sicherheit als innersekretorisch tätig anzusehen: Pedunculardrüsen, Corpus subpedunculatum, Neurosekretorische Drüsen im Cerebralganglion, Stellarganglion, hintere Speicheldrüsen bei Octopoden, Kiemendrüsen, Kiemenherzanhänge, sowie die von S. THORE beschriebenen Drüsenkomplexe im Gehirn der Decapoden. Die meisten dieser Arbeiten befassten sich fast ausschliesslich mit der morphologischen Seite des Problems. Dies vor allem, weil sich physiologischen Versuchen an Cephalopoden beinahe unüberwindliche Schwierigkeiten entgegenstellen. Wir sind deshalb noch weit von den Kenntnissen entfernt, die man in dieser Beziehung z.B. von den Arthropoden hat.

Die vorliegende Untersuchung gibt einen Beitrag zur Kenntnis inkretorischer Drüsenkomplexe im Gehirn von *Illex coindeti*, eines pelagisch lebenden, decapoden Cephalopoden. Sie wurde angeregt durch die neue Bearbeitung der Cephalopoden für den *Traité de Zoologie*, die Prof. A. PORTMANN gegenwärtig durchführt.

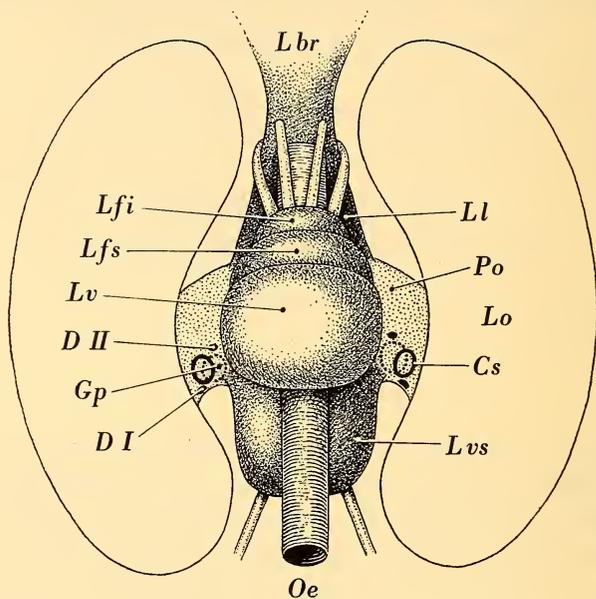


ABB. 1.

Schematische Übersicht des Gehirns von *Illex coindeti*. Um den Pedunculus opticus sichtbar zu machen, sind die Lobi optici angeschnitten.

## MATERIAL UND METHODE

Es standen mir zwei Gehirne zur Verfügung, welche in 75% Alkohol konserviert waren. Dadurch waren den Methoden der Untersuchung enge Grenzen gesetzt.

Beide Objekte wurden mit Hilfe normaler Laboratoriumsmethoden behandelt. (Paraffineinbettung, Hämalaun — Benzopurpurinfärbung bei der sagittalen Schnittserie, Hämalaun-Lichtgrün bei der Querschnittserie.)

Von Vorteil wäre es, wenn die Objekte samt der sie umgebenden Knorpelkapsel geschnitten werden könnten, denn die vorherige Entfernung derselben ergibt für die Untersuchung unliebsame Verletzungen der Gehirnoberfläche und Blutgefässe, wie dies bei den vorliegenden Objekten der Fall war.

Das zentrale Nervensystem von *Illex* setzt sich aus vier Hauptteilen zusammen: Lobus cereбрalis, Lobus visceralis, Lobus lateralis und Lobus brachialis. Dazu kommen die beiden hemisphärenartigen Lobi optici und ihre Verbindungen mit dem Gehirn: die Pedunculi optici. Mit Ausnahme der Letzteren sind alle Teile äusserlich gut erkennbar.

Eine Trennung von Cerebral und Visceral-lateral Komplex entsteht durch den Oesophagus, der zwischen diesen Teilen durchzieht.

Im Pedunculus opticus findet sich das Ganglion pedunculi mit den äusserlich gut sichtbaren Corpora subpedunculata. Die Untersuchung beschränkt sich auf das Gebiet des Opticusstieles, da er vor allem Sitz der inkretorischen Drüsenkomplexe ist (Abb. 1).

Die Abbildungen wurden von Fräulein Sabine BAUR gezeichnet.

## DIE INNERSEKRETORISCHEN DRÜSEN BEI DECAPODEN

THORE zeigt (1939 c), dass bei vielen Decapoden in der Region des Pedunculus opticus Organe vorkommen, die wahrscheinlich neurosekretorische Funktionen aufweisen.

Bei *Sepia* bestehen sie jederseits aus 15—20 Einzelkörpern von 50—100  $\mu$  Durchmesser, zum Teil im Bindegewebe des Gehirns, zum Teil in der Ganglienzellenrinde eingeschlossen. *Loligo* und *Eusepiola* weisen eine geringere Anzahl auf: die Körper sind jedoch volumenmässig grösser und stets innerhalb der Ganglienzellschicht.

Am umfassendsten ausgebildet ist das System, unter den wenigen bisher untersuchten Formen, bei *Illex*. Eine Drüsengruppe (D I) liegt hier auf der caudalen Seite des Pedunculus opticus, die zweite (D II) dorsal auf diesem, etwas medialwärts vom Corpus subpedunculatum.

In der Querschnittserie findet sich der grössere Drüsenkomplex schräglateral unter dem Corpus subpedunculatum, zum Teil noch ans Ganglion opticum grenzend. Die Masse betragen in rostral-caudaler Richtung  $800 \mu$ , lateral  $300 \mu$  und in dorsal-ventraler Richtung  $600 \mu$ . Eine Rekonstruktion konnte der mangelhaften Differenzierung der Schnitte wegen nicht durchgeführt werden.

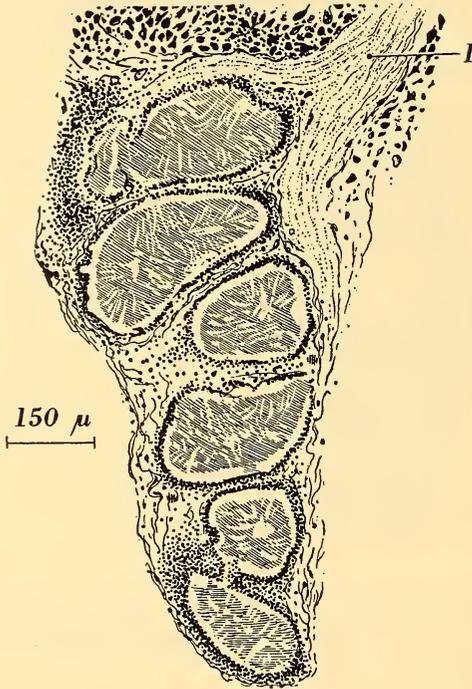


ABB. 2.

Sagittales Schnittbild der Drüse D I.

Viel deutlicher wird die Anordnung aus den Sagittalschnitten ersichtlich. Die Drüsen liegen hier senkrecht unter dem Corpus subpedunculatum (rund  $1500 \mu$ ). Sie werden vom Ganglion opticum sozusagen umfasst, müssten aber beim Entfernen desselben als kleine lappenförmige Anhänge sichtbar werden. Es scheint nämlich, dass sie nicht auf der ganzen Länge mit dem Pedunculus verwachsen sind, sondern zum Teil frei in die gallertartige Bindegewebshülle hineinragen. Die Masse betragen  $400 \mu \times 750 \mu \times 1400 \mu$ . Sie zeigen also

im Vergleich mit dem quergeschnittenen Gehirn Abweichungen sowohl in der Grösse als auch der Ausdehnung in den verschiedenen Richtungen.

Das Schnittbild zeigt grosse untereinander oder auch nebeneinander liegende alveoläre Drüsen, welche mit Sekret angefüllt sind (Abb. 2). Eine oberflächliche Betrachtung lässt den Schluss zu, dass es sich um voneinander isolierte Einzelfollikel handelt, wie dies ja bei *Sepia* der Fall ist.

Erst eine Rekonstruktion ergab Aufschluss über den Aufbau des Systems. In unserem Fall setzt sich die Drüse aus zehn Einzelkörpern zusammen, die scheinbar ohne Bauplan zu einem Hohlraumssystem vereinigt werden. Wie sich bei der Betrachtung des symmetrischgelegenen Komplexes zeigt, dürfte die Anzahl der Einzelkörper aber stark variabel sein.

Auffällig ist bei der speziell untersuchten Drüse sowohl in Grösse als auch Form der Follikel 1, welcher sich dorsoventral als langgezogener Streifen erstreckt. Im Gegensatz zu THORE, der durchwegs von länglichen Follikeln spricht, ergab sich aus den vorliegenden Präparaten, dass die Körper 2—10 von mehr rundlich — ovoider Form sind. Die durchschnittliche Grösse kann zu  $300\ \mu \times 200\ \mu \times 250\ \mu$  angenommen werden (Abb. 3 b).

Die Drüse ist fast gänzlich von gallertartigem Bindegewebe eingehüllt, in welches zahlreiche Blutgefässe eingebettet sind. Besonders stark ist dies im oberen Teil des Follikels 1 der Fall, der an jener Stelle mit dem Ganglion opticum verwachsen ist.

Die Follikel stehen alle miteinander in Verbindung. Soweit dies erkennbar ist, geschieht es nicht systematisch, nach einem festfixierten Bauplan, sondern ziemlich regellos. (Tabelle.) Es scheint, dass von Follikel zu Follikel eine Verbindung entsteht, wenn sie bei ihrem Wachstum aneinander stossen. So kann jeder Follikel mit ein bis mehreren anderen kommunizieren. Ziemlich eindeutig ist im Hinblick auf die schon oben erwähnte, besonders

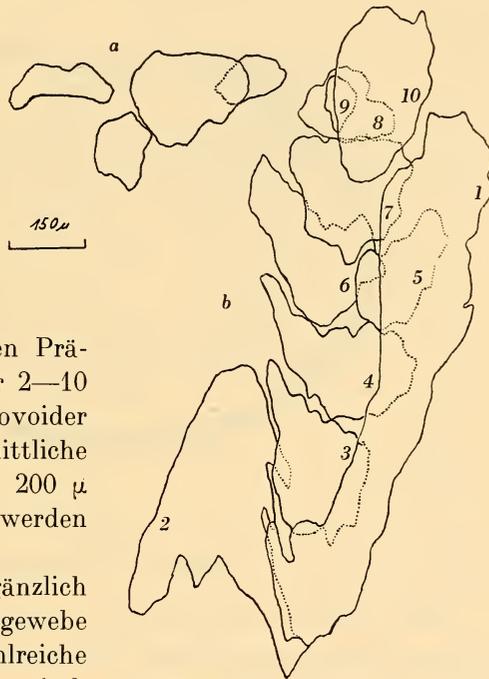


ABB. 3.  
Rekonstruktion der Drüsenkomplexe (rechts), Ansicht von caudal.  
a) D II; b) D I.

intensive Umblutung, dass Follikel 1 eine übergeordnete Rolle spielt und vielleicht eine Art Sammelbehälter darstellt.

Die schon von THORE beschriebene Innervierung des Komplexes hat sich in den vorliegenden Präparaten bestätigt. Das Ganglion pedunculi sendet einige kleinere Nervenfasern aus, die sich im Bindegewebe der Drüse verästeln. Möglicherweise sind jedoch auch Fasern aus dem Pedunculus opticus direkt daran beteiligt.

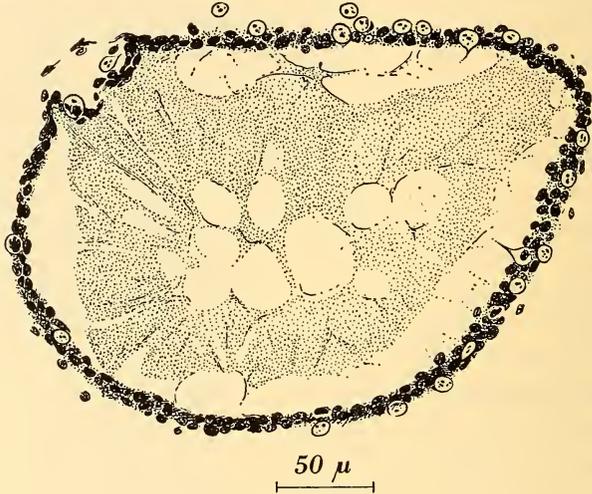


ABB. 4.

Einzelner Drüsenfollikel.

Eine weitere Drüsenansammlung befindet sich auf dem Pedunculus zwischen dem Ganglion opticum und dem Lobus cerebri. Sie ist wesentlich kleiner als die erstere ( $400 \mu \times 300 \mu \times 300 \mu$ ) und besteht nur aus vier Follikeln, von denen mit Sicherheit nur zwei miteinander in Verbindung stehen. (Abb. 3 a.) Auch fehlt hier eine Innervierung vollständig. Ob die beiden Drüsenkomplexe die gleiche Funktion ausüben, bleibt dahingestellt, auf alle Fälle stehen sie nicht in direkter Beziehung zu einander.

Zum feineren Aufbau der Follikel in den beiden erwähnten Komplexen ist folgendes zu bemerken: Das Lumen des Follikels wird umgeben von kleinen basophilen Zellen, deren Form stark variiert, die sich aber beinahe lückenlos aneinander reihen. Sie sind durchwegs intensiv gefärbt, doch können im Kern noch einzelne Granula unterschieden werden. Das Plasma ist stark geschrumpft

und daher kaum erkennbar. Die Kerngrösse beträgt rund  $4,5 \mu$ . Ausserhalb dieser 1—2 Zellagen dicken Schicht findet sich noch ein gänzlich anderer Zelltypus. Er ist von rundlich bis ovaler Form mit einem Kerndurchmesser von  $7—8 \mu$ . Die Substanz ist nur leicht angefärbt, sodass die Granulastruktur deutlich hervortritt. Diese Zellen finden sich sozusagen als konzentrischer Ring um die Wandzellen, ebenfalls in einer Ausdehnung, die ein bis zwei Zelldurchmessern entspricht. (Abb. 4.) Das ganze Gebilde ist in Bindegewebe eingehüllt, in welchem sich nur gänzlich wenige, dunkelgefärbte Zellen vom Ganglientypus finden, die eine Kerngrösse von  $4 \mu$  aufweisen. Ebenso liegen im Bindegewebe zahlreiche Blutgefässe. Thore nimmt an, dass durch die im Bindegewebe eingestreuten Zellen die Sekretion erfolgt. Doch haben mich gewisse Schnittbilder, besonders Tangentialschnitte durch die Follikelwand eher dazu geführt, den zweiten Zelltyp als für die Sekretion verantwortlich anzusehen. An einigen Stellen ist ein deutlicher Sekretfaden zu sehen, der durch die Wandzellschicht ins Lumen der Zelle reicht. (Abb. 4.) Ob möglicherweise auch die Wandzellen selbst Sekret ausscheiden, lässt sich nicht sagen, da es in den Präparaten meistens ziemlich von ihnen abgehoben ist. Das fixierte Sekret zeigt ein wirres Durcheinander von fädigen Gebilden, die gleich gefärbt sind, wie das umgebende Neuropilemm des Gehirns. Die Konsistenz des Follikelinhaltes dürfte schleimartig sein. THORE vermutet, dass die Substanz in die Kategorie der Proteine gehört. Ein Feinstruktur, wie z. B. Granula, war auch bei stärkster Vergrösserung (bis  $1300 \times$ ) nicht zu beobachten.

Der Eindruck, den uns das Bild der Drüse vermittelt, drängt zu einem Vergleich mit der Epistellardrüse der Octopoden. Diese wurde eingehend von YOUNG (1936) wie auch von CAZAL und BOGORAZE (1944 u. 1949) beschrieben. Man findet dort ebenfalls verschiedene Zelltypen, deren einer in ähnlicher Weise Sekret in das Lumen der Drüse abscheidet, wie dies bei dem hier untersuchten Komplex der Fall ist.

Über die Physiologie der Drüsen ist nichts bekannt. In der ganzen Literatur waren keinerlei Angaben zu finden. Auch die Untersuchungen von KLEMENSIEWICZ (1878) über den Farbwechsel bei Cephalopoden zeigen kaum einen Anknüpfungspunkt, der es zuliesse, eine Mitwirkung von Hormonen beim Chromatophorenspiel *a priori* anzunehmen.

## CORPUS SUBPEDUNCULATUM

Wir finden dieses Gebilde sowohl bei Octopoden als auch Decapoden. Bei *Illex* liegt es auf der caudal-dorsalen Seite des Pedunculus opticus (Abb. 1). Die äussere Gestalt ist oval bis nierenförmig, etwa  $1 \times 0,6 \times 0,6$  mm. Nur ein kleiner Teil ist mit dem Pedunculus verwachsen. Es scheint auch, als ob sich an

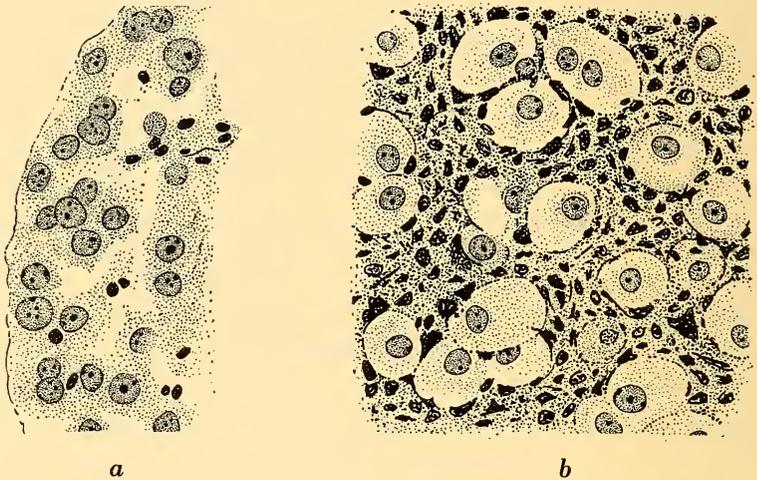


ABB. 5.

Corpus subpedunculatum.

a) Peripherie; b) Zentraler Teil.

Verzeichnis der Abkürzungen.  
 Cs = Corpus subpedunculatum  
 D I = Hauptdrüsenkomplex  
 D II = Nebendrüsenkomplex  
 Gp = Ganglion pedunculii  
 I = Innervierung des Drüsenkomplexes D I  
 Lbr = Lobus brachialis  
 Lfi = Lobus frontalis inferior

Lfs = Lobus frontalis superior  
 Ll = Lobus lateralis  
 Lv = Lobus verticalis  
 Lvs = Lobus visceralis  
 Oe = Oesophag  
 Po = Pedunculus opticus  
 Lo = Lobus opticus

dieser Stelle Gefässe aus dem Corpus subpedunculatum mit solchen aus der Drüse vereinigen um gemeinsam dem Pedunculus entlang nach dorsal zu ziehen.

Auch rein histologisch ist das Corpus subpedunculatum ein auffälliges Gebilde. Schon beim oberflächlichen Betrachten zeigt sich eine von den übrigen Gehirnteilen vollständig verschiedene Struktur: Nervenfasern oder ganglienartige Teile fehlen, Zellen und

Bindegewebe sind ziemlich regelmässig verteilt, follikelartige Gebilde sind keine erkennbar.

Wie können drei Zelltypen unterscheiden: 1. der gewöhnliche, ganglienzellenartige, von rund 4—5  $\mu$  Kerndurchmesser und intensiver Färbung. 2. Der nur leicht angefärbte Typ, wie wir ihn schon in der Drüse angetroffen haben, hier jedoch mit einem Durchmesser von 10  $\mu$ . 3. Ein Typ, der dem zweiten äusserlich ähnlich ist, aber beinahe keine Granula aufweist, dafür aber 1—3 nukleolenartige Teile. Er bildet meistens das Zentrum eines Kreises, dessen Peripherie von Zellen des 1. Typus gebildet wird. Im Bild ergibt sich dadurch häufig eine wabenartige Struktur (Abb. 5 b). Ob der Hohlraum normalerweise von Plasma oder eventuell von einem Sekret erfüllt ist, lässt sich aus den Präparaten nicht schliessen.

Der zweite Zelltyp tritt besonders zahlreich an der Peripherie des Corpus subpedunculatum auf. Er erreicht dort gelegentlich bis 15  $\mu$  im Kerndurchmesser (Abb. 5 a).

Der ganze Drüsenkörper ist von zahlreichen Blutgefässen durchzogen, was den Schluss zuliesse, dass auch diesem Körper inkretorische Funktionen zuzuschreiben sind.

TABELLE.

Follikel Nr.	In Verbindung mit Follikel Nr.
1	2 / 3 / 4 / 7
2	1 / 3
3	1 / 2 / 4
4	1 / 3 / 5 / 6
5	4
6	4 / 7
7	1 / 6 / 8
8	7 / 9
9	8 / 10
10	9

## LITERATURVERZEICHNIS

- CAZAL, P. & BOGORAZE, D. 1944. *La glande épistellaire du Poulpe (Octopus vulgaris Lam.) Organe neurocrine.* Arch. Zool. exp. gén. Notes et Rev. Paris. 84: 1.
- 1949. *Les glandes neurocrines des Céphalopodes.* Année biol. (3). 25.
- HANSTRÖM, B. 1928. *Vergleichende Anatomie des Nervensystems wirbelloser Tiere.* Berlin.
- 1938. *Innersekretorische Organe und Hormonfunktionen bei Wirbellosen.* Leipzig.
- KLEMENSIEWICZ, R. 1878. *Beiträge zum Farbwechsel der Cephalopoden.* Sitzungsber. Kais. Akad. Wiss. Math.-Nat. Cl. 78.
- KOLLER, G. 1938. *Hormone in Wirbellosen.* Leipzig.
- RICHTER, K. 1913. *Das Nervensystem der Oegopsiden.* Z. Zool. 106.
- THORE, S. 1939 a. *Beiträge zur Kenntnis der vergleichenden Anatomie des zentralen Nervensystems dibranchiater Cephalopoden.* Mitteil. Zool. Station Neapel. 17,3.
- 1939 b. *Cephalopodenstudien II.* Kungl. Fysiografiska Sällskapets I Lund Förhandlingar Bd. 15.
- 1939 c. *Cephalopodenstudien IV.* Ib. 9, 10.
- YOUNG, J. Z. 1936. *The giant nerve fibre and epistellar body of Cephalopods.* Quart. J. micr. Sci. N.S. London. 78, 3.
-

# Ueber die Wirkung von Substanz F (Demecolcin) aus *Colchicum autumnale* auf den Regenerationsvorgang bei Planarien.

von

P. STEINMANN<sup>1</sup>

Nachdem PERNICE (1889) als erster die zytologischen Veränderungen bei mit Colchicin vergifteten Hunden sehr genau beobachtet, abgebildet und beschrieben hatte, haben sich zahlreiche Untersuchungen mit den Wirkungen des Alkaloids auf die tierische und pflanzliche Zelle befasst.

Exakte Versuche über die Wirkungsweise des Colchicins an tierischen Geweben und Zellen wurden dann erst wieder in den dreissiger Jahren durch DUSTIN (1933, 1938) sowie Mitarb. durchgeführt. Auch an Gewebekulturen wurde das klassische Zeichen des durch Colchicin auslösbaren Stopps der Zellen in der Metaphase beobachtet (BUCHER 1939; BROCK u. Mitarb. 1939). Im *Tubifex*- und *Xenopus*-Test (WOKER 1943, 1944. LEHMANN 1945, 1947) konnte die entwicklungs- bzw. regenerationshemmende Wirkung des Präparates nachgewiesen werden. Colchicin bewirkte auch in anderen Tests, wie an Planarien, am Axolotl (G. WILHELMI u. STEINMANN 1950) und anderen Urodelen (SENTEIN 1947 *a* u. *b*) eine deutliche Wachstumsverzögerung und Verminderung der Regenerationsleistung.

Eine ganze Reihe von Publikationen aus der Klinik befasst sich mit der hemmenden Beeinflussung verschiedener tumoröser und leukaemischer Erkrankungen, doch gewinnt man den Eindruck,

---

<sup>1</sup> † am 6.10.53. Vorliegende Publikation wurde nach Protokollen und mündlichen Mitteilungen STEINMANN'S, sowie Literaturstudien von G. WILHELMI zusammengestellt.

dass durch die mangelnde Spezifität der Wirkung, bzw. die allgemeine Toxizität von Colchicin die Möglichkeiten der therapeutischen Anwendung des Präparates stark eingeschränkt wird. Auch die anderen inzwischen entwickelten Antimitotica schienen keine genügende therapeutische Breite zu besitzen.

Es war daher angebracht, Colchicin-artige Verbindungen herzustellen und auf die Möglichkeit einer geringeren Toxizität bei gleich guter oder gar besserer Wirkung auf die Mitose hin zu untersuchen.

Die in dieser Richtung unternommenen chemischen Experimente von LETTRÉ u. Mitarb. (1952 u. 1953) sowie weiteren Forschern führten zur Auffindung einiger interessanter Verbindungen, brachten jedoch keinen entscheidenden Fortschritt hinsichtlich der Entwicklung eines klinisch universal verwendbaren Präparates. Mehr Erfolg war dann den Arbeiten von SANTAVY u. REICHSTEIN (1950) beschieden, denen es gelang, gut wirksame Nebenalkaloide aus *Colchicum autumnale* rein darzustellen und deren chemische Konstitution näher abzuklären (SANTAVY u. Mitarb. 1953. UFFER u. Mitarb. 1954). Eines dieser Alkaloide, Demecolcin (= Substanz F) erwies sich im Tierversuch und in der Gewebekultur von besonderem Interesse (SCHÄR, LOUSTALOT u. GROSS, 1954). Die bisher vorliegenden klinischen Resultate mit Demecolcin (BOCK u. GROSS, 1953; MOESCHLIN u. Mitarb. 1953; STORTI u. GALLINELLI 1953) lassen allerdings noch keine eindeutigen Schlüsse hinsichtlich der Tumorwirksamkeit zu. Interessant ist jedoch die geringere Toxizität des Präparates gegenüber dem Colchicin. Wichtig ist auch die Beobachtung von MOESCHLIN u. Mitarb. (1953), wonach dem Präparat offenbar eine ziemlich spezifische Wirkung auf das myeloische System zukommt. Diese bedingt einerseits die als Nebenwirkungen gefürchtete Granulocytopenie, andererseits kann diese Erscheinung auch zu therapeutischen Konsequenzen wie der Möglichkeit einer spezifischen Beeinflussung der myeloischen Leukaemie führen, wobei bereits über günstig ansprechende Fälle berichtet worden ist.

Zur Objektivierung der wachstumshemmenden Wirkung ist es vielleicht nicht uninteressant, den Tierversuch heranzuziehen. Während es bei der Arbeit mit spontanen oder experimentell erzeugten Tumoren schwierig ist, weitgehend gleichartige Versuchsbedingungen zu erhalten, wie sie für einen exakten Vergleich wachstumshemmender Substanzen wünschenswert sind, ist dies bei

der Verwendung regenerierender Organismen schon eher möglich. Hiermit soll selbstverständlich nicht der Eindruck erweckt werden, Regenerations- und Tumorgewebe seien weitgehend gleichartig. Immerhin bestehen ja hinsichtlich der Wachstumsenergie gewisse Parallelen, wobei auch auf Übergangserscheinungen wie Regenerations-Geschwülste oder Hyperregenerationen (Narbenkeloide) hinzuweisen ist.

Für derartige Versuche können mit Vorteil Planarien und verschiedene Urodelen (STEINMANN und G. WILHELMI 1950), Kaulquappen (LEHMANN 1945, 1947 sowie Mitarb.) und andere zoologische Objekte (PRADA 1946) verwendet werden, wobei es sich darum handelt, Tiere mit besonders ausgeprägtem Regenerationsvermögen auszusuchen, wie dies bei den niederer entwickelten Organismen für gewöhnlich vorhanden ist.

Wenn man sich dazu entschliesst, die Wiederbildung des abgeschnittenen Kopfes als leicht zu beobachtendes Kriterium für die Regenerationsleistung zu verwenden, so erweisen sich die an sich gut regenerierenden vieläugigen Planarienarten *Polycelis nigra* und *Polycelis cornuta* u. a. doch als ungeeignet, besonders deswegen, weil die Augen einen Saum bis ins Gebiet des vorderen Rumpfes hin bilden. Dagegen sind hier die zweiäugigen Arten mit Vorteil verwendbar. Hierfür können z. B. *Planaria lugubris*, *Planaria alpina*, *Planaria vitta*, *Planaria torva* u. a. Arten verwendet werden, doch ist das Auffinden genügender Mengen nicht überall leicht. Überhaupt ist infolge der zunehmenden Verschmutzung unserer fließenden und stehenden Gewässer der Bestand an Planarien insgesamt im Abnehmen begriffen. Ziemlich verbreitet hingegen sind noch die Arten *Dendrocoelum lacteum* und *Planaria gonocephala*.

Bei *Planaria gonocephala* kann, falls günstige Lebensbedingungen und besonders eine konstante Temperatur von 19-21° vorhanden sind, schon am 5. Tag nach dem Köpfen die Bildung eines kleinen Ersatzkopfes mit Augen beobachtet werden. Das Regenerat ist zuerst völlig pigmentfrei und hebt sich leicht vom Regeneranten ab. In früheren Untersuchungen des Autors mit G. WILHELMI (1950), bei denen das Regenerat in seiner Länge und Fläche am Tage des Wiedererscheinens der Augen gemessen wurde, konnte festgestellt werden, dass bei *Planaria gonocephala* zu diesem Zeitpunkt bei unbehandelten und mit wachstumshemmenden Stoffen, wie Colchicin, Trypaflavin u. a. Farbstoffen behandelten Würmern eine

ziemlich konstante Regenerationsleistung vollbracht worden ist. In ähnlicher Weise hatten schon ABELOOS (1927) und WEIGAND (1930) bei anderen Planarienarten festgestellt, dass Kopf- und Augenregeneration ungefähr synchron verlaufen. Nach unseren Untersuchungen an *Planaria gonocephala* und *Dendrocoelum lacteum* können lediglich starke, schon leicht toxisch wirkende, d.h. zu Allgemeinschädigungen der Würmer führende Konzentrationen intensiv wachstumshemmender Stoffe eine Ausnahme machen, indem hier kleine, oft verkümmerte und seltsam deformierte Augen, bisweilen mit der Ausbildung von Synophthalmien entstehen können, bevor das Regenerat das übliche Ausmass erreicht hat. Tritt dieser Fall einmal ein, so ist dabei mit dem Vorliegen einer hemmend wirkenden Substanz zu rechnen. Dieses an sich nicht häufige Ereignis einer zeitlichen Diskrepanz der Augen- und Kopfregeneration kommt noch seltener vor, wenn man die Auswertung der Versuche zu einem früheren Termin vornimmt. Man könnte die Regenerationsleistung nun so beurteilen, dass für jedes Tier der Tag des Wiederscheins der Augen bestimmt wird, wobei die so festgelegte Regenerationszeit behandelter Würmer mit derjenigen unbehandelte Kontrolltiere verglichen wird. Nach dem Obengesagten ist es jedoch — wie wir es in früheren Untersuchungen taten — besser, die Auswertung z. B. am 7. oder 10. Tag vorzunehmen, wobei festgestellt wird, wieviele der Würmer zu diesem Zeitpunkt noch augenlos sind.

Wichtig für die Auswahl der Planarien ist noch deren Grösse und Alter. Zu grosse und überalterte Tiere neigen zur Selbstteilung, indem sich in der Gegend des Pharynx ein Loch bildet. Zu kleine Tiere sind ebenfalls nicht geeignet, da dann zur Beobachtung des Wiedererscheinens der Augen eine stärkere Lupe verwendet werden müsste. Weiterhin ist die Akklimation der Würmer vom Milieu des Baches an das Leitungswasser des Laboratoriums langsam vorzunehmen, wobei vor allem auf eine vorsichtige Adaptation der Wassertemperatur zu achten ist. Die Tiere werden z. B. im Sommer schon auf dem Transport durch zu warmes Wasser oft schwer geschädigt, weswegen es sich empfiehlt, als Sammelgefäss eine Thermosflasche zu verwenden. Es sollte erst ca. 2—4 Wochen nach Einsetzen der Tiere und nach deren Gewöhnung an Temperaturen von ca. 20° mit dem Versuch begonnen werden. Ca. 2 mal wöchentlich werden unsere Würmer mit zerquetschten Insekten,

*Tubifex*, etwas geronnenem Blut etc. gefüttert. Da das Wasser aber leicht zu faulen beginnt, darf das Futter nur einige Stunden, längstens eine Nacht im Wasser verweilen. Eine unserer letzten Versuchsserien konnte nicht ausgewertet werden, da die Tiere nicht lange genug an die Lebensbedingungen des Laboratoriums angewöhnt worden waren und da sie offenbar vor Versuchsbeginn zu viel Nahrung aufgenommen hatten. Es sollte daher einige Tage vor Versuchsbeginn keine Fütterung mehr vorgenommen werden. Die Würmer speichern für längere Zeit genügend Nahrungsstoffe in ihrem Darmtractus.

Es zeigte sich jedoch, dass trotz Einhaltung der anderenorts geschilderten Versuchsbedingungen hinsichtlich Auswahl, Haltung und Vorbereitung der Tiere ein oft nicht ganz gleichartiges Verhalten der Würmer bezüglich ihrer Regenerationsleistung zu beobachten ist. Dies scheint vorwiegend auf gewisse jahreszeitliche Schwankungen bei der Regenerationsenergie zurückzuführen zu sein und ausserdem auf die Tatsache, dass das Tiermaterial trotz der Auswahl von Exemplaren von ähnlicher Körpergrösse nicht immer ganz homogen ist.

Daher stellen die bei der Auswertung der Versuche gewonnenen Resultate, hinsichtlich der Feststellung der minimalen toxischen und der maximalen regenerationshemmenden Konzentration keine streng absoluten Werte dar. Diese können nur mit den Resultaten bei den gleichzeitig untersuchten Kontrolltieren und denjenigen bei den mit anderen Präparaten zur gleichen Zeit behandelten Würmern direkt verglichen werden.

Je nach der aktuellen Widerstandsfähigkeit der betreffenden Planarien können sich die wirksamen Verdünnungen etwas verschieben. Wesentlich ist jedoch bei der Beurteilung der Resultate die Feststellung, ob ein Präparat überhaupt in irgend einer Einzelkonzentration oder gar einem gewissen Konzentrationsbereich wachstumshemmend wirkt. Trotzdem sind auch die Wirkungen mehrerer, nicht gleichzeitig untersuchter Präparate ungefähr miteinander vergleichbar, wie aus früheren Untersuchungen von verschiedenen Antimitotieis, Antihistaminen, Vitalfarbstoffen u. a. Präparaten hervorgeht (G. WILHELMI u. STEINMANN 1950, STEINMANN u. G. WILHELMI 1950, G. WILHELMI 1953 a u. b.).

In den hier speziell zur Darstellung gelangenden Versuchen wurden die während ca. 3 Monaten ans Leitungswasser gewöhnten

Planarien direkt nach der Decapitation für 48 Stunden verschiedenen Verdünnungen von Demecolcin<sup>1</sup> anvertraut. Das Präparat wurde zunächst in Aqua dest. gelöst und zur Hälfte mit Leitungswasser versetzt. Obwohl Planarien in destilliertem Wasser längere Zeit überleben, gewannen wir den Eindruck, dass das Aqua dest. die Toxizität der geprüften Substanzen etwas verstärkte. Wir setzten daher andere Lösungen in Leitungswasser an, wodurch die Lebensbedingungen der Planarien etwas physiologischer gestaltet wurden. Ein Tastversuch mit je 2 Tieren pro Konzentration diente zur Ermittlung der toxischen Grenzkonzentration. Für die Hauptversuche wurden dann 13 Verdünnungen von Demecolcin und zwar von 1:5000 bis 1:1.000.000 hergestellt. In Ergänzung und zur Überprüfung früherer Versuche wurden 4 weitere Konzentrationen von Colchicin verwendet, womit ein Vergleich mit Demecolcin ermöglicht werden sollte. Zwei Kontrollgruppen von Planarien wurden mit Leitungswasser angesetzt. Diesen 17 Verdünnungen wurden je 20 decapitierte Exemplare von *Planaria gonocephala* zugesetzt. Die Wassertemperatur betrug wie bei den beiden Kontrollgruppen zu ebenfalls 20 Tieren 19—21°. Die Kontrolle der Kopf-, bzw. Augenregeneration wurde bei diesen 380 Tieren jeweils am 5., 7., 10. und 14. Tag vorgenommen. Hierbei erhielten wir die in Tabelle 1 und 2 dargestellten Befunde.

Aus Tabelle 1 geht hervor, dass Demecolcin in Konzentrationen von 1:5.000 nach 48-stündiger Einwirkungsdauer für die Planarien toxisch wirkt. Wählt man den 7. Tag nach der Decapitation, d. h. den 5. Tag nach Beendigung der Behandlung als Zeitpunkt für die Bewertung der Versuche, so zeigt es sich, dass das Präparat in Konzentrationen von 1:10.000 bis 1:100.000 voll wirksam ist. Mit der Bezeichnung „voll wirksam“ ist gemeint, dass die Regeneration des Kopfes und der Augen praktisch ganz unterdrückt wird. Möglicherweise erstreckt sich der Wirkungsbereich auch noch auf Verdünnungen bis 1:200.000, wo am 7. Tag ebenfalls noch keine Augenregeneration zu beobachten war. Hingegen zeigte sich in einer anderen Versuchsreihe bei der Verdünnung von 1:150.000 eine kleine Schwankung, indem hier ein Tier (von 20) beide Augen und 2 weitere Würmer dieser Gruppe je ein Auge und die Köpfe

---

<sup>1</sup> Demecolcin = Substanz F oder Präparat 12 669 A, wurde von der Ciba A.G. Basel für diese Versuche freundlicherweise zur Verfügung gestellt.

bis zu einem entsprechenden Ausmass wieder gebildet hatten. Überhaupt wurden bei verschiedenen Versuchsserien mit Demecolcin wie bei den Colchicin-Versuchen vereinzelt Cyclophen beobachtet.

Tabelle 2 zeigt die Resultate von Versuchen, die zur selben Zeit vergleichsweise mit Colchicin angestellt wurden. Danach wirkt auch dieses Alkaloid in Verdünnungen von 1:5.000 toxisch, wobei die Mehrzahl der Tiere ad exitum kommt. Der hinsichtlich der Regenerationshemmung voll wirksame Konzentrationsbereich von Colchicin erstreckt sich mindestens von 1:10.000 bis 1:20.000, bzw. 1:25.000, wenn wir hier zur Ergänzung frühere Versuche miteinbeziehen (G. WILHELMI und STEINMANN, 1950).

Aus unseren Untersuchungen geht somit hervor, dass sich Planarien zur Prüfung der regenerationshemmenden Wirkung verschiedener Mitosegifte und anderer Präparate gut eignen. Es sei erwähnt, dass nach Untersuchungen mit G. WILHELMI (1950, 1953 *a* u. *b*) die meisten der an Planarien gewonnenen Resultate sich auch im Test am Axolotl zur Darstellung bringen lassen. Zweifellos ist es möglich, die Wirkung von Mitosegiften an Planarien durch Verlängerung der Expositionszeiten von 48 Stunden auf mehrere Tage zu intensivieren. In früheren Untersuchungen konnte festgestellt werden, dass durch Anwendung einer kurzen Einwirkungsdauer der wachstumshemmende Effekt von an sich wirksamen, aber weniger gut im Organismus haftenden Substanzen nicht voll erfasst werden kann. Umgekehrt führen längere Expositionszeiten leichter zu Schädigungen des ganzen Tieres, während die hier gewählte 48-stündige Behandlung die selektive Wirkung von Substanzen auf das Regenerationsgeschehen besser zur Darstellung zu bringen vermag. Die regenerationshemmende Wirkung von Colchicin und Demecolcin ist in einem ziemlich weiten Konzentrationsbereich vorhanden, während schwächer wirkende Präparate wie z. B. manche Antihistaminica (G. WILHELMI, 1953 *a* u. *b*) eine wesentlich geringere therapeutische Breite besitzen. Die toxische Grenzkonzentration ist für die beiden hier untersuchten Alkaloide aus *Colchicum autumnale* ungefähr die gleiche; sie liegt etwa bei 1:10.000. Dieser Befund hat nach den Untersuchungen von SCHÄR, LOUSTALOT und GROSS (1954) keine allgemeine Gültigkeit bei den Warmblütern. An der Maus und Ratte ist nach intravenöser Applikation Demecolcin 30—40 mal weniger toxisch als

Colchicin; demgegenüber weisen beide Alkaloide nach intraperitonealer Verabreichung beim Hamster und Meerschweinchen gleiche Werte für die akute Toxizität auf, wobei der Hamster die resistente und das Meerschweinchen die empfindlichere der untersuchten Tierarten ist.

Nach unseren Beobachtungen ist jedoch die regenerationshemmende Wirkung von Demecolcin bei *Planaria gonocephala* ungefähr 4—8 mal stärker als diejenige von Colchicin. Während bei weniger different wirkenden Präparaten ein wachstumshemmender Effekt meist nur bei Verwendung starker, mehr oder weniger toxischer Konzentrationen erzielt werden kann, wobei Ruhezellen und die an der Regeneration teilnehmenden Gewebelemente fast in gleicher Weise geschädigt werden, zeigt sich der spezifische Effekt von Präparaten auf regenerierende Gewebe an deren Wirkungsbreite, d. h. in einem hemmend wirkenden, doch den Regeneranten nicht schädigenden Verdünnungsbereich.

Wenn wir uns fragen, was unsere Befunde hinsichtlich der Art der Beeinflussung des Regenerationsvorganges zu bedeuten haben, so muss zunächst vermutet werden, dass es sich entsprechend der bekannten Mitosegiftwirkung von Colchicin und verwandter Präparate auch hier um einen antimitotischen Effekt handelt.

Der Regenerationsprozess ist gerade bei Planarien sehr genau studiert und die betreffenden Beobachtungen in zahlreichen Publikationen niedergelegt worden (STEINMANN, 1908, 1916, 1925; STEINMANN u. BRESSLAU, 1913; J. WILHELMI, 1909 *a-c*; LANG, 1912; ABELOOS, 1927; CURTIS u. SCHULZE, 1932, und zahlreiche andere Autoren).

Danach ist es zweifellos so, dass bei dieser Tierart die Neubildung eines verloren gegangenen Körperteils sehr rasch und mit grosser Energie betrieben wird, wobei es sich offensichtlich um ein sehr planmässiges und zweckmässiges Vorgehen handelt. Die kausale Betrachtungsweise führt hier, wie überhaupt in der Biologie, nicht zum Ausgangspunkt des konsekutiven Geschehens, somit nicht zum erschöpfenden Verständnis eines biologischen Vorganges. Wenn man sich die Zweckmässigkeit der Teilvorgänge bei der Regeneration vergegenwärtigt, so erkennt man gerade hier den Wert der teleologischen Betrachtungsweise.

Eine Anzahl von Forschern glaubte, in den Geweben der Planarien ruhende Zellen, die sie als Residuen aus der Embryonalzeit

ansahen, gefunden zu haben. Man schrieb diesen „Bildungszellen“, auch „Reservezellen“ oder „Neoblasten“ genannt, besondere Fähigkeiten beim Regenerationsprozess zu. Da diese Zellen offenbar beweglich waren und auf das entstehende Regenerat hinwanderten, erhielten sie auch die Bezeichnung „Wanderzellen“. Diesen Neoblasten sollte nun einmal die Aufgabe zukommen, je nach Bedarf Gonaden oder Regenerationsgewebe zu bilden. J. WILHELMI (1909 a-c), P. LANG (1912) und später noch eine Reihe anderer Forscher vertraten jedoch, wie der Autor (1916, 1925), die Ansicht, die omnipotenten Bildungs- oder Wanderzellen entstünden durch Rückdifferenzierung der verschiedensten völdifferenzierten Zellen, wie solchen der Muskulatur, der Dotterstöcke und vor allem aus allen möglichen Drüsen wie Ovarien und Hoden, ferner den Geschlechtsgängen, dem Darm usw. Dieser bei Bedarf in Gang gesetzte Umbildungsprozess rekrutiert das erforderliche Zellmaterial aus den gerade entbehrlichen Gewebeteilen der Planarien. Die Ansichten über den Vorgang der Dedifferenzierung gehen auseinander. Sicher kann diese auch ohne Zellteilung vor sich gehen (STEINMANN, 1925 u. a.), nach P. LANG (1912) und WEIGAND (1930) geschieht jedoch die Umbildung in den meisten Fällen bei mitotischer Teilung der betreffenden Zellen. Andererseits findet sich auch an der Grenzfläche des Regeneranten gegen den sich neu bildenden Körperteil oft eine Anhäufung von Mitosen, während diese im Regenerat selbst seltener zu beobachten sind. CURTIS u. SCHULZE (1932) beobachteten an den Bildungszellen, die sie jedoch für persistierende embryonale Zellen hielten, während der Regeneration ebenfalls häufige mitotische Teilungen.

Aus diesen Beobachtungen geht eindeutig hervor, dass es sich bei der Regeneration an Planarien im Wesentlichen nicht um eine Verlagerung fertigen Zellmaterials handelt, sondern dass der Vorgang des Wachstums durch Zellvermehrung mittels mitotischer Teilung dabei eine beträchtliche Rolle spielt. Demnach kann man sich die Hauptwirkung der Colchicum-Alkaloide auf den Regenerationsvorgang sehr wohl als antimitotischen Effekt erklären.

Unsere Versuche geben keine Auskunft darüber, ob Demecolcin in selektiver Weise auf ein bestimmtes Zellsystem einwirkt. Mit Sicherheit kann nur ausgesagt werden, dass Zellen, die einen wesentlichen Anteil am Regenerationsgeschehen haben, hemmend beeinflusst werden.

TABELLE 1.

*Regenerationshemmende Wirkung an Planaria gonocephala.*

Demecolcin (Präp. 12 669 A, Ciba) Verdünnungen mit Leitungswasser  
Expositionszeit: 48 Std. Wassertemperatur 19-21°. Beobachtung der  
Kopf- u. Augenregeneration am 5.—14. Tag. 20 Tiere pro Konz.

Konzentration	Zahl der augenlosen Tiere in %			
	5. Tag	7. Tag	10. Tag	14. Tag
1 : 5.000	100 (—)	10 (90 Ex)	10 (90 Ex)	10 (90 Ex)
1 : 10.000	100 (—)	100 (—)	100 (—)	100* (—)
1 : 15.000	100 (—)	100 (—)	100 (—)	100 (—)
1 : 20.000	100 (—)	100 (—)	100 (—)	100 (—)
1 : 30.000	100 (—)	100 (—)	100 (—)	85+5 C (—)
1 : 50.000	100 (—)	100 (—)	100* (—)	90*+10 C (—)
1 : 75.000	100 (—)	100 (—)	100 (—)	90 (—)
1 : 100.000	100 (—)	100 (—)	80* (—)	55*+10 C (—)
1 : 150.000	100 (—)	85+10 C (—)	15 (—)	0 (—)
1 : 200.000	100 (—)	100 (—)	15+5 C (—)	0 (—)
1 : 300.000	100 (—)	60 (—)	0 (—)	0 (—)
1 : 500.000	80 (—)	0+20 C (—)	0+5 C (—)	0 (—)
1 : 1 Mill.	85 (—)	20+5 C (—)	0 (—)	0 (—)
Kontrollgruppe I	10 (—)	0 (—)	0 (—)	0 (—)
Kontrollgruppe II	25 (—)	0 (—)	0 (—)	0 (—)

*Anmerkung* : Unter den Prozentzahlen der augenlosen Tiere steht in Klammern die Anzahl der ad exitum gekommenen Tiere (ebenfalls in %). Die Zahl der Planarien, die nur ein Auge regeneriert haben, steht neben den Angaben über die noch augenlosen Tiere und ist mit einem C bezeichnet (C = Cyclop).

\* bedeutet, dass sich bei den als negativ gerechneten Tieren einzelne befinden, die zwar die Augen wieder gebildet haben, bei denen aber die Kopfgrösse deutlich zurück geblieben ist.

Im Selbstversuch konnte festgestellt werden, dass nach über 3-wöchiger Zufuhr von täglich 4—5 mg Demecolcin per os die Zahl der Leukocyten nicht verändert wurde. Der Gesamt-Blutstatus wurde nach den Untersuchungen von Dr. med. S. BRÄNDLI, Aarau unter der Einwirkung des Präparates nicht wesentlich beeinflusst. Insbesondere stellten sich keine Anzeichen einer Granulocytopenie ein.

Genauere Untersuchungen über die Wirkungsweise von Demecolcin auf die Zelle wurden an Planarien nicht vorgenommen, da dieses Versuchsobjekt hierfür weniger geeignet ist. Hingegen sind für diesen Zweck grosse Zellen mit leicht zu beobachtenden Teilungsfiguren, wie z. B. die Leydig'schen Zellen beim Axolotl u. a. zu verwenden.

TABELLE 2.

*Regenerationshemmende Wirkung an Planaria gonocephala.*

Präparat: *Colechicinum purissimum* «Merck». Verdünnungen mit Leitungswasser. Expositionszeit 48 Std. Wassertemperatur 19-21°. Beobachtung der Kopf- und Augenregeneration am 5.—14. Tag. 20 Tiere pro Konzentration.

Konzentration	Zahl der augenlosen Tiere in %			
	5. Tag	7. Tag	10. Tag	14. Tag
1: 5.000	100 (—)	95 (5 Ex)	80 (20 Ex)	20 (80 Ex)
1: 10.000	100 (—)	100 (—)	100 (—)	100* (—)
1: 20.000	100 (—)	100 (—)	90 (—)	55 (—)
1: 30.000	100 (—)	70+5 C (—)	50+5 C (—)	0 (—)
Kontrollgruppe I	10 (—)	0 (—)	0 (—)	0 (—)
Kontrollgruppe II	25 (—)	0 (—)	0 (—)	0 (—)
Früher gewonnenes Resultat (W) 1: 25.000	100 (—)	100 (—)	60 (—)	40 (—)

Anmerkung: siehe Tabelle 1.

W = G. WILHELMI U. STEINMANN (1950).

## ZUSAMMENFASSUNG

Nach einigen histogenetischen Betrachtungen zum Regenerationsprozess bei Planarien und nach der Beschreibung der Versuchstechnik zur Prüfung der regenerationshemmenden Wirkung an *Planaria gonocephala* werden die mit den Alkaloiden Colchicin und Demecolcin aus *Colchicum autumnale* bei diesem Test gewonnenen Resultate mitgeteilt. Während die Toxizität der beiden Präparate bei dieser Planarienart ungefähr gleich ist, erweist sich Demecolcin hinsichtlich des regenerationshemmenden Effekts als mindestens 4—8 mal wirksamer als Colchicin.

## LITERATURVERZEICHNIS

- ABELOOS, 1927. *La vitesse de la régénération de la tête chez Plan. gonocephala* Dugès. *Influence de la taille des individus opérés.* C. rend. Soc. Biol. 46: 923.
- BOCK, H. E. u. R. GROSS, 1953. *Colchicinwirkungen und Granulocytopoese.* Klin. Wschr. 31: 816.
- BROCK, N., H. DRUCKREY u. H. HERKEN, 1939. *Über Kerngifte und Cytoplasmagifte.* Arch. exper. Path. 193: 679.
- BUCHER, O. 1939. *Über den Einfluss von Colchicin und Trypaflavin auf den Wachstumsrhythmus und die Zellteilung von Fibroblastenkulturen.* Z. f. Zellf. u. mikroskop. Anat. 29: 283.
- 1940. *Zur Zelltoxikologie einiger Pharmaka.* Schweiz. med. Wschr. 70: 910.
- CURTIS u. SCHULZE, 1932. *The Contrasting Powers of Regeneration in Planaria and Proctotyla.* J. Morphol. 26: 477.
- DUSTIN, A. P. 1933. *Le phénomène de l'excrétion sphérolaire dans l'intestin grêle de la Souris au cours des premiers jours de la vie extra-utérine.* Arch. Zool. exp. 75: 353.
- 1938. *A propos des applications des poisons caryoclasiques à l'étude des problèmes de pathologie expérimentale, de cancérologie et d'endocrinologie.* Arch. exp. Zellforsch. 22: 395.
- LANG, P. 1912. *Über Regeneration bei Planarien.* Arch. mikr. Anat. 79: 361.
- LEHMANN, F. E. 1945. *Zur entwicklungsphysiologischen Wirkungsanalyse von antimitotischen Stoffen.* Experientia. 1: 232.
- 1947. *Chemische Beeinflussung der Zellteilung.* Experientia. 3: 223.

- LETTRE, H. u. E. HARTWIG. 1952. *Vergleich ringgeschlossener und ring-offener Verbindungen vom Colchicintyp auf ihre anti-mitotische Wirkung*. Hoppe-Seilers Z. 291: 164.
- LETTRE, H. u. R. LETTRE. 1953. *Zum Wirkungsunterschied von Desacetyl-Colchicin und Isodesacetyl-Colchicin*. Naturwiss. 40: 108.
- MOESCHLIN, S., H. MEYER u. A. LICHTMAN. 1953. *Ein neues Colchicum-Nebenalkaloid (Demecolcin Ciba) als Cytostaticum myeloischer Leukaemien*. Schweiz. med. Wschr. 83: 990.
- PERNICE, B. 1889. *Sulla cariocinesi delle cellule epiteliali ed endoteliali della mucosa nello stomaco e nell'intestino in casi di enterite gastrica sperimentale in seguito ad avvelenamento per la colchicina*. Sicilia Med. 1: 265.
- PRADA, N. 1946. *Effect of Benzopyrene on Regeneration in Amphibia*. Tumori. 32: 151.
- SANTAVY, F. u. T. REICHSTEIN. 1950. *Isolierung neuer Stoffe aus dem Samen der Herbstzeitlose Colchicum autumnale L.* Helv. chim. Acta. 33: 1606.
- SANTAVY, F., R. WINKLER u. T. REICHSTEIN. 1953. *Zur Konstitution von Demecolcin (Substanz F) aus Colchicum autumnale L.* Helv. chim. Acta. 36: 1319.
- SCHÄR, B., P. LOUSTALOT u. F. GROSS. 1954. *Demecolcin (Subst. F), ein neues, aus Colchicum autumnale isoliertes Alkaloid mit starker antimitotischer Wirkung*. Klin. Wschr. 32: 49.
- SENTEIN, P. 1947 a. *Sur l'action comparée de la colchicine et du chloral sur les cellules épithéliales et nerveuses des larves d'amphibiens*. C. rend. Assoc. Anatom.
- 1947 b. *Action comparée de la colchicine et du chloral sur le développement des œufs d'amphibiens anoures*. C. rend. Soc. Biol. 141: 352.
- STEINMANN, P. 1908. *La régénération chez les planaires*. Arch. Sc. phys. Genève. 26: 552.
- 1916. *Autotomie, ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Teilung, Transplantation und Regeneration der Tricladida*. Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Verl. Winter, Leipzig. S. 3249.
- 1925. *Das Verhalten der Zellen und Gewebe im regenerierenden Tricladenkörper*. Verh. Naturf. Ges. Basel. 36: 133.
- STEINMANN, P. u. E. BRESSLAU. 1913. *Die Strudelwürmer*. Monographien einheimischer Tiere, 5, Verlag Klinkhardt, Leipzig.
- STEINMANN, P. u. G. WILHELMI. 1950. *Einfluss basischer Vitalfarbstoffe auf die Regeneration bei Planarien und Axolotl*. Roux' Arch. 144: 329.
- STORTI, E. e R. GALLINELLI. 1953. *Osservazioni cliniche e sperimentali con la sostanza F, estratta dal colchicum autumnale*. Comunic. 1° Riun. Soc. Ital. Chemioter., Milano.

- UFFER, A., O. SCHINDLER, F. SANTAVY u. T. REICHSTEIN. 1954. *Demecolcin*. Helv. chim. Acta. 37: Nr. 1.
- WEIGAND, K. 1930. *Regeneration bei Planarien und Clavellina unter dem Einfluss von Radiumstrahlen*. Z. wiss. Zool. 136: 255.
- WILHELMI, G. 1953 a. *Über den Einfluss antiphlogistisch wirkender Pharmaka auf den Regenerationsvorgang bei Planaria gonocephala und Amblystoma mexicanum*. Arch. exper. Path. 218: 101.
- 1953 b. *Action des antiphlogistiques sur la régénération et sur la croissance de différentes tumeurs chez l'animal*. Communic. 1<sup>o</sup> Riun. Soc. Ital. Chemioter. Milano.
- WILHELMI, G. u. P. STEINMANN. 1950. *Regenerationshemmende Wirkung von Mitosegiften an Planarien und Axolotl*. Roux' Archiv. 144: 265.
- WILHELMI, J. 1909 a. *Tricladen*. 32. Monographie der zoologischen Station Neapel. R. Friedländer u. Sohn, Berlin.
- 1909 b. *Zur Biologie der Seetricladen*. Habilitationsschrift Universität Zürich, Verlag Engelmann, Leipzig.
- 1909 c. *Zur Regeneration und Polypharyngie der Tricladen*. Zool. Anzeiger. 34: 673.
- WOKER, H. 1943. *Phasenspezifischer Effekt von Colchicin bei der Reifungsteilung von Tubifex*. Rev. Suisse Zool. 50: 237.
- 1944. *Colchicin-Wirkung auf Mitose und Entwicklungsfähigkeit von Tubifex-Eiern*. Rev. Suisse Zool. 51: 109.
-

590.5494

SD

Tome 61

Fascicule 2 (Nos 6-10)

Mai 1954

# REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

MAURICE BEDOT  
fondateur

PIERRE REVILLIOD  
directeur honoraire

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

EMILE DOTRENS  
Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

AVEC LA COLLABORATION DE

GASTON MERMOD  
Conservateur de zoologie et malacologie

et

HERMANN GISIN  
Conservateur des arthropodes



GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG  
1954

# REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 61. En cours de publication.

	Pages
N° 1. E. DOTRENS. Eugène PENARD, Président d'honneur de la Société Suisse de Zoologie, 1855-1954 . . . . .	1
N° 2. Hans WACKERNAGEL. Der Schnabelwulst des Stars ( <i>Sturnus vulgaris</i> L.) . . . . .	9
N° 3. Peter BOPP. Schwanzfunktionen bei Wirbeltieren. Ein Beitrag zur vergleichenden Biologie und Psychologie der Wirbeltiere . . . . .	83
N° 4. H. P. HAEFELFINGER. Inkretorische Drüsenkomplexe im Gehirn decapoder Cephalopoden. (Untersuchungen an <i>Illex coindeti</i> ) . . . . .	153
N° 5. P. STEINMANN. Ueber die Wirkung von Substanz F (Demecolcin) aus <i>Colchicum autumnale</i> auf den Regenerationsvorgang bei Planarien . . . . .	163
Fascicule supplémentaire. Hans BURLA. Zur Kenntnis der <i>Drosophiliden</i> . Französisch West-Afrika. (Mit 224 Textabbildungen und 5 Tabellen) . . . . .	1-218
N° 6. P. TSCHUMI. Konkurrenzbedingte Rückbildungen der Hinterextremität von <i>Xenopus</i> nach Behandlung mit einem Chloraethylamin. (Mit 32 Textabbildungen.) . . . . .	177
N° 7. W. WITTMER. Zur Kenntnis der <i>Cantharidae</i> und <i>Malachiidae</i> der Insel Formosa. (Mit 4 Textabbildungen.) . . . . .	271
N° 8. J. DE BEAUMONT. Remarques sur la systématique des Nyssoninae paléarctiques (Hym. Sphecid.) . . . . .	283
N° 9. W. MOSIMANN. Systématisation des ramifications du nerf vague dans le plexus solaire chez le Rat blanc. (Avec 3 figures dans le texte.) . . . . .	323
N° 10. R. GEIGY und F. ENGELMANN. Beitrag zur Entwicklung und Metamorphose des Darmes bei <i>Xenopus laevis</i> Daud. . . . .	335

---

## Prix de l'abonnement :

Suisse Fr. 60.—

Union postale Fr. 65.—

(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*, Muséum d'Histoire naturelle, Genève

AUS DER ZOOPHYSIOLOGISCHEN ABTEILUNG  
DES ZOOLOGISCHEN INSTITUTS DER UNIVERSITÄT BERN

# Konkurrenzbedingte Rückbildungen der Hinterextremität von *Xenopus* nach Behandlung mit einem Chloräthylamin<sup>1</sup>

Ein entwicklungsphysiologischer Beitrag zur Evolution  
und Teratologie der Gliedmassen der Wirbeltiere

von

**Pierre TSCHUMI**

Mit 32 Textabbildungen.

## INHALTSÜBERSICHT

	Seite
I. EINLEITUNG . . . . .	178
1. Die Entwicklungsphysiologie der Extremitäten . . . . .	180
2. Experimentell erzeugte Realisationsstufen der Extremitäten . . . . .	182
3. Die physiologische Konkurrenz . . . . .	184
4. Eigene Experimente . . . . .	187
II. MATERIAL UND METHODE . . . . .	187
1. Objekt . . . . .	187
2. Die Normalentwicklung der Hinterextremität von <i>Xenopus</i> . . . . .	188
3. Methyl-bis-(beta-Chloräthyl)-Amin-Chlorid . . . . .	189
4. Die Behandlung der Beinknospen . . . . .	190
5. Die Aufzucht der behandelten Larven . . . . .	191
6. Untersuchungsmethoden . . . . .	191

<sup>1</sup> Herrn Prof. Dr. F. BALTZER zum 70. Geburtstag in Verehrung gewidmet.

	Seite
III. EIGENE ERGEBNISSE . . . . .	195
1. Übersicht über die erhaltenen Anomalien . . . . .	195
2. Die Entwicklung der auf dem Blastemstadium behandelten Extremitäten . . . . .	197
a) Die primäre Reaktion der behandelten Knospen . . . . .	197
b) Der Vorgang der Zehen- und Fussreduktion . . . . .	203
c) Die Verkleinerung des Blastems und ihre Folgen . . . . .	208
d) Die Entstehungsweise von eher mosaikartigen Missbil- dungen . . . . .	214
3. Die Morphologie der auf dem Blastemstadium behandelten Beine . . . . .	218
a) Realisationsstufen des ganzen Beins . . . . .	218
b) Die Reduktionsfolgen der Zehen und Metapodien . . . . .	224
c) Gestufte Reduktion und relative Minimalgrösse der Anlagen . . . . .	227
d) Die Reduktion von Phalangen . . . . .	230
e) Die Reduktion der Tarsalelemente . . . . .	231
f) Durch lokale Blastemrestitution entstandene Fehlbil- dungen . . . . .	234
4. Die Entwicklung der nach ihrer Differenzierung behandel- ten Extremitäten . . . . .	237
IV. ZUSAMMENSTELLUNG UND DISKUSSION DER ERGEBNISSE . . . . .	240
1. Die Realisationsstufen der Extremitäten, die Gesetzlichkei- ten ihrer Entwicklung und ihre entwicklungsphysiologische und stammesgeschichtliche Bedeutung . . . . .	241
2. Die Beziehungen der experimentellen Anormogenesen zur Teratologie . . . . .	252
V. ZUSAMMENFASSUNG . . . . .	257
VI. LITERATURVERZEICHNIS . . . . .	262

## I. EINLEITUNG

Diese Arbeit befasst sich mit dem Einfluss einer antimittotischen und vor allem zellletaln Substanz auf die Beinentwicklung von *Xenopus*. Schon die ersten Versuche zeigten, dass sich aus der gestörten Entwicklung und der Morphologie behandelter Beine

Prinzipien ableiten liessen, die speziell für Fragen der Entwicklungsphysiologie, der Teratologie und auch für Probleme der Evolution der Extremitäten von Bedeutung sind<sup>1</sup>.

Das Ziel dieser Arbeit besteht also weniger im genauen Erfassen der zellphysiologischen Wirkungsweise des Chloraethylamins als vielmehr in der Erforschung der entwicklungsphysiologischen Gesetzmäßigkeiten, die in der modifizierten Entwicklung und in der endgültigen Gestalt der behandelten Extremitäten zum Ausdruck kommen.

Mit Chloraethylamin (eigene Versuche), Colchicin oder andern antimitotischen Stoffen (LEHMANN 1946; GABRIEL 1946; BRETSCHER 1947-1951; ANCEL 1950) behandelte Beinknospen entwickeln sich im Zusammenhang mit den zelletalen Effekten sehr oft zu Extremitäten mit ungleich stark verkürzten oder sogar mit fehlenden Strahlen. Derartig reduzierte Gliedmassen entstehen, wie wir sehen werden, auch nach ganz andern experimentellen Eingriffen. Im Hauptteil dieser Arbeit wird zu untersuchen sein, welcher entwicklungsphysiologische Mechanismus dieser abweichenden Entwicklung zugrunde liegt.

Mit Strahlenreduktion verbundene Umkonstruktionen der Extremitätengestalt sowie Rudimentierung oder Totalreduktion auch anderer Organe sind in der Stammesgeschichte häufige aber noch wenig befriedigend erklärte Erscheinungen. Die experimentelle Erzeugung von Organen mit rudimentären oder ganz reduzierten Abschnitten gibt daher die Möglichkeit, die bei phylogenetischen Umkonstruktionen und damit bei der Ontogenese umkonstruierter Organe wirksamen Faktoren zu analysieren. Diese Frage wird in der Diskussion der Ergebnisse eingehend erörtert (siehe auch TSCHUMI 1953).

Aus behandelten Knospen entwickelten sich häufig auch Missbildungen von grundsätzlich anderer Art als die erwähnten Reduktionen. Auch diese Anormogenesen sollen näher untersucht werden, und es werden sich aus ihnen vielleicht Schlüsse ziehen lassen über vermutliche Ursachen und Entstehungsweisen von Missbildungen, wie sie bei Menschen und Tieren gelegentlich spontan auftreten oder vererbt werden.

---

<sup>1</sup> Eine teilweise Zusammenstellung dieser Ergebnisse wurde 1950 mit einem Fakultätspreis der Universität Bern bedacht.

Eine fast harmonische Verkleinerung der Gliedmassen ohne Zehenausfälle ergab endlich die Behandlung der jungen schon differenzierten Beine. Diese Versuche geben Auskunft über Fragen der Wachstumskoordination.

Die verschiedenen Anomalien sind aus Gründen, die später (S. 206) erörtert werden, kein spezifischer Effekt der angewandten Substanz. Sie sind lediglich eine Folge der anormalen Bedingungen, die sich aus der Vernichtung verschieden grosser Mengen von Zellen und aus einer vorübergehenden Mitosehemmung ergeben.

Die Anwendung einer antimitotischen und zelletalen Substanz hat uns somit auf noch wenig bearbeitete Probleme der Extremitäten-Entwicklungsphysiologie geführt. Es scheinen namentlich die verschiedengradigen Reduktionen Einblick zu gewähren in die Phase der Musterbildung, also der „Segregation“ des Blastems (LEHMANN 1945) und der nachfolgenden Herausbildung der Gestalt durch Differenzierung.

Die in dieser Arbeit aufgefundenen Gesetzmässigkeiten, zu denen das Prinzip der physiologischen Konkurrenz gehört, wurden zum Teil schon durch zahlreiche andere Autoren erkannt. Leider fehlte es aber bisher an einer angemessenen Berücksichtigung und Synthese dieser früheren Untersuchungen. Ich möchte daher als Einführung in die eigene Problemstellung und -bearbeitung dies so nachholen, dass ich hier anschliessend eine knappe Übersicht über wesentliche zu Beginn meiner Arbeit vorliegende Ergebnisse gebe.

#### 1. DIE ENTWICKLUNGSPHYSIOLOGIE DER EXTREMITÄTEN.

Die meisten bisherigen Experimente beziehen sich auf früheste Stadien der Extremitätenentwicklung und wurden meist an Urodelen ausgeführt. Hinter- und Vorderextremität entstehen im physiologischen Zentrum zweier Felder, die das ganze Seitengebiet zwischen beiden Extremitäten einnehmen und sich in einer mittleren Zone leicht überschneiden (BALINSKY 1933; FILATOW 1930 *b*; PERRI 1951, 1952). In diesen Feldern verschiebt sich eine kritische Phase der Kompetenz zu Extremitätenbildung von vorne nach hinten, was sich im späteren Auftreten der Hinterextremität äussert (BALINSKY 1937 *b*). Aus den zahlreichen Transplantationsexperimenten von BALINSKY, FILATOW, HARRISON, ROTMANN u.a. geht nicht eindeutig hervor, ob Epidermis, Mesoderm oder beide zusammen Träger des Feldes sind. Die primäre Induk-

tionswirkung geht wahrscheinlich von der Somatopleura aus, welche die präsumtive Extremitätenepidermis aktiviert. Diese zieht dann die abgespaltenen, wahrscheinlich indifferenten Mesodermzellen an und organisiert und induziert sie zum Extremitätenblastem.

Von da an scheinen zwischen Epidermis und Mesoderm innige Wechselbeziehungen und gegenseitige Beeinflussung zu bestehen, sodass die weitere Entwicklung der Extremität als „kombinative Einheitsleistung“ (LEHMANN 1933) ektodermaler und mesodermaler zum Teil synergetischer Tendenzen aufgefasst werden muss: Trögen in jungen Stadien sind sowohl Mesoderm wie auch Epidermis Träger der Extremitätentendenzen (FILATOW 1930 *b*), und ferner sind bei der Morphogenese nicht nur mesodermale Faktoren von Bedeutung, sondern es erweist sich auch die Epidermis als unentbehrlich und mitbestimmend (STEINER 1928; FILATOW 1930 *a*, *b*; ROTMANN 1933; BALINSKY 1935; WILDE 1950).

Eine ganz besondere Bedeutung kommt der Epidermis bei der Entwicklung der Vogelextremität zu (SAUNDERS 1948). Hier ist die distale Ektodermleiste für das apikale Wachstum der Knospe und die mosaikartige Niederlegung des präsumtiven Materials ganz unentbehrlich. Bei Amphibien, deren Gliedmassenanlagen viel regulationsfähiger sind als diejenigen der Vögel, konnte bisher nichts Analoges festgestellt werden.

Entsprechend den beiden qualitativ verschiedenen Feldern haben die Extremitätenanlagen schon bei ihrer Bildung die Tendenz, sich zu Vorder- oder Hinterextremität zu entwickeln (FILATOW 1928; MANGOLD 1929; RUUD 1929; BALINSKY 1935). Die Segregation der beiden Felder erfolgt wohl während der Gastrulation (DETWILER 1933).

Die Anlagen und jungen Knospen der Amphibiengliedmassen sind durch hohe Regulationsfähigkeit ausgezeichnet (HARRISON 1918), obschon eine antero-posterior-Polarität wahrscheinlich von der Gastrulation her irreversibel determiniert ist (DETWILER 1933 u.a.). In der jungen Knospe findet dann die Fixierung der dorso-ventralen Polarität und damit der Seitenqualität der zukünftigen Extremität statt und wenig später auch diejenige der medio-lateralen Polarität (HARRISON 1925; SWETT 1927; BALINSKY 1931; RUUD 1931; BRANDT 1944, zit. in WERTHEMANN 1952). Bei den Anuren sind z.B. längliche Knospen (Höhe: Basis = 2,5: 1) schon endgültig polarisiert (GRÄPER). Träger der Polarität sind sowohl Mesoderm wie auch Epidermis (BALINSKY 1931).

Die dreidimensionale Polarisierung der Gliedmassenknospe ist die Grundlage für die spätere Segregation und Morphogenese. Dass bei dieser und der Gewebisdifferenzierung das Nervensystem keine Rolle spielt, konnte HAMBURGER (1929) nachweisen. Sonst sind aber diese späteren Phasen der Entwicklung — und diese interessieren uns hier in erster Linie — experimentell viel weniger bearbeitet worden als die bisher besprochenen. Immerhin liegen hierüber etliche wegweisende Befunde vor:

## 2. EXPERIMENTELL ERZEUGTE REALISATIONSSTUFEN DER EXTREMITÄTEN.

Die normale Entwicklung der Gliedmassen führt zu einem wohlproportionierten Organ mit arteigenem Muster, das heisst zum „normalen Realisationsgrad“ oder zur „normalen Realisationsstufe“ der Extremitäten (METTETAL 1939; LEHMANN 1948; ANDRES 1948). Bei verschiedensten Experimenten, die speziell an Gliedmassen oder deren Anlagen oder an ganzen Embryonen ausgeführt wurden, entwickelten sich aber häufig Extremitäten, denen eine, zwei oder mehr Zehen fehlten, oder die sogar bis auf proximalste Elemente reduziert waren. Derartige „niedere Realisationsgrade“, namentlich solche mit reduzierter Zehenzahl, wurden erhalten bei Transplantations- und andern entwicklungsmechanischen Experimenten (HARRISON 1918; GRÄPER 1926 *b*; FILATOW 1927; RUUD 1929; WILDE 1950), bei Regenerationsexperimenten an Urodelen (GUYÉNOT & SCHOTTÉ 1923; MILOJEVIC 1924; WEISS 1924; SCHOTTÉ 1926; GUYÉNOT 1927; METTETAL 1939; JUGE 1940; GUYÉNOT e. a. 1948), bei Hungerlarven, nach Operation oder nach Behandlung der Embryonen mit Kälte oder Wärme (HAMBURGER 1925; SCHMALHAUSEN 1925; STURKIE 1943; BLOUNT 1950); dann durch Bestrahlung von Embryonen oder Extremitätenanlagen (BUTLER 1933; PUCKETT 1936; BRUNST 1950 *a*; SCHUÉ 1951) und endlich nach Behandlung von Embryonen oder von Gliedmassenanlagen mit antimotischen Stoffen (GABRIEL 1946; LEHMANN 1946; BRETSCHER 1947-1951; ANCEL 1950; BRETSCHER & TSCHUMI 1951; TSCHUMI 1953). Zahlreiche Autoren erwähnen derartige Befunde nur nebenbei. Aufschlussreiche Beobachtungen mit Versuchen, die Genese niederer Realisationsstufen zu erklären, finden sich jedoch in folgenden Arbeiten:

1925 erhielt HAMBURGER nach Augen- und Mittelhirnextirpationen bei *Rana fusca* Larven 53 Tiere mit Beindefekten, zur Hauptsache mit Verkürzung oder Ausfall von Zehen an beiden Füßen. Dabei waren, wie er selbst feststellt, nicht beliebige Zehen reduziert, sondern vor allem Randzehen. In erster Linie fiel die I. aus; bei stärkerer Reduktion zusätzlich die V. und endlich auch die II. Die Zehen III und IV waren nur bei Reduktion der übrigen verkümmert. Die Reduktion erfasste die Zehen somit in bestimmter Reihenfolge, wobei, wie HAMBURGER bemerkt, die zuletzt angelegten Teile am stärksten reduziert waren.

Analoge Beziehungen zwischen Reduktionsfolge und morphogenetischer Reihenfolge stellten WEISS 1924, SCHMALHAUSEN 1925, GUYÉNOT 1927, METTETAL 1939, GUYÉNOT e. a. 1948 und BLOUNT 1950 fest.

HAMBURGER glaubte, die Zehenausfälle auf eine abgeschwächte, vom IV. Strahl ausgehende Induktionswirkung zurückführen zu können. Schon 1923 hatten aber GUYÉNOT & SCHOTTÉ eine ganz andere Erklärung der bei ihren Regenerationsexperimenten häufigen Zehenreduktionen

gefunden: Sie stellten fest, dass sich aus einem Regenerationsblastem immer dann Gliedmassen mit reduzierter Zehenzahl entwickelten, wenn das Blastem aus irgend einem Grunde zu klein war. Ergänzend führte GUYÉNOT 1927 aus, dass bei ungenügender Blastemmasse diejenigen Skeletteile, die zuerst eine bestimmte Menge davon verbrauchen, am sichersten realisiert werden, während die zuletzt entstehenden fehlerhaft sind. Es entsteht also keine harmonisch verkleinerte Extremität; eine bestimmte Gewebsmasse scheint vielmehr nur eine bestimmte Anzahl Zehen bilden zu können.

Auf die Beziehungen zwischen Blastemgröße und Realisationsgrad haben GUYÉNOT und Mitarbeiter später noch wiederholt hingewiesen. Ihre Ergebnisse wurden vor allem durch METTETAL (1939) anhand eines umfangreichen Materials bestätigt und ergänzt: Bei Transplantation verschiedenaltiger Regenerationsblasteme fällt der Realisationsgrad, ausgedrückt in Fingerzahl, umso tiefer aus, je jünger und damit je kleiner das Transplantat war. Es gelang METTETAL, diese Beziehung quantitativ zu erfassen: Wenn sich die Knospenvolumina verhalten wie 1:3:7:11, dann verhalten sich die durchschnittlichen Zehenzahlen der sich daraus entwickelnden Gliedmassen wie 1:3,08:10,8:12,4. Nach vollendeter Regeneration findet sich dementsprechend eine bestimmte Knorpelmasse auf eine bestimmte Zehenzahl verteilt. Aus der Tatsache, dass die zuerst entstehenden Finger bei reduzierten Beinen kaum kürzer sind als bei normalen, schloss METTETAL, dass der erste Finger, der sich differenziert, eine bestimmte Materialmenge verbraucht, unabhängig von der Totalmasse. Der Rest wird bis zur Erschöpfung für die Bildung der andern Zehen gebraucht. Dadurch erklärt sich die Reduktion vorzugsweise der zuletzt entstehenden Teile.

Statistisch geprüfte Messungen und namentlich Bestimmungen der Blastemgröße zur Zeit der für die Musterbildung kritischen Phase der Segregation wurden durch die genannten Autoren nicht ausgeführt. Ihre sehr anregenden Ergebnisse bedürfen daher einer angemessenen Nachprüfung. Ferner wurden sie an regenerierenden Gliedmassen meist adulter Urodelen gewonnen. Der Mechanismus der Zehenreduktion sollte aber auch bei der Embryonalentwicklung von Gliedmassen weiter untersucht werden können.

Eine Beobachtung von LEHMANN (1946) gab hierzu erneute Anregung: LEHMANN behandelte blastematische Hinterbeinknospen von *Xenopus*-Larven lokal mit einer antimitotischen Substanz, Colchicin, und konnte dadurch stark reduzierte Gliedmassen ohne Fuss oder solche mit nur drei bis vier Zehen erzeugen.

Diese Experimente wurden dann durch BRETSCHER (1947, 1949) weitergeführt<sup>1</sup>. BRETSCHER erhielt nach lokaler Behandlung der noch

---

<sup>1</sup> Der Fortschritt der Arbeiten BRETSCHERS besteht darin, dass er für die Gliedmassenreduktion eine relativ einfache und gut reproduzierbare Methode ausarbeitete, dass er die Beinentwicklung nach der Behandlung genau messend

undifferenzierten Blastemknospe mit Colchicin verschieden starke Verkürzung der Beine und Reduktion der Zehenzahl. Die Reduktion erfasst die Zehen in bestimmter Reihenfolge: Am stärksten und ehesten verkümmert die I. Zehe; es folgen dann die II., die V., die III. und endlich die IV. Es findet also auch hier keine harmonische Verkleinerung der Gliedmasse statt, trotzdem das Blastem ganzheitlich betroffen wird, und die kritische Phase aller Beinabschnitte in frühesten Stadien zusammenfällt.

Den Grund zu dieser disharmonischen Verteilung des Materials sieht BRETSCHER in Anlehnung an GUYÉNOT und Mitarbeiter und auf Grund von Rückschlüssen aus den Messungen der ausgebildeten Extremitäten in der Reduktion der Blastemgrösse durch das Colchicin, und namentlich in der Verkleinerung des Epidermissäckchens, welches das Volumen des regulierenden Blastems bestimmen soll. Nach dem Prinzip der physiologischen Konkurrenz (siehe unten) müssten bei Materialknappheit Teile, die durch ihre Lage in einem Gradientenfeld bevorzugt sind, über schwächere Mitkonkurrenten dominieren und sie auskonkurrieren. Mittlere Zehen z. B. wären bei Materialknappheit gegenüber den Randzehen bevorzugt.

### 3. DIE PHYSIOLOGISCHE KONKURRENZ.

Die Erkenntnis, dass Teile eines biologischen Systems miteinander etwa um Aufbau- oder Nährstoffe konkurrieren, ist nicht neu. Sie findet sich schon bei Autoren des letzten Jahrhunderts (siehe RENSCH 1947, S. 161). In den letzten 30 Jahren haben vornehmlich folgende Autoren auf dieses Prinzip aufmerksam gemacht:

1921 hebt STOCKARD die Bedeutung einer Wachstumskonkurrenz zwischen Organen für die normale Entwicklung und die Entstehung von Missbildungen hervor. Er weist darauf hin, dass Organe mit hoher Entwicklungsrate die Entwicklung anderer Organe zu hemmen trachten, und betont die für die Konkurrenz wichtige Phasenspezifität des Wachstums. 1930 führt derselbe Autor das mutativ bedingte Verschwinden von Zehen auf Konkurrenz zurück.

Die bei schlechter Ernährung von Amphibienlarven beobachtete Reduktion der zuletzt entstehenden Finger führt SCHMALHAUSEN (1925) auf Dominanz der aktiveren, früher zur Ausbildung kommenden Anlagen zurück und charakterisiert damit ein wesentliches Moment bei der physiologischen Konkurrenz. Analoges gilt natürlich auch für die schon besprochenen Beobachtungen von GUYÉNOT und seinen Mitarbeitern. Auch WEISS (1924) vermutet, dass bei Regeneraten mit reduzierter Zehenzahl die vorhandenen Strahlen deshalb nur wenig ver-

---

verfolgte und auch die anormalen Gliedmassen ausmass, und vor allem dass er seine Ergebnisse einer eingehenden statistischen Prüfung unterzog. Damit wurde das Problem der Gliedmassenreduktion erstmalig mit zuverlässigen quantitativen Methoden angegangen.

kürzt sind, weil ihnen das Material der reduzierten Strahlen zur Verfügung stand.

Später schenkt WEISS (1939) der physiologischen Konkurrenz vermehrte Aufmerksamkeit: So führt er die Dominanz aktiver Teile in einem biologischen System auf Konkurrenz mit benachbarten Teilen zurück. Diese Konkurrenz kommt vermutlich besonders bei Mangel an Nähr- und Aufbaustoffen zur Geltung, indem dann ein Überleben der stärksten Konkurrenten auf Kosten der schwächeren zu fragmentarischen Bildungen führt. Ferner hält WEISS die Konkurrenz zwischen benachbarten Feldern für unentbehrlich bei der harmonischen Aufgliederung eines Keimes: Wegen seiner grossen Ausdehnung würde ein Feld ohne Konkurrenz zu viel Material und Raum für sich beanspruchen.

Im letzten Jahrzehnt hat hauptsächlich RENSCH auf die Rolle der Konkurrenz oder „Materialkompensation“ bei stammesgeschichtlichen Umkonstruktionen hingewiesen (siehe RENSCH 1943, 1947). Er erwähnt zahlreiche Fälle von Proportionsänderungen, die sehr wohl als Konkurrenzeffekte aufgefasst werden können, zum Beispiel die mit der starken Entwicklung der Eckzähne einhergehende Reduktion benachbarter Zähne bei zahlreichen Säugern und die Reduktion von Randzehen bei Verstärkung der mittleren Zehen bei Pferden und Ameisenbären. Ferner schreibt RENSCH zahlreiche Rudimentierungen sowie das nur vorübergehende Auftreten von Organanlagen der „Materialkompensation“ zu.

Die Bedeutung der physiologischen Konkurrenz als wichtiges regulatives Prinzip bei der Auswirkung von Gradienten in der Morphogenese ist erst durch SPIEGELMAN (1945) nachdrücklich aufgezeigt worden. Als physiologische Konkurrenz definiert er die Wechselbeziehungen zwischen mehreren biologischen Einheiten, welche von einem gemeinsamen Substrat zehren und eventuell schädliche Stoffwechselprodukte in ein gemeinsames Milieu abgeben. Wesentlich ist die physiologische Kontinuität des Systems sowie die Beschränkung von Substrat und Raum.

Unter Annahme, dass Differenzierung verbunden sei mit Energieverbrauch und mit progressiver Hemmung noch nicht differenzierter Zellen leitet SPIEGELMAN aus dieser Ausgangssituation, rein mathematisch, verschiedene Konsequenzen der Konkurrenz ab. Er kommt zum Schluss, dass in einem Feld die Realisierung der Potenzen tatsächlich durch Konkurrenz auf bestimmte Zellgruppen beschränkt werden kann. Notwendige und genügende Bedingung für die Dominanz bestimmter Gruppen über andere ist ein Gradient in ihrer physiologischen Aktivität (z. B. Differenzierungspotential). Wenn die Dominanz einer Gruppe mit dem Grad ihrer Differenzierung zunimmt, dann, lässt sich weiter folgern, müsste ein Vorsprung in der Differenzierung die Dominanz erhöhen.

Zahlreiche Voraussagen dieser erstmalig präzisen und quantitativen Formulierung der Konkurrenz erwiesen sich bei einer Überprüfung mit

Regenerationsexperimenten an Coelenteraten (BARTH 1938; WATANABE 1935; ROSE & ROSE 1941, zit. in SPIEGELMAN) als zutreffend. Das Postulat der Dominanzerrhöhung bei Differenzierungsvorsprung werden übrigens auch meine eigenen Experimente bestätigen.

1946 führt GABRIEL die Polydaktylie bei Hühnern auf unvollständige Dominanz eines primären Gliedmassenfeldes über ein sekundäres (präaxiales) zurück. Bei der Unterdrückung der Polydaktylie durch Colchicin wird vermutlich infolge der Verkleinerung der ganzen Anlage und der grösseren Empfindlichkeit der präaxialen Seite das primäre Feld dominant. Dessen Hemmung müsste umgekehrt, wegen der Herabsetzung seiner Konkurrenzfähigkeit, verstärkte Polydaktylie zur Folge haben. Die Behandlung nur der postaxialen Seite mit Colchicin hat diese Vermutung bestätigt.

1948 zog LEHMANN das Konkurrenzprinzip heran zur Erklärung des Zustandekommens von Realisationsstufen (siehe auch ANDRES 1948 und LEHMANN 1953). Diese entstehen als Folge der Reduktion des Funktionszustandes oder des Feldpotentials, welche mit der Blastenmasse korreliert zu sein scheinen. Die Tatsache, dass sich bei der Segregation leicht realisierbare Areale gegenüber schwer realisierbaren durchsetzen, und diese nach dem Prinzip der minimalen Arealgrösse (vergl. S. 227 u. f.) ganz ausfallen, ist als Folge der physiologischen Konkurrenz zu betrachten.

Diese wurde durch ROSIN (1949) für den Ausfall von Zähnen bei Raubtieren und namentlich bei Hunden verantwortlich gemacht. Endlich liegt dem physiologischen Prioritätsprinzip von ZUR STRASSEN (1949) ebenfalls das Konkurrenzprinzip zugrunde.

Man findet vereinzelte Indizien für Konkurrenz unter normalen oder anormalen Bedingungen in zahlreichen Arbeiten, so zum Beispiel Beobachtungen, dass sich 2 benachbarte Extremitätenregenerate in ihrer Entwicklung hemmen (WEISS 1924, GUYÉNOT 1948), dass zur Zeit der Entstehung der Augenblasen die andern Hirnteile weniger stark wachsen (STOCKARD 1924), und dass umgekehrt das übermässige Wachstum des Zwischenhirns bei genetisch missbildeten Meerschweinchen mit Mikrophthalmie verbunden ist (SCOTT 1937). Neben den hier besprochenen Fällen von Zehenreduktion finden sich spezielle experimentelle Belege für Konkurrenz bei RENSCH erwähnt (1947, p. 112), und kürzlich konnte eine Konkurrenz zwischen Haarfollikeln bei Schafen nachgewiesen werden (FRASER 1951).

Über die zellphysiologischen Grundlagen der Konkurrenz ist noch wenig bekannt. Vermutlich spielt die Konkurrenz um energielieferndes Substrat und um Aufbaustoffe sowie um Zellen (zum Beispiel bei der Regeneration von Coelenteraten oder Turbellarien, siehe TARDENT, 1954) eine wichtige Rolle. Im Hinblick aber auf die Bedeutung antibiotischer Substanzen bei der Konkurrenz zwischen Mikroorganismen, und nachdem auch bei Organen höherer Pflanzen eine gegenseitige Beeinträchtigung der Konkurrenten durch spezifische Hemmstoffe erwiesen ist (siehe BÜNNING, im Druck),

müssen derartige Beziehungen auch für tierische Organismen in Erwägung gezogen werden. Hierfür sprechen Arbeiten von WEISS und Mitarbeitern (WEISS 1947, 1949, 1952): Beim Wachstum, welches nach dem Antigen-Antikörper-Prinzip erfolgte, entstünden diffundible Substanzen, welche das Wachstum benachbarter Bereiche hemmen würden. Starkes Wachstum an einer Stelle eines Systems würde daher Hemmung des Wachstums in andern Teilen zur Folge haben. Der Begriff der „Materialkompensation“ (RENSCH), der auf den zweifellos häufigsten morphologischen Endeffekt einer Konkurrenz zurückgeht, sollte, da er den eben besprochenen möglichen zellphysiologischen Vorgängen nicht gerecht wird, mit gewissem Vorbehalt verwendet werden.

#### 4. EIGENE EXPERIMENTE.

Auf Anregung von Herrn Prof. LEHMANN und gestützt auf einige positive Vorversuche von P. D. NIEUWKOOP, habe ich die Wirkung eines Chloraethylamins auf die Beinentwicklung von *Xenopus*-Larven untersucht. Es liessen sich damit Extremitäten mit reduzierter Zehenzahl in beliebiger Anzahl erzeugen. Anhand meines Materials konnte ich zunächst die Ergebnisse BRETSCHERS und früherer Autoren bestätigen. Zudem habe ich mir das Ziel gesetzt, den Reduktionsprozess während der Musterbildung genauer zu untersuchen, und die noch immer offene Frage, ob die Gewebsmasse zu dieser Zeit zu klein ist, zu prüfen. Eine morphologische Untersuchung der reduzierten Gliedmassen gestattete mir endlich, einige zusätzliche Fragen über Extremitätenreduktionen zu beantworten.

Der Rolle der physiologischen Konkurrenz bei diesen Reduktionsvorgängen schenkte ich besondere Aufmerksamkeit; ebenso den Beziehungen meiner Ergebnisse zu den phylogenetischen Reduktionen der Gliedmassen sowie zu allgemein entwicklungsphysiologischen Fragen.

Diese Arbeit entstand in der zoophysiologischen Abteilung des Zoologischen Instituts der Universität Bern. Meinem verehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. F. E. LEHMANN, möchte ich für seine wertvollen Anregungen und Ratschläge sowie für mannigfache Förderung herzlich danken. Ebenso bin ich Herrn Prof. Dr. F. BALTZER für sein Interesse an meiner Arbeit und für die Erleichterungen, die er seinem Assistenten gewährte, zu Dank verpflichtet. Bei der statistischen Auswertung der Ergebnisse war mit Herr Pd. Dr. S. ROSIN oft behilflich. Ihm möchte ich hierfür meinen Dank aussprechen.

## II. MATERIAL UND METHODE

### 1. OBJEKT.

Behandelt wurden Larven des Krallenfrosches, *Xenopus laevis* Daud., aus der Zucht des Zoologischen Instituts in Bern. (Angaben über Haltung

und Aufzucht von *Xenopus* sowie weitere Literaturangaben finden sich bei GASCHÉ 1943 und bei ANDRES, BRETSCHER, LEHMANN & ROTH 1948). Dieser Arbeit liegen 292 behandelte Tiere zugrunde.

## 2. DIE NORMALENTWICKLUNG DER HINTEREXTREMITÄT VON *Xenopus*.

Eine eingehende Darstellung der Hinterextremitätenentwicklung von *Xenopus* mit Normentafel findet sich bei BRETSCHER (1949, S. 39 u. f.). Die späteren Phasen der Ossifikation wurden durch KÄLIN & BERNASCONI (1949) und BERNASCONI (1951) untersucht. Ich beschränke mich, gestützt auf diese Arbeiten, daher auf Angaben, die für das Verständnis meiner Untersuchungen wichtig sind.

Die erste sichtbare Anlage der Hinterextremität bildet sich aus Zellen, die von der Somatopleura an die gegenüberliegende Epidermis wandern und hier eine linsenförmige Vorwölbung bewirken (bei andern Amphibien festgestellt durch TSCHERNOFF 1907; BALINSKY 1931; FILATOW 1933; TAKAYA 1938, zit. bei BRETSCHER 1949; TAYLOR 1943). Durch weiteres Hinzuwandern und durch Vermehrung der Zellen entwickelt sich daraus eine zunächst rundliche, dann längliche und zugespitzte blastematische Knosppe. Diese wächst und streckt sich weiter, und bald (Stad. III-IV von BRETSCHER) flacht sie sich distal zur sog. Palette ab, aus welcher sich die Fusselemente entwickeln werden.

Schon auf dem blastematischen Knospstadium (II) wachsen Blutgefäße und Nerven in die Anlage ein (bei andern Anuren festgestellt durch TSCHERNOFF 1907; HAMBURGER 1929; TAYLOR 1943).

Ebenfalls schon auf dem länglichen Knospstadium (II-III) beginnt sich die erste vorknorpelige Anlage des proximalen Skeletts als zentrale Mesenchymverdichtung zu bilden. Von da aus entstehen proximalwärts die Anlage des Beckengürtels, distalwärts diejenigen von Zeugopodium und Autopodium. Aus der noch einheitlichen vorknorpeligen Skelettanlage sondern sich die verschiedenen Elemente durch Bildung eigener Knorpelzentren aus (BRAUS 1906; MANGOLD 1929). Die Verknorpelung schreitet in der Regel von proximal nach distal fort (Vergl. S. 226) Später wird der Knorpel durch Ersatzknochen, der sich um die Diaphysen herum zu bilden beginnt, verdrängt, auch hier wiederum in proximo-distaler Reihenfolge mit Ausnahme der Fusswurzelemente, die zuletzt, lange nach der Metamorphose, verknöchern.

Die Zehen differenzieren sich in der abgeflachten Palette ebenfalls durch Bildung von Mesenchymverdichtungen, die durch lockeres Gewebe und Furchen voneinander getrennt werden. Wesentlich für meine Arbeit ist die Tatsache, dass die Zehen nicht alle gleichzeitig, sondern nacheinander in bestimmter Reihenfolge (siehe S. 226) auftreten. Ihre Skeletteile entstehen ebenfalls aus der einheitlichen Vorknorpelanlage.

Muskulatur und andere Gewebe differenzieren sich nach dem Skelett aus den Blastemzellen, die es umgeben.

Nach der Herausbildung des Beinmusters verändern sich die Proportionen der Extremität durch verschieden starkes Wachstum der diversen Elemente bis zur Metamorphose noch stark (siehe BRETSCHER 1949, S. 44 u. f.). Während dieser Periode entstehen auch die für die Zehen I-III typischen schwarzen Krallen. Der charakteristische Habitus des *Xenopus*-Beins liegt somit erst nach vollendeter Metamorphose vor. Dies ist der Grund, warum behandelte Extremitäten auf diesem Stadium fixiert und untersucht wurden.

### 3. METHYL-BIS-(BETA-CHLORAETHYL)-AMIN-CHLORID

ist die in meinen Versuchen angewandte antimitotische und zellletale Substanz ( $\text{CH}_3\text{-N}(\text{CH}_2\text{-CH}_2\text{-Cl})_2$ ), kurz als MBA bezeichnet)<sup>1</sup>.

MBA ist eine in ihrer Wirkung dem Senfgas ähnliche blasenziehende Substanz. Stärkere Konzentrationen verursachen Pyknosen, Zelltod und -zerfall. Die Wirkung schwächerer Konzentrationen beschränkt sich dagegen auf proliferierende, nicht differenzierte Zellen und besteht zunächst in der Blockierung der Mitosen im Interphasenstadium. Solche Zellen leben zunächst noch weiter und erfahren eine gewaltige Volumenzunahme, wobei namentlich der Durchmesser des Kerns auf das Dreifache und mehr ansteigen kann (BODENSTEIN und Mitarbeiter, eigene Beobachtungen). Sie können sich auch noch differenzieren (GILLETTE & BODENSTEIN 1946; BODENSTEIN 1947). Schliesslich zerfallen solche Riesenkerne in kleinere Fragmente, und die Zelle stirbt ab (BODENSTEIN 1947, 1948).

MBA und verwandte Stoffe, sowie Diepoxyde, Protoanemonin u. a. verursachen, ähnlich wie ionisierende Strahlen, nebst der Mitosehemmung noch Chromosomenbrüche, Translokationen, Inversionen und Genmutationen. Im Unterschied zu den rein antimitotischen Stoffen werden sie als radiomimetische Substanzen bezeichnet (siehe LOVELESS & REVELL 1949; LOVELESS 1951).

Die Wirkungsweise von MBA und verwandter Substanzen geht auf ihre Tendenz zurück, in polaren Lösungsmitteln sehr reaktionsfähige Karbonium-Kationen unter Chlorabspaltung zu bilden. (In Wasser wird MBA rasch zu Methyl-Diaethyl-Amin hydrolysiert.) Von Bedeutung ist hier die Reaktion dieser Kationen mit biologisch wichtigen Substanzen, wie Eiweissen, Nukleinsäuren, Aminosäuren, Peptiden, Phosphaten usw. Es werden dabei Sulphydryl-, Carboxyl-, Amino-, Imidazol-, sekundäre Phosphoryl-Gruppen und andere verestert bzw. alkyliert.

<sup>1</sup> Die folgenden Angaben stützen sich nebst auf die im Text zitierten Arbeiten auf das zusammenfassende Referat von GILMAN & PHILIPS 1946.

Dass Verbindungen mit mindestens 2 Chloraethyl-Gruppen sehr viel wirksamer sind als solche mit nur einer aktiven Gruppe, spricht für einen „cross-linking“ — Mechanismus (GOLDACRE, LOVELESS & ROSS 1949; ROSS 1950).

Über die zellphysiologische Wirkungsweise von MBA ist noch wenig bekannt. Die grosse Empfindlichkeit sehr vieler Enzyme auf diese Verbindungen lässt an Inaktivierung wichtiger Zellfermente denken. Ihre radiomimetischen Eigenschaften sprechen auch für direkte Wirkung auf Kernbestandteile. Besonders naheliegend ist die Annahme einer Wirkung auf Nukleinsäuren, nachdem durch MBA eine Depolymerisierung der Desoxyribonukleinsäure *in vitro* erzielt (BUTLER, GILBERT & SMITH 1950) und eine vollständige Blockierung der Synthese derselben Säure *in vivo* beobachtet wurden (BODENSTEIN & KONDRITZER 1948).

Die entwicklungsphysiologische Wirkung von MBA ist hauptsächlich durch seine antimitotischen und zelletalen Eigenschaften bedingt. Wie BODENSTEIN und Mitarbeiter durch Behandlung von *Amblystoma*-Embryonen zeigen konnten, werden vor allem mit Zellvermehrung verbundene Entwicklungsprozesse gestört, so z. B. das Körperwachstum, die Ausbildung der Kiemen, der Extremitäten und der Balancer, die Entwicklung der Augen, der Seitenorgane usw. Differenzierung und Zellwanderungen werden dagegen kaum direkt betroffen.

Kürzlich haben auch NIEUWKOOP & LEHMANN (1952) verschieden alte *Triton*keime mit MBA behandelt. Sie stellten u. a. eine phasenspezifische Empfindlichkeit der Neuralanlage (erst nach dem Kontakt mit dem Urdarmdach) sowie eine spezifische Schädigung von mesektodermalen Derivaten und Blutinseln fest. Die Entodermzellen erwiesen sich dagegen auf den verschiedensten Stadien als unempfindlich. (Dieser Spezifität der Reaktion bestimmter Zelltypen auf MBA werden wir später noch begegnen.) Sie beobachteten ferner einen nur geringen, wohl sekundären Einfluss auf Gestaltungs- und Differenzierungsvorgänge, namentlich auf Gastrulation und Neuralrohrschluss. Auch die Neuralinduktion erfolgte normal.

#### 4. DIE BEHANDLUNG DER BEINKNOSPEN.

Da eine 1% Lösung von MBA in dest. Wasser bei tiefer Temperatur längere Zeit haltbar ist (GILLETTE & BODENSTEIN 1946; nach WATKINS & WORMALL 1948 enthält die 1% Lösung nach einem 70 stündigen Aufenthalt bei 25 Grad C. noch 1/5 nicht hydrolysiertes Substanz.), konnte eine solche Lösung während mehreren Tagen im Kühlschrank aufbewahrt werden. Sie wurde unmittelbar vor der Behandlung auf 1:8000 oder 1:10 000 verdünnt. Ausnahmsweise wurden auch Konzentrationen von 1:1000 bis 1:4000 angewendet.

Wegen der starken Toxizität von MBA konnten die für unsere Zwecke notwendigen Konzentrationen nur lokal angewendet werden. Die Behandlung erfolgte nach der von LEHMANN (1946) eingeführten

und von BRETSCHER (1949) beschriebenen Methode durch Auflegen eines mit MBA-Lösung getränkten Filtrierpapierstückchens auf die intakte linke Beinknospe der in MS 222 (Sandoz) narkotisierten Larve. Die Larve lag während der  $\frac{1}{4}$  stündigen Behandlung auf nassem Filtrierpapier in einer feuchten Kammer, meist in einer kleinen Halbrundschale, die mit nassem Filtrierpapier bedeckt war.

Wie schon kurz erwähnt, wurde immer nur die linke Beinknospe behandelt. Die rechte sollte sich als Vergleichsknospe normal entwickeln können. Bei den ersten Versuchen floss während der Behandlung manchmal etwas MBA-Lösung auf die rechte Seite hinüber und schädigte auch die Kontrollknospe. Dieses Überfließen konnte später durch sorgfältiges Abtrocknen der Beinregion vor der Behandlung sowie durch kurzes Auflegen des getränkten Filtrierpapierstückchens auf trockenes Filtrierpapier, wodurch die überschüssige MBA-Lösung abgesogen wurde, praktisch vollständig verhindert werden. Reduzierte rechte Extremitäten konnten nicht als Kontrollen verwendet werden. Bei 8 Tieren wurden aber die beiden Gliedmassen doch verwendet und mit dem normalen Bein eines andern Tieres gleicher Rumpflänge verglichen.

Die meisten Knospen (218) wurden auf dem Stadium des undifferenzierten Blastems (Stadien I-III nach Bretscher 1949) behandelt. Bei einer geringeren Anzahl (74) Larven waren zur Zeit der Behandlung die Zehen schon differenziert oder in Differenzierung begriffen (Stadien IV-VI).

## 5. DIE AUFGUCHT DER BEHANDELTEN LARVEN.

Die meisten Tiere wurden einzeln in Gläsern von ca. 200 cc. Inhalt in einem Thermostaten bei 21—23 Grad C. gehalten und täglich mit aufgeschwemmtem Brennesselpulver gefüttert. Weitere Angaben über Aufzuchtmethoden finden sich bei BRETSCHER (1949) sowie bei den auf S. 188 erwähnten Autoren.

Da Tiere mit stark reduzierten Beinen bei einsetzender Schwanzresorption zu Beginn der Metamorphose leicht ertrinken, muss bald nach Durchbruch der Vorderbeine der Wasserstand im Glas auf ca.  $\frac{1}{2}$  cm oder weniger erniedrigt werden. Dank dieser Massnahme erreichten die meisten Tiere die Metamorphose.

## 6. UNTERSUCHUNGSMETHODEN.

### a) *Die Entwicklung der Beine vom Zeitpunkt der Behandlung an.*

Die Behandlung erfolgte in der Regel auf den länglichen Knospenstadien (II-III), also stets vor der Bildung der Palette. Es wurden nun von da an Entstehung und Differenzierung der Palette durch wiederholtes Beobachten verfolgt. Die Larven wurden hierzu im MS 222

narkotisiert, dann auf einem Objektträger, ausserhalb des Wassers, mit nassen Wattebäuschen in Seitenlage festgehalten und unter dem Mikroskop mit Auf- oder Unterlicht untersucht. Es waren so die Entstehung der Zehen und namentlich die Reduktionsprozesse gut zu verfolgen.

Es galt nun vor allem, die beobachteten Gestaltungs- und Wachstumsvorgänge qualitativ und quantitativ festhalten zu können. Ich wählte hierfür die folgende Methode:

Linke und rechte Knospe wurden unmittelbar vor der Behandlung und nachher alle 2—4 Tage mit einem Zeichenapparat, immer im selben Masstab, in Flächenansicht gezeichnet. Die Zeichnung wurde nach genauerer Beobachtung, wenn nötig, noch ergänzt.

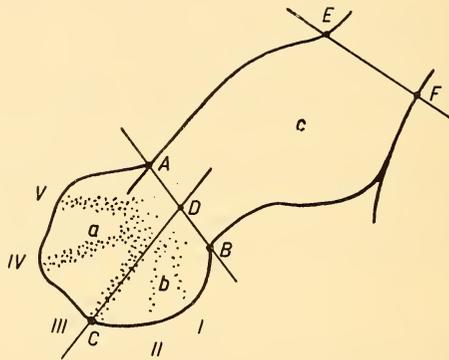


ABB. 1.

Aufteilung der Bezeichnung für die planimetrische Ausmessung.  
Weitere Erklärungen im Text.

Mit dieser Methode liessen sich die wichtigsten Formveränderungen festhalten. Zudem konnte ich durch nachträgliches Ausmessen der Zeichnungen ein relatives Mass für die Blastengrösse, namentlich für die Palettengrösse zur kritischen Zeit der Ausdifferenzierung der Strahlen gewinnen. Zu diesem Zwecke wurde die Bezeichnung nach folgenden Prinzipien aufgeteilt (Abb. 1):

Durch die leicht zu bestimmende Linie A-B ist die Palettenfläche von derjenigen des Beinstamms abzugrenzen. Die Linie C-D teilt die Palettenfläche auf in 2 Felder, wovon das eine (*a*) zur Hauptsache die zuerst entstehenden Zehen (III, IV, V) umfasst, während das andere (*b*) das Material der zuletzt entstehenden Zehen II und I enthält. (C befindet sich an der Spitze des Vorsprungs, der durch die Anlage der III. Zehe gebildet wird; D wird durch die Halbierung der Strecke A-B bestimmt.) Schliesslich wird durch die Linie E-F die Fläche *c* abgegrenzt, welche ein allerdings nur ungenaues Mass für den Beinstamm abgibt.

Die so abgegrenzten Flächen wurden mit einem Ott-Polarplanimeter ausgemessen. Es wurden bestimmt die Fläche der ganzen Palette und diejenige des Feldes *b*. Durch Subtraktion konnte die Fläche *a* berechnet werden. In mehreren Fällen ist auch *c* ausgemessen worden.

Es wurden insgesamt 36 Beine, deren Fuss später reduziert, mindestens aber syndaktyl wurde, auf Stadien, die den Reduktionsvorgängen vorangehen, ausgemessen. Da in einigen Fällen das kritische Stadium nicht eindeutig zu ermitteln war, wurden bei 10 Beinen 2 Stadien ausgemessen, und daraus wurde der Durchschnitt bestimmt.

Durch Vergleich der Werte behandelter Beine mit entsprechenden Werten un behandelter Beine im selben Entwicklungsstadium konnte ich einen Index für die Reduktion der Gewebsmasse während der kritischen Phase ermitteln. Die rechte un behandelte Gliedmasse konnte hier (im Gegensatz zu andern Vergleichen; siehe S. 191, 195) nicht als Kontrolle verwendet werden, da sie in ihrer Entwicklung der behandelten stets etwas voraus ist und vorher meist nicht im genau entsprechenden Stadium gezeichnet wurde. Zum Vergleich zog ich daher Durchschnittswerte heran, die durch Messung von 214 un behandelten Beinen im entsprechenden Entwicklungsstadium gewonnen wurden. Diese Kontrollbeine wurden nach ihrem Entwicklungsgrad auf 7 Klassen verteilt, aus welchen je ein Durchschnittswert bestimmt wurde. Damit habe ich nun die Einzelwerte der ausgemessenen behandelten Beine verglichen. Die zu vergleichenden Entwicklungsstadien wurden auf Grund der Anzahl und des Differenzierungsgrades der Zehen bestimmt. Hierfür musste ich eine verfeinerte Normentafel aufstellen.

Das Ausmessen der Zeichnungen liefert für die flache Palette einen relativen Annäherungswert. Die un genaueren Werte für den Bein Stamm wurden nur ausnahmsweise verwendet.

Selbstverständlich sind die hier beschriebenen Abgrenzungen von Bezirken im Hinblick auf die anatomischen Verhältnisse etwas willkürlich. Es ging aber in erster Linie darum, die Einteilung nach leicht und sicher feststellbaren Bezugspunkten vorzunehmen. Aus diesem Grunde wurde z. B. bei der Aufteilung der Palette die Trennungslinie durch die sicher feststellbare Spitze der III. Zehe gelegt und nicht genau zwischen die Zehen II und III. Dies wäre namentlich vor der Differenzierung der letzten Zehen kaum möglich gewesen.

Ich bin mir auch der weiteren Fehlerquellen, die dieser Methode anhaften, bewusst, so z. B. der Schwierigkeit, die Palette für die Zeichnung in genau horizontaler Lage zu haben und dem Umriss des Fusses beim Zeichnen genau nachzufahren. Durch diese Fehler wird die schon naturbedingte Variabilität noch erhöht. Die Verarbeitung eines relativ umfangreichen Materials und eine statistische Überprüfung sämtlicher Resultate leistet aber für die Zuverlässigkeit der eher qualitativen Aussagen, die sich aus den Messungen ableiten lassen, Gewähr.

Die Tiere wurden bis nach der definitiven Herausbildung des Beinmusters und höchstens so lange, als es die Dimensionen der Extremitäten

erlaubten, beobachtet und gezeichnet. Sie wurden dann, ohne weitere Untersuchungen, bis zum Ende der Metamorphose gezüchtet.

b) *Die Untersuchung der Beine nach der Metamorphose.*

Der Effekt der Behandlung auf die endgültige Beingestalt wurde immer bei frisch metamorphosierten Tieren untersucht, dies weil die arttypischen Merkmale der Extremitäten erst zu dieser Zeit ausgebildet sind (siehe S. 189). Nach vollendeter Schwanzresorption wurden die Tiere getötet, Beine und Zehen wurden in eine für die Untersuchung günstige Lage gebracht und mit Glasklötzchen flachgelegt. Dann wurden die Tiere mit Bouin fixiert. Das Auswaschen des Fixiermittels geschah in mit Lithiumcarbonat gesättigtem 70% Alkohol.

Da vor allem das Skelett morphologisch untersucht und ausgemessen wurde, musste es durch geeignete Färbung und durch Aufhellung der umliegenden Gewebe gut sichtbar gemacht werden.

*Knorpelfärbung und Aufhellung der Präparate.*

Stark pigmentierte Objekte müssen zunächst gebleicht werden. Sie kommen hierzu in ein Gemisch von 100 cc. 70% Alkohol und 3 cc. Perhydrol und verbleiben darin maximal 24 Stunden bei 38 Grad C. Bei zu langem Bleichen schrumpfen und verbiegen sich die Zehen und werden dadurch für weitere Untersuchungen unbrauchbar. Das Bleichen kann umgangen werden, wenn die Tiere vor dem Töten etwa einen Tag in weissen Gefässen gehalten werden. Die Melanophoren sind dann stark kontrahiert.

**Färbung:** Nach dem Bleichen kommen die Tiere in folgende Farblösung:

Methylgrün	0,5 gr. (nach STEINER 1922 sogar 3 gr.)
Alkohol 70%	100 cc.
Eisessig	0,5 cc.

Man färbt 3—4 Tage lang bei Zimmertemperatur.

Zum Differenzieren werden die Objekte direkt in 96% Alkohol übergeführt, wo sie solange verweilen (mindestens 24 Stunden), bis Haut und Muskeln wieder farblos sind.

**Aufhellung:** Aus dem 96% Alkohol werden die Objekte über Amylacetat in Benzol übergeführt, worauf sie zur Aufhellung in ein Gemisch von Benzol (1 Teil) und Benzylbenzoat (2 Teile) kommen. Hier werden die Gewebe glasklar, und das blau gefärbte Knorpelskelett tritt nun sehr deutlich hervor. Zur Untersuchung können die Frösche in reines Benzylbenzoat, das wenig flüchtig ist, gelegt werden. Dadurch wird das ständige Einatmen von Benzoldämpfen vermieden.

*Morphologische Untersuchung und Messung.*

Die gefärbten und aufgehellten Tiere wurden zunächst mit Hilfe von Binokular und Mikroskop morphologisch untersucht. Das Skelett der behandelten Beine wurde gezeichnet.

Da Beine mit reduzierter Zehenzahl oft keine Spur der fehlenden Zehen aufweisen, war es wichtig, die vorhandenen Zehen richtig zu identifizieren. Bei Beinen, deren Entwicklung auf die oben beschriebene Weise protokolliert worden war, gelang dies mit grosser Sicherheit, da die Zehen auf Grund von Ort und Reihenfolge ihres Auftretens, sowie Dank der Art und Weise, wie sie reduziert werden (S. 203), schon zur Zeit ihrer Entstehung erkannt wurden. Ferner besitzen die Zehen I—III bekanntlich schwarze Krallen, die auch bei stark reduzierten Zehen noch gut ausgebildet werden, und mit deren Hilfe sie von den Zehen IV und V immer leicht zu unterscheiden sind. Die Zahl der Phalangen wurde zur Identifizierung nicht verwendet, da sie, wie wir sehen werden (S. 230), stark variieren kann.

Um den Grad der Verkürzung der verschiedenen Skelettelemente festzustellen, wurden sowohl das behandelte wie auch das unbehandelte Bein der Gegenseite, das hier immer als Kontrolle diente, ausgemessen. Mit Hilfe einer Schublehre wurden unter dem Binokular die Längen von Oberschenkel, Unterschenkel, Fusswurzel (Calcaneus und Astragalus) und Metatarsalia plus Zehen auf  $\frac{1}{10}$  mm genau bestimmt. Bei 32 Tieren (zusammen 141 behandelten und ebensoviel unbehandelten Strahlen) wurden die Längen der Metatarsalia und Zehen auch getrennt gemessen.

Aus diesen Werten wurde der Reduktionsgrad der verschiedenen Beinteile ermittelt und ausgedrückt durch einen Index, welcher die prozentuale Länge des behandelten Abschnitts, verglichen mit derjenigen des entsprechenden unbehandelten Abschnitts der Gegenseite, angibt.

### c) *Histologie.*

Zur histologischen Untersuchung wurden 30 auf dem Blastemstadium behandelte Tiere verwendet. Je 3 Larven wurden  $\frac{1}{2}$ , 1, 2, 3, 5, 7, 10, 13, 15 und 20 Tage nach der Behandlung in Bouin fixiert. Dasselbe gilt für 30 weitere nach der Zehendifferenzierung behandelte Tiere.

Von den 125 Tieren, deren Gliedmassen nach der Behandlung regelmässig untersucht und mit Zeichenapparat gezeichnet wurden, sind 32 auf den für die Zehenreduktion oder für die Entstehung anderer Missbildungen kritischen Stadien fixiert worden.

Die Larven wurden in Paraffin eingebettet, in 8  $\mu$  dicke Schnitte zerlegt und mit Azan gefärbt. Die Schnitte wurden in Cyklon — Lack eingeschlossen (PETRY 1942, zit. in ANDRES 1949, ANDRES 1949).

## III. EIGENE ERGEBNISSE

### 1. ÜBERSICHT ÜBER DIE ERHALTENEN ANOMALIEN.

#### a) *Die Extremitäten nach Behandlung blastematischer Stadien*

(Abb. 10—18; 24—31).

Der Effekt der Behandlung zeigte auch bei gleichbleibender MBA-Konzentration (1:8000 oder 1:10 000) eine grosse Varia-

bilität. Neben durchaus normalen Beinen fanden sich zahlreiche 5-zehige aber verschieden stark verkürzte Extremitäten. Zudem entstanden Gliedmassen, denen zusätzlich bestimmte Abschnitte fehlten. Darunter befanden sich 4-Zeher, 3-Zeher, 2-Zeher, 1-Zeher und endlich ganz zehenlose, verschieden stark reduzierte Beinstummel. In zahlreichen Fällen fehlte das Bein auf der behandelten Seite ganz. Die Reduktion der Extremität ist oft mit Ausfall von Phalangen und Fusswurzelementen verbunden.

Neben dieser Reihe des sukzessiven Ausfalls distaler und immer mehr proximaler Elemente entwickelten sich diverse andere Anomalien: Sehr oft waren Zehen, meistens die I. und II., miteinander verwachsen. Es kamen sowohl knöcherner wie auch blosser Weichteil-Syndaktylie vor. In mehreren Fällen waren Beinelemente im Gelenk miteinander verwachsen, so etwa Oberschenkel und Unterschenkel oder Unterschenkel und Fusswurzelknochen (Ankylosen).

Es fanden sich ferner Beine mit überzähligen oder verdoppelten Zehen (Polydaktylie) oder sogar ganz verdoppelte Beine.

Bei mehreren Gliedmassen fehlten proximale Teile, namentlich Tibia oder Fibula, der ganze Unterschenkel oder die verlängerten Fusswurzelknochen.

Schliesslich entwickelten sich auch stark verkrüppelte Extremitäten, das heisst solche mit verkrümmten oder atypisch angeordneten und ausgebildeten Abschnitten.

Die verschiedenen Missbildungen lagen sehr oft in Kombination miteinander vor.

Diese Mannigfaltigkeit von Anomalien schien mit einer gleichartigen und ganzheitlichen Reaktion des Blastems schwer vereinbar. Das Verfolgen der Entwicklung behandelter Knospen lehrte jedoch bald, dass hier zwei grundsätzlich verschiedene Reaktionstypen vorlagen. Während nämlich zahlreiche Verwachsungen und die progressive Reduktion distaler Abschnitte als primäre Folge einer schwachen bis mässigen Schädigung des Blastems anzusehen sind, gehen alle andern Missbildungen auf sekundäre Reaktionen der stark geschädigten

Knospen zurück, nämlich auf eine spät einsetzende lokale, nicht korrelative Restitution von Beinblastem. Solche Missbildungen werden im Folgenden als „nicht korrelative Anomalien“ bezeichnet.

b) *Die Extremitäten nach Behandlung gegliederter und differenzierter Beine.*

Diese Gruppe von Versuchstieren wurde nicht so eingehend bearbeitet wie die eben besprochenen. Namentlich wurde das Material nicht aufgeheilt und das Skelett morphologisch nicht untersucht. Die Messungen der fixierten Extremitäten ergaben jedoch, dass eine Behandlung der Beine nach Herausbildung der Zehen eine fast harmonische Verkleinerung der ganzen Extremität zur Folge hat. Diese Verkleinerung wird durch eine vorübergehende Wachstumshemmung verursacht, wobei der Rückstand später nicht mehr eingeholt wird. Solche Tiere besitzen also zeitlebens eine zu kleine Extremität.

2. DIE ENTWICKLUNG DER AUF DEM BLASTEMSTADIUM BEHANDELTEN EXTREMITÄTEN.

Die Extremitäten wurden meistens auf dem Stadium der länglichen zugespitzten Knospe (Stadien II–III von BRETSCHER) behandelt. Diese bestehen aus einem ziemlich gleichmässigen Blastem, in welchem höchstens proximal die erste Anlage des Femur als Mesenchymverdichtung im Entstehen begriffen ist (siehe S. 188). Jüngere Anlagen erwiesen sich wegen ihrer grossen Regulationsfähigkeit einerseits und ihrer doch grossen Empfindlichkeit andererseits als wenig geeignet.

a) *Die primäre Reaktion der behandelten Knospen.*

Unter primärer Reaktion verstehen wir die spezifisch durch die antimitotische und zelletale Substanz verursachten Störungen.

*Lebendbeobachtung.*

Unmittelbar nach der Behandlung sind die Knospen etwas gerötet. MBA bewirkt demnach Hyperämie.

2–5 Tage nach der Behandlung haben die meisten Knospen eine besonders distal merklich verdickte und gehöckerte Epidermis. In vielen Fällen sieht man aus dieser Epidermis zahlreiche tropfenförmige, wehrscheinlich geschädigte Zellen austreten.

Bei Anwendung nicht zu hoher Konzentrationen (1:8000, 1:10 000) kommt das Wachstum der behandelten Knospen nicht zu völligem Stillstand. Wohl aber geraten sie gegenüber den Kontrollknospen in einen Rückstand, sodass die Herausbildung des Beinmusters bei ihnen später erfolgt.

Höhere Konzentrationen bewirken nach 1 bis 2 Tagen meist einen völligen Wachstumsunterbruch. Das Knospenvolumen bleibt dann während 8 bis 10 Tagen etwa gleich, wonach entweder Rückbildung der Knospe oder erneutes Wachstum einsetzt. Sehr auffällig ist bei diesen stark reagierenden Knospen die dicke, zottige Epidermis, in welcher schon bei schwacher Vergrößerung mit gelblicher Flüssigkeit gefüllte Zysten wahrnehmbar sind.

### *Histologie.*

Schon 12 Stunden nach der Behandlung ist eine Verdickung der Epidermis an der Stelle, wo die Substanz eingedrungen ist, zu sehen. Die sonst 2-schichtige Epidermis ist hier (seitlich und distal) 3-5-schichtig. Die übrige Knospenepidermis ist dagegen merklich dünner als normal. Es scheint sich daher am Behandlungsort die Epidermis zusammengezogen zu haben, wodurch sie an den übrigen Stellen gedehnt und abgeflacht wurde.

Mitosen finden sich noch in beiden Knospen. Die Epidermis weist aber schon wenige pyknotische Zellen auf, die zum Teil bei der erwähnten Epidermisverdickung ausgestossen werden. Die Blutgefässerweiterung ist im histologischen Präparat deutlich.

Ein ähnliches Bild bieten die Knospen 1 Tag nach der Behandlung. Es finden sich aber auch bereits im Blastem vereinzelt Pyknosen. Zudem hat ein Teil der behandelten Knospen schon keine Mitosen mehr.

2 und besonders 3 Tage nach der Behandlung hat die Zahl der Pyknosen in Epidermis und Blastem beträchtlich zugenommen. Stark reagierende Knospen sind durchsetzt mit chromatischen Fragmenten und Zelltrümmern. Die Dichte des Mesenchyms ist, wahrscheinlich infolge schon erfolgter Resorption abgestorbener Zellen, stark herabgesetzt. Mitosen finden sich keine mehr.

Die Epidermis ist überall dicker und runzelig geworden. Viele pyknotische Zellen werden ausgestossen. Mitosen finden sich aber auch in der Epidermis stärker betroffener Knospen noch.

Zur selben Zeit haben aber gewisse Knospen fast normales Aussehen. Sie weisen fast keine Pyknosen auf, dagegen aber zahlreiche Mitosen. Hierin äussert sich schon die grosse Variabilität im Behandlungseffekt.

Die primäre Reaktion auf die Behandlung scheint hier einen Höhepunkt erreicht zu haben. Schon 5 und 7 Tage nach der Behandlung sind im behandelten Mesenchym Pyknosen und Zellfragmente selten

geworden oder fehlen ganz. Mitosen finden sich vorerst nur vereinzelt in der Epidermis, bei schwächer betroffenen Knospen aber auch im Knospeninnern. Bei diesen gehen also Wachstum und Differenzierung weiter, und zwar, wie aus später fixierten Knospen hervorgeht, durchaus normal, wenn auch mit einem leichten Rückstand gegenüber den Kontrollknospen. Mit der Weiterentwicklung solcher Knospen werden wir uns im nächsten Abschnitt befassen.

Stark reagierende Knospen fallen vom 5. Tage nach der Behandlung an durch die besonders distal sehr stark verdickte Epidermis auf. Diese kann 7- und mehrschichtig sein, ist stark gelappt und zottig, bildet Zysten und enthält zahlreiche pyknotische Zellen und verschieden grosse Chromatinkugeln. Die Kerne sind oft stark vergrössert (siehe S. 201), und es finden sich vereinzelte Mitosen.

Diese Epidermisverdickung ist sicher eine Folge der enormen Vergrösserung der Zellen und wahrscheinlich auch der Tendenz der behandelten Epidermiszellen, sich zusammenzuballen und dadurch die Epidermis zu verdicken. Diese Tendenz äusserte sich ja schon 12 Stunden nach der Behandlung. Vielleicht werden dadurch noch Epidermiszellen des Rumpfes auf die Knospe gezogen.

Eine analoge Epidermisverdickung hat BRETSCHER (1949) nach Colchicinbehandlung von Hinterbeinknospen erhalten. In Verbindung mit Zell- und Kernvergrösserung haben sie ferner SCHEREMETJEW & BRUNST (1933) und BRUNST (1950 *b*) nach Röntgenbestrahlung beobachtet. Auch BRUNST führte die Epidermisverdickung auf Zellvergrösserung zurück.

Das Innere der Knospen hat nach dem Verschwinden der Pyknosen und Zelltrümmer eine sehr geringe Zelldichte. Das Mesenchym sieht wie ein lockeres Bindegewebe aus und besteht aus normal grossen bis riesigen Zellen, die durch lange Plasmafortsätze miteinander verbunden sind (Abb. 3). In solchen Geweben sind Mitosen sehr selten; es scheinen die meisten Mesenchymzellen ihre Teilungsfähigkeit verloren zu haben. Die Durchblutung ist ziemlich intensiv.

Das Schicksal solcher Knospen ist nun recht verschieden: Einige werden, wie wir gesehen haben, nach gewisser Zeit vollständig rückgebildet. Die nicht mehr teilungsfähigen und oft stark vergrösserten Zellen sterben ab und zerfallen. Bei ihrer Resorption sind wahrscheinlich Leukozyten beteiligt, denn man findet sie in derart degenerierten Knospen oder Knospenbereichen überall. Sie bilden vor allem in der Nähe grosser Blutgefässe dichte Ansammlungen.

Andere Knospen beginnen 7 bis 10 Tage nach der Behandlung plötzlich wieder zu wachsen. Es entstehen aus ihnen verschiedenste nicht korrelative Missbildungen. Die histologischen Einzelheiten dieser Neuentwicklung sollen auf S. 214 beschrieben werden.

*Cytologie.*

Die eigenen Befunde bestätigen zum Teil diejenigen von BODENSTEIN und Mitarbeitern. Abgesehen vom allgemeinen Mitosestop

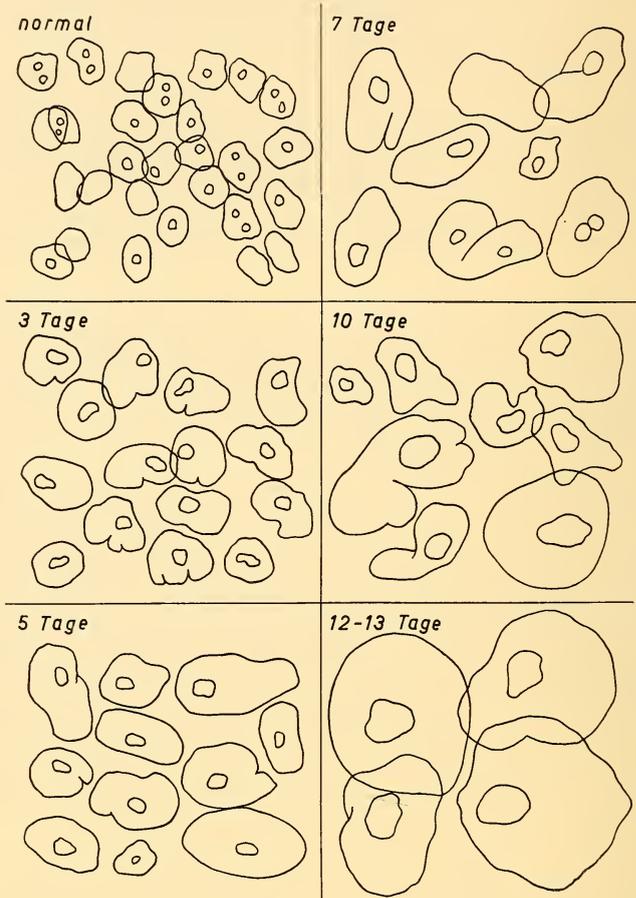


ABB. 2.

Zunehmende Vergrößerung der Zellkerne 3—13 Tage nach Behandlung mit MBA. (nach Camera lucida Zeichnungen).

reagieren die Blastemzellen von *Xenopus* entweder durch Bildung von Pyknosen, durch Zelltod und Zellerfall, oder dann durch eine starke Vergrößerung von Kern, Nukleolus und Plasma.

Bei abgestorbenen Zellen fällt sofort der stark färbbare, meist kugelige und fast homogene Kern auf. Er liegt oft noch im zusam-

mengeschrumpften stärker färbbaren Cytoplasma, manchmal aber, wohl nach Auflösung des Plasmas, auch frei in Interzellularräumen. Häufig findet man ferner Kernblasen, an deren Peripherie sich das Chromatin in zwei bis mehreren verschiedengeformten Massen ansammelt. Diese, sowie die pyknotischen Kerne, können später in kleinere Fragmente zerfallen, welche man in Interzellularräumen oder inmitten von Zelltrümmern vorfindet.

Die Pyknosen und Fragmente werden im Mesenchym ziemlich rasch, nach 1—2 Tagen, resorbiert. In der Epidermis bleiben sie um mehrere Tage länger bestehen. Die Resorption geht hier offenbar langsamer vor sich, wenn das oft beobachtete Ausstossen pyknotischer Zellen nicht überhaupt die einzige Möglichkeit ihrer Beseitigung darstellt.

**Die Vergrösserung von Zellen:** Nicht alle Zellen des Blastems werden nach MBA-Behandlung pyknotisch und zerfallen. Zahlreiche Zellen können bis 13 Tage und möglicherweise noch länger weiterleben. Solche nicht mehr teilungsfähige Zellen sind schon 2—3 Tage nach Einwirkung von MBA vergrössert. Am auffälligsten ist dabei die Volumenzunahme von Kern und Nukleolus. Nach 5—7 Tagen erreichen blockierte Kerne den 2—3-fachen Durchmesser normaler Kerne. Das Volumen weniger Kerne hat nach 10 Tagen noch weiter zugenommen, bis endlich am 12.—13. Tag ihr Durchmesser etwa versechsfacht und ihr Nukleolus ebenso gross wie ein normaler Kern sein kann (siehe Abb. 2).

Die Seltenheit dermassen grosser Kerne spricht dafür, dass die meisten schon vorher, etwa 7—11 Tage nach der Behandlung, absterben. Sie weisen zunächst tiefe Furchen und Einschnürungen auf und zerfallen schliesslich in kleinere Blasen, welche zusammen mit dem Cytoplasma, wahrscheinlich unter Beteiligung von Leukocyten, aufgelöst und resorbiert werden (Abb. 3).

Kernvergrösserung mit nachfolgender Fragmentierung nach MBA-Behandlung wurden bereits durch GILLETTE & BODENSTEIN (1946) und BODENSTEIN (1947, 1948) beobachtet. Nach diesen Autoren würde MBA wohl die mitotische Zellteilung, wahrscheinlich durch Blockierung der DNA-Synthese (BODENSTEIN & KONDRITZER 1948), nicht aber das Wachstum der Zellen hemmen. Die Grösse des Nukleolus wäre ein Index für die fortgesetzte Synthese und Anhäufung von Ribonukleinsäure. Aus der Ein- oder Zweizahl der Nukleolen schliessen sie, dass auch die Riesenkerne diploid sind. Da das Kernvolumen mit dem Gehalt an DNA oder an Eiweiss in keiner festen Beziehung steht (LEUCHTENBERGER & SCHRADER 1951), und diese Riesenkerne sich mitotisch nicht mehr teilen, kann diese Annahme weder bestätigt noch widerlegt werden.

Riesenzellen sollen sich noch differenzieren können. Dies hat sich auch in meinen Versuchen bestätigt: Bei einer stark reagierenden Knospe bestand der neu differenzierte Knorpel der zwei Zehen fast ausschliesslich aus Riesenzellen. Also haben sich diese ohne nachweisbare Vermehrung zu Vorknorpel zusammenscharen und differenzieren können.

Analoge Zell- und Kernvergrößerungen wurden nach verschiedenen mitosehemmenden Eingriffen beobachtet, so nach Colchicinbehandlung durch BERNHARD 1947 und BRETSCHER 1949, nach Behandlung mit Acenaphthenchinon durch LEHMANN & ANDRES 1948, nach Röntgenbestrahlung durch BUTLER 1933, SCHEREMETJEWA & BRUNST 1933, BRUNST 1950 b, PUCKETT 1936, nach Behandlung mit Yperit und

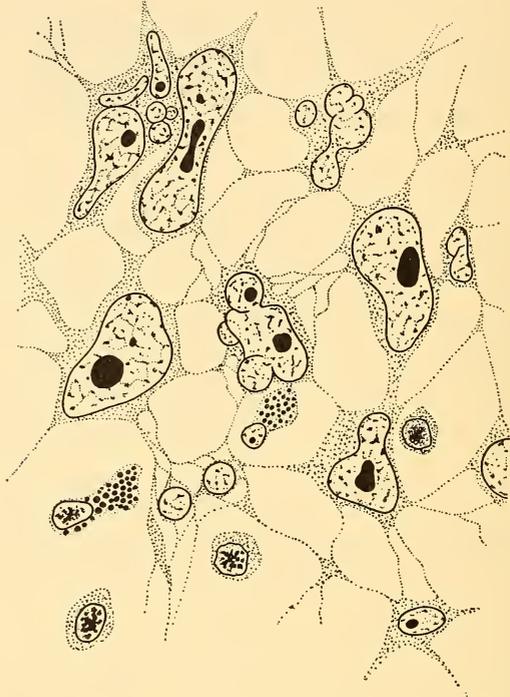


ABB. 3.

Stark geschädigtes, lockeres Gewebe 11 Tage nach Behandlung der Knospe: Zellen durch lange Plasmafäden miteinander verbunden, Riesenkerne, ihr Zerfall in kleinere Blasen, Leukozyten in Interzellularräumen. Kombinationsbild aus mehreren Schnittbereichen.

Lewisit durch WERMEL & IGNATJEWA (1933, zit. in BOURNE 1951). Offenbar liegt hier eine allgemeine Reaktion auf die Mitosehemmung und kein spezifischer Effekt von MBA vor.

Die Tatsache, dass Zellen eines jungen Blastems auf ein und dasselbe Agens auf mindestens 2 grundsätzlich verschiedene Arten reagieren, findet seine Erklärung wahrscheinlich darin, dass empfindliche oder stark betroffene Zellen sofort absterben und pyknotisch werden, während weniger empfindliche oder schwächer betroffene Zellen bloss ihre Tei-

lungsfähigkeit einbüßen. Die Zellvergrößerung wäre also die typische Reaktion auf die subletale antimitotische Wirkung, die Pyknosen dagegen der Ausdruck der Zelleletalität höherer Dosen. Die gewebsspezifische Verschiedenheit der Reaktion, die NIEUWKOOP & LEHMANN beobachtet haben (siehe S. 190 dieser Arbeit), und der wir auch bei der Behandlung differenzierter Beine (S. 239) begegnen werden, ist wahrscheinlich ebenfalls ein Ausdruck der verschiedenen grossen Empfindlichkeit der Zellen. Diese mag durch zellphysiologische Vorgänge, welche mit der Zellvermehrung in Beziehung stehen, bedingt sein.

#### b) *Der Vorgang der Zehen- und Fussreduktion.*

Der Vorgang der Zehenreduktion konnte bei 35 Tieren verfolgt werden. In erster Linie eigneten sich hierfür nur schwach reagierende Beine, wo die Behandlung keine vollständige Hemmung des Wachstums zur Folge hatte.

Die Knospen erreichen das Palettenstadium mit einem gewissen Rückstand ihren Kontrollen gegenüber. Die Palette ist meist von normaler Gestalt, und es beginnen sich in ihr in normaler Weise und Reihenfolge die Zehenanlagen als Mesenchymverdichtungen herauszubilden.

Die Reduktion der Zehen kann nun, je nach dem Grad der Schädigung und je nach den Strahlen, die verkümmern, auf verschiedene Weise erfolgen:

#### A. *Reduktionen nach der Entstehung der Zehenanlagen.*

Sehr häufig (23 Fälle) entstehen 5 deutlich sichtbare Zehenanlagen. Im Gegensatz zur normalen Entwicklung ergeben aber nicht alle vollwertige Zehen:

1. *Verschmelzung oder Verwachsung von Anlagen.* (Abb. 4 a-d.) — Bald nach ihrer Entstehung beginnen bei einigen Beinen die Anlagen der I. und II. Zehe sich zu nähern, und zwar so weit, bis sie sich berühren und miteinander verschmelzen oder verwachsen. Setzt diese Annäherung erst einige Tage nach ihrer Entstehung ein, dann verwachsen die Anlagen nur proximal oder in ihrer Mitte. Es entstehen so die syndaktylen Füße, deren Zehen I und II distal frei, proximal aber entweder im Skelett oder nur in den Weichteilen verwachsen sind (Abb. 11—13). Findet die Annäherung dagegen früh statt, dann ist die Verwachsung viel inniger. Distal entsteht aus dem einheitlichen blastematischen Verschmelzungs-

produkt eine einzige Zehe, die ihrer Grösse nach als II. Zehe angesehen werden muss; proximal können, wenn die Anlagen zur Zeit der Verschmelzung hier schon in Differenzierung begriffen waren, die Metatarsalia teilweise noch getrennt sein (Abb. 15, 23 *h*). Eine noch frühere und innigere Verschmelzung der Anlagen stellen die Abbildungen 4 *c* und 4 *d* dar. Beide Tiere wurden histologisch untersucht und daher in ihrer Entwicklung nicht weiter verfolgt.

2. *Gehemmte Weiterentwicklung von Anlagen* (Abb. 4 *e*). — In mehreren Fällen kommt es nicht in erster Linie zur Verschmelzung oder zum Verwachsen von Anlagen. Nachdem auch hier 5 Mesenchymverdichtungen deutlich geworden sind, bleibt, wenn die Zehen ihr Wachstum aufnehmen, eine Anlage, diejenige der I. Zehe, in der Entwicklung zurück oder wächst überhaupt nicht (Abb. 4 *e*). Sie kann sich dabei der Basis der II. Zehe nähern. Die Anlage wird dadurch, verglichen mit den stark wachsenden übrigen Zehen, relativ immer kleiner und unscheinbarer und kommt schliesslich in der stark vergrösserten Gestalt des Fusses kaum mehr zur Geltung. Bei so entstandenen 4-Zehern findet man immer ein winziges knorpeliges Rudiment der I. Zehe an der Basis des Mittelfussknochens der II. Zehe (Abb. 14). In Fällen, wo die betreffende Anlage ihr Wachstum doch nicht ganz einstellt, entsteht ein etwas grösseres Rudiment eines Mittelfussknochens, ohne Phalangen.

3. *Rückbildung von Anlagen* (Abb. 4 *f*, 7 *c*). — In 4 Fällen konnte beobachtet werden, wie eine deutlich angelegte Anlage, stets war es diejenige der V. Zehe, in ihrer Entwicklung nicht nur stehen blieb sondern in kurzer Zeit vollständig wieder abgebaut wurde. An ihrer Stelle entstand lediglich ein Schwimmhautlappen (Abb. 16 u. 17).

#### B. *Reduktionen vor der Entstehung der Zehenanlagen*

Bei stärker reduzierten Gliedmassen kommt es nicht zur Bildung von 5 sichtbaren Zehenanlagen. Aus dem Blastemanteil, in welchem sich die Anlagen der Zehen I und II herausbilden sollten, entstand in 5 Fällen von vornherein nur eine einzige Anlage, diejenige der II. Zehe (Abb. 4 *f*, 7 *c*). Bei 6 weiteren Beinen wurde bei der Herausbildung und dem Wachstum der zuerst auftretenden Zehen schon das Blastem, aus welchem die I. und II. oder die V. Zehe entstehen sollten, wieder vollständig rückgebildet (Abb. 4 *g*, 7 *d*).

## C. Rückbildung der ganzen Palette (Abb. 4 h).

In 7 Fällen kam es endlich zur vollständigen Rückbildung einer zum Teil gut ausgebildeten, stets aber auffällig kleinen Zehen-

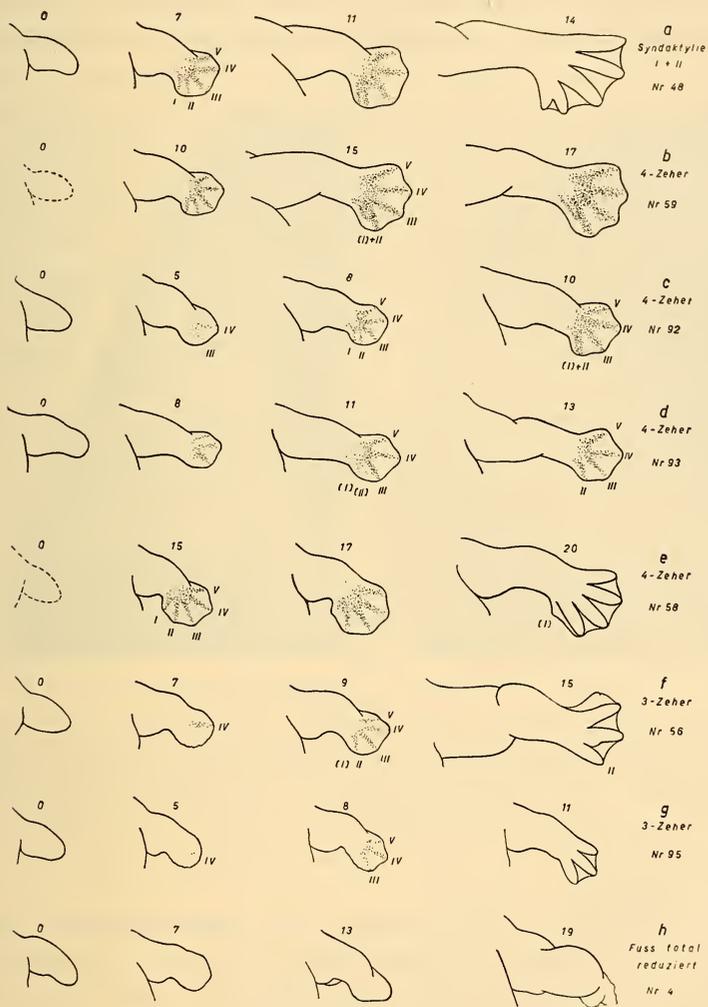


ABB. 4.

Die Entstehungsweisen verschiedengradig reduzierter Extremitäten durch Verwachsung, Verschmelzung, Hemmung oder Rückbildung von Strahlenanlagen, sowie durch Reduktion von Blastembereichen oder der ganzen Palette. (Nach Camera lucida Zeichnungen der lebenden Extremitäten.) Zahlen oberhalb der Beine: Tage nach der Behandlung.

palette, bevor in ihr Zehenanlagen sichtbar wurden. Es entstanden so ganz zehenlose Beinstummel (Abb. 18).

Die geschilderten Reduktionsvorgänge stehen mit der primären, hauptsächlich zelletalen Schädigung der Gewebe durch MBA in keinem direkten Zusammenhang. Einmal erfolgen sie meistens in normal aussehenden wachsenden Gliedmassen und zwar zu einer Zeit, da die antimitotische und zelletale Wirkung der Substanz längst abgeklungen sind. Ferner hat eine histologische Untersuchung zahlreicher Beine, die sich im kritischen Stadium der Reduktion befanden, ergeben, dass verschmelzende oder in Reduktion begriffene Anlagen oder Blastembereiche weder Pyknosen, Zelltrümmer oder blockierte Riesenkerne aufweisen, noch durch Leukocyten abgebaut werden. Die Gewebe sehen durchaus normal aus, die Kerngrösse ist normal, und es finden sich überall viele Mitosen, namentlich auch bei Zehenanlagen, die in Reduktion begriffen sind.

Diese Befunde lassen sich vielleicht durch die Annahme erklären, dass die trotz ihrer mitotischen Aktivität nicht mehr zunehmenden oder sogar kleiner werdenden Teile beständig Zellen an stark wachsende Bereiche abgeben. Die histologische Untersuchung spricht für diese Annahme: In 5 Fällen verbindet nämlich ein Zellstreifen die Spitze in Reduktion begriffener oder verschmelzender Anlagen der Zehen I und II mit derjenigen der stark wachsenden III. Zehe. In normalen Paletten ist das Gewebe zwischen den Zehenanlagen bis zum Palettenrand etwa gleich locker; hier wird es gegen den Palettenrand zu etwas dichter. In einigen Fällen sind die länglichen Kerne dieser Zone orientiert in der Richtung von der I. und II. Zehe zur III. Zehe. Es könnten hier also Zellen nach dem wachsenden apikalen Bereich der III. Zehe abwandern (Abb. 5).

Das Verfolgen der Entwicklung behandelter Beine hat gezeigt, dass die Reduktion von Zehen nicht in erster Linie durch Veränderung des Segregationsmusters zustandekommt. Die behandelten Extremitäten gliedern sich zunächst in den meisten Fällen normal auf. Das Muster wird erst sekundär durch nachträgliche Rückbildung, Hemmung oder Verschmelzung von Anlagen oder Anlagen-

bereichen abgeändert. Vielleicht spielen dabei Zellwanderungen eine nicht geringe Rolle.

Damit kommen wir aber zur Frage nach den Ursachen dieser sekundären Modifikationen des Segregationsmusters. Eine direkte und spezifische Wirkung von MBA liegt hier aus schon erwähnten

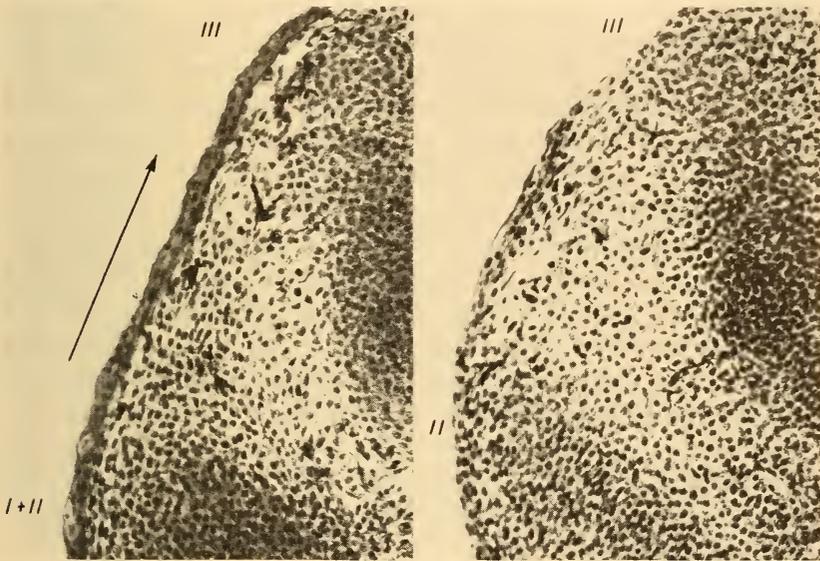


ABB. 5.

*Links*: Flachschnitt durch den präaxialen Palettenrand einer auf dem Knospens stadium behandelten Extremität. Unten: Verschmolzene Anlagen I + II.

Oben rechts: Anlage des III. Strahls. Vermutliche Zellwanderung von I + II nach III. (Nr. 92.)

*Rechts*: Entsprechender Bereich einer unbehandelten Palette.

Gründen nicht vor. Wir haben zudem einleitend festgestellt, dass solche Zehenreduktionen durch verschiedenste Eingriffe erzielt werden können, wobei namentlich auch Rückbildungen schon differenzierter Zehen durch METTETAL 1939 und GUYÉNOT e.a. 1948 an chemisch nicht behandelten regenerierenden Extremitäten beobachtet wurden.

Ebenfalls in der Einleitung wurde die von verschiedenen Autoren vermutete Bedeutung der Blastemmasse für das Zustandekommen reduzierter Beine eingehend erörtert. Das Naheliegende

war, zu untersuchen, ob sich meine eigenen Ergebnisse auf Reduktion der Blastemgrösse zurückführen liessen.

c) *Die Verkleinerung des Blastems und ihre Folgen.*

Bevor wir an die Untersuchung dieser Frage herangehen, müssen wir noch ein Ergebnis der später zu besprechenden morphologischen Untersuchung und Ausmessung reduzierter Gliedmassen nach der Metamorphose vorausschicken (siehe S. 224 u. f.). Wie dies schon BRETSCHER und andere Autoren beobachteten, werden die Zehen in einer bestimmten Reihenfolge reduziert: Die I. Zehe fällt immer zuerst und damit am häufigsten aus. Es folgen dann die Zehen II und V und schliesslich die Strahlen III und IV. Diese Reduktionsfolge weist nun zur Reihenfolge, in der sich die Zehen herausbilden (siehe S. 226), die folgende Beziehung auf: Je später eine Zehenanlage sich in der Normalentwicklung herausbildet, desto leichter wird sie bei Reduktion des Beins ausfallen. So hat z. B. die zuletzt entstehende I. Zehe tatsächlich die grösste Ausfallhäufigkeit. Diese Reihenfolgen und Beziehungen sind für die folgenden Betrachtungen von grundlegender Bedeutung. Sie werden hier ihre Erklärung finden und bilden zugleich eine Bestätigung der aus den Messungen gezogenen Schlussfolgerungen.

Behandelte Knospen sind fast immer, manchmal sogar viel kleiner als ihre Kontrollen. Da aber ihre Entwicklung auch entsprechend verspätet ist (vgl. FILATOW 1932), müssen wir bei der Beurteilung der Blastemgrösse von einem blossen Entwicklungsrückstand absehen und prüfen, ob die Masse der Knospe im Verhältnis zu ihrem jeweiligen Entwicklungsstadium zu klein ist.

Nach der auf S. 192 beschriebenen Methode wurde untersucht, wie gross die Zehenpalette zur Zeit der Ausdifferenzierung der Zehen, unmittelbar vor dem Einsetzen der Reduktionsvorgänge, sei. Durch Aufteilung der Palette in zwei Areale konnte auch geprüft werden, ob der Bezirk der leicht ausfallenden Zehen I und II stärker reduziert sei als derjenige der gleichsam resistenteren Zehen.

Die auf 3 Gruppen verteilten und graphisch aufgetragenen Werte wurden statistisch (nach LINDER 1945) auf die Differenz ihrer Durchschnitte vom Normalwert sowie vor allem auf die Abweichung ihres Regressionskoeffizienten von null hin geprüft.

Für jedes behandelte Bein wurden errechnet:

1. Der Prozentualwert der ganzen Palettenfläche, bezogen auf die entsprechende Fläche unbehandelter Beine im gleichen Entwicklungsstadium. Es kam dabei heraus, dass die Palettenfläche der behandelten Beine als Ganzes zu

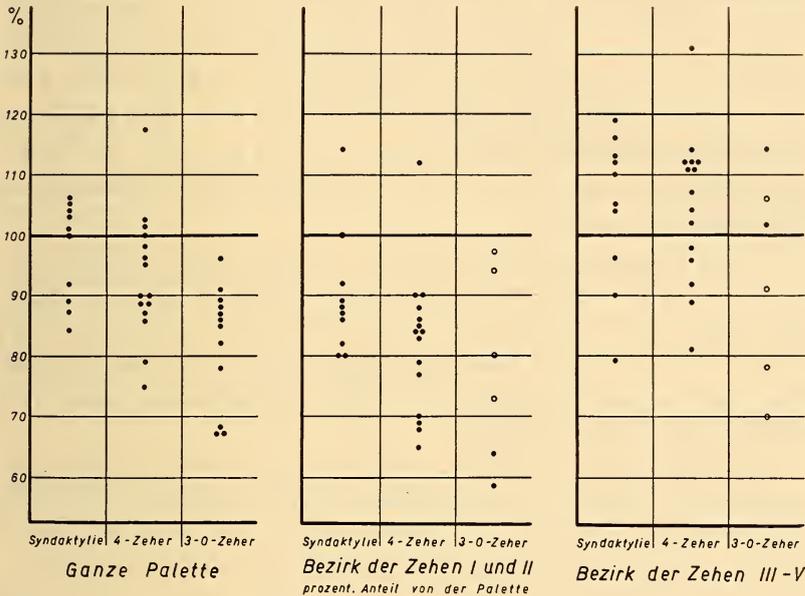


ABB. 6.

Grösse der ganzen Palette sowie der Bezirke der zuletzt und zuerst entstehenden Strahlen bei verschiedenem Reduktionsgrad der Extremität. Erklärungen im Text.

100% = Normalwert (Durchschnitt aus zahlreichen Einzelwerten).

Unter 100% = zu kleine Werte.

Leere Kreise: Reduktion auch postaxialer Strahlen.

klein ist. Eine Aufteilung der behandelten Beine in 3 Reduktionsklassen (1. syndaktyle 5-Zeher, 2. 4-Zeher, 3. 3-0-Zeher) und die statistische Auswertung der erhaltenen Werte zeigte ferner, dass die Palette umso kleiner ist, je stärker der Reduktionsgrad ausfallen wird. Diese Beziehung zwischen Reduktionsgrad und Palettengrösse ist statistisch gesichert ( $p = 0,02$ ) (siehe Abb. 6 links).

2. Es wurde der prozentuale Anteil des Bezirks der Zehen I und II (Feld *b*, Abb. 1) von der ganzen Palettenfläche bestimmt und mit dem entsprechenden Durchschnittswert der Kontrollbeine im selben Entwicklungsstadium verglichen. Die so erhaltenen relativen Werte wurden, wiederum nach Aufteilung in 3 Reduktionsklassen, statistisch ausgewertet (siehe Abb. 6 Mitte). Es zeigte sich, dass das fragliche Areal bei behandelten Beinen relativ zu klein ist ( $p$  kleiner als 0,05). Ferner stellte sich heraus, dass diese Fläche bei Syndaktylie weniger reduziert ist als beim Ausfall der I. Zehe. Noch stärker ist die Reduktion, wenn beide, die I. und II. Zehe, ausfallen ( $p = 0,2$ ). Auch diese Beziehungen sind statistisch gesichert.

3. Ein Vergleich der Flächen, welche die Zehen III (teilweise) bis V umfassen (Feld *a*, Abb. 1) ergab, dass diese bei behandelten Beinen keineswegs reduziert sind. Durchschnittlich sind sie, statistisch allerdings nur schwach gesichert ( $p = 2,6$ ), sogar etwas grösser als normal (siehe Abb. 6 rechts).

Aus diesem letzten Befunde geht zunächst hervor, dass in den ausgemessenen Stadien ausschliesslich derjenige Bezirk der Palette reduziert ist, aus welchem sich die zuletzt entstehenden Zehen I und II differenzieren sollten. Die Palette ist hier somit nicht als Ganzes harmonisch verkleinert. Soll aus dieser Tatsache auf eine selektive Schädigung dieses reduzierten Bereichs durch MBA geschlossen und hierin die Ursache für den leichten Ausfall der betreffenden Zehen erblickt werden? Der Umstand, dass die Knospen in einem sehr jungen Stadium, lange vor der Bildung der Palette, behandelt wurden, und das Ergebnis der histologischen Untersuchung behandelter Paletten, welche keine Schädigung des Anlagenbereichs der Zehen I und II aufwiesen, sprechen gegen diese Annahme. Die Knospe wird nachweisbar als Ganzes geschädigt, und die Schädigung klingt überall gleichzeitig wieder aus.

Eine analoge spezifische Empfindlichkeit bestimmter Bereiche nach ganzheitlicher Schädigung des Blastems stellten schon BRETSCHER (1949) und GABRIEL (1946) nach Colchicin-Behandlung fest. Der letztgenannte Autor beobachtete bei Hühnerextremitäten eine grössere Empfindlich-

keit der präaxialen Seite, trotzdem sie durch Colchicin nicht stärker betroffen wird.

Diesen sowie den eigenen Befunden trägt der folgende Erklärungsversuch, der sich auf das Konkurrenzprinzip stützt, vollständig Rechnung: Wenn nur der Bereich der zuletzt entstehenden Zehen zu klein und derjenige der zuerst auftretenden Zehen normal oder sogar etwas zu gross ist, so besagt dies, dass auch in einer zu kleinen Palette die zuerst entstehenden Anlagen in normaler Grösse und nicht im gleichen Masse reduziert wie das Blastem auftreten (vergl. die Befunde von Mettetal, S. 183). Sie beanspruchen bei ihrer Entstehung, die ja in einem Zusammenscharen von Mesenchymzellen besteht, relativ zu viele Zellen des kleinen Blastems. Es bleiben danach den Bereichen der später auftretenden Zehen zu wenig Zellen übrig, und sie werden zu klein. Diese konkurrenzbedingte Reduktion hat zunächst eine leichte Verspätung im Entstehen der Zehen I und II zur Folge, damit aber gleichzeitig einen Vorsprung der zuerst entstehenden Strahlen. Der Vorsprung (bzw. die Verspätung der Strahlen I und II) äussert sich in unseren Messungen dadurch, dass das Areal der Zehen III–V bei behandelten Beinen absolut sogar etwas grösser ist als bei unbehandelten.

Die im reduzierten Blastemfeld entstehenden Zehen I und II sind nun in verschiedener Hinsicht durch Konkurrenzeffekte benachteiligt: Die etwas früher sich differenzierende II. Zehe wird die Anlage der I. selbst wieder beeinträchtigen. Die Ausbildung beider Zehen im verkleinerten Blastembereich kann eine starke Verminderung des Mesenchyms zwischen beiden Anlagen zur Folge haben. Hierin liegt vielleicht der Grund zur oft beobachteten Annäherung und Verschmelzung der beiden Anlagen. Die mit einem Vorsprung sich entwickelnden übrigen Zehen III–V haben einen grösseren Bedarf an und vermutlich eine stärkere Anziehungskraft für Mesenchymzellen. Sie benachteiligen die schwächeren in Entstehung begriffenen Anlagen durch weiteren Entzug von Zellen, sehr wahrscheinlich sogar von zu den Anlagen selbst gehörigen Zellen. Diese Annahme steht mit der oft beobachteten Rückbildung von Anlagen und mit den die apikalen Bereiche der Anlagen verbindenden Zellstreifen (vermutliche Zellwanderung) in Einklang.

Eine ähnliche Konkurrenz um Zellen konnte schon FILATOW (1930 *a*) nach Transplantation einer Ohrblase in die Nähe der Beinanlagen feststellen: Die Mesodermzellen, die die Beinknospen bilden sollten, rückten zum transplantierten Ohrbläschen und legten sich als Kapselanlage um es herum. Dadurch wurde die Beinentwicklung gehemmt oder vollständig unterdrückt. Die durch WILDE (1952 *a, b*) beobachtete Hemmung der Extremitätenentwicklung durch die wachsenden Kiemen ist vermutlich einer ähnlichen Konkurrenz, möglicherweise unter Beteiligung spezifischer Hemmstoffe, zuzuschreiben.

Im selben Konkurrenzverhältnis wie früher und später auftretende Zehen stehen vermutlich auch der Beinstamm und die Palette. Schon die blosser Betrachtung der Protokollzeichnungen zeigt, dass bei mehreren behandelten Beinen der Stamm im Verhältnis zur Palette zu gross ist und stärker wächst (Abb. 7). Die planimetrische Ausmessung von Beinstamm und Palette auf verschiedenen Stadien hat diesen Eindruck für wenigstens 12 Fälle bestätigt. Die im reduzierten Blastem früher zur Ausbildung kommenden Teile des Beinstamms verbrauchen, wenn sie, wie die ersten Zehen, in etwa normaler Grösse auftreten, relativ zu viel Material. Sie werden dadurch schon von Anfang an im Verhältnis zur Palette zu gross, wachsen dieser gegenüber mit einem Vorsprung weiter und hemmen sie durch ständigen Materialentzug. Diese Konkurrenz äussert sich sehr deutlich in Fällen, wo mit dem intensiveren Wachstum des Beinstamms die Reduktion ganzer Paletten oder einzelner Zehen einhergeht.

Es fällt auf, dass diese Verhältnisse besonders bei rechten Beinen, die während der Behandlung der linken Knospe durch hinüberfliessendes MBA geschädigt wurden, deutlich sind (Abb. 7). Wahrscheinlich wurde hier vornehmlich die Spitze der Knospe betroffen, sodass die sich daraus entwickelnde Palette dem Beinstamm gegenüber in einen grösseren Rückstand versetzt wurde als nach gleichmässiger Behandlung der ganzen Knospe. Der Konkurrenzeffekt wird dadurch verstärkt.

Unsere Messungen haben somit ergeben, dass die durch MBA bewirkte Verkleinerung des Blastems bis zur Zeit der Segregation und Differenzierung nicht wieder gut gemacht wird. Die Musterbildung setzt gleichsam zu früh, in einem noch zu kleinen Blastem, ein. Diese Verkleinerung stört das normale Gleichgewicht zwischen konkurrierenden Anlagen: Da die Anlagen die Tendenz haben, sich

trotz der reduzierten Blastemmasse in normaler Grösse herauszubilden, verbrauchen die zuerst erscheinenden relativ zu viel Zellen und benachteiligen später auftretende Anlagen durch Reduktion ihres Blastemanteils und damit dessen Potential, neue Zellen zu bilden. Die Differenzierung der späteren Anlagen erfährt dadurch eine Verzögerung, diejenige der ersten Anlagen gewinnt dagegen einen Vorsprung, der ihre Dominanz noch erhöht (vergl. SPIEGELMAN, S. 185 dieser Arbeit).

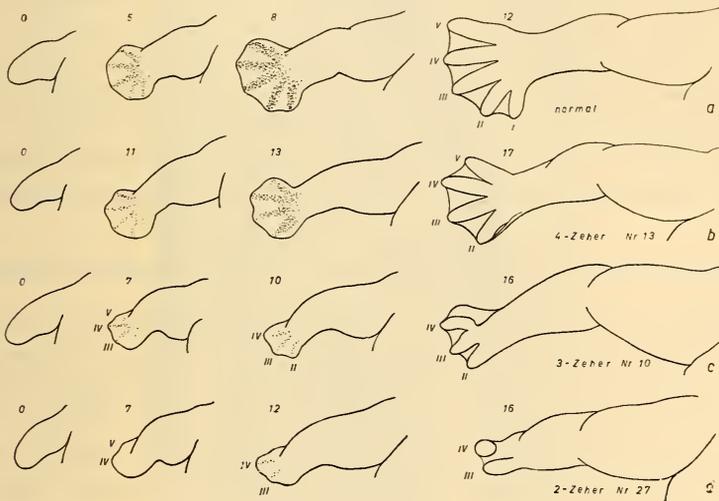


ABB. 7.

Reduktion von Strahlen bei starkem Wachstum des relativ zu grossen Beinstamms. Bei Nr. 27 bleibt nur ein distaler Abschnitt des IV. Strahls übrig. Zahlen oberhalb der Beine: Tage nach der Behandlung.

Der Ausfall bestimmter Zehen ist somit ein Effekt der Konkurrenz zwischen den Zehenanlagen sowie zwischen Beinstamm und Zehenpalette. Je nach Fällen kann das eine oder das andere Konkurrenzverhältnis vorherrschen. Es besteht in unserem Fall die Möglichkeit, dass die Anlagen hier um Zellen konkurrieren. Die zellphysiologischen Grundlagen dieser Konkurrenz, welche Beziehungen zu den Problemen der Zellaffinität und Zellwanderung aufweisen, bleiben aber nach wie vor unbekannt. Ferner darf die Möglichkeit, dass zwischen den Anlagen Wechselbeziehungen noch anderer Art, zum Beispiel im Sinne einer gegenseitigen Hemmung

durch spezifische Stoffe (vergl. S. 186), existieren, hier nicht ausgeschlossen werden, obwohl experimentelle Belege hierfür noch fehlen.

d) *Die Entstehungsweise von eher mosaikartigen Missbildungen.*

Missbildungen, wie Polydaktylie, Defekte proximaler Bein-stammteile, atypische Ausbildung von Skelettelementen usw. sind die Folge einer grundsätzlich anderen Reaktion der behandelten Knospen als der harmonischen Verkleinerung des Blastems. Sie entwickeln sich stets aus **s t a r k g e s c h ä d i g t e n K n o s p e n**, deren Wachstum vorübergehend ganz gehemmt, nach etwa 10 Tagen aber plötzlich wieder aufgenommen wurde. Die Entwicklung derart reagierender Knospen konnte bei 32 Tieren verfolgt werden. 11 davon wurden beim ersten sichtbaren Zeichen einer Restitution (siehe unten) fixiert und histologisch untersucht.

*Die lokale Restitution<sup>1</sup> von Beinblastem in stark geschädigten Knospen.*

Wie wir auf S. 198 und 199 gesehen haben, geht ein Teil der stark geschädigten Knospen vollständig ein. Andere Knospen weisen aber vom 7. Tage nach der Behandlung an in unmittelbarer Nähe der Epidermis eine bis mehrere dichtere Ansammlungen von Zellen auf. Die Grösse und Färbbarkeit dieser Zellen verleiht ihnen ganz das Aussehen von embryonalen Blastemen. Mitosen sind in diesen rasch wachsenden Zellnestern häufig.

Diese Restitutionsblasteme füllen die Knospe anfänglich nicht ganz aus. Sie bleiben meist, deutlich abgegrenzt, auf bestimmte Bereiche beschränkt. Vermutlich verhindert das noch persistierende geschädigte Mesenchym die neu entstehenden Blastemzellen am gleichmässigen Ausfüllen der Knospe. Vom Rumpfgewebe sind sie durch das lockere, sich nicht mehr vermehrende Mesenchym oft ganz getrennt (Abb. 8).

Die Herkunft dieser Blastemzellen ist fraglich. Es könnte sich um Mesenchymzellen handeln, die die Behandlung ohne Schaden über-

---

<sup>1</sup> Unter „Restitution“ verstehen wir hier die Neubildung von Zellen eines teilweise determinierten Blastembereichs, im Unterschied zur „Regeneration“, die im Ersatz bereits differenzierter Strukturen durch diverse Prozesse der Morphogenese besteht, und zur „Regulation“, die eine unsichtbare Reorganisation innerhalb eines gestörten embryonalen Systems darstellt.

standen haben und sich nun plötzlich wieder stark vermehren. Da in der Epidermis auch während der Phase der stärksten Reaktion noch Mitosen vorkommen, könnte auch an eine Herkunft der Blastenzellen aus der Epidermis gedacht werden. Diese Annahme ist besonders im Hinblick auf die Ergebnisse von ROSE (1948) in Erwägung zu ziehen.

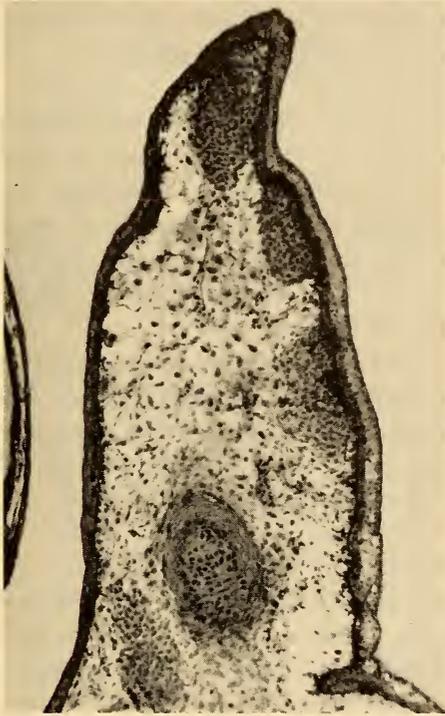


ABB. 8.

Längsschnitt durch stark geschädigte Knospe mit lokalen Restitutionsblastemen. Proximal ist ein Femur gebildet worden.

Weiter besteht aber auch die Möglichkeit, dass Zellen des Rumpfes in die Knospe proliferieren. In einigen Fällen sind die lokalen Blasteme auf proximale Bereiche beschränkt, und manchmal stehen auch distale Blasteme durch dünne Zellstränge mit Rumpfgewebe im Zusammenhang. Endlich ist auch ein haematogener Ursprung dieser Zellen nicht ausgeschlossen (vergl. HELLMICH 1930). Oft finden sich in ihrer Nähe dichtere Ansammlungen kleiner Leukocyten, und Beobachtungen von VIERLING (1926) machen es wahrscheinlich, dass verschiedenste Gewebszellen sich aus Blutzellen bilden können. Diese letzte Frage könnte

durch Vitalmarkierung der Leukocyten (etwa durch phagocytierte Karminpartikel) vielleicht gelöst werden.

Aus Knospen mit restituiertem Blastem können ziemlich typische Paletten und, beim Ausfüllen der ganzen Knospe mit einem einheitlichen Blastem, kaum oder nur wenig missbildete Beine entstehen. Sehr oft sind aber die vorwiegend distal auftretenden Restitutionsblasteme von proximalen Knospenbereichen durch degeneriertes Gewebe zunächst noch isoliert. Sie treten vermutlich erst sekundär mit den weniger geschädigten oder ebenfalls restituierten Geweben in Zusammenhang. So liesse sich das Zustandekommen der verschiedensten Anomalien, Defekte und Verwachsungen im Beinstamm, auch bei relativ normal gebautem Fuss, erklären, so z.B. das unmittelbare Ansetzen von Zehen am Femur (siehe Abb. 27), das Fehlen von Unterschenkel- oder von verlängerten Fusswurzelementen usw.

Bei lebhaft wachsenden Restitutionsblastemen treiben nach verschiedensten Richtungen Knospen hervor. Aus distal heraus-schiessenden Knospen entstanden sonderbar angeordnete, zum Teil verwachsene oder verkrümmte Zehen (Abb. 9; 30). Neben einer distalen Proliferation kann zusätzlich noch eine proximale Knospe herauswachsen. Es entstanden so in 2 Fällen verdoppelte, sehr atypische und missbildete Beine (Abb. 9; 26).

In 5 Fällen entstanden aus restituierten Blastemen verschieden-gradig polydaktyle Füße (Abb. 26; 28-31). Es scheinen solche Blasteme eine Tendenz zu haben, gleichsam über das Ziel hinaus zu schiessen und mehr zu bilden, als der Norm entspricht, möglicherweise also zu gross zu werden (vergl. S. 245).

Die sehr häufige atypische Entwicklung der restituierten Blasteme hat ihren Grund wahrscheinlich darin, dass sie, wie schon erwähnt, die Knospe nicht ganz ausfüllen. Bei der Entstehung mehrerer Zellnester können diese, wenigstens anfänglich, getrennt bleiben und sich mehr oder weniger unabhängig voneinander entwickeln. Hierin liegt wahrscheinlich eine der Ursachen ihrer oft atypischen Entwicklung; denn wie die oben besprochene konkurrenzbedingte Reduktion von Strahlen zeigt, sind für die normale harmonische Entwicklung komplexer Organe ein inniger physiologischer Kontakt und gestalthafte Wechselbeziehungen zwischen den Teilen von grösster Bedeutung. Bei verschiedengradi-

ger physiologischer Isolation der Musterteile, wie dies hier vermutlich der Fall ist, werden die regulativen Wechselbeziehungen und namentlich die Konkurrenz beeinträchtigt, und die isolierten Blastembereiche entwickeln sich mehr oder weniger

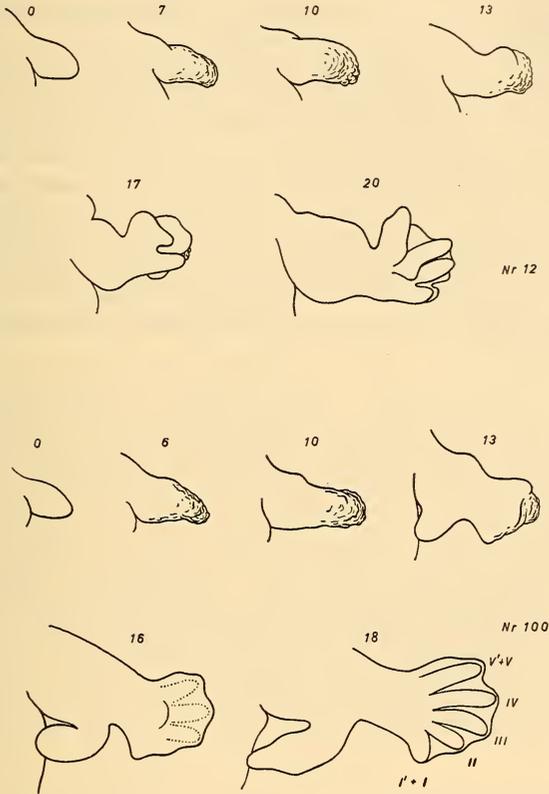


ABB. 9.

*Oben:* Entstehung einer stark missbildeten und polydaktylen Extremität durch Blastemrestitution. (Fertige Extremität siehe Abb. 30.)

*Unten:* Entstehung einer Extremitätenverdoppelung mit Polydaktylie und atypischen Skelett-Teilen. Blastemrestitution. (Fertige Extremität siehe Abb. 26.)

unabhängig voneinander gemäss ihren Eigentendenzen. Durch die hier besprochenen Anomalien wird also die Bedeutung der physiologischen Korrelationen und speziell der Konkurrenz besonders deutlich.

Eine vorwiegend mechanische Beeinträchtigung der jungen Blasteme durch das alte Gewebe könnte eine weitere Störungsursache darstellen.

Eine solche lokale Restitution von Blastem nach starker Schädigung wurde durch verschiedene Autoren beobachtet, namentlich durch BRUNST (1950 *a*) nach Hemmung der Gliedmassenentwicklung von Axolotl Embryonen durch X-Strahlen. Nach starker Degeneration bildeten sich an der Peripherie der behandelten Zone Ansammlungen kleiner Zellen, aus denen neue Knospen und in einem Fall 4 Gliedmassen entstanden. Eine analoge Reaktion beobachtete derselbe Autor (1950 *b*) nach Bestrahlung von Schwanzspitzen von Axolotl Embryonen. Dieses lebhaft und andauernde Wachstum könnte nach Brunst durch die bei der vorangehenden Degeneration freiwerdenden Cytolyseprodukte (Nekrohormone) stimuliert worden sein. Eine ähnliche stimulierende oder induktive Wirkung schreibt auch PERRI (1951, 1952) den Zerfallsprodukten seiner unspezifischen Extremitäteninduktoren zu. Wesentlich ist nach beiden Autoren das Vorhandensein kompetenter und noch intakter Gewebe.

Der Entstehung und oft intensiven Proliferation unserer Restitutionsblasteme könnten ähnliche Faktoren zugrunde liegen. Die Blasteme bilden sich stets nur nach dem Zerfall grosser Mengen geschädigter Zellen, also nach dem Freiwerden von reichlich Cytolyseprodukten. Diese würden die nach S. 215 in Frage kommenden intakten, kompetenten oder schon determinierten Zellen zu übermässiger mitotischer Aktivität stimulieren. Eine solche Stimulation unterbleibt vermutlich bei schwach reagierenden Knospen mit zerstreuten Einzelpyknoten. Der Verlust wird hier nicht aufreguliert, und die Anlage bleibt daher dauernd verkleinert.

### 3. DIE MORPHOLOGIE DER AUF DEM BLASTEMSTADIUM BEHANDELTEN BEINE.

#### a) *Realisationsstufen des ganzen Beins*<sup>1</sup>.

Das Skelett der nach der Metamorphose fixierten Tiere wurde durch Färbung mit Methylgrün und nachfolgender Aufhellung der Gewebe sichtbar gemacht (siehe S. 194). Die wichtigsten Typen sollen hier der Reihe nach kurz besprochen werden.

<sup>1</sup> Hier werden durch lokale Blastemrestitution entstandene Extremitäten nicht berücksichtigt.

Häufig entstehen aus behandelten Knospen Beine, die abgesehen von einer messbaren Verkürzung ihrer Elemente und eventuellen Reduktionen im Tarsus, normal aussehen. Mit diesen Beinen werden wir uns in späteren Abschnitten befassen.

### *Syndaktylien.*

Den ersten Grad der die Beingestalt deutlich verändernden Reduktionen stellen die Syndaktylien dar. Ihre Einordnung in die Reihe von Realisationsstufen der Beingestalt ist gerechtfertigt, weil sie in der Regel aus gleichen Gründen entstehen wie die tieferen Realisationsstufen, nämlich als eine Folge der Reduktion der Blastemgrösse und der Nachbarschaftswirkungen der Zehenanlagen (siehe S. 203 u.f.).

Bei harmonisch reduzierten Extremitäten sind durchwegs die Zehen I und II miteinander verwachsen (15 Fälle). Verwachsungen anderer Zehen miteinander wurden nur bei Beinen, die durch lokale Blastemrestitution entstanden (siehe S. 237), beobachtet.

Es kommen Beine sowohl mit *kutaner* oder *Weichteilsyndaktylie* wie auch mit *knöcherner Syndaktylie* vor. Bei den erstgenannten Fällen sind bloss die Weichteile, meist bis zum distalen Ende der Metatarsalia, in wenigen Fällen aber auch bis zur Kralle der I. Zehe, verwachsen. Die Metatarsalia der beiden Zehen sind einander stark genähert, oft etwas dünner als normal, aber vollständig frei (Abb. 11).

Bei der knöchernen Syndaktylie sind die Metatarsalia der Zehen I und II distal verwachsen. Die Phalangen sind meistens frei, seltener können die Grundphalangen proximal miteinander verwachsen sein (Abb. 12, 13). Das proximale Ende der I. Metapodien ist oft verschmälert und reduziert.

Eine Zwischenstellung zwischen syndaktylen und 4-zehigen Beinen nehmen jene Fälle ein, bei denen statt der I. und II. nur eine Zehe ausgebildet, der Metatarsus proximal aber noch 2-teilig ist (Abb. 15). Wir haben gesehen, dass diese Reduktionsstufe durch Verschmelzung proximal schon differenzierter Zehenanlagen entsteht (Abb. 46).

### *4-Zeher.*

4-Zeher sind in meinem Material 25 entstanden, und zwar ausschliesslich durch Reduktion der I. Zehe oder durch Verschmelzung ihrer Anlage mit derjenigen von II. Viele dieser

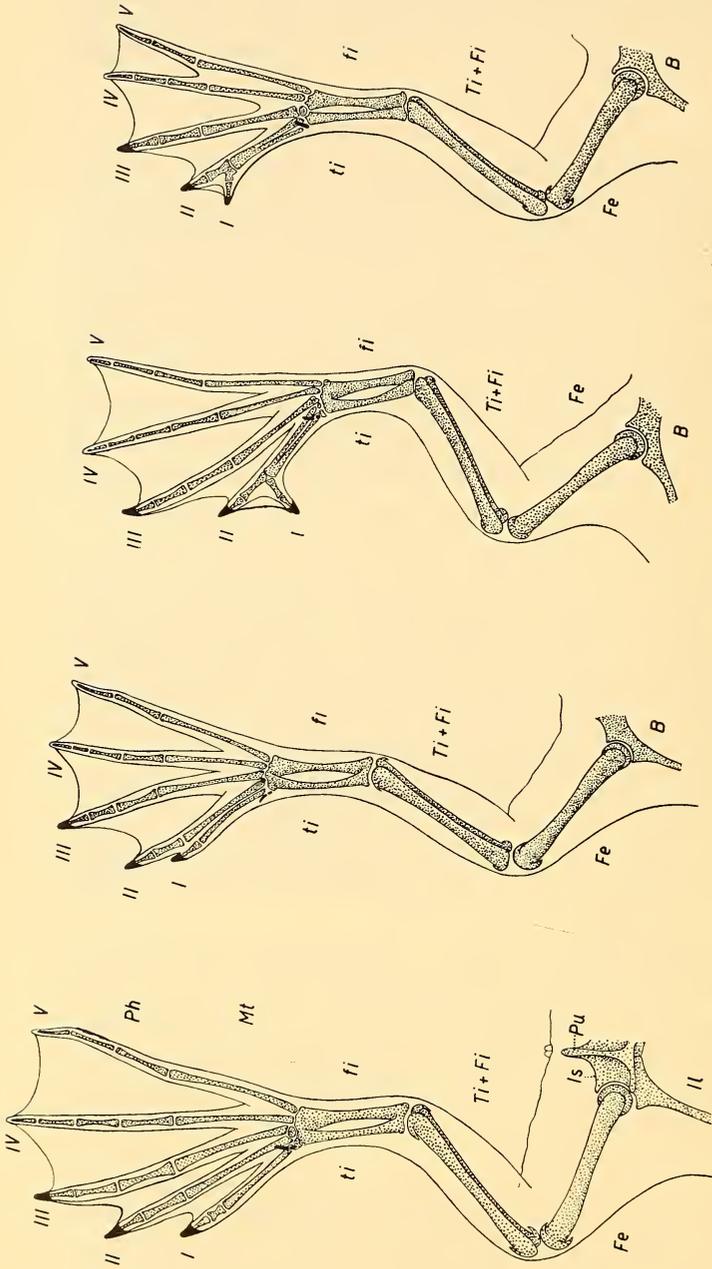


Abb. 10

Abb. 11

Abb. 12

Abb. 13

ABB. 10-18.

Realisationsstufen der Hinterextremität von *Xenopus* nach Behandlung der Knospen mit MBA.  
 Abb. 10: normale Hinterextremität. — Abb. 11: kutane (Weichteil-) Syndaktylie I+II, Nr. 163. — Abb. 12: knöcherner  
 Syndaktylie I+II (nur Mt.) Nr. 129. — Abb. 13: knöcherner Syndaktylie I+II (Mt. und Zehen) Nr. 148.  
 I-V = Zehen, Mt = Metatarsus, ti = tibiale = Tarsus, fi = fibulare = Calcaneus, Ti = Tibia, Fi = Fibula, Fe = Femur,  
 Il = Ilium, Is = Ischium, Pu = Pubis, B = Becken.

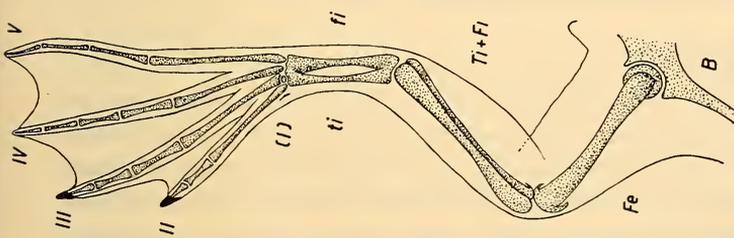


Abb. 14

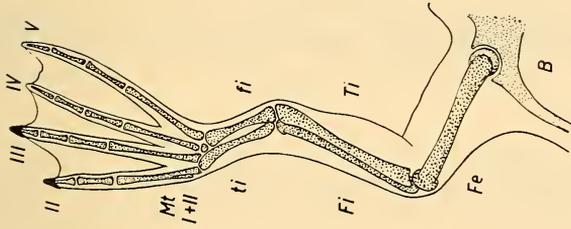


Abb. 15

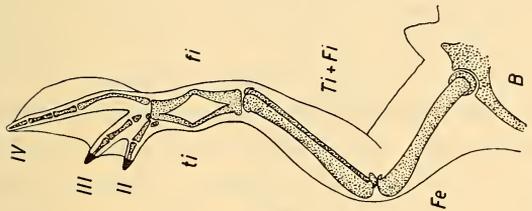


Abb. 16

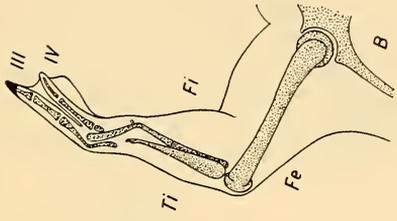


Abb. 17

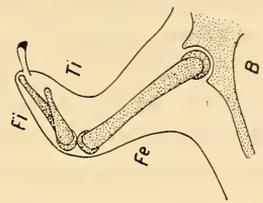


Abb. 18

Abb. 14: harmonischer 4-Zeher mit Rudiment von I. Nr. 144. — Abb. 15: 4-Zeher, Mt. I proximal vorhanden. Nr. 145.  
 Abb. 16: 3-Zeher. Nr. 161. — Abb. 17: 2-Zeher. Nr. 160. — Abb. 18: Beinmümel (Amputation) ohne Fuss, Hautlappen mit Krallen. Nr. 147.

4-Zeher sind, wie die meisten syndaktylen Beine, in ihren übrigen Teilen durchaus normal gebaut und daher funktionstüchtig. Sie haben trotz ihrer verminderten Zehenzahl eine „hübsch einheitliche Form mit innerer In-sich-Geschlossenheit“ wie WEISS (1924) sagt (Abb. 14). An der Basis des II. Metatarsus findet sich häufig, in den Weichteilen eingebettet, ein feiner kurzer Knorpelstab oder ein mehr hakenförmiges Knorpelchen, das Rudiment der I. Zehe oder dessen Verwachsungsprodukt mit dem Prähallux. Die Entstehung dieser Rudimente wurde auf S. 204 beschrieben.

Bei 4-Zehern, die sich aus Restitutionsblastemen entwickelten, kann der Bein Stamm verschiedengradige Missbildungen aufweisen. Diese Typen werden wir auf S. 234 u.f. behandeln.

### *3-Zeher.*

Den nächsten Reduktionsgrad stellen 9 3-zehige Beine dar (Abb. 16). Ihre Zehen sind oft nicht mehr vollständig: Der Metatarsus kann proximal reduziert oder in der Mitte so verdünnt sein, dass er durch die Spannung der Gewebe geknickt wird. Die bei diesen sowie bei den folgenden Reduktionstypen häufigen Rückbildungen im Grenzgebiet zwischen Bein Stamm und Fuss sind sehr wahrscheinlich die Folge der Konkurrenz zwischen beiden Systemen, wobei jeder Partner vorzugsweise die ihm nächstliegenden Abschnitte des andern durch Materialentzug schädigt.

Spuren der übrigen reduzierten Zehen finden sich gelegentlich als freie Schwimnhautlappen oder als kleine Knorpelrudimente (Abb. 16).

### *2- und 1-Zeher.*

2-Zeher (5 Fälle) und 1-Zeher (2 Fälle) sind nur selten entstanden. Die Zehen sind in der Regel hier proximal unvollständig; zudem sind die Fusswurzelelemente meist ganz und die Unterschenkelknochen distal stark reduziert (Abb. 17).

### *Fusslose Beinstummel.*

Totalreduktion des Fusses fand in 18 Fällen, also wiederum häufiger statt. Der Oberschenkel ist in der Regel normal ausgebildet, die Unterschenkelemente sind verschieden stark verkürzt und nach distal verdünnt. Sie können zu einem einzigen kleinen Knochen verwachsen sein. Häufig findet sich an der Spitze solcher

Beinstummel ein kleiner Hautlappen, das Rudiment der reduzierten Zehenpalette (Abb. 18). Dieser Hautlappen vermochte in einem Fall noch eine Kralle zu bilden.

Solche einzelstehende Krallen sowie die nach der Rückbildung von Anlagen (S. 204) sich entwickelnden randständigen Schwimhautlappen können als *niederste Realisationsstufe*

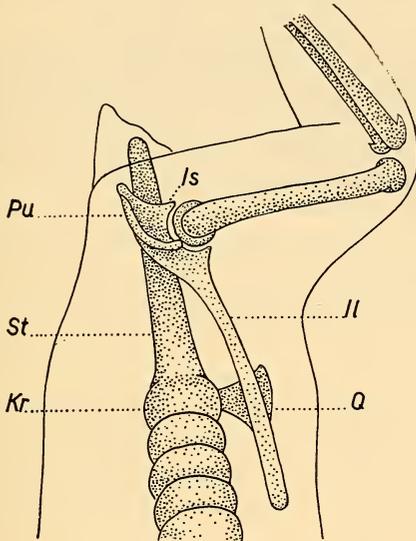


ABB. 19.

Hinterende eines metamorphosierten *Xenopus* bei totaler Reduktion des linken Beins und der linken Beckenhälfte. Ventralansicht. Nr. 21.

St = Steissbein. Kr = Kreuzwirbel. Q = Querfortsatz des Kreuzwirbels. Übrige Zeichen wie Abb. 10—18. Weitere Erklärungen im Text.

von Zehen betrachtet werden. Diese grosse „Resistenz“ der Krallen ist für die Identifizierung reduzierter Zehen von grossem Nutzen (siehe S. 195).

#### *Totalreduktion des Beins.*

In 13 Fällen wurde das Bein vollständig reduziert. Bei solchen Tieren ist das Becken nur einseitig ausgebildet; es fehlt also auf der behandelten Seite ganz (Abb. 19). Hier fehlt auch der Querfortsatz des Kreuzwirbels. Diese letzte Beobachtung bestätigt die Ergebnisse von HODLER (1949), wonach die Bildung des Querfortsatzes des Sakralwirbels bei Anuren (namentlich bei *Xenopus*) durch den wachsenden Darmbeinflügel induziert wird.

## b) Die Reduktionsfolgen der Zehen und Metapodien.

BRETSCHER, BLOUNT (1950), SCHUÉ (1951), GUYÉNOT und Mitarbeiter, HAMBURGER (1925) und weitere Autoren haben wiederholt festgestellt, dass die Zehen stets in einer bestimmten Reihenfolge reduziert werden und ausfallen. Eine deutliche Reduktionsfolge liess sich auch mit meinem Material auf Grund der *Ausfallhäufigkeit der Zehen* aufstellen.

Zur Ermittlung der Ausfallhäufigkeit konnten 46 Beine mit reduzierter Zehenzahl, aber mit mindestens einer Zehe, verwendet werden. Stark verkrüppelte und polydaktyle Beine wurden nicht berücksichtigt. Die Ausfälle verteilen sich auf die verschiedenen Strahlen wie folgt (siehe Tabelle I):

TABELLE I.

Zahl der Ausfälle	Fehlende Zehen					Fälle
	I	II	III	IV	V	
1 (4-Zeher)	*					29
2 (3-Zeher)	* *	*			*	7 3
3 (2-Zeher)	* *	* *	*		*	4 1
4 (1-Zeher)	* *	* *	*	*	* *	1 1
S u m m e	46	10	2	1	13	46

Die I. Zehe hat eindeutig die grösste Ausfallhäufigkeit (46). Sie ist ausnahmslos die erste Zehe, welche ausfällt. Es folgen dann die Zehen V und II mit 13 und 10 Ausfällen und endlich die mittleren Strahlen III und IV mit 2 und 1 Ausfällen.

Die Tabelle zeigt, dass die Reduktionsfolge von Fall zu Fall etwas variieren kann. Wenn die Zahl der Ausfälle 2 beträgt, dann kann neben der I. entweder die V. oder die II. Zehe fehlen. Bei 3 Ausfällen fehlt in 1 Fall die III. statt wie in den 4 übrigen Fällen die V. Zehe. Eine ähnliche Alternanz besteht bei 4 Ausfällen für die Zehen III und IV. Die geringen Unterschiede in den Ausfallhäufigkeiten der Zehen V und II sowie von IV und III sind daher statistisch wahrscheinlich unbedeutend.

Trotz diesen geringen Schwankungen ist die Reduktionsfolge  $I > II$  und  $V > III$  und  $IV$  offensichtlich.

Es wurde versucht, eine Reihenfolge im Reduktionsgrad vorhandener Zehen aufzustellen. Wegen der grossen Streuung der Werte sowie der noch zu besprechenden Tendenz vorhandener Zehen, nur wenig verkürzt zu sein, ist das Ergebnis unklar und wenig eindeutig ausgefallen. Immerhin ist auch hier in der Mehrzahl der Fälle die I. Zehe am stärksten verkürzt. Es folgen dann die II. Zehe, die IV. und die III. Der V. Strahl kann wegen der grossen Streuung keiner bestimmten Gruppe eindeutig zugeordnet werden.

Die Teile des Beinstamms werden, bezogen sowohl auf Ausfallhäufigkeit wie auf Reduktionsgrad, eindeutig in distoproximale Reihenfolge reduziert. Die distalen Elemente sind also meist stärker reduziert als die proximalen.

Da diese Reihenfolge im Beinstamm auch auf eine weniger starke Schädigung der zur Zeit der Behandlung schon in Differenzierung begriffenen proximalen Elemente zurückgehen könnte, wurde den Verhältnissen innerhalb der erst nach der Behandlung entstehenden Zehenpalette vermehrte Aufmerksamkeit geschenkt. Bei 141 Strahlen wurde der Reduktionsgrad des Metatarsus und derjenige der Zehen einzeln bestimmt und daraus das Verhältnis dieser beiden Werte berechnet. Die graphische Darstellung (Abb. 20) zeigt deutlich, wie in den meisten Fällen die Zehen stärker verkürzt sind als der Metatarsus, und wie ferner mit zunehmendem Reduktionsgrad des ganzen Strahls die Zehen im Verhältnis zum Metatarsus kürzer werden.

Eine Beziehung zwischen den ermittelten Reduktionsfolgen und der Reihenfolge, in der die Beinelemente normalerweise angelegt werden, ist unverkennbar:

Eine proximo-distale Differenzierungsfolge ist für die normalen Extremitäten verschiedener Tiertypen durch zahlreiche Autoren (BRAUS 1906; MANGOLD 1929; HUXLEY 1932, zit. in RENSCH 1947, S. 153; PETRI 1935; SCHMIDT-EHRENBERG 1942; SAUNDERS 1948; KÄLIN & BERNASCONI 1949; BERNASCONI 1951; WERTHEMANN 1952 u. a. m.), für *Xenopus* namentlich durch BRETSCHER 1949 und BERNASCONI 1951 festgestellt worden.

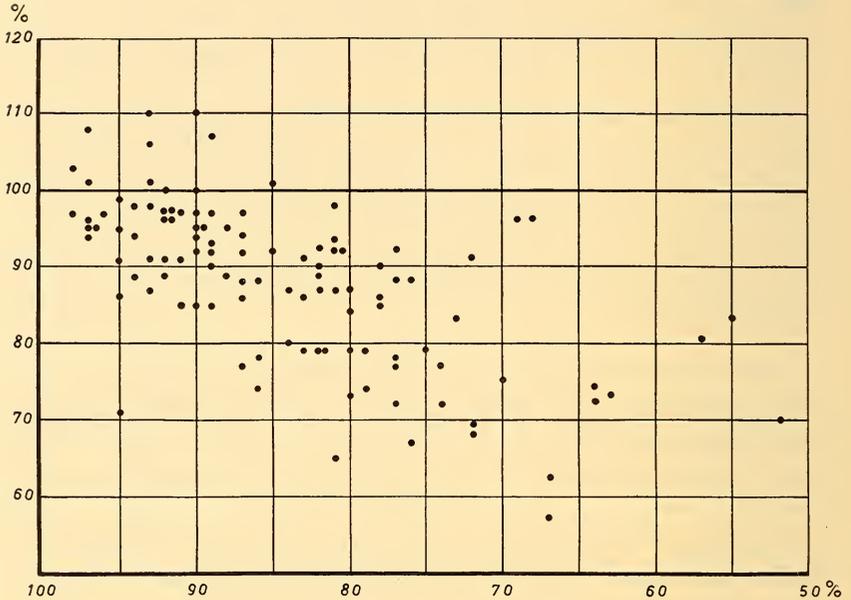


ABB. 20.

Das Verhältnis von Reduktionsgrad der Zehen zu Reduktionsgrad des Metatarsus bei zunehmender Verkürzung des ganzen Strahls.

Abzisse: Reduktionsgrad des ganzen Strahls. 100 % = normal. 50 % = auf  $\frac{1}{2}$  der normalen Länge verkürzt.

Ordinate: Reduktionsgrad der Zehen/Reduktionsgrad des Metatarsus. 100 % = gleicher Reduktionsgrad; unter 100 % = Zehen stärker verkürzt als Metatarsus.

Die Reihenfolge im Auftreten der Zehenanlagen habe ich bei *Xenopus* durch tägliches Beobachten von 10 unbehandelten Tieren sowie durch histologische Untersuchung verschiedener normaler Entwicklungsstadien ermittelt: Die zuerst sichtbare Zehe ist die IV. Es folgen nach  $\frac{1}{2}$ —1 Tag die III. und wenig später die V. Nach ebenfalls  $\frac{1}{2}$ —1 Tag werden fast gleichzeitig die II. und I. Zehe angelegt. Schon bei der Vorknopfbildung ist aber die II. der I. etwas voraus.

Ein Vergleich dieser Reihenfolgen in der Differenzierung mit den Reduktionsfolgen behandelter Beine zeigt, dass im grossen ganzen ein Beinabschnitt umso leichter reduziert wird, je später er in der Normalentwicklung zur Ausbildung kommt: Die Metatarsalia entstehen vor den Phalangen; sie sind in der Regel weniger verkürzt als die letzteren. Die zuerst entstehende IV. Zehe hat mit der ebenfalls früh auftretenden III. Zehe zusammen die geringste Ausfallhäufigkeit, und umgekehrt fällt die zuletzt entstehende I. Zehe am häufigsten aus.

Diese für die Zehen allerdings nicht sehr strenge Beziehung zwischen Entstehungs- und Reduktionsfolge ist ein Effekt der auf S. 211 besprochenen Konkurrenz zwischen den verschiedenen Anlagen: Zuerst auftretende Anlagen sind im Verhältnis zum reduzierten Blastem zu gross; sie hemmen durch einen relativ zu grossen Verbrauch von Zellen die später entstehenden Anlagen.

Wie die schon erwähnten kleinen Unstimmigkeiten zwischen Entstehungs- und Reduktionsfolge der Zehen vermuten lassen, spielt neben dem Zeitpunkt der Entstehung auch die Lage im Blastem eine Rolle. Für eine Randzehe, die, wie etwa die V., neben früh entstehenden und kräftig wachsenden Anlagen liegt, sind die Konkurrenzbedingungen weniger günstig als für eine gleichzeitig oder sogar später entstehende Anlage, der bei Materialknappheit Zellen anderer später entstehender Zehen zur Verfügung stehen. Dass die Ausfallhäufigkeit der V. Zehe etwa gleich ist wie diejenige der doch später entstehenden II. Zehe und bedeutend grösser als diejenige der fast gleichzeitig entstehenden III. Zehe, ist sicher eine Folge ihrer ungünstigen Lage am Rand der Palette und neben einem starken Konkurrenten. Umgekehrt ist die sehr geringe Ausfallhäufigkeit der III. Zehe, die später als die IV. entsteht, ein Effekt ihrer günstigen Lage, dank welcher sie im „Notfall“ bis 2 Anlagen für sich beanspruchen kann. Für die II. Zehe, die sehr oft das Material der I. verbraucht, herrschen ebenfalls relativ günstige Bedingungen.

c) *Gestufte Reduktion und relative Minimalgrösse der Anlagen.*

In einer kurzen Mitteilung haben BRETSCHER und ich (BRETSCHER & TSCHUMI 1951) darauf hingewiesen, dass sich nach einer Behandlung blastematischer Beinknospen mit Colchicin und MBA keine beliebig

stark verkürzten Beinabschnitte entwickeln. Die Zehen behandelter Beine sind mit grosser Wahrscheinlichkeit entweder normal bis schwach verkürzt oder dann vollständig reduziert. Auf mehr als 50—60% verkürzte Zehen sind sehr selten.

Die Untersuchung der Reduktionsvorgänge (siehe S. 203) machte diese Tatsache verständlich. Stark reduzierte Zehen sind deshalb so selten, weil aus grossen konkurrenzfähigen Anlagen oder Anlagenbereichen relativ grosse Zehen entstehen, und kleine Anlagen, die eine auf die starken Konkurrenten bezogene relative Minimalgrösse unterschreiten, selten zu selbständiger Weiterentwicklung kommen. Sie werden durch grössere und stark wachsende Nachbarn auskonkurrenziert, indem sie sich zurückbilden oder mit dem dominanten Konkurrenten verschmelzen.

Dieser steile Übergang von mässiger Reduktion zu vollständigem Ausfall bedingt zahlreiche wohl definierte Realisationsstufen des ganzen Beins (4-Zeher, 3-Zeher usw.). Damals fanden wir, dass auch einzelne Zehen in verschiedenen Realisationsstufen auftreten können, und dass die Stufung der Zehenreduktion durch einen sukzessiven Ausfall von Phalangen bedingt ist (siehe S. 230). Die Phalangen einer Zehe stehen wahrscheinlich in einem gleichen Konkurrenzverhältnis zueinander wie die Zehen.

Diese Ergebnisse habe ich an einem umfangreichen, aufgehellten Material nachgeprüft. Eine Wiedergabe dieser Daten erübrigt sich, da sie mit den früheren durchaus übereinstimmen.

Bei einer Zusammenstellung der Ausfallhäufigkeiten der Zehen machte ich die Feststellung, dass auch der Fuss als Ganzes ähnliche Verhältnisse zeigt wie die einzelnen Zehen und Phalangen. Auch er hat die Tendenz, entweder nur wenig reduziert zu sein oder ganz auszufallen. Aus der graphischen Darstellung (Abb. 21) geht deutlich hervor, wie die Zahl der Fälle mit abnehmender Zehenzahl rapid abnimmt, um dann bei der Totalreduktion des Fusses plötzlich wieder zuzunehmen.

Dieses Verhalten geht vermutlich auf die schon erwähnte Konkurrenz zwischen Beinstamm und Zehenpalette zurück (S. 212): Aus grossen Paletten, die dem Beinstamm gegenüber konkurrenzfähig sind, bildet sich meist die normale oder eine wenig reduzierte Anzahl Zehen heraus. Kleine Paletten dagegen, aus denen nur wenige Zehen entstehen könnten, werden vom konkurrenzüberlegenen Beinstamm leicht vollständig aufgebraucht. Es besteht somit auch für die Palette eine auf den Beinstamm bezogene relative Minimalgrösse.

Durch diese Beobachtungen erfährt das Prinzip der Realisationsstufen, auf welches LEHMANN (1948) erstmals hingewiesen hat (siehe auch LEHMANN 1953), eine weitere experimentelle Grundlage und Ergänzung. Es zeigt sich namentlich, dass der Begriff der minimalen Arealgrösse hier nur relativ aufgefasst werden muss, dass also, infolge der physiologischen Konkurrenz, ein Areal oder eine Anlage zunächst im Verhältnis zu Nachbararealen oder -anlagen nicht zu klein werden darf. Über eine absolute Minimalgrösse — etwa durch minimale Zellenzahl bedingt — sagen meine Befunde noch nichts aus.

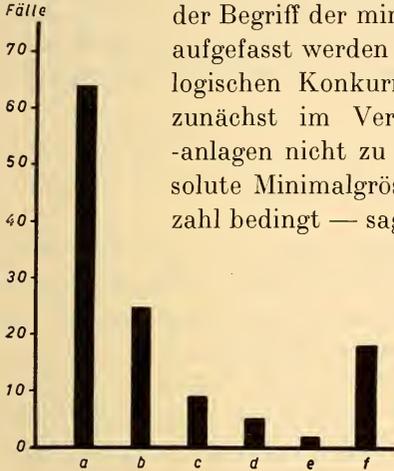


ABB. 21.

Gestufte Reduktion des ganzen Fusses.

a: 5-Zeher und Syndaktylie I+II; b: 4-Zeher; c: 3-Zeher; d: 2-Zeher; e: 1-Zeher; f: nur Bein Stamm, Fuss reduziert. Weitere Erklärungen im Text.

Variation der experimentellen Bedingungen dadurch zustande, dass ein unterschwelliges morphogenetisches Potential (hier ein relativ zu kleiner Anlagenbereich) wegen der physiologischen Konkurrenz nicht zur Geltung kommt.

Kürzlich hat GRÜNEBERG (1951, 1952) ein ähnliches Verhalten erblicher Skelett- und Zahnanomalien bei Mäusen festgestellt. Der fragliche Mäusestamm ist, unter anderem, durch häufigen Ausfall des III. Molars gekennzeichnet. Dieser ist, wenn vorhanden, im Durchschnitt kleiner als normal. Seine variable Grösse zeigt eine ziemlich normale Verteilung. Interessant ist aber, dass, trotzdem Zähne unterhalb einer gewissen Grösse praktisch nicht mehr vorkommen, das vollständige Fehlen des Zahnes wiederum häufiger ist (bei ca. 18% der Tiere).

Dass hier ein ähnlicher Konkurrenzeffekt wie bei unseren Zehen vorliegt, geht aus folgendem hervor: Beim untersuchten Mäusestamm ist nämlich der I., zuerst entstehende Molar grösser als normal. Er verbraucht, wie GRÜNEBERG vermutet, bei seiner Entstehung zuviel

Diese relative Minimalgrösse stellt gleichsam eine entwicklungsphysiologische Schwelle (LEHMANN 1953) dar. Die morphologische Diskontinuität kommt bei kontinuierlicher oder gleichmässiger

Material, und dadurch würde die Dentalpapille des III. und letzten Molars zu klein. Je kleiner aber diese Anlage ist, desto unwahrscheinlicher wird daraus vermutlich ein Zahn entstehen.

Diesen „quasi continuous variations“, wie sie GRÜNEBERG nennt, liegt eine kontinuierlich variierende genetische Grundlage mit multiplen Faktoren zugrunde. Die Diskontinuität der Phänotypen ist also nicht genetischer sondern, wie in unserem Fall, physiologischer Natur. Auch GRÜNEBERG zieht die mögliche Existenz entwicklungsphysiologischer Schwellen in Erwägung.

#### d) Die Reduktion von Phalangen.

Die gestufte Reduktion der Zehen hatte uns auf das Fehlen von Phalangen aufmerksam gemacht. Die Frage, welche Phalangen vorzugsweise ausfallen, konnte ich aber erst später anhand des aufgehellten und gefärbten Materials beantworten.

Bei 22 reduzierten Zehen konnte der Reduktionsmodus der Phalangen deutlich nachgewiesen werden:

Die Beobachtung, dass in der Regel die zuletzt entstehenden Elemente am ehesten reduziert werden, liess eine Reduktion der Endphalangen vermuten. Dies hat sich nur in der Hälfte der Fälle bestätigt, und zwar zur Hauptsache bei normalerweise krallenlosen Zehen, in 3 Fällen auch bei bekrallten Zehen. Die Endphalanx ist hier durchwegs stark verkürzt und mit der zweitletzten verwachsen. Die Ver-

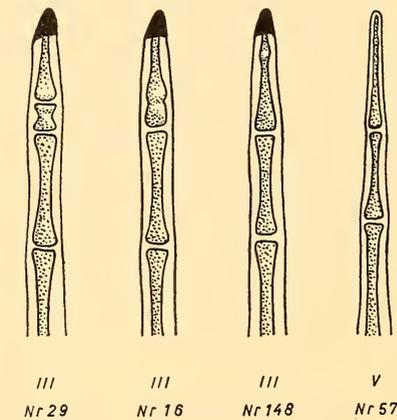


ABB. 22.  
Reduktion mittlerer und endständiger Phalangen.

wachsungsstelle ist oft sichtbar; in andern Fällen kann nur aus der relativ zu langen Endphalanx auf Verschmelzung geschlossen werden (siehe Abb. 22).

Bei den 11 andern Zehen wurde nicht die letzte, sondern meist die vorletzte, in 2 Fällen auch die drittletzte Phalanx reduziert. Es betrifft dies 7 bekrallte und 5 krallenlose Zehen. Die stark ver-

kürzte Phalanx kann mit der letzten verwachsen sein. Sie ist in 4 Fällen aber frei und besitzt normale Gelenkenden.

Diese stark verkürzten, sonst aber normalen Phalangen sind unter sich etwa gleich lang. Es scheint, dass die Phalangenreduktion nicht nur schwach oder total sein muss sondern unter Umständen auch bei einer relativ stabilen und funktionstüchtigen Stufe stehen bleiben kann. Diese Erscheinungen werden wir, im Zusammenhang mit paläontologischen Daten, in der Diskussion noch besprechen.

#### e) Die Reduktion der Tarsalelemente.

Die normale Fusswurzel von *Xenopus* (siehe Abb. 23 a) besteht aus den 2 proximal und distal verwachsenen, stark verlängerten Elementen, die als Talus und Calcaneus bezeichnet werden, und deren mächtige Ausbildung für den Fuss der Anuren typisch ist. Zwischen diesen und dem Metatarsus liegen 3 kleinere Elemente: An der Basis der Strahlen II und III das vermutliche Verschmelzungsprodukt der tarsalia dist. 2 und 3 (td 2 + 3); zwischen der Basis der I. und II. Strahlen das kleinere tarsale dist. 1 (td 1), und am tibialen Rande des Fusses endlich der sog. Praehalluxträger (t prh). Dieser trägt den 2-gliedrigen Praehallux (Prh.), welcher nach der Ansicht diverser Autoren (SCHMALHAUSEN 1908; GREGORY, MINER & NOBLE, 1923; GREGORY & RAVEN 1941; STEINER) das Rudiment einer 6. Zehe ist.

Die Untersuchung der Fusswurzel von 51 behandelten Beinen ergab, dass die verschiedenen Tarsalelemente sehr unterschiedlich reagieren:

Die kräftigen verlängerten Fusswurzelknochen entsprechen im Hinblick auf ihre grosse Resistenz ganz den eigentlichen Bein-stammabschnitten.

Dagegen erwiesen sich die 3 kleineren Basalia, vor allem aber das Tarsale 1, als sehr empfindlich. Wie die folgende Tabelle zeigt, fallen sie schon bei der geringsten Reduktion des Fusses, bevor es zu Zehenausfällen kommt, in zahlreichen Fällen aus oder verlieren ihre Selbständigkeit. Die Reihenfolge in ihrer Empfindlichkeit geht aus der letzten Zeile der Tabelle hervor.

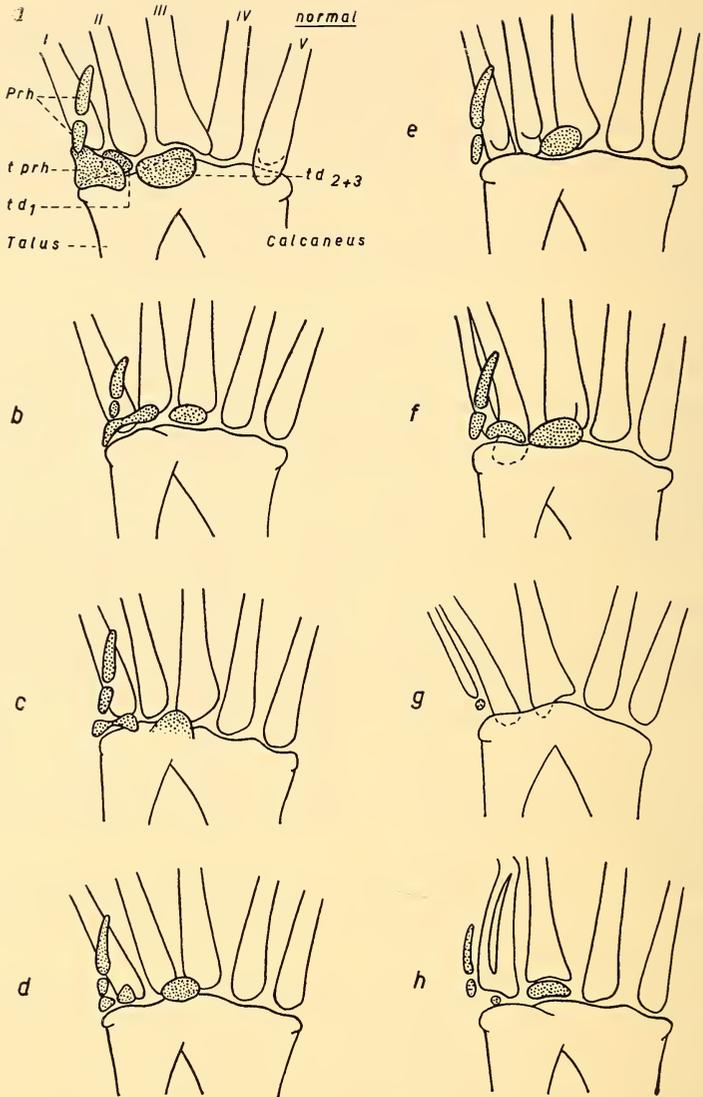


ABB. 23.

Verschiedengradige Reduktion der distalen Fusswurzelemente.

b-e: 5-Zeher; f, g: Knöcherne Syndaktylie I+II; h: 4-Zeher; Mt. I proximal vorhanden und mit Mt. II verwachsen.

TABELLE II.

Die Ausfallhäufigkeiten der distalen Tarsalelemente und des Praehallux bei verschieden starker Reduktion der ganzen Extremität.

	t prh	t 1	t 2+3	Prh.	Fälle
wenig reduz. 5-Zeher	2	9	3	2	16
syndaktyle 5-Zeher	8	10	4	0	17
4-Zeher	6	10	3	7	10
3-1-Zeher	6	8	6	8	8
<b>Total</b>	<b>22</b>	<b>37</b>	<b>16</b>	<b>17</b>	<b>51</b>

Die kleineren Tarsalelemente werden bei ihrer Reduktion entweder vollständig rückgebildet, oder sie verschmelzen mit der Basis eines Metatarsalelementes oder mit Talus und Calcaneus. Interessant ist das Verhalten des Praehalluxträgers: Er zerfällt nämlich schon bei mässiger Reduktion in 2 Elemente (siehe Abb. 23 b-d), wahrscheinlich in seine Komponenten tarsale praehallucis und centrale dist. 1 (SCHMALHAUSEN 1908).

Der Praehallux entsteht in der Normalentwicklung genau gleich und zu gleicher Zeit wie die I. Zehe (SCHMALHAUSEN 1908; STEINER 1921; eigene Beobachtungen an *Xenopus*). Im Hinblick auf seine Lage und Grösse müsste bei ihm eine viel höhere Empfindlichkeit als bei der I. Zehe erwartet werden. Dies trifft aber offensichtlich nicht zu. Der Praehallux erwies sich als mindestens ebenso widerstandsfähig wie die I. Zehe, da er sogar bei 4-Zehern in 2 Fällen noch 2-gliedrig und in 1 Fall 1-gliedrig vorkommt (Abb. 23 f, h).

Die Resistenz des Praehallux, die 1925 auch durch HAMBURGER festgestellt wurde, ist vielleicht die entwicklungsphysiologische

Bedingung, dass sich der kleine und randständige Strahl gegenüber den <sup>rasch</sup> wachsenden <sup>mitkonkurrierenden</sup> Zehen auch in der Normalentwicklung <sup>verwirklichen</sup> behaupten kann.

f) *Durch lokale Blastemrestitution entstandene Fehlbildungen.*

Die bisher besprochenen Anomalien entstanden infolge einer harmonischen, bis zur Zeit der Musterbildung persistierenden Verkleinerung des Extremitätenblastems (S. 208). Auf S. 214 haben wir gesehen, dass eine starke Schädigung der Knospe mit verbreiteter Cytolyse eine lokale und oft intensive Restitution von Beinblastem auslöste. Die schlecht korrelierte Entwicklung der anfänglich ganz oder teilweise getrennten Blastembereiche hatte nun Missbildungen zur Folge, die sich von den oben genannten dadurch unterscheiden, dass nicht in erster Linie Zehen verkürzt sind oder ausfallen, sondern dass neben oft nur leichten Anomalien des Fusses vornehmlich Teile des Beinstamms defekt, atypisch ausgebildet oder miteinander verwachsen sind oder überhaupt fehlen.

Bei 17 von 39 untersuchten Tieren waren der Unterschenkel oder Talus und Calcaneus unvollständig oder abwesend (Abb. 24–31). Darunter setzten in 3 Fällen die Zehen direkt am Femur an (Abb. 27).

Bei 12 Tieren waren Oberschenkel und Unterschenkel oder Unterschenkel und verlängerte Fusswurzelknochen miteinander verwachsen (Ankylosen). Die 8 mal wiederkehrende Y-artige Verwachsung von Ober- und Unterschenkel (Abb. 28, 29) könnte durch Knickung der zu schwach ausgebildeten Unterschenkelelemente durch die Gewebsspannung und durch nachfolgende Verwachsung der sich berührenden Teile zustande kommen. Knickung zu schwach ausgebildeter Skelettstäbe erfolgte in 6 weiteren Fällen (Abb. 24).

Die oft sehr atypische Ausbildung von Bein Stammelementen ist aus den Abbildungen 26, 29, 30, und 31 ersichtlich. Derartige Bildungen erklären sich wohl nur durch die schlecht korrelierte und vielleicht auch mechanisch beeinträchtigte Entwicklung mehrerer isolierter Blastembereiche.

Der Fuss ist nur in 3–4 Fällen so schwer missbildet, dass die einzelnen Zehen nicht mehr oder nur schwer identifizierbar

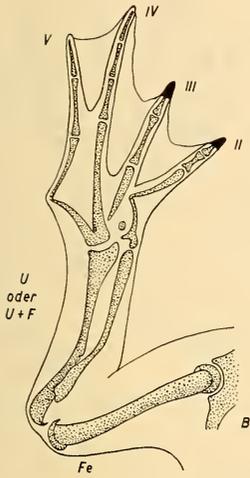


Abb. 24

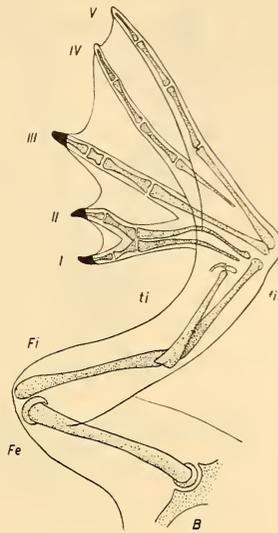


Abb. 25

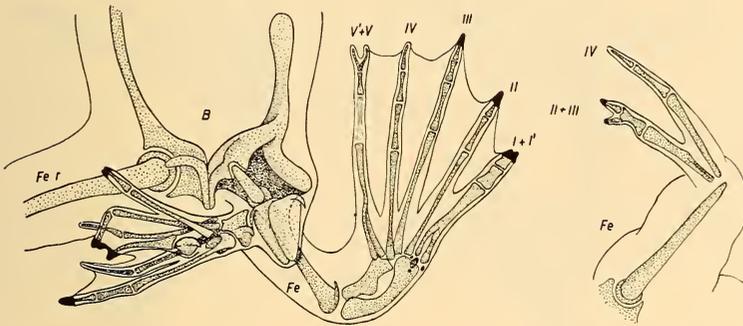


Abb. 26

Abb. 27

## ABB. 24-31.

Durch lokale Blastemrestitution entstandene nicht korrelative Anomalien.  
(Entstehung der Beine von Abb. 26 und 30 siehe Abb. 9.)

A-H: schwer oder nicht zu identifizierende Zehen; F = Fuss (Talus und Calcaneus);  
U = Unterschenkel; Fe r = Femur des rechten unbehandelten Beins. Übrige Zeichen  
wie Abb. 10-18.

sind (Abb. 26, 28, 30). In 25 Fällen ist er ziemlich normal 5-zehig,  
mit oder ohne Syndaktylie, und etwa im gleichen Grade verkürzt

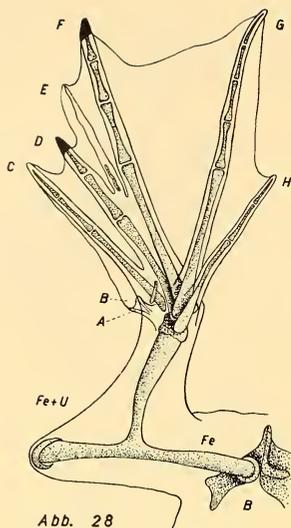


Abb. 28

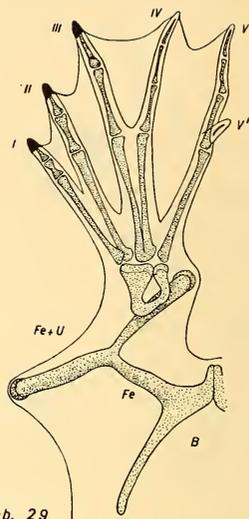


Abb. 29

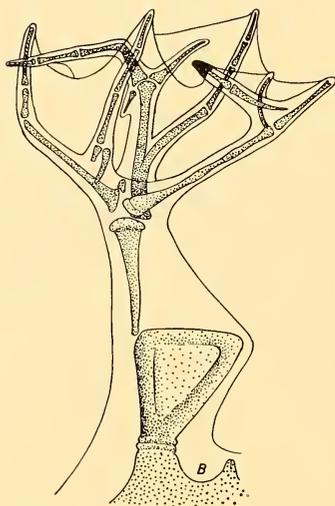


Abb. 30

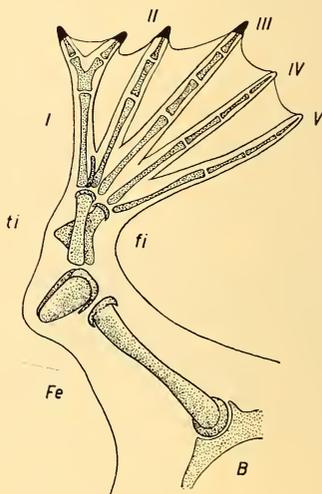


Abb. 31

wie bei harmonisch reduzierten Extremitäten. Zehen fehlen in 5 weiteren Fällen (4 4-Zeher und 1 3-Zeher), wobei die Reihenfolge im Ausfall offenbar dieselbe wie bei den schon besprochenen Realisationsstufen ist. Die Reduktion dieser Füße ist mit grosser Wahrscheinlichkeit ebenfalls durch Konkurrenz bedingt.

Zehen können auch hier verwachsen sein. Die *Syndaktylie* erfasst aber die Strahlen (im Unterschied zu den rein konkurrenzbedingten Reduktionen) meist von der Basis der Mittelfussknochen her und betrifft die Strahlen V+IV (5 mal), IV+III (3 mal), III+II (2 mal), II+I (2 mal) (Abb. 24, 25, 27, 29). In einem Fall sind 3 Zehen miteinander verwachsen (II+III+IV).

Ein spezifisches Ergebnis der Blastemrestitution sind die *Polydaktylien* (6 Beine). Einige davon könnten infolge der Restitution zu grosser Paletten entstanden sein (siehe S. 245). In 4 Fällen handelt es sich um die teilweise Verdoppelung der Randstrahlen (Abb. 26, 29, 31). Es können aber auch Zehen oder Rudimente davon zwischen andern Strahlen eingeschaltet sein (Abb. 28, 31).

Charakteristisch ist, dass die erwähnten Einzelanomalien in verschiedensten *Kombinationen* miteinander vorkommen. Diese Regellosigkeit kommt schon bei den relativ wenigen untersuchten Typen zum Ausdruck, und es ist anzunehmen, dass die Produktion weiterer Fälle wiederum ganz andere Kombinationen ergeben würde. Hierdurch drückt sich wohl die Zufälligkeit in Anzahl, Grösse, Form und Ort der Restitutionsblasteme aus.

Dass der Fuss im allgemeinen weniger defekt oder reduziert ist als der Beinstamm, ist wohl darauf zurückzuführen, dass die Restitution von Blastem oft im distalen Ende der Knospe einsetzt und hier auch am intensivsten ist. Dies ist möglicherweise ein Effekt der hier sicher stärkeren Cytolyse (Siehe S. 218). Die erwähnten Beinstammdefekte (Schaltstückhemimelien usw.) sind wahrscheinlich die Folge davon, dass eine Restitution in den doch geschädigten proximalen Bereichen unterbleibt oder viel schwächer ist, und dass sich dann der in weitgehender physiologischer Isolation neugebildete Fuss an die oft mangelhaften proximalen Differenzierungen direkt anschliesst.

#### 4. DIE ENTWICKLUNG DER NACH IHRER DIFFERENZIERUNG BEHANDELTEN EXTREMITÄTEN.

Werden die Gliedmassen nach dem Erscheinen der Zehen auf dieselbe Weise wie die Knospen mit MBA lokal behandelt, dann entstehen in der Regel verkleinerte Beine mit normaler Zehenzahl. Die Reduktion ist umso stärker, je höher die angewandte MBA-Konzentration war: Der durchschnittliche Reduktionsgrad aller Zehen zusammen beträgt im Vergleich mit 100% der Kontroll-

beine für eine Konzentration von 1:1000 27,08%, für eine solche von 1:4000 63,7%.

Die IV. und namentlich die V. Zehe sind meistens etwas stärker verkürzt als die 3 übrigen (im Gesamtdurchschnitt von 30 Tieren auf 41,8% und 37,4%, die übrigen Zehen I-III auf 48,8%, 46,7%, 47,1%), wohl weil sie kurz nach ihrer Differenzierung und damit zur Zeit der Behandlung stärker wachsen sollten als die andern Zehen (siehe BRETSCHER 1949, S. 47). Die Teile des Beinstamms sind weniger verkürzt als die Zehen, und seine distalen Elemente stärker reduziert als die proximalen. Es ist dies zum Teil sicher eine Folge des besseren Eindringens von MBA in die flache Zehenpalette als in die rundlichen, proximal dicker werdenden Beinstammteile. Vielleicht befinden sich diese auch in einer weniger empfindlichen Phase als die distalen, später entstehenden Elemente.

#### a) *Lebendbeobachtung.*

Die Entwicklung 10 behandelter Beine wurde bis zur Metamorphose messend verfolgt. 4 Tiere wurden nach der Metamorphose noch  $1\frac{1}{2}$  Jahre weitergezüchtet und von Zeit zu Zeit gemessen.

Etwa einen Tag nach der Behandlung wachsen die meisten behandelten Beine nicht mehr. Nach einem 4—6 tägigen Stillstand wird das Wachstum wieder aufgenommen. Die Wachstumsrate der Beine, die ihren Kontrollen gegenüber in einen merklichen Rückstand geraten sind, ist von nun an gleich oder kleiner als diejenige normaler Beine. Entgegen jeder Erwartung wird der Rückstand somit nie wieder eingeholt.

MBA kann bei differenzierten Beinen auch eine Schädigung des Blutkreislaufes zur Folge haben. Die Gefäße sind dann stark angeschwollen und mit nicht zirkulierendem Blut gefüllt. Oft kommt es zu inneren Blutungen. Ein derart in allen Gefäßen des Fusses geschädigtes Bein wuchs nicht mehr weiter. Es begann sich zu verkürzen, und Zehen und Fuss wurden schliesslich vollständig rückgebildet. Es entstand so ein gleichsam amputierter Beinstummel<sup>1</sup>. Da die Rückbildung von Organen durch Unterdrückung der Blutzirkulation auch genetisch bedingt sein kann (siehe LEHMANN, im Druck), könnten die nach MBA-Behandlung erfolgten entsprechenden Rückbildungen als Phänokopien bezeichnet werden.

<sup>1</sup> Eine ähnliche Rückbildung schon differenzierter Gliedmassen bis auf Stummel erhielt auch BLOUNT (1950) bei Axolotl-Larven durch Kältebehandlung oder dadurch, dass sie die Tiere hungern liess. Sie vermutet, dass die Kälte primär die Blutzirkulation unterbindet.

b) *Histologische Untersuchung.*

Ähnlich wie bei behandelten Knospen ist hier etwa 1 Tag nach der Behandlung ein vollständiger Mitosestop festzustellen. Im einzelnen reagieren aber die verschiedenen Gewebearten verschieden:

Die Epidermis weist nur wenige Pyknosen auf, dagegen schon 2—3 Tage nach der Behandlung stark vergrösserte Kerne mit

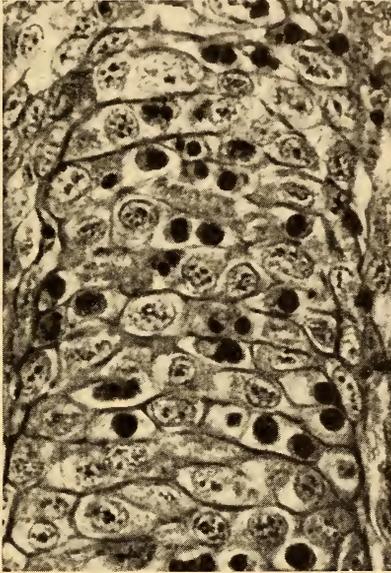


ABB. 32.

Knorpel, 3 Tage nach Behandlung der diff. Extremität mit MBA.  
Zahlreiche pyknotische Zellen.

grossen Nukleolen. Das weitere Schicksal dieser Kerne wurde bereits besprochen (S. 201 u.f.).

Im Knorpel finden sich schon 2 Tage nach der Behandlung sehr viele Pyknosen (Abb. 32), dies im Gegensatz zur Epidermis, zur umliegenden Muskulatur und zum Bindegewebe, wo Pyknosen seltener sind. Diese Häufung von Pyknosen mag zum Teil darauf beruhen, dass innerhalb des Knorpels abgestorbene Zellen weniger rasch resorbiert werden können. Eine hohe Empfindlichkeit des Knorpels auf MBA ist aber offensichtlich.

Bei sehr starker Wirkung werden sämtliche Zellen der inneren Gewebe pyknotisch und zerfallen. Die Epidermis sieht aber auch dann noch, abgesehen von ihren grossen Kernen, normal aus. Sie erweist sich damit als viel resistenter als die übrigen Gewebe.

Die Behandlung differenzierter Beine hat gezeigt, dass eine vorübergehende Wachstumshemmung, hier von Mitosestop und Schädigung des Knorpels begleitet, eine bleibende Verkleinerung des Organs zur Folge hat. Nach seiner Erholung wächst das Bein höchstens im gleichen Masse weiter wie seine Kontrolle; der Rückstand im Wachstum wird also nicht mehr eingeholt.

Dass ein Glied nach vorübergehender Wachstumshemmung dauernd verkürzt bleibt, wurde auch 1929 durch HAMBURGER an nicht innervierten Beinen beobachtet. Die Abwesenheit von Nerven äusserte sich nach normal erfolgter Morphogenese in einer Hemmung des Wachstums während einer kritischen Phase, wonach die Beine dauernd um etwa 10% verkürzt blieben.

Die Wachstumsrate der Gliedmassen ist offenbar nach der Differenzierung endgültig festgelegt. Sie wird auch nach einer Hemmung des Wachstums nicht gesteigert zugunsten der Regulation zur normalen Gestalt des ganzen Organismus. Die Grösse des adulten Beins wäre somit eine Funktion seiner genetisch festgelegten Wachstumsrate und der Grösse, die es unmittelbar nach seiner Differenzierung aufweist.

#### IV. ZUSAMMENSTELLUNG UND DISKUSSION DER ERGEBNISSE

Die Behandlung junger Extremitäten oder ihrer blastematischen Knospen mit MBA hat zu Ergebnissen geführt, die weit über das engere Problem der zellphysiologischen Wirkungsweise antimitotischer Stoffe hinaus reichen. Die modifizierte Entwicklung und die Anomalien behandelter Extremitäten können, aus Gründen, die auf S. 206 dargelegt wurden, kein spezifischer Effekt von MBA sein. Sie sind vielmehr das Ergebnis der ungewöhnlichen Bedingungen, die sich aus der vorübergehenden Mitosehemmung sowie der Vernichtung zahlreicher Zellen ergeben.

Durch das MBA ist die Knospe ganzheitlich betroffen worden. Die entstandenen Anomalien sind dementsprechend gestalthafte Reaktionen der ganzen Anlage und nicht ihrer einzelnen Komponenten, wie Epidermis oder Mesenchym. Über die noch unzureichend analysierten Beziehungen zwischen diesen vermögen meine Befunde somit nichts auszusagen. Unter Reduktion der Blastemasse

beispielsweise darf also nicht nur eine Reduktion des Mesenchymanteils verstanden werden.

Die erhaltenen Anomalien lassen sich ihrem Wesen nach und im Hinblick auf ihre Entstehungsweise in 3 Gruppen aufteilen: In verschiedenen stark degradierte Realisationsstufen, in nicht korrelative Missbildungen und endlich in fast harmonisch verkleinerte Extremitäten. Die Bedeutung der letzteren wurde schon im experimentellen Teil kurz besprochen (S. 240). Wir wollen uns im Folgenden mit den beiden andern Typen und hauptsächlich mit den Realisationsstufen befassen.

#### 1. DIE REALISATIONSSTUFEN DER EXTREMITÄT, DIE GESETZLICHKEITEN IHRER ENTWICKLUNG UND IHRE ENTWICKLUNGSPHYSIOLOGISCHE UND STAMMESGESCHICHTLICHE BEDEUTUNG.

Wie wir in der Einleitung gesehen haben, war das Problem der experimentellen Zehenreduktion durch die Arbeiten von GUYÉNOT & SCHOTTÉ, HAMBURGER, METTETAL, BRETSCHER und weiteren Autoren schon weitgehend einer Lösung entgegengeführt worden. Es fehlte aber noch an einer zureichenden Berücksichtigung bereits vorliegender Beobachtungen, und vor allem waren die Vorgänge und die quantitativen Bedingungen während der kritischen Phase der Musterbildung noch so gut wie unbekannt. Meine Untersuchungen haben nun diese Lücken teilweise ausgefüllt und eine abgeschlosseneren Vorstellung der Reduktionsvorgänge und ihrer Ursachen ermöglicht.

##### a) *Der Reduktionsmodus und seine Beziehungen zur Blastemgröße.*

Im experimentellen Teil wurden die Reduktionsvorgänge und die davon herrührenden Anomalien eingehend dargestellt und diskutiert. Ich möchte hier die Hauptergebnisse meiner Untersuchungen kurz nochmals zusammenstellen und verweise für weitere Einzelheiten auf die einschlägigen Abschnitte.

Die Behandlung blastematischer Extremitätenknospen mit MBA hat unter anderem eine verschiedengradige Vereinfachung der Extremitätengliederung zur Folge, wobei mit zunehmender Reduktion sukzessive, in bestimmter Reihenfolge, Zehen und endlich auch proximalere Elemente ausfallen. Diese Verarmung des Extremitätenmusters weist eine deutliche Stufung auf (Siehe S. 227), womit im Zusammenhang die reduzierten Extremitäten in einer

Reihe wohldefinierter Realisationsstufen vorliegen. Das Verfolgen der Entwicklungsvorgänge und das Erfassen ihrer quantitativen Bedingungen ergaben eine Erklärung dieser Befunde sowie der engen Beziehung zwischen Reduktionsfolge der Elemente und ihrer normogenetischen Entstehungsreihenfolge:

Die behandelten Extremitäten gliedern sich zunächst in den meisten Fällen normal auf. Das Muster wird gewöhnlich erst durch nachträgliche Rückbildung, Hemmung oder Verschmelzung von Anlagen oder Anlagenbereichen abgeändert (S. 203). Es könnte dabei das Abwandern von Zellen von in Reduktion begriffenen Anlagen eine nicht geringe Rolle spielen. Die Ursachen dieser sekundären Modifikation des Musters wurden, in Anlehnung an die oben erwähnten Autoren, in einer Reduktion der Blastemmasse gesucht. Die planimetrischen Messungen (S. 208) ergaben, dass die Palette während der Musterbildung tatsächlich zu klein ist, und zwar umso kleiner, je verärmerter die Gliederung der adulten Extremitäten ausfällt. In der verkleinerten Palette ist im allgemeinen ausschliesslich der Blastembereich, in welchem sich die zuletzt entstehenden Zehen I und II herausbilden, verkleinert, dies wiederum umso stärker, je nachdem ob die beiden Zehen bloss verwachsen sein oder ob eine oder beide fehlen werden. Das Palettenareal, in welchem die zuerst auftretenden Zehen entstehen, ist dagegen nicht verkleinert sondern absolut noch etwas grösser als normal.

Diese Beobachtungen gestatteten nun, die Art der Reduktionsvorgänge durch die folgende, auf das Konkurrenzprinzip (S. 184) gestützte Hypothese zu erklären:

Die Verkleinerung des Blastems und damit die Reduktion seines Zellbildungspotentials verursacht die disharmonische Reduktion der Extremität erst im Zusammenhang mit der Tatsache, dass sich die ersten Anlagen trotz des verkleinerten Blastems in normaler Grösse herausbilden (S. 211). Da ihre Entstehung zunächst in einer Verdichtung von Mesenchym besteht, beanspruchen sie relativ zu viele Zellen und entziehen den Blastembereichen späterer Anlagen Material. Ihr Potential wird dadurch noch verringert, die Anlagen werden in ihrer Differenzierung verspätet, und sie entstehen zu klein oder zu dicht beisammen. Der Entwicklungsvorsprung aber, den die ersten Anlagen dadurch gewinnen, erhöht ihren Bedarf an Zellen und damit ihre Dominanz noch weiter. Die

letzten Anlagen werden durch diese Konkurrenz noch mehr beeinträchtigt: Sie verschmelzen, bleiben in ihrer Entwicklung zurück oder werden wieder abgebaut.

In diesem Mechanismus liegt die Erklärung, warum bestimmte Abschnitte eher ausfallen als andere: Die Reduktionsfolge der Zehen z.B. ist das kombinatorische Ergebnis der Reihenfolge ihrer Entstehung und ihrer Lage im Blastem (Siehe S. 227). Die gestufte Reduktion der Zehen und des ganzen Fusses ist im selben Mechanismus begründet (S. 228) und deutet auf die Existenz von entwicklungsphysiologischen Schwellen (siehe S. 229; LEHMANN 1953).

Die disharmonische Reduktion der Gliedmassen ist somit ein Effekt der Konkurrenz der verschiedenen relativ zu gross entstehenden Anlagen um ein Substrat, welches mengenmässig und damit korreliert in seinem Potential, neue Zellen zu bilden, reduziert ist. Art und Stärke der Reduktion werden bestimmt: durch den Reduktionsgrad des Blastems, die Reihenfolge, in der die Anlagen entstehen, die zeitliche Staffelung ihrer Weiterentwicklung, ihre Wachstumsrate, ihre relative Lage zueinander und innerhalb des Blastems.

Das Prinzip der physiologischen Konkurrenz, welches in der Einleitung besprochen wurde, hat sich somit für die Auswertung meiner Befunde und die Erklärung der experimentellen Zehenreduktionen im allgemeinen sehr bewährt. Andererseits hat es damit eine neue experimentelle Bestätigung gefunden.

#### b) *Blastemmasse und Anlagengrösse.*

Von allgemein entwicklungsphysiologischem Interesse ist die hier deutlich gewordene Bedeutung der Gewebsmasse für die Realisierung des Beinmusters. Die Grösse des Knospenblastems ist weniger für die Grösse des fertigen Organs als für dessen Gliederung und Gestalt ausschlaggebend. Die blosse Variation der Blastemgrösse führt zu qualitativ verschiedenen Gestalttypen.

Diese innige Beziehung zwischen Blastemmasse und Entwicklungsleistung, bzw. Feldpotential (Lehmann 1948) geht auch aus zahlreichen Transplantations- und andern entwicklungsmechanischen Experimenten hervor (KURZ 1912, 1922, zit. in SWETT 1927; MILOJEVIC 1924; GRÄPER 1926; POLESKAJEV 1927, 1936, zit. in METTETAL 1939; FILATOW 1928, 1930 b; BALINSKY 1935; POLEZAJEW & FAWORINA 1935; METTETAL 1939, 1952; WILDE 1950). Dass zum Beispiel ein junges und kleines

Extremitätenblastem nach Transplantation oder Isolation seine Eigen-tendenzen weniger leicht realisiert als ein älteres und grösseres und in fremder Umgebung auch leichter umgestimmt wird, ist sicher zu einem grossen Teil auf die geringere Masse jüngerer Blasteme zurückzuführen. An diesen Massenfaktor ist bei der Ermittlung der „Determinationsphasen“ oft zu wenig gedacht worden (siehe auch METTETAL 1939).

Nun kann allerdings die disharmonische Reduktion unserer Extremitäten wahrscheinlich nicht der Blastemverkleinerung allein zugeschrieben werden: Vielmehr scheint nach unseren Feststellungen vornehmlich der Umstand eine Rolle zu spielen, dass sich die Strahlenanlagen im kleinen Blastem in nahezu normaler Grösse herausbilden. Der Reduktionsmodus behandelter Extremitäten ist somit eine Folge davon, dass Blastemmasse und Anlagengrösse aufeinander nicht mehr abgestimmt sind. Es stellt sich nun die Frage nach den Ursachen dieser Disharmonie zwischen Knospen- und Anlagengrösse.

Zunächst wäre es möglich, dass die Strahlenanlagen eine Tendenz haben, in artspezifischer Grösse aufzutreten, unabhängig vom vorhandenen Material. Nachdem nun aber FILATOW (1932) erwiesen hat, dass das Einsetzen der Differenzierungsvorgänge von der Blastemgrösse abhängig ist, bedarf es hier noch einer Erklärung, warum, wie schon festgestellt, die Differenzierung der Beinelemente nach der Behandlung relativ zu früh, in einem noch zu kleinen Blastem, einsetzt.

Durch die lokale Behandlung der Knospe wird in erster Linie das Blastem verkleinert und in seiner Entwicklung verspätet. Die umgebenden Teile des Rumpfes, die die Extremitätenentwicklung beeinflussen (siehe NICHOLAS 1922 zit. in HARRISON 1925), sind somit nach der Behandlung dem Extremitätenblastem in der Entwicklung voraus. Wenn nun das Einsetzen der proximal beginnenden Skelettdifferenzierung von der Knospenumgebung induziert würde, dann wäre verständlich, warum die Strahlenanlagen im Verhältnis zum Entwicklungsgrad des Blastems zu früh entstehen: Die Ursachen der disharmonischen Reduktion müssten im gestörten Verhältnis zwischen der Extremitätenknospe und ihrer Umgebung gesucht werden, wobei diese in der Entwicklung vorausliegende Umgebung in einem noch zu kleinen Blastem die Differenzierung von Anlagen nahezu normaler Grösse relativ zu früh induzieren

würde. Die Tatsache, dass aus Restitutionsblastemen relativ häufig 5-zehige und polydaktyle Beine entstehen, könnte darauf beruhen, dass diese physiologisch isolierten Blasteme den vermuteten induzierenden Einflüssen des Rumpfes in geringerer Masse unterworfen sind. Ob die Anlagengrösse selbst von Einflüssen des Rumpfes abhängt oder nur auf artspezifische Blastemfaktoren zurückgeht, kann hier nicht entschieden werden.

GUYÉNOT und WEISS (Siehe GUYÉNOT 1927) erhielten bei Regenerationsexperimenten gelegentlich harmonisch verkleinerte Gliedmassen. GUYÉNOT glaubte die Ursache hierfür ausser im verkleinerten Blastem in der Reduktion des als Determinationsfläche wirkenden Querschnittes des Beinstummels zu erkennen. Im Hinblick auf diese Erklärung wäre es möglich, dass in unserem Fall die Weite der Knospenbasis, die durch die Behandlung ja wenig verändert wird, oder die zur Zeit der Behandlung schon in normaler Grösse sich differenzierenden proximalen Skelettelemente für die Grösse der distaleren Anlagen bestimmend wären.

Wenn eine Verkleinerung des Blastems eine Reduktion der Füsselemente zur Folge hat, so könnte eine Vergrößerung des Blastems umgekehrt eine Vermehrung etwa von Zehen bewirken. Bei entsprechenden Versuchen von GUYÉNOT (1927) blieb von einer vergrösserten Regenerationsknospe nach der Herausbildung der normalen Elemente ein Rest übrig, aus dem sich in der Tat überzählige Skeletteile entwickeln konnten. Ferner könnte die Entwicklung 5-fingriger Arme nach Transplantation der Anlagen in die Beingegegend (RUUD 1929) ein Effekt der hier günstigeren trophischen Bedingungen sein, welche einen übermässigen Umfang des Blastems bewirkten. Die 5-zehigen Arme von RUUD's Tieren sind nämlich bedeutend grösser als normale Arme. STURKIE (1943) stellte fest, dass der präaxiale Blastembereich polydaktyler Hühnergliedmassen grösser angelegt wird als normal, und schliesslich hat auch SCOTT (1937) beobachtet, dass die Extremitätenpalette erblich polydaktyler Meerschweinchen bedeutend breiter wird als normale Paletten. Hier scheint allerdings neben der Vergrößerung des Blastems auch die Verlängerung der apikalen Epidermisleiste, die für die Entwicklung der Amniotenextremitäten von grösster Bedeutung ist (SAUNDERS 1948), eine Rolle zu spielen.

Diese sowie zahlreiche Fälle von Polydaktylie, Polyphalangie usw. zeigen, dass nebst den häufigeren niederen Realisationsgraden die Norm auch überschritten werden kann. Die normale Extremität stellt somit nicht die maximal gegliederte Realisationsstufe dar. Sie bildet in einer potentiellen Stufenreihe ein mittleres, für die Funktionen des Organismus wohl am besten geeignetes Glied.

c) *Das Problem der phylogenetischen Extremitätenreduktionen.*

Die hier besprochenen Ergebnisse lassen in verschiedener Hinsicht auch Beziehungen zu fossilen und rezenten reduzierten Extremitäten sowie zur Morphogenese der letzteren erkennen.

Sämtliche Tetrapodenextremitäten können von einer 7-strahligen Urform mit relativ mächtig entwickeltem Basipodium abgeleitet werden (EMERY 1898, WATSON 1913, STEINER 1921-42, GREGORY, MINER & NOBLE 1923, FISCHER 1926)<sup>1</sup>.

Im Laufe der Stammesgeschichte erfuhren die Gliedmassen die mannigfaltigsten Modifikationen: Fuss- und Handwurzel verloren im allgemeinen gegenüber dem Meta- und Akropodium an Bedeutung; die Zahl ihrer Elemente wurde überall verschieden stark verringert. Am auffälligsten wurden Meta- und Akropodium (Zehen oder Finger) umkonstruiert, indem bei Vertretern aller Tetrapodenklassen bestimmte Strahlen verlängert und verstärkt, andere dagegen völlig reduziert oder rudimentär wurden.

In der Regel verkümmern unter gleichzeitiger Verstärkung mittlerer Strahlen die Randstrahlen. Die Reduktion kann jedoch die Strahlen nur einer Seite (zahlreiche Reptilien, Vögel) oder bei Verstärkung der Randstrahlen auch mittlere Strahlen (Seelefanten) erfassen. Bei verschiedenen Typen wurden die Extremitäten sogar ganz oder auf winzige Rudimente reduziert (Schlangen, schlangenhähnliche Echsen, Wale usw.).

Dass die stammesgeschichtliche Reduktion von Zehen oder Fingern ein Effekt der Konkurrenz von Nachbarstrahlen sein könnte, haben schon mehrere Autoren, wie STOCKARD (1930), RENSCH (1943, 1947), BRETSCHER (1947, 1949) und LEHMANN (1948) für wahrscheinlich gehalten. Durch den Nachweis von Konkurrenz bei experimentellen Gliedmassenreduktionen und durch die Natur der Reduktionsvorgänge gewinnt diese Annahme noch mehr an Wahrscheinlichkeit.

<sup>1</sup> Inwiefern diese Urform je verwirklicht war, ist fraglich, da Extremitäten mit mehr als 5 vollentwickelten Strahlen fossil nicht bekannt sind.

Das bei experimentellen und stammesgeschichtlichen Reduktionen übereinstimmende Ausfallen zuerst von Randstrahlen spricht nicht unbedingt für eine Gleichheit auch der entwicklungsphysiologischen Bedingungen: Bei stammesgeschichtlichen Reduktionen spielt in den meisten Fällen wohl die selektive Förderung bestimmter, für gewisse Funktionen günstiger gelegener, meist also mittelständiger Strahlen eine weit grössere Rolle als eine Reduktion der Blastenmasse, wie dies im Experiment der Fall ist. Umgekehrt aber bedeutet das nicht genaue Übereinstimmen in der Reduktionsfolge keineswegs, dass die experimentellen Reduktionen im Prinzip keine Phänokopien der stammesgeschichtlichen sind (Vergl. BRETSCHER 1947). Die Faktoren, welche die Reduktionsfolge bestimmen (siehe S. 243), können von Art zu Art sehr verschieden sein, und ferner muss, wie gesagt, bei phylogenetischen Umkonstruktionen zusätzlich noch die Selektion in Erwägung gezogen werden.

Die wesentlichen Übereinstimmungen finden sich in den folgenden Punkten:

1. Dass eine Verringerung der Blastenmasse auch für phylogenetische Zehenreduktionen, namentlich in Verbindung mit einer Verkümmernug der ganzen Extremität, verantwortlich sein kann, geht aus Beobachtungen von SEWERTZOFF (1931) hervor: Bei den Embryonen schlangenähnlicher Echsen ist die Gliedmassenknospe umso kleiner, je stärker die Extremität und damit die Zahl der Zehen reduziert wird (siehe auch TSCHUMI 1953). Die Gliedmassenreduktion könnte dabei selbst ein Konkurrenzeffekt sein, indem sie im allgemeinen umso stärker ist, je grösser die Zahl der präsakralen Wirbel, je länger also der Rumpf ist (siehe auch RENSCH 1947, S. 222 u. f.).

Die fortschreitende Reduktion der ganzen Extremität ist bei diesen Typen mit einer sukzessiven Abnahme der Zehenzahl verbunden. Ferner fallen bei der Verkümmernug dieser sowie anderer Extremitäten in der Regel zuerst die distalen Elemente aus, also Teile, die, wie MEHNERT (1897, zit. in SEWERTZOFF), SEWERTZOFF (1931) und RENSCH (1947) feststellen, sich in der Ontogenese zuletzt differenzieren. Auch dieser Sachverhalt stimmt mit den experimentellen Ergebnissen überein.

2. Auf Grund meiner Ergebnisse ist es wahrscheinlich, dass die selektive Förderung bestimmter Strahlen ein Auskonkurrenzieren von Nachbarstrahlen zur Folge haben kann. Die experimentelle Reduktion der Blastenmasse wirkt sich ja im

Grunde wie eine spezifische Bevorteilung der zuerst auftretenden Elemente aus.

Tatsächlich ist die stärkere Entwicklung einzelner Strahlen in der Phylogenese regelmässig von einer Abschwächung, Rudimentierung oder Totalreduktion der Nachbarstrahlen begleitet (siehe TSCHUMI 1953).

3. Zugunsten unserer Annahme spricht vor allem die Morphogenese von Extremitäten mit normalerweise reduzierter Zehenzahl: Bei diesen legen sich nämlich zahlreiche Elemente, die im adulten Zustande fehlen, reduziert oder mit andern verwachsen sind, frühembryonal gleich wie andere Anlagen an. Sie bleiben dann aber in der Entwicklung zurück, verschmelzen mit andern Elementen oder werden vollständig wieder rückgebildet.

Solche vorübergehende Anlagen lassen sich bei verschiedensten Typen nachweisen. Sie sind im Laufe der Stammesgeschichte verlorengegangenen oder rudimentär gewordenen Elementen homolog und erlauben Rückschlüsse auf frühere phylogenetische Zustände. So treten beispielsweise bei allen Tetrapoden mehr Hand- oder Fusswurzelemente auf, als im adulten Zustande vorliegen (siehe STEINER 1922, 1934, 1942; SCHMIDT-EHRENBERG 1942; FISCHER 1926). Ebenso verhält es sich bei Formen mit reduzierter Zehenzahl: Die in der Stammesgeschichte verlorengegangenen Strahlen oder Teile davon werden sehr oft embryonal noch angelegt, wenn manchmal auch schwächer als persistierende Strahlen. Auch sie bleiben in der Entwicklung zurück, verschmelzen oder werden vollständig wieder rückgebildet.

Beispiele hierfür gibt es sehr viele: Beim Meerschweinchen, welches vorne 4 und hinten 3 Zehen besitzt, werden embryonal sowohl vorne wie hinten 5 Strahlen und 1 Praehallux bzw. Praepollex angelegt (PETRI 1935, SCHMIDT-EHRENBERG 1942). Ebenso verhält es sich beim Rind: Von den 5 angelegten Strahlen wird der I. rudimentär, die Strahlen II und V bleiben in der Entwicklung stark zurück, wobei ihre Metapodien teilweise wieder reduziert werden und mit dem Kanonenbein verschmelzen (POPOVA 1913, SCHMIDT-EHRENBERG 1942). Beim Pferd werden auch an den Strahlen II und IV Phalangen gebildet; sie verschwinden dann wieder, und aus den Metapodien entstehen die Griffelbeine (EWART 1894, KRÖLLING 1934). Bei *Bombinator* und *Amblystoma* konnte in der Hand je die Anlage eines V. Fin-

gers nachgewiesen werden (STEINER 1921) und desgleichen bei der 4-zehigen *Salamandrella* die Anlage einer V. Zehe (SCHMALHAUSEN 1910). Im Enten-Flügel werden (nebst einem deutlichen Praepollex) 5 Strahlen angelegt. V und IV werden fast vollständig wieder reduziert, III bleibt in der Entwicklung etwas zurück, und die Metapodien der Strahlen III—I verschmelzen zusammen und mit den distalen Handwurzelknochen (STEINER 1922). Auch in der Hinterextremität der Vögel legen sich 5 Strahlen an (SIEGLBAUER 1911; LUTZ 1942). Diese Beispiele liessen sich beliebig vermehren.

Ähnlich liegen die Verhältnisse bei Formen mit reduziertem Zeugopodium. Beim Schaf zum Beispiel entstehen Tibia und Fibula gleich gross. Später wird die Fibula stärker, und gleichzeitig werden die Diaphysen der Tibia wieder reduziert. Auch beim Pferd werden Ulna und Fibula vollständig und fast gleich dick wie Radius und Tibia angelegt, um aber später wieder teilweise reduziert zu werden und mit dem stark wachsenden Partner zu verschmelzen (ROSENBERG 1873).

Diese Beispiele veranschaulichen sehr deutlich, wie die Evolution der Gliedmassen nicht in erster Linie durch Veränderung des Anlagenmusters, sondern vielmehr durch nachträgliche Modifikation des schon sichtbar angelegten primitiven Bauplanes (Deviation von SEWERTZOFF 1931) erfolgt.

Es fällt hier sofort die erstaunliche Ähnlichkeit zwischen normogenetischen und experimentell verursachten Reduktionsvorgängen auf: Nachträgliche Rückbildung von Anlagen — Verschmelzung von Elementen miteinander — gehemmte Weiterentwicklung bestimmter Teile bei gleichzeitiger starker Entwicklung anderer. In beiden Fällen setzen die Reduktionsvorgänge in erster Linie nach erfolgter Musterbildung ein. Der modifizierte Bauplan geht also nicht auf entsprechend abgeänderte primäre Aufgliederung zurück.

Durch derart weitgehende Übereinstimmungen gewinnt die Hypothese, dass auch die stammesgeschichtlichen Strahlenreduktionen zum Teil wenigstens eine Folge der während der Morphogenese wirksamen Konkurrenz sind, an Wahrscheinlichkeit, dies um so mehr, als im Experiment durch Auskonkurrenzierung von Zehen harmonische und funktionstüchtige Extremitäten entstanden (siehe S. 222). Unsere Vorstellungen von stammesgeschichtlichen Umkonstruktionen würden dadurch gewissermassen vereinfacht, wenn

komplexe Abänderungen der Gliedmassengestalt nicht unbedingt durch mehrere, jedes einzelne Element betreffende Gene, sondern eher durch genetisch bedingte Modifikation eines oder weniger Entwicklungsfaktoren zustande kommen können: Das verfrühte Einsetzen der Differenzierung bestimmter Strahlen, die Erhöhung ihrer Wachstumsrate und, wie wir gesehen haben, in gewissen Fällen auch eine Verkleinerung des Blastems können an sich schon, dank dem gestalthaften Verhalten der ganzen Organanlage (LEHMANN 1953) und namentlich der Konkurrenz, eine harmonische, ganzheitliche Umkonstruktion zur Folge haben.

Dass bei Tieren mit reduzierter Zehenzahl nicht einfach Gene, die bestimmten Strahlen zugeordnet sind, verloren gingen oder mutierten, geht nebst aus ihrer (eben besprochenen) Morphogenese auch aus Versuchen von CASTLE (1906) und STOCKARD (1930) hervor, welche durch anhaltende Selektion 4-zehige und 5-fingrige Meerschweinchen erhielten. Analog verhält es sich mit dem relativ häufigen erblichen Wiederauftreten der I. Zehe im Fuss der Hunde (STOCKARD 1930). Die für die Ausbildung der verlorenen Zehen verantwortlichen genetischen und entwicklungsphysiologischen Faktoren existieren noch. Ihre endgültige Manifestierung wird aber von ebenfalls erblichen Bedingungen während der Entwicklung, die zum Beispiel Konkurrenzeffekte zur Folge haben können, verhindert. Auf diese sehr verbreitete Art der Evolution durch sekundäre Modifikation schon angelegter Strukturen geht ja das „biogenetische Grundgesetz“ der Rekapitulation zurück.

Diese Erhaltung der ursprünglichen embryonalen Baupläne könnte mit einer entwicklungsphysiologischen Bedeutung des primitiven Musters als Ganzes im Zusammenhang stehen (siehe LEHMANN 1938).

#### *Die Reduktion von Phalangen.*

Eine stammesgeschichtliche Parallele findet auch die Reduktion von Phalangen: Die Zahl der Phalangen wurde im Laufe der Phylogenese bei verschiedensten Tieren herabgesetzt, dies oft in Verbindung mit einer Verkürzung oder Verkümmern von Strahlen. Von Interesse ist nun, dass oft nicht endständige sondern nachweisbar mittelständige Phalangen reduziert werden (siehe STEINER und ANDERS 1946). Der Reduktionsprozess kann namentlich bei den durch BROOM (1913, 1930) beschriebenen *Theriodontia* verfolgt werden, wo nebst Typen mit der ursprünglichen Reptilien-Phalangenformel und solchen, die bereits die für Säuger typischen Phalangenzahlen aufweisen, auch Formen vorliegen, die in der III.

und IV. Zehe eine, beziehungsweise zwei stark verkürzte mittelständige Phalangen besitzen. Verkümmerte Mittelphalangen finden sich auch bei Flugsauriern (JAEKEL 1915) sowie im Flügel von Archaeopteryx.

Diese phylogenetischen Reduktionsprozesse könnten wiederum eine ähnliche entwicklungsphysiologische Grundlage haben wie die in meinen Versuchen beobachteten Phalangenreduktionen. In beiden Fällen neigen (bei bekrallten Zehen) mittelständige Phalangen zum Ausfall, und es kann auch die phylogenetische Reduktion bei einer relativ stabilen Stufe stehen bleiben (vergl. S. 231).

STEINER & ANDERS (1946) halten das Verschwinden von Mittelphalangen für spezifische Anpassungen (adaptive Reduktionen). Ich denke, dass hier zunächst eine entwicklungsphysiologische Eigenart der Strahlen zum Ausdruck kommt, nämlich eine Konkurrenzüberlegenheit der End- und Grundphalangen. (Diese vermutlich adaptive Eigenart kann sehr wohl selbst selektiv bedingt sein.) Dass bei der normalen Entwicklung die Mittelphalangen oft zuletzt verknöchern, wurde für *Xenopus* (BERNASCONI 1951), Meerschweinchen (PETRI 1935) und Mensch (WERTHEMANN 1952) nachgewiesen. Auf demselben Prinzip beruht wohl ferner der Umstand, dass bei Extremitätenmissbildungen auch wiederum die Mittelphalangen am häufigsten gestört und verkümmert sind (WERTHEMANN 1952).

Die phylogenetische Reduktion von Mittelphalangen kann daher sehr wohl die Folge einer Verkürzung des Strahles als Ganzes sein. Zu ihrer Erklärung bedarf es nicht unbedingt primär an den betreffenden Phalangen angreifender Mutationen.

#### *Gestufte Reduktion und Sprunghaftigkeit der Evolution.*

Von phylogenetischem Interesse ist endlich noch die auf S. 227 besprochene gestufte Reduktion, die Tendenz verschiedener Extremitätenteile, entweder nur wenig verkürzt zu sein oder dann vollständig zu fehlen. Dieses Verhalten der Strahlen lässt sich darauf zurückführen, dass die Anlagen eine bestimmte relative Minimalgröße, gleichsam also eine entwicklungsphysiologische Schwelle (LEHMANN 1953, siehe auch S. 229 dieser Arbeit) überschreiten müssen, um einen vollwertigen Strahl bilden zu können. Für unerschwellige, also relativ zu kleine Anlagen, ist die Wahrscheinlichkeit sehr gering, dass sie zu selbständiger Weiterentwicklung kommen. Es ist der Gedanke naheliegend, dass damit die viel

diskutierte Sprunghaftigkeit der Evolution, sofern sie nicht auf lückenhafte Überlieferung zurückgeht, im Zusammenhang steht:

Meine Versuche haben ergeben, dass die Diskontinuität adulter Formenreihen bei der Extremität rein entwicklungsphysiologisch bedingt und nicht durch entsprechende Diskontinuität der experimentellen Bedingungen verursacht wird. Dass eine analoge morphologische Diskontinuität auch bei kontinuierlich variierender genetischer Grundlage, offenbar nach ähnlichen Prinzipien, zustandekommen kann, hat GRÜNEBERG (1951, 1952, siehe S. 229 dieser Arbeit) gezeigt. Die Sprunghaftigkeit zahlreicher stammesgeschichtlicher Reduktionen oder Neubildungen könnte daher ebenfalls rein entwicklungsphysiologischer Natur sein. Sie braucht nicht auf analoge sprunghafte Variation der genetischen Grundlage zurückzugehen sondern kann auch bei einer sukzessiven Summierung kleinster Mutationsschritte (siehe HUXLEY 1942, S. 115 und 371) auf Grund von entwicklungsphysiologischen Schwellen zustandekommen. Es sollte daher mit dem Heranziehen von Makromutationen und ähnlichen Sonderfaktoren (siehe RENSCH 1947) solange zugewartet werden, bis die entwicklungsphysiologischen Möglichkeiten bekannt geworden sind.

## 2. DIE BEZIEHUNGEN DER EXPERIMENTELLEN ANORMOGENESEN ZUR TERATOLOGIE.

Extremitätenmissbildungen sind bei Menschen und Haustieren relativ häufig. Ihre Morphologie und Mannigfaltigkeit sind dementsprechend gut bekannt (siehe z. B. WERTHEMANN 1952, BIRCH-JENSEN 1949 u. a.). Viel schlechter unterrichtet sind wir dagegen über ihre Ursachen und Entstehungsweisen. Früher neigte man ganz allgemein dazu, die Extremitätenmissbildungen auf intrauterine mechanische Störungen der Entwicklung zurückzuführen. Heute sind gewisse Autoren der Ansicht (siehe WERTHEMANN 1952), dass höchstens 2—6% der Gliedmassenanomalien auf amniogene Schnürungen usw. zurückgehen. Die Mehrzahl der Missbildungen hat andere Ursachen; sehr häufig sind namentlich genetisch bedingte Fehlbildungen. Nun können sich allerdings auch Gene nicht anders auswirken als über bestimmte entwicklungsphysiologische Mechanismen, und daher ist die Entstehungsweise sowohl der genetischen wie auch der nichterblichen Missbildungen letzten Endes ein entwicklungsphysiologisches Problem.

Für die Erklärung des Zustandekommens einer Missbildung sind wir heute hauptsächlich auf Beobachtungen an Versuchstieren angewiesen, indem man entweder die Entwicklung genetischer Anomalien

verfolgt, oder indem man, meistens bei Amphibien, Missbildungen auf experimentellem Wege erzeugt. Durch die Entstehung einer Missbildung im Experiment wird, wie WERTHEMANN bemerkt, das Problem der Ätiologie gleicher oder ähnlicher Missbildungen etwa beim Menschen nicht gelöst. Immerhin gewährt aber das Experiment Einblick in verschiedene mögliche Ursachen und Entstehungsweisen einer Missbildung und vor allem in die nicht unbeschränkten entwicklungsphysiologischen Mechanismen, die der normalen und der gestörten Entwicklung zugrunde liegen müssen.

MBA wird als Ursache einer Missbildung beim Menschen kaum in Betracht kommen. Es wurde jedoch schon betont, dass die verschiedenen Anormogenesen kein spezifischer Effekt dieser Substanz sind sondern die Konsequenz der anormalen Bedingungen, die der antimitotische und zelletale Eingriff nach dem Abklingen seiner spezifischen Wirkung hinterlässt. Diese anormalen Bedingungen könnten ebensogut genetisch, physiologisch oder mechanisch bedingt sein und daher als Ursache von Missbildungen auch beim Menschen in Frage kommen.

a) Durch Verkleinerung des Blastems entstanden, infolge anormaler Konkurrenzbedingungen, die folgenden, gesamt-  
haft als niedere Realisationsstufen des Beins bezeichneten Missbildungen:

Verschiedengradige Verkürzung von Zehen (Brachydaktylie).

Verwachsung von Zehen (kutane und knöcherne Syndaktylie).

Ausfall von Zehen (Ektrodaktylie, Oligodaktylie).

Verkürzung, Verwachsung und Reduktion von Phalangen (z. B. Brachymesophalangie).

Reduktion von Fusswurzelementen.

Stummelbildung (Amputation des Fusses).

Fehlen der Gliedmasse (Amelie).

Seltener auch Ankylosen und Defekte von Skelettelementen.

Durch diese Missbildungen wird zur Hauptsache die Gliederung der Extremität nach einem ganz bestimmten statistisch voraus-sagbaren Modus (siehe S. 224) und nach bestimmten entwicklungs-physiologischen Prinzipien (siehe S. 241 u.f.) sukzessive verein-facht. Die Gliederung erweist sich hier als eine Funktion der Blastemgrösse und damit im Zusammenhang der Strahlensumme des fertigen Organs. Es können also z. B. infolge Reduktion der Blastemgrösse nicht beliebige Zehen ausfallen.

Die hier nachgewiesenen Prinzipien der Konkurrenz, der Realisationsstufen und der minimalen Anlagengrösse gelten, wie dies GABRIEL (1946), BRETSCHER (1950, 1951) und SCHUÉ (1951) mit

Colchicin bzw. durch Bestrahlung zeigen konnten, sicher auch für die Vogelextremitäten, und, im Hinblick auf die schon diskutierten Beziehungen zu stammesgeschichtlichen Reduktionen, wahrscheinlich auch für die Gliedmassen der Säuger. Obwohl nun Realisationsstufen der ganzen Extremität eher selten als Missbildungen auftreten, könnten verschiedene Einzelanomalien möglicherweise Konkurrenzeffekte sein. Gewisse Ähnlichkeiten mit den eigenen Befunden lässt zum Beispiel die Tatsache erkennen, dass die in der Normalentwicklung zuletzt verknöchernden Mittelphalangen auch am häufigsten gestört, verkürzt (Brachymesophalangie) oder total reduziert sind (WERTHEMANN 1952), und dass beim Ausfall der Mittelphalanx entweder die End- oder die Grundphalanx zu gross sind, je nachdem diese oder jene das Material der mittleren assimiliert hat (Assimilationshypophalangie). Umgekehrt kann, gleichsam als übernormale (atavistische) Realisationsstufe, im Daumen eine 3. Phalanx auftreten (WERTHEMANN 1952, STRÖER 1938). Die Endphalanx ist dann in diesen Fällen oft verkürzt (Konkurrenzeffekt). Bei der Reduktion der langen Röhrenknochen lässt sich eine Reihe verschiedener Realisationsgrade aufstellen, wobei in erster Linie die proximalen und bei stärkerer Reduktion auch die distalen Epiphysen verkümmern (WERTHEMANN 1952, S. 162).

Dass gewisse Fälle von Polydaktylie die Folge eines zu grossen Extremitätenblastems sind, ist im Hinblick auf die auf Seite 245 angeführten Argumente möglich. Umgekehrt weisen Fälle vorwiegend distaler Defekte (zum Beispiel Reduktion der Fingerzahl) und namentlich gewisse Stummelbildungen oft auffallende Ähnlichkeiten mit den hier erzeugten Anomalien (vgl. z. B. die Abb. 155 bis 178 aus BIRCH-JENSEN 1949 oder Abb. 95 und 96 aus WERTHEMANN mit Abb. 18 dieser Arbeit).

Endlich dürfte die Entstehung der Syndaktylie, wie ich sie hier häufig beobachten konnte, auch bei Menschen und Tieren in analoger Weise erfolgen, in gewissen Fällen vielleicht sogar auch infolge von Konkurrenz.

Physiologische Konkurrenz könnte somit, wenn auch in beschränktem Grade, am Zustandekommen von Extremitätenmissbildungen beteiligt sein.

b) Durch lokale Restitution von Extremitätenblastem nach starker Schädigung und Cytolyse

entstanden, infolge teilweise unkorrelierter Entwicklung dieser Blasteme, die folgenden Anomalien:

Alle auf S. 253 erwähnten Missbildungen mit Ausnahme der Amelie, jedoch nicht in der charakteristischen gesetzmässigen Vergesellschaftung.

Überzählige Zehen (Polydaktylie).

Gliedmassenverdoppelung (Abb. 26).

Klumpfuss (Abb. 25).

Ausfall proximaler Skeletteile, wie Unterschenkelknochen oder verlängerter Fusswurzelemente (Schaltstückhemimelien).

Verwachsungen von Beinstammelementen (Ankylosen).

Atypische Ausbildung verschiedenster Beinelemente.

Knickung zu schwach ausgebildeter Skelettstäbe.

Wie aus den Abbildungen 24—31 hervorgeht, können verschiedene Einzelanomalien miteinander kombiniert sein.

Mehrere dieser Anormogenesen weisen mit bei Menschen und Tieren bekannten Missbildungen eine gewisse Ähnlichkeit auf. Namentlich findet sich hier die häufige Kombination verschiedener Anomalien wieder. Die Annahme, dass auch bei Säugern eine starke Schädigung der Anlagen mit nachfolgender lokaler und schlecht korrelierter Restitution für das Zustandekommen von Missbildungen verantwortlich sein könnte, ist naheliegend. An diese Möglichkeit hat schon KÜMMEL (1895, zit. in WERTHEMANN 1952) gedacht, als er die mit Strahlendefekten kombinierte Polydaktylie auf eine Schädigung der Anlage und eine an gewissen Stellen über das normale Mass hinausgehende Reproduktion zurückführte. Auch BEAN (1929) und BAGG (1929) schreiben die Polydaktylie der Mäuse von LITTLE und BAGG einem stimulierenden Effekt ungünstiger Bedingungen zu. Jedenfalls deutet, wie der letztgenannte Autor feststellt, die Kombination verschiedener Anomalien auf eine gleiche Ursache hin.

Die meines Wissens bisher nur bei Amphibien festgestellte Fähigkeit einer Blastemrestitution nach starker Schädigung darf nun aber nicht ohne Vorbehalt auch den Säugern zugeschrieben werden, nachdem bekannt ist, wie wenig regulations- und regenerationsfähig die Vogel- und wahrscheinlich auch andere Amniotenextremitäten sind (siehe MANGOLD 1929, GABRIEL 1946, SAUNDERS 1948). Immerhin sprechen die zahlreichen Fälle von Extremitäten-

verdoppelungen, Polydaktylie usw. bei Säugern für eine gewisse Plastizität der Anlagen.

Vor allem aber darf aus gleichen oder ähnlichen Endzuständen nicht ohne weiteres auf gleiche Ursachen und gleiche Entwicklung geschlossen werden, da bestimmte Missbildungstypen auf ganz verschiedene Weisen zustande kommen können. Aus meinen eigenen Versuchen geht z. B. hervor, dass eine „Amputation“ oder Stummelbildung der Gliedmassen auf mindestens 3 Arten zustande kommen kann: 1. Durch Auskonkurrenzierung einer zu kleinen Palette durch den stark wachsenden Beinstamm. 2. Durch auf proximale Bereiche beschränkte Restitution oder Weiterentwicklung von Blastem. 3. Durch Rückbildung eines schon differenzierten Fusses nach Unterdrückung der Blutzirkulation. Aus der menschlichen Teratologie ist mit Sicherheit bekannt, dass Stummelbildung auch durch Abschnürung distaler Abschnitte durch Amnionstränge usw. entstehen kann (siehe WERTHEMANN S. 396 u. f.); bei den Mäusen von LITTLE und BAGG (siehe BAGG 1929, BONNEVIE 1934), können grosse Flüssigkeitsblasen Amputation zur Folge haben, und endlich können schlechte trophische Bedingungen während der Entwicklung dieselbe Anomalie verursachen (BLOUNT 1950).

Eine ähnliche Vielfalt möglicher Ursachen und Entstehungsweisen könnte für weitere Anomalien aufgezeigt werden.

Wenn also die lokale Blastemrestitution nach starker Schädigung als mögliche Ursache verschiedenster Extremitätenmissbildungen bei Menschen und Säugern prinzipiell in Frage kommt, so muss für verschiedene Anomalien auch mit Ursachen ganz anderer Art gerechnet werden.

Aus meinen Versuchen lassen sich noch einige allgemeine teratogenetische Gesichtspunkte etwas beleuchten: Nachdem wir auf Seite 182 festgestellt haben, dass Realisationsstufen der Extremitäten durch verschiedenste Eingriffe erzielt werden können, und dass auch die nach MBA-Behandlung entstehenden Defekte kein spezifischer Effekt dieser Substanz sind, wird deutlich, wie unwichtig unter Umständen die Art der Störungsursache sein kann. Dass eine und dieselbe Anomalie z. B. durch verschiedenste chemische Stoffe produziert werden kann, hat z. B. ANCEL (1950) gezeigt. Viel wichtiger als die Art der Störung ist offensichtlich die spezifische Reaktionsweise des reagierenden Substrats (LEHMANN

1936) sowie der Zeitpunkt, in welchem die Entwicklung gestört wird. Diese teratogenetische Determinationsphase, auf die STOCKARD (1924), ANCEL (1950), WERTHEMANN (1952) und LEHMANN (im Druck) hingewiesen haben, kann unter anderem eine Periode der Determination oder des intensiven Wachstums von Anlagen oder schon differenzierter Organe sein. Die Natur der Anormogenesen hängt sehr oft davon ab, in welcher Phase ihrer Entwicklung ein Organismus oder ein Organ gestört wurden (siehe LEHMANN 1936). Meine eigenen Versuche zeigen z. B. sehr deutlich, dass eine Behandlung der Gliedmassen vor der Differenzierung ganz andere Anomalien zur Folge hat als dieselbe Behandlung nach erfolgter Musterbildung. In diesem letzten Fall ist der Grad der Verkürzung von Zehen wiederum abhängig von der Wachstumsphase, in der sich die einzelnen Abschnitte zur Zeit der Behandlung befanden (siehe S. 238).

Neben dieser phasenspezifischen Empfindlichkeit von Anlagen spielt auch die Intensität der Störung eine nicht geringe Rolle. Auch dies zeigen meine Versuche sehr deutlich, indem ja eine milde Behandlung blastematischer Knospen eine ganz andere Reaktion und ganz andere Anormogenesen zur Folge hatte als eine starke Schädigung gleichaltriger Anlagen.

Endlich sei noch auf das interessante Phänomen hingewiesen, dass eine ganzheitliche Störung (Verkleinerung des Blastems) lokale Defekte (Ausfall bestimmter Strahlen) verursachen kann.

Die beschriebenen Versuche geben somit der Teratologie verschiedenste Hinweise über mögliche Ursachen und Entstehungsweisen von Missbildungen sowie über grundsätzliche Prinzipien, die dabei beteiligt sein können. Diese Hinweise betreffen natürlich nur einen kleinen Ausschnitt aus der grossen Mannigfaltigkeit bekannter Anormogenesen.

## V. ZUSAMMENFASSUNG

1. Blastematische Hinterbeinknospen von *Xenopus*-Larven wurden lokal mit der verdünnten Lösung einer antimittotischen und zelletalen Substanz, des Methyl-bis-(beta-Chloraethyl)-Amins, behandelt. Die Eigenschaften dieser Substanz (GILMAN & PHILIPS 1946; BODENSTEIN 1948), die Methoden der Behandlung sowie der Untersuchung der Behandlungseffekte wurden eingehend dargestellt.

## DIE PRIMÄRE REAKTION DER BEHANDELTEN KNOSPEN.

2. Durch die Behandlung wird die mitotische Aktivität der Knospenzellen vollständig unterdrückt oder stark herabgesetzt, und zahlreiche Zellen sterben ab: Einige werden kurz nach der Behandlung pyknotisch und zerfallen. Andere können noch bis 10, 12, oder mehr Tage weiter leben und sich dabei immer mehr vergrössern, wobei namentlich der Kern den bis 6-fachen Durchmesser normaler Kerne erreichen kann. Schliesslich sterben auch diese nicht mehr teilungsfähigen Riesenzellen, häufig nach Fragmentierung des Kerns, ab.

3. Dieser Behandlungseffekt hat, je nach der Stärke der Reaktion, eine Verlangsamung oder Hemmung des Knospenwachstums zur Folge. Schwach reagierende Knospen nehmen etwa 5 Tage nach der Behandlung, nach dem Abklingen der spezifischen Behandlungseffekte, ihre nun verspätete Entwicklung wieder auf. Stark reagierende Knospen werden nach 10 und mehr Tagen entweder vollständig resorbiert, oder sie wachsen nach einem längeren Stillstand plötzlich wieder weiter (siehe Punkt 13 u. f.).

## DIE REALISATIONSSTUFEN DES BEINS.

4. Aus schwach oder mässig reagierenden Knospen entwickeln sich verschieden stark reduzierte Extremitäten, und zwar solche mit 5 freien leicht verkürzten Zehen, weitere mit Verwachsung der Zehen I und II, ferner 4-, 3-, 2- und 1-zehige Gliedmassen und endlich ganz zehenlose verschieden stark reduzierte Beinstummel.

5. Die morphologische Untersuchung und Ausmessung dieser Extremitäten ergaben, dass mit zunehmender Reduktion zunächst die Strahlen sukzessive, in bestimmter Reihenfolge, ausfallen, wobei diejenigen Zehen, die sich in der Normalentwicklung zuletzt herausbilden, am ehesten rückgebildet werden. Schon vor und besonders nach dem Ausfall sämtlicher Strahlen erfasst die Reduktion auch die distaleren Bein-stammteile. Distale Elemente werden ganz allgemein stärker verkürzt und eher rückgebildet als proximalere.

6. Die Verkürzung der Zehen ist mit einem sukzessiven Ausfall von Phalangen verbunden. Bei krallenlosen Zehen werden vornehmlich die Endphalangen rückgebildet, bei bekrallten Zehen dagegen häufiger mittlere Phalangen (vergl. STEINER und ANDERS 1946).

7. Die Zehen behandelter Beine sind mit grosser Wahrscheinlichkeit entweder normal bis schwach verkürzt oder dann vollständig reduziert (BRETSCHER und TSCHUMI 1953). Ähnlich gestuft ist auch die Reduktion der ganzen Zehenpalette. Dieser steile Übergang von mässiger Reduktion zu vollständigem Ausfall ganzer Strahlen oder des ganzen Fusses bedingt eine Reihe wohl definierter Realisationsstufen (LEHMANN 1948, 1953) des ganzen Beins.

8. Die Reduktion der Extremität ist auch mit dem Ausfall von Fusswurzelementen verbunden.

#### DIE ENTWICKLUNG DER REALISATIONSSTUFEN.

9. Bei reduzierten Extremitäten differenzieren sich in der Regel mehr Zehenanlagen, als später vollwertige Strahlen vorliegen. Das Anlagenmuster wird gewöhnlich erst sekundär durch nachträgliche Rückbildung, Hemmung oder Verschmelzung von Anlagen abgeändert. Bei diesen Rückbildungsprozessen wandern vermutlich Zellen von in Reduktion begriffenen Anlagen zu stärker wachsenden Bereichen.

10. Die Ursache dieser sekundären Modifikation des Musters wurde in Anlehnung an die in der Einleitung referierten Autoren (HAMBURGER 1925; GUYÉNOT u. SCHOTTÉ 1923; METTETAL 1939; LEHMANN 1946; BRETSCHER 1947, 1949) in einer Reduktion der Blastenmasse gesucht. Planimetrische Ausmessungen der mit Zeichenapparat aufgenommenen Protokollzeichnungen ergaben, dass die Palette behandelter Extremitäten im Verhältnis zum jeweiligen Differenzierungsstadium tatsächlich zu klein ist, und zwar umso kleiner, je stärker die Extremität reduziert sein wird. Während der Zehendifferenzierung ist ausschliesslich der Bereich der zuletzt auftretenden Strahlen verkleinert, wogegen derjenige der zuerst entstehenden Zehen normal oder sogar leicht zu gross ist. Dies besagt, dass sich auch in einer zu kleinen Palette die zuerst entstehenden Elemente in nahezu normaler Grösse anlegen.

11. Die bisher angeführten Beobachtungen gestatteten nun, die Art der Reduktionsvorgänge durch die folgende Hypothese, die sich auf das einleitend charakterisierte Prinzip der physiologischen Konkurrenz (SPIEGELMAN 1945; WEISS 1939; RENSCH 1947) stützt, zu erklären: Da sich die ersten Anlagen trotz des verkleinerten Blastems in nahezu normaler Grösse herausbilden, beanspruchen sie relativ zu viele Zellen und entziehen den Blastembereichen späterer Anlagen Material. Diese letzten Anlagen werden in ihrer Differenzierung verspätet, sie entstehen zu klein und zu dicht beisammen. Der Entwicklungsvorsprung aber, den die ersten Anlagen dadurch gewinnen, erhöht ihren Bedarf an Zellen und eventuell die Stärke von ihnen ausgehender Hemmwirkungen noch unbekannter Natur noch mehr. Die letzten Anlagen werden durch diese Konkurrenzüberlegenheit in noch vermehrter Masse beeinträchtigt. Sie verschmelzen miteinander, bleiben in ihrer Entwicklung zurück oder werden wieder abgebaut. Eine analoge Konkurrenz wie zwischen den Zehenanlagen besteht auch zwischen der ganzen Palette und dem Bein Stamm.

Die unter 7 erwähnte gestufte Reduktion der Zehen hat ihren Grund darin, dass aus grossen, konkurrenzfähigen Anlagen grosse Strahlen entstehen, und kleine Anlagen, die eine auf mitkonkurrierende Nachbaranlagen bezogene relative Minimalgrösse (BRETSCHER u. TSCHUMI 1951) unterschreiten, selten zu selbständiger Weiterentwicklung kommen.

DIE BEZIEHUNGEN DER EXPERIMENTELLEN STRAHLENREDUKTIONEN  
ZU PHYLOGENETISCHEN REDUKTIONEN.

12. Die Möglichkeit wird erwogen, dass auch phylogenetische Strahlenreduktionen ein Effekt der während der Morphogenese wirksamen Konkurrenz sein könnten: Auch stammesgeschichtliche Strahlenrückbildungen können mit einer Verkleinerung des Extremitätenblastems verbunden sein (SEWERTZOFF 1931). Ferner ist die starke Entwicklung einzelner Strahlen in der Phylogenese regelmässig von einer Abschwächung, Rudimentierung oder Totalreduktion von Nachbarstrahlen begleitet (RENSCH 1947; TSCHUMI 1953). Endlich werden bei der Normalentwicklung reduzierter Extremitäten, analog wie im Experiment, zahlreiche Elemente und namentlich Strahlen, die im adulten Zustande fehlen oder rudimentär sind, noch gleich angelegt wie andere Elemente

DIE NICHT KORRELATIVEN ANOMALIEN.

13. Bei starker Reaktion der behandelten Knospen wird die Extremitätenentwicklung entweder vollständig unterdrückt, oder es bilden sich Beine mit diversen, oft miteinander kombinierten Anomalien, wie Polydaktylie, Ausfall oder atypische Ausbildung proximaler Beinabschnitte, Verwachsung von Skeletteilen usw..

14. Diese Anomalien entwickeln sich aus lokalen, voneinander und vom Rumpf oft durch degeneriertes Gewebe isolierten Restitutionsblastemen. Die Bildung und Entwicklung dieser Blasteme wird vermutlich durch die beim Zerfall zahlreicher Zellen frei werdenden Cytolyseprodukte stimuliert (BRUNST 1950 a; PERRI 1952). Die verschiedengradig physiologisch isolierten Blasteme entwickeln sich mehr oder weniger unabhängig voneinander, wahrscheinlich auch noch durch altes Gewebe mechanisch beeinträchtigt, und ergeben wegen mangelnder regulativer Wechselbeziehungen die genannten Anomalien.

DIE EXTREMITÄTEN NACH BEHANDLUNG GEGLIEDERTER UND  
SCHON DIFFERENZIRTER BEINE.

15. Die Behandlung der Beine nach Herausbildung der Zehen hat eine fast harmonische Verkleinerung der ganzen Extremität zur Folge. Diese Verkleinerung wird durch eine vorübergehende Wachstumshemmung verursacht. Der Rückstand wird später nicht mehr eingeholt, da die Wachstumsrate behandelter Beine höchstens gleich oder sogar kleiner als diejenige normaler Extremitäten ist.

16. Mehrere der hier erzeugten Fehlbildungen haben eine gewisse Ähnlichkeit mit Gliedmassenanomalien des Menschen (BIRCH-JENSEN 1949; WERTHEMANN 1952) und anderer Säuger. Es wäre daher möglich, dass Konkurrenz- und Schwellenphänomene (LEHMANN 1953), sowie lokale Restitution von Blastem nach starker Schädigung der Anlagen auch bei der Entstehung menschlicher Missbildungen eine Rolle spielen.

TABELLE 3.

*Übersicht über das auf dem Blastemstadium behandelte Material.*

	Harmonische Reduktion	Durch lokale Restitution entstanden	Total
Total behandelt . . . . .			218
Für Histologie der prim. Re- aktion fixiert . . . . .			30
5-Zeher, normal bis schwach reduziert . . . . .	49	14	63
5-Zeher mit Syndaktylie . .	15	11	26
4-Zeher . . . . .	25	4	29
3-Zeher . . . . .	9	1	10
2-Zeher . . . . .	5	0	5
1-Zeher . . . . .	2	0	2
Nur Beinstamm, Fuss reduziert . . . . .	18	2	20
Bein reduziert . . . . .			13
Polydaktyl, verkrüppelt . .		7	7
während Entwicklung fixiert	4	11	15
Beine mit sehr kurzen Strah- len . . . . .	2		2
unauswertbare Abgänge . .			4

(Bei 8 Tieren wurden beide Beine untersucht.)

## VI. LITERATURVERZEICHNIS

- ANCEL, P. 1950. *La Chimiotéragénèse*. G. Doin & C<sup>ie</sup>, Paris.
- ANDRES, G. 1948. *Realisationsgrade bei der Entwicklung des Amphibien-Labyrinths*. Arch. d. Jul.-Klaus-Stiftung, 23, 562-568.
- 1949. *Untersuchungen an Chimären von Triton und Bombinator*. I. Genetica, 24, 1-148.
- ANDRES, G., BRETSCHER, A., LEHMANN, F. E., ROTH, D. 1948. *Einige Verbesserungen in der Haltung und Aufzucht von Xenopus laevis*. Experientia, 5, 1-3.
- BAGG, H. I. 1929. *Hereditary abnormalities of the limbs, their origin and transmission*. II. Amer. J. Anat., 43, 167-220.
- BALINSKY, B. I. 1931. *Zur Dynamik der Extremitätenknospenbildung*. Roux' Arch., 123, 565-648.
- 1933. *Das Extremitätenfeld, seine Ausdehnung und Beschaffenheit*. Roux' Arch., 130, 704-746.
- 1935. *Selbstdifferenzierung des Extremitätenmesoderms im Interplantat*. Zool. Jahrb. Zool. Physiol., 54, 327-348.
- 1937. *Über die zeitlichen Verhältnisse bei der Extremitäteninduktion*. Roux' Arch., 136, 250-285.
- BEAN, A. M. 1929. *A morphological analysis of the foot abnormalities occurring in the descendants of X-rayed mice*. Amer. J. Anat., 43, 221-246.
- BERNASCONI, A. F. 1951. *Über den Ossifikationsmodus bei Xenopus laevis Daud.* Denkschr. d. Schweiz. Naturf. Ges., 79, Abh. 2, 190-252.
- BERNHARD, W. 1947. *Regenerationshemmung und Auslösung epithelialer Wucherungen durch Colchicin am Schwanz von Rana-Larven*. Rev. Suisse Zool., 54, 713-757.
- BIRCH-JENSEN, A. 1949. *Congenital deformities of the upper extremities*. Opera ex domo biologiae hereditariae humanae Univ. Hafn. Kopenhagen, 19.
- BLOUNT, I. H. 1950. *The effects of prolonged refrigeration upon the limbs of Urodeles*. J. Exp. Zool., 113, 683-715.
- BODENSTEIN, D. 1947. *The effects of nitrogen mustard on embryonic amphibien development*. I. *Ectodermal effects*. J. Exp. Zool., 104, 311-342.
- 1948. *The effects of nitrogen mustard on embryonic amphibien development*. II. *Effects on eye development*. J. Exp. Zool., 108, 93-126.
- BODENSTEIN, D. & GOLDIN, A. 1948. *A comparison of the effects of various nitrogen mustard compounds on embryonic cells*. J. Exp. Zool., 108, 75-92.

- BODENSTEIN, D. & KONDRITZER, A. A. 1948. *The effect of nitrogen mustard on nucleic acids during embryonic amphibian development.* J. Exp. Zool., 107, 109-122.
- BONNEVIE, K. 1934. *Embryological analysis of gene manifestation in LITTLE & BAGG's abnormal mouse tribe.* J. Exp. Zool., 67, 443-520.
- BOURNE, G. H. 1951. *Cytology and cell physiology.* Oxford, Clarendon Pr.
- BRAUS, H. 1906. *Die Entwicklung der Form der Extremitäten und des Extremitätenskeletts.* In: Hertwig: Handb. d. vergl. u. exp. Entw. lehre. Bd. 3, Teil 2, 167-338.
- BRETSCHER, A. 1947. *Reduktion der Zehenzahl bei Xenopuslarven nach lokaler Colchicinbehandlung.* Rev. Suisse Zool., 54, 273-279.
- 1949. *Die Hinterbeinentwicklung von Xenopus laevis Daud. und ihre Beeinflussung durch Colchicin.* Rev. Suisse Zool., 56, 33-96.
- 1950. *Experimentelle Unterdrückung der Polydactylie beim Hühnchen.* Rev. Suisse Zool., 57, 576-583.
- 1951. *Vergleich der Beinentwicklung von vier Hühnerrassen nach Colchicinbehandlung.* Rev. Suisse Zool., 58, 462-470.
- BRESTCHER, A. & TSCHUMI, P. 1951. *Gestufte Reduktion von chemisch behandelten Xenopus-Beinen.* Rev. Suisse Zool., 58, 391-398.
- BROOM, R. 1913. *The origin of the mammalian digital formula.* Anat. Anz., 43, 230-232.
- 1930. *On the structure of the Mammal-like Reptiles of the sub-order Gorgonopsia.* Philos. Transact. Roy. Soc. London B, 218, 345-371.
- BRUNST, V. V. 1950 a. *Influence of local X-ray treatment on the development of extremities of the young Axolotl.* J. Exp. Zool., 114, 1-49.
- 1950 b. *The effects of local X-ray irradiation on the tail development of young Axolotls.* J. Morphol. 86, 115-141.
- BÜNNING, E. *Regeneration bei Pflanzen.* Handb. d. allg. Path. Bd. 6. Springer Heidelberg. Im Druck.
- BUTLER, E. G. 1933. *The effects of X-radiation on the regeneration of the fore limb of Amblystoma larvae.* J. Exp. Zool., 65, 271-315.
- BUTLER, I. A. V., GILBERT, L. A., SMITH, K. A. 1950. *Radiomimetic action of sulphur and nitrogen "mustards" on desoxyribonucleic acid.* Nature, 165, 714-716.
- CASTLE, W. E. 1906. *The origin of a polydactylous race of Guinea Pigs.* Publ. Carnegie Inst. Washington, 49, 17-29.
- DETWILER, S. R. 1933. *On the time of determination of the antero-posterior axis of the forelimb in Amblystoma.* J. Exp. Zool., 64, 405-414.
- EMERY, C. 1898. *Die fossilen Reste von Archegosaurus und Eryops und ihre Bedeutung für die Morphologie des Gliedmassenskeletts.* Anat. Anz., 14, 201-208.

- EWART, J. C. 1894. *The second and fourth digits in the Horse: their development and subsequent degeneration.* Proc. Roy. Soc. Edinburgh, 20, 185-191.
- FILATOW, D. 1927. *Aktivierung des Mesenchyms durch eine Ohrblase und einen Fremdkörper bei Amphibien.* Roux' Arch., 110, 1-32.
- 1928. *Über die Verpflanzung des Epithels und des Mesenchyms einer vorderen Extremitätenknospe bei Embryonen von Axolotl.* Roux' Arch., 113, 240-244.
- 1930 a. *Die Beeinflussung der Extremitätenanlage von Anuren durch in ihrer Nähe angebrachte Transplantate.* Roux' Arch., 121, 272-287.
- 1930 b. *Über die Wechselbeziehungen des Epithels und des Mesenchyms einer vorderen Extremitätenknospe beim Axolotl.* Roux' Arch., 121, 288-311.
- 1932. *Entwicklungsbeschleunigung in Abhängigkeit von einer künstlichen Vergrößerung der Anlage. Versuche an Amphibienaugen und -extremitäten.* Zool. Jahrb. Zool. Physiol., 51, 589-634.
- 1933. *Über die Bildung des Anfangsstadiums bei der Extremitätenentwicklung.* Roux' Arch., 127, 776-802.
- FISCHER, E. 1926. *Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung des Carpus und Tarsus der Anuren.* Jahrb. d. phil. Fak. II. d. Univ. Bern, 7, 1-37.
- FRASER, A. S. 1951. *Competition between skin follicles in sheep.* Nature, 167, 202-203.
- GABRIEL, M. L. 1946. *The effect of local applications of colchicine on Leghorn and polydactylous Chick embryos.* J. Exp. Zool., 101, 339-350.
- GASCHE, P. 1943. *Die Zucht von Xenopus laevis Daudin und ihre Bedeutung für die biologische Forschung.* Rev. Suisse Zool., 50, 262-269.
- GILLETTE, R. & BODENSTEIN, D. 1946. *Specific developmental inhibitions produced in amphibian embryos by a nitrogen mustard compound.* J. Exp. Zool., 103, 1-32.
- GILMAN, A. & PHILIPS, F. S. 1946. *The biological actions and therapeutic applications of the B-chloroethyl amines and sulfides.* Science, 103, 409.
- GOLDACRE, R. I., LOVELESS, A., ROSS, W. C. I. 1949. *Mode of production of chromosome abnormalities by the nitrogen mustard. The possible role of cross-linking.* Nature, 163, 667-669.
- GRÄPER, L. 1926. *Extremitätentransplantationen an Anuren. IV.* Roux' Arch., 107, 162-176.
- 1927. *Extremitätentransplantationen an Anuren. VII.* Roux' Arch., 112, 417-432.
- GREGORY, W. K., MINER, R. W., NOBLE, G. K. 1923. *The carpus of Eryops and the structure of the primitive chiropterygium.* Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 48, 279-288.

- GREGORY, W. K. & RAVEN, H. C. 1941. *Studies on the origin and early evolution of paired fins and limbs*. Ann. N. Y. Acad. Sci., 42, Art. 3, 273-360.
- GRÜNEBERG, H. 1951. *The genetics of a tooth defect in the mouse*. Proc. Roy. Soc., B, 138, 437-451.
- 1952. *Genetical studies on the skeleton of the mouse. IV. Quasi-continuous variations*. J. Genetics, 51, 95-114.
- GUYÉNOT, E. 1927. *Le problème morphogénétique dans la régénération des Urodèles: détermination et potentialités des régénérats*. Rev. Suisse Zool., 34, 127-154.
- GUYÉNOT, E., DINICHERT-FAVARGER, J. & GALLAND, M. 1948. *L'exploration du territoire de la patte antérieure du Triton*. Rev. Suisse Zool., 55, 1-120.
- GUYÉNOT, E. & SCHOTTÉ, O. 1923. *Relation entre la masse du bourgeon de régénération et la morphologie du régénérat*. C. R. Soc. Biol. Paris, 89, 491-493.
- HAMBURGER, V. 1925. *Über den Einfluss des Nervensystems auf die Entwicklung der Extremitäten von Rana fusca*. Roux' Arch., 105, 149-201.
- 1929. *Die Entwicklung experimentell erzeugter nervenloser und schwach innervierter Extremitäten von Anuren*. Roux' Arch., 114, 272-363.
- HARRISON, R. G. 1918. *Experiments on the development of the fore limb of Amblystoma, a self differentiating equipotential system*. J. Exp. Zool., 25, 413-461.
- 1925. *The effect of reversing the medio-lateral or transverse axis of the fore-limb bud in the Salamander embryo (Amblystoma punctatum Linn.)*. Roux' Arch., 106, 469-502.
- HELLMICH, W. 1930. *Untersuchungen über Herkunft und Determination des regenerativen Materials bei Amphibien*. Roux' Arch., 121, 135-203.
- HODLER, F. 1949. *Untersuchungen über die Entwicklung von Sacralwirbel und Urostyl bei den Anuren*. Rev. Suisse Zool., 56, 747-790.
- HUXLEY, J. 1942. *Evolution. The modern synthesis*. Allen & Unwin, London.
- JAEKEL, O. 1915. *Die Flügelbildung der Flugsaurier und Vögel*. Anat. Anz., 48, 1-19.
- JUGE, J. 1940. *Les potentialités morphogénétiques des segments du membre dans la régénération du Triton*. Rev. Suisse Zool., 47, 65-133.
- KÄLIN, J. & BERNASCONI, A. 1949. *Über den Ossifikationsmodus bei Xenopus laevis Daud.* Rev. Suisse Zool., 56, 359-364.
- KRÖLLING, O. 1934. *Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Metapodien bei den Equiden im Lichte des biogenetischen Grundgesetzes*. Verh. Zool. Bot. Ges. Wien., 84, (38)-(41).

- LEHMANN, F. E. 1933. *Das Prinzip der kombinativen Einheitsleistung in der Biologie, im besonderen in der experimentellen Entwicklungsgeschichte, und seine Beziehung zur Gestalttheorie.* Biol. Zbl., 53, 471-496.
- 1936. *Selektive Beeinflussung frühembryonaler Entwicklungsvorgänge bei Wirbeltieren.* Naturwiss., 24, 401-407.
- 1938. *Die morphologische Rekapitulation des Grundplanes bei Wirbeltierembryonen und ihre entwicklungsphysiologische Bedeutung.* Vierteljahrsschr. d. Naturf. Ges. Zürich, 83, 187-192.
- 1945. *Einführung in die physiologische Embryologie.* Birkhäuser, Basel.
- 1946. *Über die entwicklungsphysiologische Wirkung des Colchicins.* Arch. Jul. Klaus-Stiftung, 21, 305-307.
- 1948. *Realisationsstufen in der Organogenese als entwicklungsphysiologisches und genetisches Problem.* Arch. Jul. Klaus-Stiftung, 23, 568-573.
- 1951. *Der Kernapparat tierischer Zellen und seine Erforschung mit Hilfe von Antimitotica.* Schweiz. Zeitschr. allg. Path. Bakt., 14, 487-508.
- 1953. *Konkurrenz- und Schwelleneffekte bei der Realisierung tierischer Körper und Organgestalten.* Rev. Suisse Zool. 60, 490-496.
- *Die embryonale Entwicklung. Entwicklungsphysiologie und experimentelle Teratologie.* Handb. allg. Path., 6. Im Druck. Springer Heidelberg.
- LEHMANN, F. E. & ANDRES, G. 1948. *Chemisch induzierte Kernabnormalitäten.* Rev. Suisse Zool., 55, 280.
- LEUCHTENBERGER, C. & SCHRADER, F. 1951. *Relationship between nuclear volumes, amount of intranuclear proteins and desoxyribonucleid acid (DNA) in various Rat cells.* Biol. Bull., 101, 95-98.
- LOVELESS, A. 1951. *Qualitative aspects of the chemistry and biology of radiomimetic (mutagenic) substances.* Nature, 167, 338-342.
- LOVELESS, A. & REVELL, S. 1949. *New evidence on the mode of action of "mitotic poisons".* Nature, 164, 938.
- LUTZ, H. 1942. *Beitrag zur Stammesgeschichte der Ratiten: Vergleich zwischen Emu-Embryo und entsprechendem Carinatenstadium.* Rev. Suisse Zool., 49, 299-399.
- MANGOLD, O. 1929. *Das Determinationsproblem. 2. Teil: Die paarigen Extremitäten der Wirbeltiere in der Entwicklung.* Erg. Biol. 5, 290-404.
- METTETAL, C. 1939. *La régénération des membres chez la Salamandre et le Triton.* Arch. Anat. Hist. Embr., 28, 1-214.
- 1952. *Influence du niveau d'amputation sur les potentialités des régénérats de membre chez les Amphibiens Urodèles.* C. R. Acad. Sci. Paris, 234, 1808-1810.

- MILOJEVIC, B. D. 1924. *Beiträge zur Frage über die Determination der Regenerate*. Arch. mikr. Anat. Entw. mech., 103, 80-94.
- NIEUWKOOP, P. D. & LEHMANN, F. E. 1952. *Erzeugung von zellletalen Schädigungsmustern bei Tritonkeimen durch ein Chloroethylamin (Nitrogen-Mustard)*. Rev. Suisse Zool., 59, 1-21.
- PERRI, T. 1951. *Ricerche sperimentali sull'induzione di arti soprannumerari negli Anfibi anuri (Bufo vulgaris)*. Atti dell'Acad. Nazionale dei Lincei. Sci. fisiche, matem. e nat., 3, Sez. III, 41-114.
- 1952. *Particolari aspetti del complesso induttore-competenza risultanti da ricerche sperimentali sul cristallino e sugli arti*. Rivista di Biologia. Nuova serie, 44, 181-207.
- PETRI, Ch. 1935. *Die Skelettentwicklung beim Meerschwein*. Vierteljahrsschr. d. Naturf. Ges. Zürich, 80, 157-240.
- PETRY, G. 1942. *Die Lackmethode und ihre Anwendungen in der histologischen Technik*. Zeitschr. Wiss. Mikr., 58, 305-313.
- POLEZAJEW, L. W. & FAWORINA, W. N. 1935. *Über die Rolle des Epithels in den anfänglichen Entwicklungsstadien einer Regenerationsanlage der Extremität beim Axolotl*. Roux' Arch., 133, 701-727.
- POPOWA, N. 1913. *Zur Morphologie des Extremitätenskeletts der Artiodactyla Sus und Bos*. Anat. Anz., 43, 279-283.
- PUCKETT, W. 1936. *The effects of X-radiation on limb development and regeneration in Amblystoma*. J. Morphol., 59, 173-213.
- RENSCH, B. 1943. *Die biologischen Beweismittel der Abstammungslehre*. In: HEBERER, *Die Evolution der Organismen*. Fischer, Jena, 57-85.
- 1947. *Neuere Probleme der Abstammungslehre*. Enke Stuttgart.
- ROSE, S. M. 1948. *Epidermal dedifferentiation during blastema formation in regenerating limbs of Triturus viridescens*. J. Exp. Zool., 108, 337-361.
- ROSENBERG, A. 1873. *Über die Entwicklung des Extremitätenskeletts bei einigen durch Reduktionen ihrer Gliedmassen charakterisierten Wirbeltieren*. Z. Wiss. Zool., 23, 116-169.
- ROSIN, S. 1949. *Kann dem Deutschen Schäferhund sein volles Gebiss erhalten werden?* Schweizer Hundesport, Nr. 3 u. 4.
- ROSS, W. C. I. 1950. *Biological action of X-ray, nitrogen mustards, diepoxides and peroxides*. Nature, 165, 808-809.
- ROTMANN, E. 1931. *Die Rolle des Ektoderms und Mesoderms bei der Formbildung der Kiemen und Extremitäten von Triton*. I. Roux' Arch., 124, 747-794.
- 1933. *Die Rolle des Ektoderms und Mesoderms bei der Formbildung der Extremitäten von Triton*. II. Roux' Arch., 129, 85-119.
- RUUD, G. 1929. *Heteronom-orthotopische Transplantationen von Extremitätenanlagen bei Axolotlbryonen*. Roux' Arch., 118, 308-351.

- RUUD, G. 1931. *Die Determination der dv-Achse und die Ursache zur "Resorption" transplanteder Vorderextremitäten Anlagen bei Axolotlembrionen.* Roux' Arch., 124, 522-570.
- SAUNDERS, J. W. 1948. *The proximo-distal sequence of origin of the parts of the chick wing and the role of the ectoderm.* J. Exp. Zool., 108, 363-404.
- SCHEREMETJEW, E. A. & BRUNST, V. V. 1933. *Untersuchung des Einflusses von Röntgenstrahlen auf die Regeneration des Schwanzes bei den Kaulquappen von Pelobates fuscus. I.* Roux' Arch., 130, 771-791.
- SCHMALHAUSEN, J. J. 1908. *Die Entwicklung des Skeletts der hinteren Extremität der anuren Amphibien.* Anat. Anz., 33, 337-344.
- 1910. *Die Entwicklung des Extremitätenskeletts von Salamandrella Kayserlingii.* Anat. Anz., 37, 431-446.
- 1925. *Über die Beeinflussung der Morphogenese der Extremitäten vom Axolotl durch verschiedene Faktoren.* Roux' Arch., 105, 483-500.
- SCHMIDT-EHRENBERG, E. C. 1942. *Die Embryogenese des Extremitätenskeletts der Säugetiere.* Revue Suisse Zool., 49, 33-132.
- SCHOTTÉ, O. 1926. *Système nerveux et régénération chez le Triton.* Rev. Suisse Zool., 33, 1-211.
- SCHUÉ, M. 1951. *L'action des rayons X sur le développement des ébauches des pattes chez l'embryon de Poulet.* C. R. Soc. Biol., 145, 752.
- SCOTT, I. P. 1937. *The embryology of the Guinea Pig. III. The Development of the polydactylous monster.* J. Exp. Zool., 77, 123-157.
- 1938. *The embryology of the Guinea Pig. II. The polydactylous monster.* J. Morphol., 62, 299-322.
- SEWERTZOFF, A. N. 1904. *Die Entwicklung der pentadaktylen Extremität der Wirbeltiere.* Anat. Anz., 25, 472-494.
- 1931. *Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution.* Fischer, Jena.
- SIEGLBAUER, F. 1911. *Zur Entwicklung der Vogelextremität.* Zeitschr. wiss. Zool., 97, 262-313.
- SPIEGELMAN, S. 1945. *Physiological competition as a regulatory mechanism in morphogenesis.* Quart. Rev. Biol., 20, 121-146.
- STEINER, H. 1921. *Hand und Fuss der Amphibien.* Anat. Anz., 53, 513-542.
- 1922 a. *Die ontogenetische und phylogenetische Entwicklung des Vogelflügelskeletts.* Acta Zool., 3, 307-360.
- 1922 b. *Der ursprüngliche Aufbau des Extremitätenskeletts der Tetrapoden.* Verh. Schweiz. Naturf. Ges. Bern, 11, 247-248.
- 1934. *Über die embryonale Hand- und Fuss-Skelett-Anlage bei den Crocodyliern, sowie über ihre Beziehungen zur Vogelflügelanlage und zur ursprünglichen Tetrapoden-Extremität.* Rev. Suisse Zool., 41, 383-396.
- 1935. *Beiträge zur Gliedmassentheorie: Die Entwicklung des Chiropterygium aus dem Ichthyopterygium.* Rev. Suisse Zool., 42, 715-729.

- STEINER, H. 1942. *Der Aufbau des Säugetier-Carpus und -Tarsus nach neueren embryologischen Untersuchungen*. Rev. Suisse Zool., 49, 217-223.
- STEINER, H., & ANDERS, G. 1946. *Zur Frage der Entstehung von Rudimenten*. Rev. Suisse Zool., 53, 537-546.
- STEINER, K. 1928. *Entwicklungsmechanische Untersuchungen über die Bedeutung des ektodermalen Epithels der Extremitätenknospe von Amphibienlarven*. Roux' Arch., 113, 1-11.
- STOCKARD, C. R. 1921. *Developmental rate and structural expression*. Amer. J. Anat., 28, 115-277.
- 1930. *The presence of a factorial basis for characters lost in evolution: The atavistic reappearance of digits in Mammals*. Amer. J. Anat., 45, 345-378.
- ZUR STRASSEN, O. 1949. *Das physiologische Prioritätsprinzip*. Verh. dtsh. Zool. vom 24.—28. Aug. 1948 in Kiel, 8-13.
- STRÖER, W. F. H. 1938. *Die Extremitätenmissbildungen und ihre Beziehungen zum Bauplan der Extremität*. Zeitschr. Anat. Entwicklungsgesch., 108, 136-160.
- STURKIE, P. D. 1943. *Suppression of polydactyly in the domestic fowl by low temperature*. J. Exp. Zool., 93, 325-346.
- SWETT, F. H. 1927. *Differentiation of the amphibian limb*. J. Exp. Zool., 47, 385-439.
- TARDENT, P. 1954. *Axiale Verteilungs-Gradienten der interstiziellen Zellen bei Hydra und Tubularia und ihre Bedeutung für die Regeneration*. Roux. Arch. 146, 593-649.
- TAYLOR, A. C. 1943. *Development of the innervation pattern in the limb bud of the Frog*. Anat. Rec., 87, 379-413.
- TSCHERNOFF, N. D. 1907. *Zur Embryonalentwicklung der hinteren Extremitäten des Frosches*. Anat. Anz., 30, 593-612.
- TSCHUMI, P. 1953. *Ontogenetische Realisationsstufen der Extremitäten bei Xenopus und die Interpretation phylogenetischer Strahlenreduktionen bei Wirbeltieren*. Rev. Suisse Zool. 60, 496-506.
- VIERLING, A. 1926. *Experimenteller Beitrag zur Geschichte der Wanderzellen bei Amphibien*. Zeitschr. Anat. Entwicklungsgesch., 81, 448-468.
- WATKINS, W. M. & WORMALL, A. 1948. *Inactivation of complement by nitrogen mustard*. Nature, 162, 535-536.
- WATSON, D. M. S. 1913. *On the primitive Tetrapod limb*. Anat. Anz., 44, 24-27.
- WEISS, P. 1924. *Regeneration an transplantierten Extremitäten entwickelter Amphibien*. Arch. mikr. Anat. Entw. mech., 102, 673-706.
- 1939. *Principles of Development*. Holt & Comp., New York.
- 1947. *The problem of specificity in growth and development*. Yale J. Biol. Med., 19, 235-278.
- 1949. *Differential growth*. In: *The chemistry and physiology of growth*. Princeton Univ. Press, 135-186.

- WEISS, P. 1952. *Self regulation of organ growth by its own products.* Science, *115*, 487.
- WERTHEMANN, A. 1952. *Die Entwicklungsstörungen der Extremitäten.* In LUBARSCH, HENKE, RÖSSLE: Handb. spez. path. Anat. Histol., *9*. Springer, Berlin-Göttingen-Heidelberg.
- WILDE, Ch. E. 1950. *Studies on the organogenesis in vitro of the urodele limb bud.* J. Morphol., *86*, 73-114.
- 1952 a. *Studies on the organogenesis in vitro of the urodele limb bud.* II. J. Morphol., *90*, 119-147.
- 1952 b. *Studies on the organogenesis of the urodele limb bud.* J. Exp. Zool., *119*, 65-91.
-

**Zur Kenntnis**  
**der *Cantharidae* und *Malachiidae***  
**der Insel Formosa**

(19. Beitrag zur Kenntnis der palaearktischen Malacodermata (Col.)

von

**W. WITTMER**

Buenos Aires

Mit 4 Textabbildungen.

Herrn Hugh B. Leech von der California Academy of Sciences, San Francisco, verdanke ich verschiedene Bestimmungsendungen aus Formosa, welche unsere Kenntnisse über diese Familien stark erweitern. Das Material wurde grösstenteils von Dr. L. Gressitt aufgesammelt und enthält neben verschiedenen neuen Arten auch solche, welche bisher nur vom chinesischen Festlande gemeldet gewesen sind. Da eine Liste der bisher von der Insel Formosa beschriebenen Arten noch nicht veröffentlicht worden ist, glaube ich, dass eine solche allgemein interessiert. Die in der Sammlung der California Academy of Sciences enthaltenen Arten sind mit einem \* versehen.

CANTHARIDAE

\**Podabrus curvatipes* Pic. Musha 18.5.1932; Taihoku 2.5.1934;  
Taiheizan 5.5.1932; Daijirin 16.4.1932 leg. L. Gressitt.

\**Podabrus pilipes* Pic. 1 Exemplar.

Nach der Beschreibung sollen die Klauen dieser Art gezahnt oder einfach sein. Der Autor scheint Exemplare von zwei ver-

schiedenen Gattungen miteinander vermischt zu haben, *Podabrus* (Klauen gezahnt) und *Podabrinus* (Klauen einfach). Die Frage der Gattungszugehörigkeit kann erst nach Einsichtnahme der Typen und anhand von grösserem Vergleichsmaterial geklärt werden.

\**Podabrus obscurior* nov. spec.

♂ Dunkelbraun bis schwarz, Wangen, Mundteile und Beile gelb. Fühler hellbraun, die letzten Glieder etwas dunkler. Letzte Abdominalsegmente ebenfalls etwas aufgehellt.

Kopf mit den stark hervortretenden Augen viel breiter als der Halsschild, Schläfen gegen den Halsschildvorderrand geradlinig verengt, Stirne oben, zwischen den Augen, mit zwei seichten Beulen, Oberfläche mit feinen Haarpunkten, dazwischen deutlich mikrochagriniert. Fühler ausserordentlich lang und schlank, die Spitzen der Flügeldecken erreichend, 3. Glied ca. 3 mal so lang wie das 2., 4. und folgende ungefähr so lang wie das 3. Halsschild etwas länger als breit, Seiten fast gerade, nach vorne schwach verengt, auf der Scheibe basal, zwei stumpfe Höcker, Mittelfurche basal gut sichtbar, Oberfläche fast glatt, leicht matt. Flügeldecken nach hinten leicht erweitert, runzlig, verworren punktiert.

♀ Fühler kürzer, 3. Glied fast doppelt so lang wie das 2., 4. fast um ein Drittel länger als das 3., so lang wie die folgenden. Augen kleiner, Höcker auf der Stirne kaum angedeutet.

Länge: 5,5—6 mm.

Fundort: Arisan 7.6.1932 und 23-24.6.1934 leg. L. Gressitt. Holo- und Allotypus in der Sammlung der California Academy of Sciences, 2 Paratypen in meiner Sammlung.

Verwandt mit *P. curvatipes* Pic, zu unterscheiden durch den dunkleren Kopf und einfarbig schwarzen bis schwarzbraunen Halsschild. Die Fühler sind ausserdem bei *curvatipes* bedeutend kürzer als bei der neuen Art.

\**Podabrus gressitti* nov. spec.

♂ Einfarbig schwarz, nur die Wangen und Mandibeln leicht aufgehellt.

Kopf mit den Augen breiter als der Halsschild, Scheitel etwas quereingedrückt (dieser Teil ist meist vom Halsschildvorderrand verdeckt), davor kurz, seicht längseingedrückt, Oberfläche fein mikrochagriniert, die Fühler stehen zwischen den Augen unge-

wöhnlich nah beieinander, ihr Abstand kleiner als der Durchmesser einer Fühlerwurzel, Vorderteil der Stirn zwischen den Fühlerwurzeln eingeengt, erhöht und davor zum Clypeus stark abfallend. Fühler (fig. 1) nicht sehr lang, die Koxen der Hinterbeine nicht erreichend, 1. Glied leicht gebogen, ungefähr doppelt so lang wie an der Spitze breit, Spitze etwas abgeschrägt, auf der Aussenseite der Länge nach etwas eingedrückt und mit kurzen, feinen Haaren dicht besetzt, 2. kürzer als an der Spitze breit, zur Spitze stark, besonders nach innen verbreitert, an der Spitze etwas ausgehöhlt und da ungefähr doppelt so breit wie an der Basis, 3. stark verdickt, difform, an der Basis nach aussen ausgehöhlt, 4. und folgende grob gezahnt, etwas flachgedrückt, Endglieder allmählich etwas schmaler werdend, Aussenrand der Glieder 4 bis 10 mit feinst gekerbtem, schwach abgesetztem Rand. Halsschild um die Hälfte länger als an der Basis breit, Seiten nach vorne leicht verschmälert, gegen die Vorderecken mit einem Längseindruck, Mittellinie basal bis über die Mitte deutlich, beidseitig mit einem schwachen Höcker,

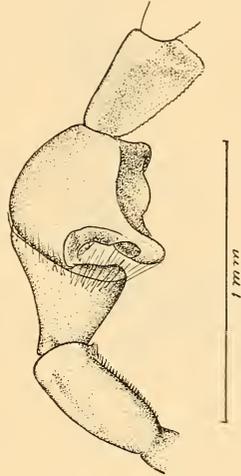


FIG. 1.  
Fühlerglieder 1-4  
von *Podabrus gressitti*  
nov. spec. ♂

Oberfläche fast glatt, mit einzelnen feinen Haarpunkten. Flügeldecken runzlig gewirkt. Beide Klauen aller Tarsen gespalten.

♀ Ein Exemplar am gleichen Fundort und Datum wie die Männchen erbeutet, halte ich für dazugehörend. Färbung wie beim ♂, Kopf und Fühler jedoch vollständig verschieden. Die Augen sind etwas kleiner, die Fühler stehen viel weiter auseinander, deren Abstand grösser als der Durchmesser einer Fühlerwurzel, Stirn zwischen den Fühlern nicht erhöht, über jeder Wurzel mit einem deutlichen kurzen Quereindruck. Fühler schlank und dünn, 3. Glied um ein Drittel länger als das 2., 4. so lang wie das 3., letzte eher etwas kürzer als das 4.

Länge: 6,5 mm.

Fundort: Musha 20-21.5.1932 leg. L. Gressitt. Holo- und Allotypus in der Sammlung der California Academy of Sciences,

Paratypus in meiner Sammlung. Die Art ist dem verdienstvollen Erforscher der Fauna Asiens, Dr. L. Gressitt gewidmet.

Einzig dastehend in der Gattung durch die nahe beieinanderstehenden Fühler und deren Bildung beim ♂, sie kann mit keiner der bisher beschriebenen Arten verglichen werden.

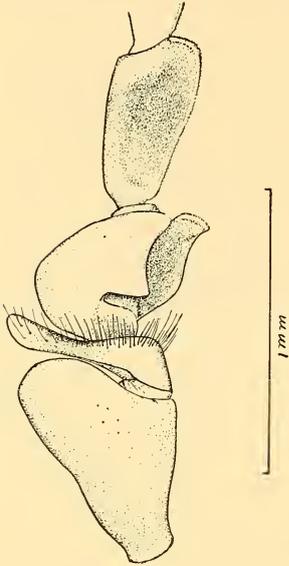


FIG. 2.  
Fühlerglieder 1-4  
von *Podabrus formosanus*  
nov. spec. ♂

\**Podabrus formosanus* nov. spec.

♂ Gelborange, hintere Hälfte des Kopfes dunkelbraun bis schwarz, Schildchen, Flügeldecken, Mittel-, Hinterbrust und Abdomen schwarz, Endglieder der Fühler, Basis der Tibien und Tarsen manchmal leicht angedunkelt (gebräunt), Seiten des Abdomens und letzte 1 bis 2 Segmente manchmal gelb.

Kopf mit den Augen viel breiter als der Halsschild, Schläfen gegen den Halsschild stark, geradlinig verengt, Scheitel kaum merklich, flach quereingedrückt, zwischen den Augen und Fühlern flach, seicht eingedrückt, Oberfläche fast glatt, mit einzelnen feinen, zerstreuten Haarpunkten. Fühler (fig. 2) die Koxen der Hinterbeine knapp überragend, 1. Glied gegen die Spitze stark verdickt, Spitze stark abgeschrägt, 2.

weit vor der Spitze eingefügt, sehr kurz, nach innen stark verlängert, an der Spitze des Aussenrandes eine Anzahl längerer Haare, 3. stark verdickt, nach innen abgerundet, nach aussen ausgehöhlt, 4. bis 7. schwach flachgedrückt, 4. etwas breiter als die nächsten, welche allmählich schmaler werden, 4. mit einem deutlichen, länglichovalen Eindruck kurz vor der Mitte, beim 5. ist der Eindruck noch angedeutet, Aussenrand des 4. und folgenden Glieder fein gerandet, abgesetzt, äusserst fein gekerbt, die Rundung und Kerbung verschwindet bei den letzten 2 Gliedern vollständig, beim 9. ist sie noch in Relikten vorhanden. Halsschild fast doppelt so lang wie an der Basis breit, Seiten nach vorne schwach verengt, basal, vor dem Schildchen breit, hufeisenförmig, wenig tief ein-

gedrückt, Mittellinie fehlt, Oberfläche fast glatt, mit einzelnen, zerstreuten Haarpunkten. Flügeldecken runzlig gewirkt mit Spuren von 1 bis 2 Längsrippen.

Länge: 7,5—8,5 mm.

Fundort: Musha 20-21.5.1932 leg. L. Gressitt. Holo- und Allotypus in der Sammlung der California Academy of Sciences, Paratypus in meiner Sammlung.

Mit der vorangehenden Art verwandt, Fühler verschieden, weiter auseinanderstehend als bei *gressitti*.

*Podabrinus multilimbatus* (Pic).

Von Pic als *Podabrus* beschrieben, gehört aber gemäss Beschreibung in die Gattung *Podabrinus* Fairm.

\**Podabrinus intermixtus* nov. spec.

♂ Schwarzbraun, Wangen, Clypeus, Mandibeln, 1 bis 2 Basalglieder der Fühler, Schenkel und Vorderbrust gelb, Seiten des Halsschildes, gegen die Vorderecken bei einzelnen Exemplaren und manchmal auch der Basalrand desselben, aufgehellt. Seiten der Flügeldecken unter den Schulterbeulen, oft bis über die Hälfte der Länge, schmal weisslichgelb gesäumt, manchmal ist auch die Naht hinter dem Schildchen etwas aufgehellt. Tibien und Tarsen braun bis hellbraun. Abdomen braun, oft ziemlich stark aufgehellt.

Kopf mit den stark hervortretenden Augen bedeutend breiter als der Halsschild, Schläfen gegen den Halsschild stark eingeschnürt, verengt, Scheitel meist mit angedeuteter Längslinie in der Mitte, die auf der Stirn bis zwischen die Augen reicht, Oberfläche fein gerunzelt, matt, dazwischen mit deutlichen Haarpunkten. Fühler lang und schlank, die Koxen der Hinterbeine überragend, 3. Glied ca. ein Drittel länger als das 2., 4. um ein Drittel länger als das 3., 5. und folgende so lang wie das 4. Halsschild um die Hälfte länger als breit, Seiten fast parallel, Mittellinie basal bis über die Mitte deutlich, daneben je ein stumpfer Höcker, Oberfläche ziemlich dicht, fein punktiert. Flügeldecken langgezogen, fein gewirkt, matt. Klauen aller Tarsen einfach.

Länge: 7,5 mm.

Fundort: Arisan 23-26.5.1934 leg. L. Gressitt. Holo- und Allotypus in der Sammlung der California Academy of Sciences, 2 Paratypen in meiner Sammlung.

Die Art ist ähnlich gefärbt wie *Podabrus obscurior* m. welche vom gleichen Fundort stammt. Sie ist leicht zu unterscheiden durch die einfachen Klauen, den hellen Seitensaum unter den Schultern, den punktierten Kopf und Halsschild und die kürzeren Fühler. Verwandtschaftlich gehört sie zu *P. elongaticollis* Pic, der jedoch ganz anders gefärbt ist.

\**Podabrinus taihokuensis* nov. spec.

♂ Schwarz, Mandibeln, Wangen, Fühlerwurzeln, basale 2 bis 3 Fühlerglieder (1. Glied mit einem verschwommenen Längswisch auf der Oberseite) und Seiten des Halsschildes mehr oder weniger breit, gegen die Vorderecken breiter als gegen die Basalecken, gelb, oft ist auch der Vorderrand, selten der Basalrand äusserst schmal hell gesäumt. Koxen mitunter ebenfalls aufgehell.

Kopf mit den Augen etwas breiter als der Halsschild, Schläfen gegen den Halsschildvorderrand wenig verengt, Stirne zwischen den Augen kaum eingedrückt, Oberfläche matt, fein mikroskulptiert. Fühler mässig lang, 2. Glied länger als breit, viel kürzer als das 3., 3. so lang wie das 4. Halsschild ein wenig länger als breit, Seiten fast parallel, Mittellinie, bzw. Eindruck bis zu  $\frac{3}{4}$  der Länge sichtbar, daneben je ein länglicher Höcker, der nach vorne langsam verflacht, Oberfläche fein mikroskulptiert, fast glatt. Flügeldecken runzlig, schwach körnig gewirkt. Klauen aller Tarsen einfach.

♀ Halsschild etwas breiter als lang. Klauen aller Tarsen einfach.  
Länge: 5,5 mm.

Fundort: Taihoku 27.3.1932; Sozan 29.3.1932 leg. L. Gressitt. Holo- und Allotypus in der Sammlung der California Academy of Sciences, Paratypus in meiner Sammlung.

Von allen anderen *Podabrinus*-Arten durch die geringe Körpergrösse leicht zu unterscheiden. Weicht von den übrigen Arten der Gattung durch die wenig stark hervortretenden Augen ab, weshalb sie nur provisorisch in diese Gattung zu stellen ist.

\**Themus explanaticollis* (Pic). 1 ♀ Hori 5.6.1934 leg. L. Gressitt; 1 ♀ Monte Rara, Arakawa 6.1939 in Museum G. Frey.

Als *Cantharis* beschrieben, gehört aber zweifellos in die Gattung *Themus*.

*Themus hickeri* Pic. Von Fainini beschrieben.

*Themus sauteri* Pic. Von Tai Korinsko beschrieben.

\**Themus confusus* Frm. Arisan 4-7.6.1932; Taiheizan 8.5.1932 leg. L. Gressitt.

Die vorliegenden Exemplare stimmen vollständig mit der Beschreibung Fairmaire's überein, die nach Stücken aus China verfasst worden ist.

\**Themus leechianus* Gorh. Arisan 25.5.1934 und 4.6.1932 leg. L. Gressitt.

Aus China beschrieben, wo die Art weit verbreitet zu sein scheint.

\**Themus subopacipennis* (Pic). Hori, Mai und Juni 1934 und 1935; Mt. Kannon 25-28.4.1932 leg. L. Gressitt.

Die Art wurde fälschlich als *Cantharis* beschrieben.

\**Themus hypopelius* subspec. *formosanus* nov. 2 Exemplare Arisan 4-7.6.1932: 1 Exemplar Taiheizan 7.5.1932 leg. L. Gressitt, welche mit der Beschreibung Fairmaire's ziemlich genau übereinstimmen.

Beim Kopf ist die vordere Hälfte von der Mitte der Augen an gelb, währenddem bei der Stammform der Kopf einfarbig blau und nur der vorderste Teil schmal, hell gesäumt ist. Die Unterseite ist einfarbig gelb, bei der Stammform ist das Metasternum dunkel-metallisch. Fairmaire gibt in seiner Beschreibung ausserdem an: « articulis 3 primis aequalibus », bei den Stücken aus Formosa ist das 2. Fühlerglied deutlich länger als das 3., wie fast bei allen *Themus*-Arten. Da mir die Stammform nur von der Beschreibung her bekannt ist, besteht die Möglichkeit, dass die Exemplare von Formosa einer eigenen Art angehören.

\**Themus pallidipes* nov. spec.

Einfarbig blassgelb, nur die Augen schwarz und die Flügeldecken leuchtend grün metallisch.

Kopf mit den Augen nur wenig breiter als der Halsschild, Stirne flach, Oberfläche glatt. Fühler lang und schlank, die Koxen der Hinterbeine etwas überragend, 2. Glied kaum merklich länger als das 3., 4. länger als das 2., so lang wie die folgenden. Halsschild fast quadratisch (♂), etwas breiter als lang (♀), Seiten parallel, Mittelfurche basal schwach angedeutet, Oberfläche glatt, glänzend. Flügeldecken grob gerunzelt, stark glänzend.

Länge: 14—18 mm.

Fundort: Arisan 4-7.6.1932 leg. L. Gressitt. Holotypus in der Sammlung der California Academy of Sciences, Allotypus in meiner Sammlung.

Mit der vorangehenden Art verwandt, leicht zu unterscheiden durch den vollständig gelben Kopf, Halsschild und Schildchen.

\**Athemus fainana* (Pic). Urai 3.5.1932; Hori 5.1935 leg. L. Gressitt.

Als *Cantharis* beschrieben, gehört aber zu *Athemus*.

\**Athemus flavonotaticeps* Pic. Daibu 17.4.1932; Taihoku 2.5.1932 leg. L. Gressitt.

\**Athemus atropacus* Pic. Musha 16-18.5.1932; Daijiran 16.4.1932 leg. L. Gressitt.

\**Athemus chosokeiensis* Pic. 1 Ex. in Sammlung California Academy of Sciences.

\**Athemus arisanensis* nov. spec.

♂ Gelborange, Augen, hintere Hälfte des Kopfes, Fühler, mit Ausnahme der Basis des 1. Gliedes, Spitzen der Schenkel, Tibien und Tarsen, schwarz. Halsschild mit einer grossen queren Makel, welche meist nach vorne etwas verschmälert und vor dem Schildchen oft schwach ausgerandet ist. Schildchen gelb oder schwarz. Flügeldecken gelb, jede Decke mit einem mehr oder weniger langen, schwarzen Längsband, die Basis schmal oder garnicht, die Spitze nie berührend.

Kopf mit den Augen etwas breiter als der Halsschild, zwischen den Augen schwach längseingedrückt, über jeder Fühlerwurzel ein kurzer, schräger Eindruck, Stirne ziemlich deutlich und dicht mit Haarpunkten besetzt. Fühler die Koxen der Hinterbeine überragend, 3. Glied fast doppelt so lang wie das 2., 4. etwas länger als das 3., 3. oder 4. bis 11. mit einer mehr oder weniger langen Längsfurche. Halsschild nur wenig länger als breit, Seiten fast parallel, Scheibe gegen die Basis ziemlich stark gewölbt, in der basalen Hälfte mit deutlicher Mittellinie, Oberfläche zerstreut, ziemlich deutlich punktiert. Flügeldecken schwach runzlig-körnig gewirkt, matt.

♀ Fühler ohne Längseindrücke, Halsschild etwas breiter als lang. Länge: 13—14 mm.

Fundort: Arisan 24.5.1934 und 3.6.1932; Taiheizan 8.5.1932; Musha 21.5.1932 leg. L. Gressitt. Holo-, Allo- und Paratypus in der Sammlung der California Academy of Sciences, 2 Paratypen in meiner Sammlung.

Neben *A. bartoni* Gorh. zu stellen, mit dem die neue Art nahe verwandt ist. *Arisanensis* unterscheidet sich durch dunklere Färbung des Kopfes, grössere Makel auf dem Halsschild, die schwarze Längsbinde auf den Flügeldecken und das Grössenverhältnis der Fühlerglieder. Bei *arisanensis* ist das 3. Glied fast doppelt so lang wie das 2., bei *bartoni* sind diese beiden Glieder unter sich fast gleich lang.

\**Athemus gressitti* nov. spec.

Kopf schwarz, vordere Hälfte gelborange, Fühler dunkel, 2 bis 3 Basalglieder rötlich, Halsschild schwarz, Seiten mehr oder weniger breit gelborange, manchmal auch die Basis hell. Flügeldecken und Schildchen schwarz, Beine gelborange, Knie und Tarsen ange-dunkelt. Bei 1 Exemplare von Matsumine 15.5.1932 (leg. L. Gressitt) ist der Halsschild gelborange mit zwei kleinen, länglichen, schrägen und verschwommenen, dunkeln Makeln, das Schildchen und die Beine gelborange, nur die Tarsen und die hinteren Schienen etwas angedunkelt. Diese Form gehört vielleicht einer anderen Art an.

Kopf mit den Augen etwas breiter als der Halsschild, Stirne ziemlich dicht, fein punktiert. Fühler lang und dünn, 2. Glied nur wenig kürzer als das 3. Halsschild fast quadratisch, mit deutlicher Mittellinie in der basalen Hälfte, Höcker jederseits davon wenig stark erhaben, Oberfläche fast glatt. Flügeldecken fein gewirkt, matt, dazwischen mit kleinen, zerstreuten, mehr oder weniger stark sichtbaren Tuberkeln versehen.

Länge: 8,5—9 mm.

Fundort: Musha 21.5.1932; Arisan 24.5.1934; Taiheizan 10.5.1932 leg. L. Gressitt. Holo- und Allotypus in der Sammlung der California Academy of Sciences, 2 Paratypen in meiner Sammlung.

In die Nähe von *A. nigroannulatus* Pic zu stellen, der jedoch leicht zu unterscheiden ist durch den einfarbig gelben Kopf und Halsschild und die Flügeldecken, denen die kleinen Tuberkeln fehlen.

*Prothemus limbolarius* (Frm.). Musha 20.5.1932; Pianan-AM 11.5.1932 und 12.6.1932; Taroko 24.4.1932; Kuraru 18.4.1932.

Pic beschrieb die Varietät *fainanensis* für Exemplare, welche stark verdunkelte Flügeldecken haben bei denen nur die Seiten unter den Schultern aufgehellt sind. Die mir vorliegenden Stücke aus Formosa zeigen genau dieselben Farbvariationen wie die vom chinesischen Festlande. Der Kopulationsapparat ist bei Stücken von beiden Fundorten identisch, sodass diese Varietät keinen besonderen Namen bedarf.

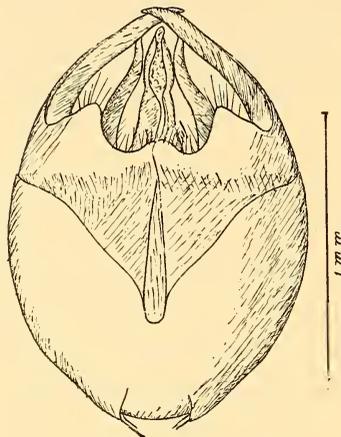


FIG. 3.  
Peniskapsel  
von *Prothemus varicolor*  
nov. spec. ♂

\**Prothemus varicolor* nov. spec.

Meistens einfarbig gelbbraun, nur die Augen schwarz, Fühler braun bis schwarzbraun, 1. Glied gelb, mit der Spitze gebräunt, Spitzen der Schenkel, Tibien, Tarsen, Hinterbrust und Abdomen gebräunt. Der Halsschild ist ringsum meist blasser gelb als die Mitte, welche oft angedunkelt ist (braun bis dunkelbraun). Manchmal ist die Stirne angedunkelt, oder der ganze

Kopf ist dunkelbraun. Auch die Flügeldecken sind oft dunkler, manchmal braun, ringsum hell eingefasst, oder einfarbig dunkelbraun.

Die äussere Klaue der vorderen und mittleren Tarsen gelappt, die hinteren einfach (♂), alle Klauen einfach (♀).

Länge: 8,5—10 mm.

Fundort: Musha 21.5.1932; Arisan 21.5.1932 und 23.5.1934; Taiheizan 7.7.1934 leg. L. Gressitt. Holo-, Allo- und Paratypen in der Sammlung der California Academy of Sciences, 3 Paratypen in meiner Sammlung.

Die Art ist ausserordentlich nahe mit *P. ciusianus* (Kies.) verwandt, der sie zum verwechseln ähnlich sieht, sie ist jedoch kleiner 8,5—10 mm, *ciusianus* 10—13 mm. Die Färbung ist etwas verschieden, bei *ciusianus* ist der Kopf und die Beine etwas dunkler, das Schildchen immer dunkelbraun bis schwarz, bei *varicolor* ist

das Schildchen immer gelb. Die Peniskapsel ist bei beiden Arten sehr verschieden, siehe figs. 3 und 4.

\**Cantharis gracilitarsis* Pic. Hori 8.6.1934.

\**Cantharis sauteri* Pic. Hassenzan 21.6.1932.

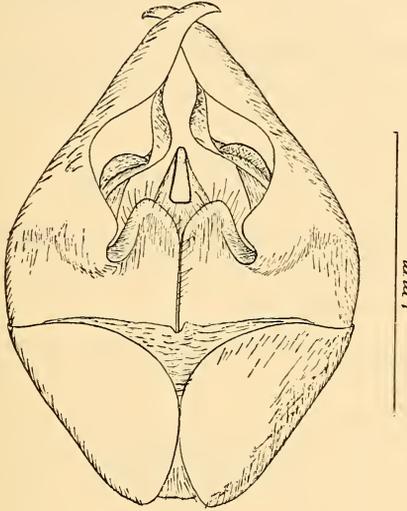


FIG. 4.

Peniskapsel von *Prothemus ciusianus* (Kies.) ♂

*Rhagonycha formosana* Pic.

*Rhagonycha obscurioripes* Pic.

\**Macrosilis brevior* Pic. Sakaken 12.7.1934 leg. L. Gressitt.

\**Laemoglyptus subspinosus* (Pic). Taroko 24.4.1932 leg. L. Gressitt.

*Laemoglyptus rubrithorax* Pic.

*Laemoglyptus sauteri* Pic.

*Laemoglyptus grandis* Pic.

\**Ichthyurus apicipennis* Pic. Musha 16.5.1932 leg. L. Gressitt.

\**Ichthyurus bilineatus* Pic. Musha 21.5.1932; Taiheizan 8.5.1932;  
Kusukusu 13.4.1932; Kuraru 11.4.1932 leg. L. Gressitt.

\**Ichthyurus nigripennis* Pic. Urai 1.5.1932 leg. L. Gressitt.

\**Ichthyurus pici* Delk. Mizuho 21.4.1932 leg. L. Gressitt.

*Ichthyurus sauteri* Gestro.

\**Trypherus M-signatus* Pic. Musha 16.5.1932; Punan 12.5.1932 leg. L. Gressitt.

*Malthinus nigripennis* Pic.

\**Malthinus reductelineatus* Pic. Taihoku 17.3.1932 leg. L. Gressitt.

*Malthinus sauteri* Pic.

*Malthodes niponicus* var. *formosanus* Pic.

Von Anping nach einem ♀ beschrieben. Wahrscheinlich hat die Art nichts mit *niponicus* zu tun, da kaum anzunehmen ist, dass sie auch auf Formosa vorkommt.

\**Malthodes taipehanus* Wittm. Taipeh 11.3.1909 leg. J. C. Thompson.

#### MALACHIIDAE

*Carphurus rufifrons* Pic.

*Attalus rufoapicalis* Pic.

\**Attalus incisopygus* Wittm. Taipeh 11.3.1909 leg. J. C. Thompson.

\**Attalus (Nepachys) formosanus* Wittm. 3.1909 leg. J. C. Thompson.

*Malachius lineaticollis* Pic.

*Laius blaisei* var. *albonotatus* Pic.

*Laius duplex* Champ.

*Laius latefasciatus* Pic.

*Laius sexmaculatus* Pic. (= *pici* Miwa).

# Remarques sur la systématique des Nyssoninae paléarctiques (Hym. Sphecid.)

par

**Jacques de BEAUMONT**

(Musée zoologique de Lausanne)

## INTRODUCTION

Les *Sphecidae*, au sens large, forment une famille beaucoup plus hétérogène que les *Pompilidae* ou les *Mutillidae*, par exemple; aussi certains auteurs considèrent-ils ce groupe comme une super-famille, les *Sphecoidea*, contenant un certain nombre de familles. Je ne suis pas partisan de ce système. Il est en effet très difficile de limiter certaines de ces « familles », ce qui amène, selon les auteurs, à des classifications très différentes; de ce fait, certains genres sont classés tantôt dans une famille, tantôt dans une autre, inconvénient beaucoup plus grand que si l'incertitude se place au niveau subfamilial.

L'un de ces groupes difficiles à caractériser et à délimiter est celui que HANDLIRSCH a traité dans sa classique monographie: « Die mit *Nysson* und *Bembex* verwandten Grabwespen »; on doit à mon avis le considérer comme une sous-famille des *Sphecidae*: les *Nyssoninae*. Bien des systèmes ont été proposés pour classer ce groupe. Des tendances nouvelles s'étant fait jour parmi les entomologistes d'outre Atlantique, j'ai cherché à me rendre compte si ces principes, basés en grande partie sur la faune américaine, pouvaient être appliqués à la faune paléarctique. Cela m'a incité à étudier quelques caractères plutôt négligés jusqu'à maintenant et c'est le résultat de ces recherches que je publie aujourd'hui.

Je désire que l'on ne se méprenne pas sur le but que j'ai poursuivi. Ce travail ne s'intitule pas « La systématique des *Nyssoninae* » et le titre que j'ai choisi montre que mes ambitions sont modestes. Mes faibles connaissances sur les faunes exotiques ne m'ont en particulier pas permis d'avoir une vue assez générale sur le groupe.

Il m'a semblé tout à fait inutile de donner des descriptions complètes des genres et des sous-genres, surtout dans les cas où ceux qui sont admis ici correspondent à l'interprétation usuelle; je renvoie donc le lecteur, pour de plus amples renseignements, aux travaux classiques de KOHL et de HANDLIRSCH. Pour tout ce qui concerne la nomenclature des genres et l'identité des génotypes, on voudra bien se reporter au travail de PATE (1937).

#### *Notes sur quelques caractères*

Une étude complète et détaillée du *thorax* permettrait probablement de préciser les parentés des divers groupes; elle nécessiterait beaucoup de temps et j'ai dû me contenter d'examiner, assez superficiellement, certains caractères seulement.

PATE (1938) a nommé *lames mésonotales* (mesonotal laminae) les bords latéraux, plus ou moins relevés, du mésonotum. Chez certains groupes, *Mellinini*, *Alyssonini*, *Argogorytes* (fig. 1) et *Olgia*, ces lames sont étroites, assez nettement limitées par un sillon. Chez les autres groupes de la sous-famille, elles sont moins nettement limitées, plus larges, et sont coupées en arrière par une petite carène transversale ou oblique (fig. 2, 3); cette carène limite une zone postérieure des lames, déclive ou parfois presque verticale.

Sur les mésopleures, nous devons étudier le parcours et l'éventuelle absence de la carène épiconémiale et des sutures épisternale et épimérale.

La *carène épiconémiale* (fig. 12), l'omaulus de certains auteurs, prend naissance à la base des tubercules huméraux et se dirige vers le bas, limitant ainsi dans la partie antérieure des mésopleures une aire épiconémiale ou praepectus. Dans certains cas (fig. 4), les carènes épiconémiales viennent se rejoindre sur le mésosternum; dans d'autres groupes, elles se perdent dans le bas avant de se réunir; elles peuvent aussi se recourber en arrière dans leur partie inférieure et rejoindre les hanches 2 (fig. 7 à 9, 13, 14); cette partie

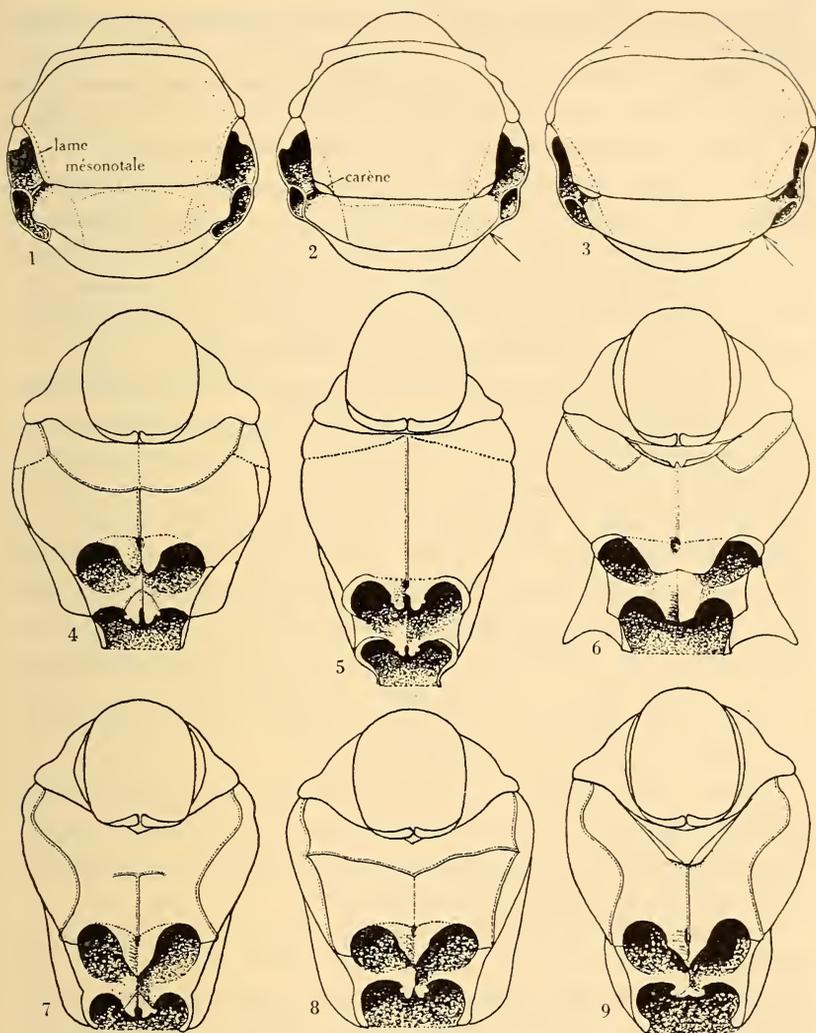


FIG. 1 A 9.

Fig. 1: *Argogorytes mystaceus* L., face dorsale du thorax. — Fig. 2: *Gorytes* (*Gorytes*) *5. cinctus* F., id. — Fig. 3: *Bembecinus tridens* F., id. — Fig. 4: *Argogorytes mystaceus* L., face ventrale du thorax. — Fig. 5: *Melilinus arvensis* L., id. — Fig. 6: *Nysson* (*Brachystegus*) *scalaris* Illig., id. — Fig. 7: *Gorytes* (*Gorytes*) *5. cinctus* F., id. — Fig. 8: *Gorytes* (*Hoplisoides*) *punctatus* Kirschb., id. — Fig. 9: *Gorytes* (*Psammaecius*) *punctulatus* Lind., id.

horizontale des carènes forme ce que l'on nomme parfois le sternaulus. Chez certains groupes, les carènes manquent complètement (fig. 11, 17, 18).

Prenant naissance au bord supérieur des mésopleures et se dirigeant obliquement vers le bas se trouve chez certains groupes un sillon généralement nommé la *suture épisternale* (fig. 10); la partie des mésopleures située en avant de ce sillon (et jusqu'à la carène épiconémiale, lorsqu'elle existe) est l'*épisterne mésothoracique*, ou mésépisternum. Un autre sillon, plus ou moins horizontal, joint souvent la suture épisternale à la limite des méso- et des métapleures; c'est la *suture épimérale*, l'épisternaulus de certains auteurs, limitant l'*épimère mésothoracique* ou mésépimérum.

Une remarque importante doit être faite. Les zones des mésopleures désignées ici, à la suite des sphécidologues systématiciens, sous les noms d'épisterne et d'épimère, ne correspondent pas à l'épisterne et à l'épimère des morphologistes. Les sillons qui les limitent sont sans doute des formations secondaires; on s'en convaincra en consultant, par exemple, le travail de SNODGRASS (1920) sur le thorax des Hyménoptères. Plutôt que de créer des noms nouveaux, j'emploie donc ici ces termes au sens des systématiciens. Il me semble que cela n'a pas plus d'inconvénients que de désigner, comme c'est l'usage, sous les noms de mésonotum ou de post-scutellum, par exemple, des parties qui ne correspondent pas à ces sclérites au sens des morphologistes.

Quelle a pu être, dans le groupe qui nous occupe, l'évolution phylétique de la structure des mésopleures? On ne peut faire que des hypothèses; si la reconstitution que je présente ici n'est pas vraie, elle est au moins vraisemblable.

On peut partir d'un type qui ne présente pas de carène épiconémiale, mais chez qui les sutures épisternale et épimérale sont complètes, l'extrémité inférieure de la première rejoignant le prothorax; c'est ce que l'on observe chez *Mellinus* (fig. 10, 11). La position systématique de ce genre est douteuse, mais, la structure de ses mésopleures se retrouvant chez les *Sphécinae*, *Philanthus*, beaucoup de *Larrinae*, *Astata*, *Trypoxylon* et quelques *Pemphredoninae*, est probablement primitive chez les Sphécidae et peut donc servir de point de départ.

Supposons que la carène épiconémiale soit ensuite apparue; la suture épisternale vient alors buter contre cette carène et n'atteint

plus en bas le prothorax (fig. 12). On peut ensuite observer divers types de régression des sutures (fig. 13 à 15), dont l'un est celui des *Sphecius* (fig. 16). A partir de ce dernier, il suffit de faire disparaître secondairement la carène épincémiale et l'on atteint la

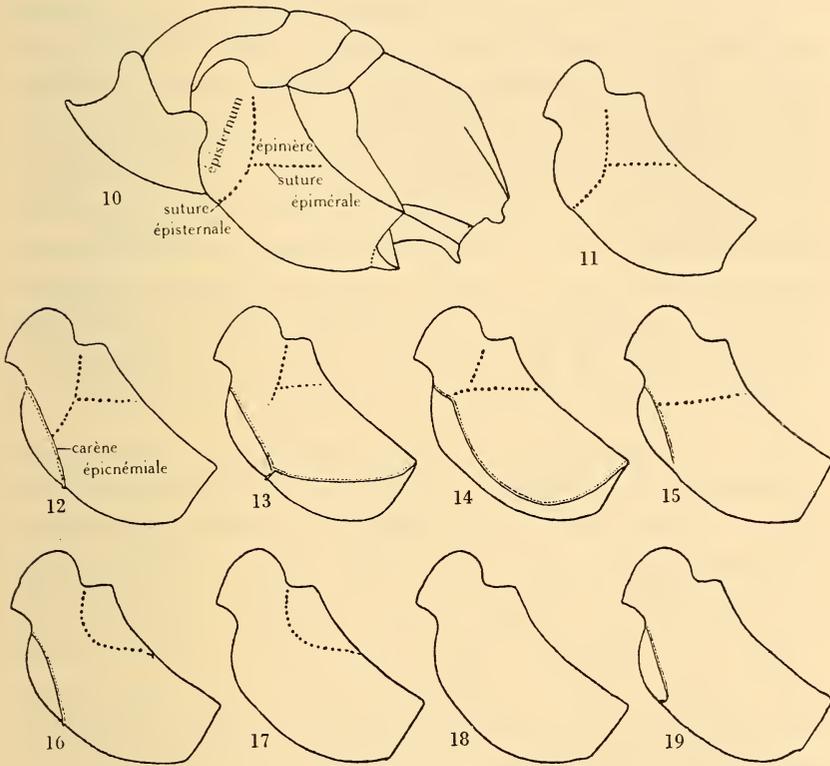


FIG. 10 A 19.

Fig. 10: *Mellinus*, thorax. — Fig. 11: *Mellinus*, mésopleure. — Fig. 12: *Argogorytes*, id. — Fig. 13: *Gorytes* (*Hoplisoides*), id. — Fig. 14: *Gorytes* (*Gorytes*), id. — Fig. 15: *Alysson*, id. — Fig. 16: *Sphecius*, id. — Fig. 17: *Stizus* ou *Bembix*, id. — Fig. 18: *Bembecinus*, id. — Fig. 19: *Nysson*, id.

disposition des *Stizus*, *Stizoides* et de tous les *Bembicini* (fig. 17); la disparition finale de la limite de l'épimère aboutit au type des *Bembecinus* (fig. 18).

Certains auteurs considèrent que le *mésosternum* est représenté par toute la partie du mésothorax située en dessous des épisternes

et des épimères; il ne comprend en réalité qu'une zone tout à fait ventrale, entièrement fusionnée avec les mésopleures. Il présente généralement une fine carène longitudinale; en avant, on voit souvent une *carène transversale* qui peut être courte (fig. 7) ou au contraire atteindre les carènes épichémiales (fig. 8).

J'ai numéroté les *segments abdominaux* sans tenir compte du propodéum. Le premier segment peut être court et large (fig. 41) ou, au contraire, s'allonger (fig. 42) et même devenir nodiforme (fig. 43). Cette tendance à l'allongement du premier segment abdominal s'est réalisée chez un grand nombre de groupes de Sphécides; on ne peut donc pas lui attribuer une grande valeur phylétique. Un caractère qui me semble plus important est le nombre de sternites visibles; chez les femelles, l'extrémité de l'abdomen est fermée en dessous par le 6<sup>e</sup> sternite; chez les mâles des *Nyssoninae* c'est, selon les groupes, le 6<sup>e</sup> ou le 7<sup>e</sup> sternite qui joue ce rôle; dans le premier cas, on trouvera, à l'intérieur de l'abdomen, le 7<sup>e</sup> sternite, très peu chitinisé, et le 8<sup>e</sup> segment (tergite et sternite); dans le deuxième cas, le 8<sup>e</sup> segment seul.

Pour l'*armature génitale*, on peut, comme pour les mésopleures, reconstituer une phylogénie, hypothétique sans doute, mais didactiquement avantageuse; c'est l'évolution des volselles qui semble la plus intéressante à suivre. Le type qui paraît le plus primitif (on le retrouve chez d'autres Sphécides, les *Sphecinæ*, par exemple) est celui où les deux volselles se trouvent placées côte à côte dans le même plan (fig. 29); l'angle apical externe de chacune d'elles peut être plus ou moins prolongé en pointe; l'angle apical interne porte un appendice, le *digitus volsellæ*, fortement recourbé et terminé par un épaississement. On rencontre cette disposition chez *Mellinus* et chez la plupart des *Gorytini*. Si l'on suit l'évolution qui, de ce type, aboutit aux *Stizini* (fig. 30), on s'aperçoit que la pointe apicale externe s'est allongée, tandis que le *digitus volsellæ* s'est redressé, a pris la forme d'un bâtonnet rectiligne qui vient s'appliquer sous les crochets du pénis. Chez les *Bembicini*, le *digitus volsellæ* a gardé en général la même disposition, tandis que le reste de la volselle se modifie en prenant des formes très variées. En dehors de cette lignée évolutive hypothétique, on rencontre d'autres types, en particulier ceux où chaque volselle ne présente plus qu'une pièce unique, allongée, comme chez les *Nysson* ou certains *Ammatomus*. Il existe aussi des types très spécialisés d'arma-

ture, comme celui des *Entomosericus*, qu'il est difficile de ramener au type dit primitif.

Dans certains groupes, on note la présence d'un lobe à l'extrémité des fémurs postérieurs. C'est chez les *Alyssonini* que ce caractère est

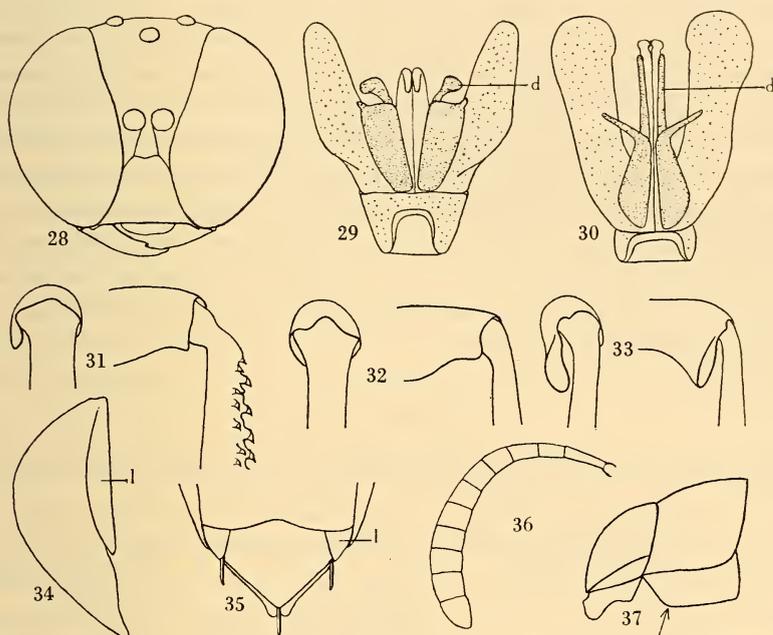


FIG. 28 A 37.

Fig. 28: *Ammatomus coarctatus* Spin. ♂, tête de face. — Fig. 29: *Gorytes 5. cinctus* F., armature génitale, face inférieure; *d*: digitus volsellæ. — Fig. 30: *Bembecinus tridens* F., id. — Fig. 31: *Nysson (Brachystegus) scalaris* Illig., extrémité du fémur et base du tibia 3. — Fig. 32: *Gorytes 4. fasciatus* F., id. — Fig. 33: *Alysson bimaculatus* Panz., id. — Fig. 34: *Bembecinus tridens* F. ♂, 7<sup>e</sup> tergite, isolé, vu de profil; *l*: lobes latéraux. — Fig. 35: *Bembecinus tridens* F. ♂, extrémité de l'abdomen, face ventrale; *l*: lobes latéraux du 7<sup>e</sup> tergite. — Fig. 36: *Ammatomus coarctatus* Spin., ♂, antenne. — Fig. 37: *Argogorytes*, base de l'abdomen, de profil; la flèche indique la saillie du 2<sup>e</sup> sternite.

le plus marqué (fig. 33); il existe aussi, moins accusé et parfois chez les femelles seulement, chez certains *Ammatomus*, les *Nysson* du sous-genre *Brachystegus* (fig. 31), les *Mellinus*. On trouve d'ailleurs tous les intermédiaires entre les formes où ce lobe est bien développé et celles où, comme chez *Gorytes* (fig. 32), il est absent.

*La sous-famille des Nyssoninae et sa classification.*

Il me semble inutile de faire un long historique des classifications très diverses qui ont été proposées pour le groupe qui nous occupe. La plupart des auteurs ont réparti ces insectes en plusieurs sous-familles ou familles. C'est PATE (1938) qui a eu l'initiative, heureuse à mon avis, de réunir aux *Nyssoninae*, dans une même sous-famille des Sphécicides, les *Stizinae*, *Bembecinae* et *Alyssoninae* des auteurs précédents; par contre, l'inclusion dans cet ensemble des *Ampulicinae* me paraît peu défendable. J'adopterai ici, pour les tribus, le système proposé par KROMBEIN (1951) dans le catalogue des Hyménoptères néarctiques et qui me semble actuellement le meilleur; je ne suivrai par contre pas entièrement la répartition en genres telle qu'elle figure dans cet ouvrage et j'adapterai naturellement le système à la faune paléarctique. Le tableau 1 représente l'arrangement qui sera suivi.

TABLEAU 1.

*Nyssoninae* paléarctiques. Tribus, genres, sous-genres et génotypes.

	{	<i>Ammatomus</i> Costa	<i>Ammatomus</i> s.s.	<i>coarctatus</i> Spin.
		<i>Argogorytes</i> Ashm.	<i>Archarpactus</i> Pate	<i>mystaceus</i> L.
		<i>Olgia</i> Radoszk.		<i>modesta</i> Radoszk.
<i>Gorytini</i>	{	<i>Gorytes</i> Latr.	{	<i>Gorytes</i> s.s.
				<i>5. cinctus</i> F.
				<i>Hoplisoides</i> Gribodo
				<i>intricans</i> Grib.
				<i>Psammaecius</i> Lep.
				<i>punctulatus</i> Lind.
				<i>Dienoplus</i> Fox
				<i>pictifrons</i> Fox.
				<i>Oryttus</i> Spin.
				<i>concinus</i> Rossi
				<i>Lestiphorus</i> Lep.
				<i>bicinctus</i> Rossi
				<i>Sphecius</i> Dahlb.
				<i>Sphecius</i> Patton
				<i>nigricornis</i> Duf.
				<i>cephalotes</i> Handl.
				<i>Kohlia</i> Handl.
<i>Stizini</i>	{	<i>Stizus</i> Latr.	<i>Stizus</i> s.s.	<i>ruficornis</i> F.
		<i>Stizoides</i> Guér.		<i>assimilis</i> f.
		<i>Bembecinus</i> Costa		<i>meridionalis</i> Costa
<i>Bembicini</i>		<i>Bembix</i> F.		<i>rostrata</i> L.
<i>Nyssonini</i>		<i>Nysson</i> Latr.	{	<i>Nysson</i> s.s.
				<i>spinosus</i> Forst.
				<i>Brachystegus</i> Costa
				<i>scalaris</i> Illig.
<i>Alyssonini</i>	{	<i>Alysson</i> Panz.	{	<i>Alysson</i> s.s.
		<i>Entomosericus</i> Dahlb.		<i>bimaculatus</i> Panz.
				<i>Didineis</i> Wesm.
				<i>lunicornis</i> F.
<i>Mellinini</i>		<i>Mellinus</i> F.		<i>concinus</i> Handl.
				<i>arvensis</i> L.

On peut se demander si la sous-famille traitée ici doit bien porter le nom de *Nyssoninae* et non pas, par exemple, celui de *Bombicinae*. Les questions de priorité, dans les catégories supra-génériques, sont si complexes (voir MAYR, LINSLEY et USINGER, 1953) que je préfère ne rien changer pour le moment.

J'ai déjà fait allusion au fait que le groupe faisant l'objet de ce travail est difficile à caractériser et à limiter. PATE (1938) croit pouvoir définir les *Nyssoninae* par la présence ou plutôt par le développement des lames mésonotales; en fait, celles-ci ne sont parfois guère plus développées que dans d'autres sous-familles. Il ne semble pas, d'ailleurs, que les *Nyssoninae* présentent en commun une particularité facilement identifiable qui les distingue des autres groupes. On peut leur assigner les caractères généraux suivants.

Les bords internes des yeux ne sont pas échancrés; ils sont généralement parallèles ou convergent vers le bas; ils convergent parfois légèrement vers le haut, jamais fortement. Les mandibules ne présentent pas d'échancrure ou de dent au bord inférieur; elles sont parfois simples, plus généralement dentées au bord interne. Il n'existe jamais de profonds sillons parapsidaux au mésonotum. Le propodéum est muni d'une aire dorsale en général bien limitée. Le premier segment abdominal est parfois allongé ou nodiforme, mais il n'y a jamais de pétiole formé par le premier sternite seul. La cellule radiale est arrondie ou pointue à l'extrémité, sans cellule accessoire, très rarement (*Kohlia* et *Microbembex*) un peu détachée à l'extrémité du bord de l'aile. Il y a presque toujours trois cellules cubitales (deux seulement chez certains Nyssoniens), et les nervures récurrentes aboutissent fréquemment toutes deux dans la deuxième de ces cellules; le lobe basal de l'aile postérieure est généralement court.

La plupart des autres sous-familles des Sphecidae se distinguent des *Nyssoninae* par un ou plusieurs des caractères qui viennent d'être signalés. Des difficultés subsistent pour séparer les *Nyssoninae* des *Philanthinae*. Chez ces derniers, cependant, le clypéus est en général nettement formé de trois lobes, les antennes sont insérées plus haut sur la face, les yeux sont souvent un peu échancrés au bord interne et convergent fréquemment plus ou moins vers le vertex, la deuxième nervure récurrente aboutit généralement dans la troisième cellule cubitale.

Les difficultés que l'on éprouve à caractériser de façon simple les *Nyssoninae* proviendraient-elles de ce que nous avons artificiellement réuni dans cette sous-famille des formes sans parenté réelle ? Ne connaissant pas suffisamment certains groupes exotiques, je ne désire pas discuter longuement les problèmes phylogéniques. Comme je l'indiquerai plus loin, la parenté des *Gorytini* avec les *Stizini* et les *Bembicini* est évidente, celle avec les *Nyssonini* très probable. Par contre, les *Alyssonini* et les *Mellinini* se rattachent moins nettement à cet ensemble et leur parenté est sans doute plus éloignée. Comme il est difficile de les placer ailleurs, je préfère les laisser parmi les *Nyssoninae*, solution pratique et qui n'est probablement pas plus artificielle que celle qui consisterait à les isoler dans une ou deux sous-familles séparées.

Notons encore que HANDLIRSCH place dans la sous-famille des *Nyssoninae* la tribu des *Heliocausini* pour le genre *Heliocausus* Kohl, contenant quelques espèces néotropicales. Ne connaissant pas ce genre *de visu*, je ne désire pas discuter ici ses affinités.

#### *Ethologie.*

J'ai récemment (1952, *a*) exprimé mon opinion sur la valeur systématique que l'on peut attribuer aux caractères éthologiques. La nature des proies, le mode de nidification, la vie parasitaire, peuvent être, selon les cas, des caractères spécifiques, génériques ou familiaux, tout comme les particularités morphologiques. La connaissance de l'éthologie peut donc aider à établir des parentés entre les groupes, mais il ne faut pas surestimer la valeur des renseignements qu'elle nous fournit.

Je donne ici un résumé des connaissances encore très incomplètes que nous possédons sur le genre de vie des *Nyssoninae*. Les espèces « travailleuses » creusent des terriers pour y établir leur nid. L'approvisionnement est généralement massif, parfois (*Bembix*) progressif.

Les *Gorytini* dont l'éthologie est connue, sont des chasseurs de Cicadaires: Cigales pour les *Sphecius*, espèces plus petites pour les *Argogorytes* et les *Gorytes*.

Parmi les *Stizini*, les *Bembecinus* sont aussi chasseurs de Cicadaires; les *Stizus* s'attaquent à des Orthoptères: Acridiens ou Mantides. Je n'ai pas trouvé de renseignements sur les *Stizoides* de

l'ancien monde, mais *S. uncinctus* Say, de l'Amérique du Nord, est inquilin dans les nids de *Sphex atratus* Lep. sur les proies duquel il dépose ses œufs.

Beaucoup de *Bembicini*, les *Bembix* en particulier, nourrissent leurs larves avec des Diptères. D'autres espèces capturent des Hémiptères Hétéroptères, et l'on peut citer que les *Microbembex* ont comme proies n'importe quels insectes, vivants ou morts.

Tous les *Nyssonini* dont la biologie est connue se comportent en inquilins; plusieurs espèces s'attaquent à des *Gorytini*; certains parasitent d'autres Sphécides.

Parmi les *Alyssonini*, les *Alysson* sont chasseurs de Cicadaïres; on ne connaît pas l'éthologie des *Entomosericus*.

Les *Mellinus*, enfin, emmagasinent des Diptères dans leurs nids.

TABLE DES TRIBUS ET DES GENRES

(Valable pour la région paléarctique occidentale seulement)

- 1 La nervure basale aboutit sur la subcostale assez loin du stigma; de ce fait, la première cellule cubitale est beaucoup plus longue que la cellule radiale (fig. 20); stigma très réduit; le 6<sup>e</sup> tergite de la ♀ montre au plus des traces d'aire pygidiale; labre toujours bien visible . . . . . 2
- La nervure basale aboutit sur la subcostale près du stigma; la première cellule cubitale est plus courte ou à peine plus longue que la cellule radiale (fig. 21); 6<sup>e</sup> tergite de la ♀ avec une aire pygidiale nettement limitée; labre souvent petit et peu visible 5
- 2 Labre plus long que large, formant une sorte de bec; sur l'aile postérieure, la cellule anale se termine avant l'origine du cubitus (fig. 20); ocelles déformés (*Bembicini*) *Bembix* F.
- Labre pas plus long que large; sur l'aile postérieure, la cellule anale se termine après l'origine du cubitus (fig. 23, 25); ocelles normaux (*Stizini*) . . . . . 3
- 3 Sur les mésopleures, il n'y a pas d'épimère limité par un sillon (fig. 18); propodéum plus ou moins concave en arrière, ses arêtes plus ou moins tranchantes; cellule anale de l'aile postérieure se prolongeant peu (moins de la longueur du nervellus qui la ferme) après l'origine du cubitus (fig. 23); le 11<sup>e</sup> article des antennes du ♂ avec une pointe, le 13<sup>e</sup> en crochet recourbé  
*Bembecinus* Costa
- Sur les mésopleures, un épimère limité par un sillon (fig. 17); propodéum non concave en arrière; cellule anale de l'aile postérieure se prolongeant loin (au moins de la longueur du nervellus

qui la ferme) après l'origine du cubitus (fig. 25); 11<sup>e</sup> article des antennes du ♂ simple . . . . . 4

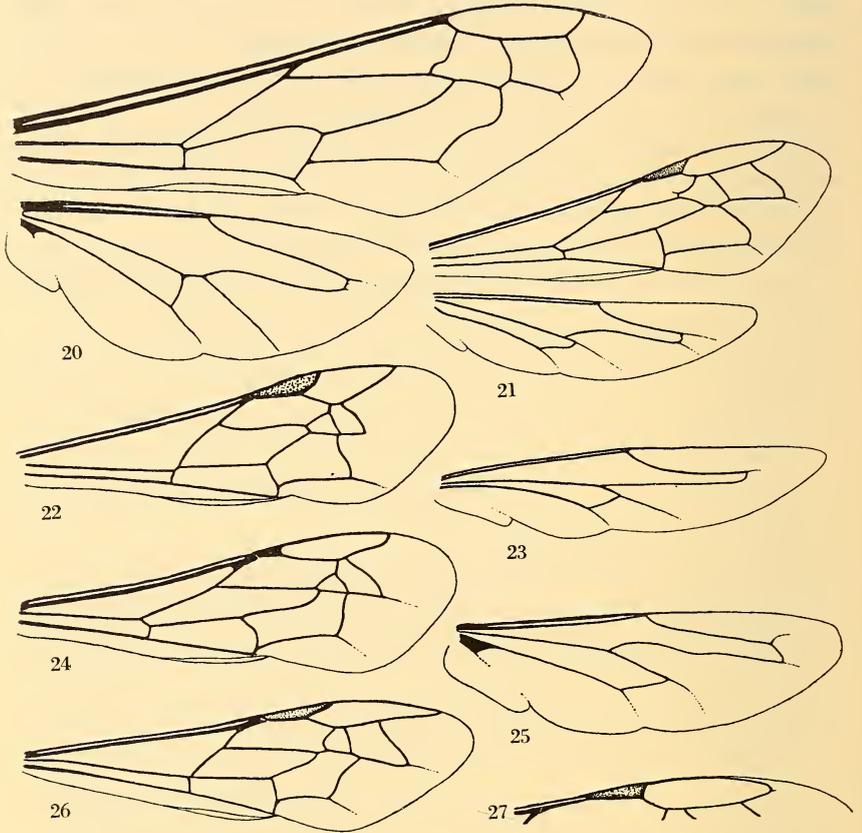


FIG. 20 A 27.

Fig. 20: *Bembix rostrata* L., nervulation. — Fig. 21: *Gorytes laticinctus* Lep., id. — Fig. 22: *Alysson bimaculatus* Panz., aile antérieure. — Fig. 23: *Bembecinus tridens* F., aile postérieure. — Fig. 24: *Nysson* (*Brachystegus*) *scalaris* Illig., aile antérieure. — Fig. 25: *Stizus ruficornis* F., aile postérieure. — Fig. 26: *Mellinus arvensis* L., aile antérieure. — Fig. 27: *Kohlia coxalis* Morice, apex de l'aile antérieure.

4 Bords internes des yeux nettement convergents vers le bas; mandibules sans dent au bord interne; sculpture du thorax assez forte . . . . . *Stizoides* Guér.

- Bords internes des yeux parallèles ou peu convergents; mandibules dentées au bord interne; sculpture du thorax très fine  
*Stizus* Latr.
- 5 La deuxième cellule cubitale pétiolée (fig. 22, 24) . . . . . 6
- La deuxième cellule cubitale non pétiolée (fig. 21, 26) . . . . . 7
- 6 Stigma très peu développé (fig. 24); fémurs postérieurs montrant au plus un très petit lobe à l'extrémité (fig. 31); pronotum court; corps ramassé (*Nyssonini*) . . . . . *Nysson* Latr.
- Stigma bien développé (fig. 22); fémurs postérieurs avec un lobe bien développé (fig. 33); corps allongé (*Alyssonini p.p.*)  
*Alysson* Panz.
- 7 Les nervures récurrentes aboutissent dans les première et troisième cellules cubitales (fig. 26); sur les mésopleures, il n'y a pas de carène épiconémiale et la suture épisternale est complète (fig. 5, 11) (*Mellinini*) . . . . . *Mellinus* F.
- Les nervures récurrentes aboutissent dans la deuxième cellule cubitale (fig. 21); sur les mésopleures, il y a presque toujours une carène épiconémiale; sinon, la suture épisternale est incomplète . . . . . 8
- 8 Fémurs postérieurs avec un lobe très développé (fig. 33); tibias 2 avec un seul éperon; bord postérieur des tergites fortement déprimé (*Alyssonini p.p.*) *Entomosericus* Dahlb.
- Fémurs postérieurs au plus avec un très petit lobe; tibias 2 généralement avec 2 éperons; bord postérieur des tergites pas particulièrement déprimé (*Gorytini*) . . . . . 9
- 9 Mésopleures sans carène épiconémiale; face très étroite (fig. 28); antennes très fortement épaissies à l'extrémité (fig. 36)  
*Ammatomus* Costa
- Mésopleures avec une carène épiconémiale (fig. 12 à 16); face plus large (fig. 38 à 40); antennes non ou faiblement épaissies à l'extrémité . . . . . 10
- 10 Lames mésonotales étroites, bien limitées, sans carène transversale (fig. 1); à l'aile postérieure, la cellule anale se termine assez loin avant l'origine du cubitus . . . . . 11
- Lames mésonotales larges en arrière où elles sont traversées par une carène limitant une petite zone déclive (fig. 2); à l'aile postérieure, la cellule anale se termine souvent après, parfois un peu avant l'origine du cubitus . . . . . 12
- 11 Le deuxième sternite, vu de profil, est nettement anguleux à la base (fig. 37); nervulus postfurcal; face large; lames mésonotales arrondies en arrière (fig. 1) . . . *Argogorytes* Ashm.

- Le deuxième sternite, vu de profil, n'est pas anguleux à la base; nervulus interstitiel; face étroite; lames mésonotales pointues en arrière . . . . . *Olgia* Radoszk.
- 12 A son extrémité, la cellule radiale se détache un peu du bord de l'aile (fig. 27); ocelles légèrement déformés; mandibules sans dent au bord interne (Afrique N.) . . . *Kohlia* Handl.
- Cellule radiale complètement appliquée contre le bord de l'aile (fig. 21); ocelles régulièrement arrondis et bombés; mandibules dentées au bord interne . . . . . 13
- 13 Les carènes épincémiales se réunissent sur la face ventrale comme chez *Argogorytes* (fig. 4); épimère seul limité, pointu dans le bas (fig. 16); stigma peu développé *Sphecius* Dahlb.
- Dans leur partie inférieure, les carènes épincémiales se recourbent en arrière et rejoignent les hanches 2 (fig. 7 à 9); épisternes souvent limité; épimère jamais pointu dans le bas (fig. 13, 14); stigma bien développé . . . . . *Gorytes* Latr.

#### TRIBU DES GORYTINI

Je réunis dans cette tribu les formes que HANDLIRSCH plaçait dans son grand genre *Gorytes*, ainsi que les *Sphecius* et les *Kohlia*. Ces divers types ne forment pas un ensemble très homogène. Ils ont cependant en commun un certain nombre de caractères, dont le plus important me semble être la présence de six sternites visibles seulement chez les mâles; l'abdomen de ces derniers se termine par le 6<sup>e</sup> sternite opposé aux 6<sup>e</sup> et 7<sup>e</sup> tergites; le 7<sup>e</sup> sternite, très peu chitinisé, est caché sous le 6<sup>e</sup>. Ce caractère particulier se rencontre aussi chez les *Nyssonini*, par ailleurs très différents. Une autre particularité qui a son importance est la présence, exception faite des *Ammatomus*, d'une carène épincémiale aux mésopleures.

Je signale encore ici une série de caractères, plus ou moins constants dans le groupe. Les mandibules montrent généralement une dent préapicale au bord interne; elles sont cependant simples chez *Olgia* et certains *Ammatomus*. Le labre, peu visible chez certaines formes, atteint un assez grand développement chez *Sphecius* et surtout chez *Kohlia*. Les lames mésonotales sont étroites et sans carène chez *Argogorytes* et *Olgia*; chez les autres genres, elles sont plus larges, avec une carène plus ou moins nette dans leur partie postérieure. Les sutures épisternale et épimérale sont variables.

Les hanches 2 sont presque contiguës; le métasternum ne se trouve pas au même niveau que le mésosternum (fig. 4, 7 à 9). Le postscutellum est parfois rétréci de chaque côté (*Gorytes*, fig. 2) mais n'est pas caché à cet endroit par le scutellum comme chez les *Stizini* et les *Bembicini*. Le premier segment abdominal est parfois nodiforme. Le 6<sup>e</sup> tergite de la ♀ porte une aire pygidiale nettement limitée. Le 8<sup>e</sup> sternite du ♂ se termine par une pointe unique, plus ou moins allongée, parfois bifide à l'extrémité. L'armature génitale est généralement du type que nous avons qualifié de primitif, avec un digitus volsellae recourbé (fig. 29); elle est assez différente chez *Ammatomus*. Ailes antérieures avec trois cellules cubitales, la deuxième, non pétiolée, recevant presque toujours les deux nervures récurrentes; stigma généralement bien développé, moins grand chez *Sphecius* et *Kohlia*; la nervure basale aboutissant près du stigma, la première cellule cubitale est relativement courte (fig. 21). Tibias 2 généralement à deux épérons.

Les divers auteurs sont loin d'être d'accord sur la valeur et l'arrangement des groupes que je place ici dans cette tribu. HANDLIRSCH, mettant en synonymie une série de genres créés par ses prédécesseurs, avait réuni la plupart des *Gorytini* dans un genre *Gorytes* au sens très large, dans lequel il avait établi simplement des groupes d'espèces. Parmi les auteurs suivants, les uns ont suivi ce système. D'autres ont rétabli comme sous-genres un certain nombre des genres supprimés par HANDLIRSCH et c'est là l'arrangement généralement adopté par les auteurs européens. Quant aux auteurs américains modernes, ils répartissent de nouveau les *Gorytini* en un grand nombre de genres. Personnellement, j'ai toujours été partisan de la conservation des grands genres, dont le nom est bien connu. Je dois cependant reconnaître que certains des groupes d'espèces de HANDLIRSCH méritent pleinement le rang générique, étant aussi distincts des *Gorytes* au sens strict, que les *Sphecius* ou les *Kohlia*. Par contre, j'estime que les entomologistes américains sont allés trop loin dans la fragmentation; une série de groupes sont si voisins que l'on doit les considérer comme sous-genres ou même comme groupes d'espèces, de *Gorytes*. Ce système, que j'ai déjà ébauché précédemment (1952, *b*), présente le double avantage de mieux rendre compte de l'importance relative et de la hiérarchie des groupes et de conserver à un grand nombre d'espèces le nom générique bien connu de *Gorytes*.

Comme je l'ai signalé, la tribu des *Gorytini* n'est pas très homogène et les parentés entre les genres qui la constituent ne sont pas faciles à reconnaître. Le genre *Gorytes* présente en commun avec *Sphecius*, *Kohlia*, les *Stizini*, *Bembicini* et *Nyssonini* la présence d'une carène aux lames mésonotales. Ce caractère dénote très probablement une réelle parenté; tout semble d'ailleurs indiquer que les *Stizini* et les *Bembicini* sont issus des *Gorytini* par l'intermédiaire de formes voisines des *Sphecius* et des *Kohlia*. Chez *Argogorytes* et *Olgia*, la carène manque aux lames mésonotales; par d'autres caractères encore, ces genres sont assez distincts de *Gorytes*, présentant cependant avec ce dernier bien des particularités en commun. Si nous considérons enfin le genre *Ammatomus*, il nous apparaîtra par divers caractères comme encore moins parent de *Gorytes*; mais il serait encore plus étranger parmi les *Stizini* où l'avait placé ASHMEAD.

Ces considérations montrent que la tribu des *Gorytini* est peut-être artificielle en ce sens que les genres qui la composent seraient moins proches parents entre eux que certains ne le seraient des tribus voisines. Je la maintiens cependant, car ces hypothèses phylétiques ne sont pas assez certaines pour pousser à dissocier un groupe bien établi par la tradition.

En plus des constituants paléarctiques dont il sera question ci-dessous, la tribu comprend encore un grand nombre de groupes dans toutes les faunes, sur lesquels je ne suis jusqu'à présent qu'imparfaitement renseigné.

Une série de groupes américains devraient être considérés, avec mon système, comme sous-genres de *Gorytes* ou comme genres très voisins. Ce sont, par ordre alphabétique: *Arcesilas* Pate, *Arygorytes* Rohw., *Hapalomellinus* Ashm., *Harpactostigma* Ashm., *Megistommum* Schulz, *Psammaletes* Pate, *Pseudoplisus* Ashm. et *Trichogorytes* Rohw.

*Ochleroptera* Holmbg., de l'Amérique S. et N., et *Clitemnestra* Spin. (ou *Miscothyris* Sm.) du Chili et de la région australienne, sont des groupes voisins de *Olgia*.

En Afrique du Sud existe le genre *Handlirschia* Kohl, qui semble peu répandu puisque ARNOLD ne le connaît pas en nature; d'après ce qu'en dit KOHL, ce serait un genre très voisin de *Sphecius*, mais plus proche encore des *Stizini* que celui-ci.

J'ai examiné un ♂ d'*Exeirus lateritius* Shuck., le grand chasseur

de Cigales australien, que l'on a placé dans une tribu, une sous-famille ou même une famille indépendante. Comme on l'a souvent dit, cet insecte a au premier abord l'allure d'un grand Pompilide. Cependant, toute sa morphologie montre que l'on pourrait le placer, parmi les *Gorytini*, au voisinage de *Sphecius*.

### Genre *Ammatomus* Costa.

*Ammatomus*, correspondant aux *Gorytes* des groupes de *coarctatus* et de *rogenhoferi* de HANDLIRSCH, est une entité bien caractérisée, dont le statut générique ne fait pas de doute. Même ARNOLD (1945) qui n'est certes pas enclin à multiplier les genres, l'a reconnu.

Si nous étudions tout d'abord les espèces paléarctiques (et, d'après les descriptions, les espèces éthiopiennes paraissent semblables) nous reconnaitrons qu'elles présentent bien des particularités qui ne se retrouvent pas chez les autres *Gorytini*. Les yeux sont très gros; la face est très étroite dans le bas, ce qui entraîne un allongement proportionnel du clypéus et de l'écusson frontal (fig. 28); tempes très étroites; antennes fortement claviformes (fig. 36). Les lames mésonotales ne montrent, dans leur partie postérieure, que des traces peu nettes de carène transversale; il n'y a pas de carène épincémiale aux mésopleures; l'épistérne n'est pas limité; l'épimère, de forme semblable à celui des *Sphecius* ou des *Stizini-Bembicini*, est faiblement circonscrit. Le 7<sup>e</sup> sternite du ♂ est terminé par deux longues pointes, le 8<sup>e</sup> par une pointe unique. L'armature génitale est très différente de celle des autres *Gorytini*, avec des volselles simples, étroites et allongées. La cellule radiale est très allongée. Les tibias sont très fortement épineux, les tarses postérieurs très longs, le peigne de la ♀ très peu développé.

D'autres caractères, qui se rencontrent chez l'un ou l'autre des genres de *Gorytini*, peuvent encore être signalés. Le bord supérieur du collare est linéaire; la suture antérieure du scutellum n'est pas crénelée. Le premier segment abdominal est de forme variable, parfois court et large, parfois assez étroit et allongé, nodiforme. Aux ailes antérieures, le nervulus est postfurcal; aux ailes postérieures, le cubitus se détache nettement avant l'extrémité de la cellule anale. Chez certaines espèces (voir en particulier la ♀ de *rogenhoferi*), l'extrémité des fémurs 3 porte un lobe et une couronne de fortes épines.

C'est en particulier par l'absence de carène épiconémiale aux mésopleures et par la structure particulière de l'armature génitale que les *Ammatomus* paléarctiques sont assez isolés dans la tribu. Or, j'ai examiné un couple d'*A. moneduloides* Pack. de l'Amérique du Nord, type du sous-genre *Tanyoprymnus*, et j'ai constaté que chez cette espèce il existe de faibles carènes épiconémiales et que les volselles de l'armature génitale présentent un digitus très développé, allongé comme chez les *Stizini*, mais très élargi à l'extrémité. Ces constatations laissent supposer que l'absence de carènes épiconémiales et de digitus volsellae pourraient bien être secondaire chez les formes paléarctiques; le genre serait ainsi moins éloigné des autres *Gorytini* qu'il ne le paraît au premier abord.

#### Genre *Argogorytes* Ashm.

PATE (1937), notant qu'il existe de grands rapports entre le type de ce genre, *carbonarius* Sm. de Nouvelle-Zélande, et les espèces holarctiques du groupe de *mystaceus* (*Gorytes* s.s. de bien des auteurs) a créé pour ces dernières le sous-genre *Archarpactus*. Je n'ai pas examiné de représentants du sous-genre *Argogorytes* s.s. et ce que je note ici s'applique au sous-genre *Archarpactus* seul.

Ce groupe se distingue nettement des *Gorytes* par une série de caractères dont j'ai déjà noté (1952, b) les principaux. La face est large avec des yeux étroits et peu convergents. Les lames mésopleurales, étroites, ne présentent pas de carène transversale et sont arrondies à l'extrémité (fig. 1); les carènes épiconémiales ne se recourbent pas en arrière dans leur partie inférieure, mais viennent se rejoindre sur le mésosternum (fig. 4). La deuxième sternite, vu de profil, est très nettement saillant à la base (fig. 37). Le cubitus de l'aile postérieure se détache loin après l'extrémité de la cellule anale. Les pattes sont très peu épineuses et les tarsi antérieurs de la ♀ sont dépourvus de peigne.

Ces particularités suffisent largement pour distinguer génériquement ce groupe des *Gorytes*. On peut noter encore quelques caractères. Le bord supérieur du collare n'est pas linéaire; la suture antérieure du scutellum est crénelée; sur les mésopleures, la suture épisternale descend en ligne droite jusqu'à la carène épiconémiale et la suture épimérale est horizontale et complète, disposition schématisée sur la figure 12; le propodéum est de forme assez particulière. Premier segment abdominal court et large; le 8<sup>e</sup> sternite

du ♂ se termine par une pointe simple; l'armature génitale est d'un type très voisin de celui des *Gorytes*. Aux ailes antérieures, le nervulus est plus ou moins postfurcal.

#### Genre *Olgia* Radoszk.

J'ai récemment (1953, a) consacré un travail à ce genre, montrant que *Kaufmannia* Radoszk. devait être considéré comme synonyme. Je ne rappellerai ici que les caractéristiques principales du groupe.

Mandibules sans dent au bord interne; la face n'est pas très large, avec les bords internes des yeux divergeant en haut et en bas. Le collare, situé à peu près au niveau du mésonotum, est plus épais que chez les autres *Gorytini*, caractère très accusé chez certaines espèces; lames mésonotales étroites, sans carène, pointues en arrière; suture antérieure du scutellum non crénelée; carènes épiconémiales présentes, mais peu développées, n'atteignant pas les tubercules huméraux dans le haut ou le mésosternum dans le bas; suture épisternale rectiligne, s'effaçant plus ou moins avant d'atteindre la carène épiconémiale; suture épimérale absente ou à peine indiquée; propodéum court, avec une aire dorsale lisse et brillante, sans sillon médian. Premier segment abdominal court. Depuis la parution de mon travail sur ce genre, j'ai examiné, chez *Olgia helena* Beaum., le 8<sup>e</sup> sternite du ♂, qui se termine par une pointe unique assez large, et l'armature génitale; celle-ci est du type « primitif », avec un digitus volsellae recourbé. Aux ailes antérieures, le nervulus est interstitiel; aux ailes postérieures, le cubitus se détache loin après l'extrémité de la cellule anale. Pattes bien épineuses, les tarses 1 de la ♀ avec un peigne.

#### Genre *Gorytes* Latr.

L'on a pu reprocher à HANDLIRSCH d'avoir réuni dans un trop vaste genre *Gorytes* des éléments très hétérogènes. On pourrait aussi objecter à ceux qui fragmentent maintenant les *Gorytini* en un très grand nombre de genres que la valeur relative de ceux-ci est très variable. Toute la morphologie montre en particulier que les groupes que je réunis ici comme sous-genres de *Gorytes* sont beaucoup plus proches entre eux que des autres genres de la tribu.

Les principaux caractères du groupe sont les suivants. Dans leur partie postérieure, les lames mésonotales, comme dans les

genres suivants, sont larges et munies d'une carène oblique, délimitant une petite zone déclive (fig. 2); les carènes épiconémiales sont bien développées; dans leur partie inférieure, elles se recourbent en arrière pour rejoindre les hanches 2 (fig. 7 à 9); cette portion horizontale des carènes (sternaulus) est parfois rudimentaire. Alors que, chez les genres précédents, le postscutellum forme de chaque côté, depuis sa partie médiane jusqu'à la cavité d'insertion de l'aile postérieure, une bande d'égale largeur (fig. 1), chez *Gorytes*, il se rétrécit très fortement de chaque côté avant cette cavité articulaire (fig. 2). Dans sa partie postérieure, le mésosternum se termine en une pointe unique, qui rejoint la carène médiane du métasternum (fig. 7 à 9); chez les autres genres (fig. 4), le mésosternum se termine par deux pointes.

A ces importants caractères thoraciques, on peut encore ajouter les suivants. Les bords internes des yeux sont parallèles ou convergent vers le clypéus; lorsqu'ils convergent, le clypéus est proportionnellement moins large, les insertions antennaires plus éloignées de son bord supérieur et plus proches du bord interne des yeux (fig. 38 à 40). Le collare est relativement peu développé, mais son bord supérieur n'est pas linéaire; la suture antérieure du scutellum est généralement crénelée; sutures des mésopleures variables; l'aire dorsale du propodéum est relativement courte, ne descendant pas sur la face postérieure. Le premier tergite est de forme variable, parfois nodiforme; armature génitale du type « primitif » (fig. 29). Nervulus postfural.

Les différents sous-genres de la faune paléarctique peuvent être distingués à l'aide du tableau suivant.

♀♀

1	Les bords internes des yeux sont parallèles ou peu convergents vers le bas (fig. 38, 39) . . . . .	2
—	Les bords internes des yeux convergent fortement vers le bas (fig. 40) . . . . .	6
2	Mésosternum montrant en avant une carène transversale atteignant presque toujours les carènes épiconémiales (fig. 8) <i>Hoplisoides</i> Grib.	
—	Mésosternum sans carène transversale ou avec une carène très courte (fig. 7) . . . . .	3

- 3 Aux ailes postérieures, le cubitus se détache nettement après l'extrémité de la cellule anale, qui est fermée par un nervellus peu courbé (fig. 45) . . . . . *Dienoplus* Patton
- Aux ailes postérieures, le cubitus se détache avant ou peu après l'extrémité de la cellule anale, qui est fermée par un nervellus souvent nettement courbé dans le haut (fig. 44) . . . . . 4

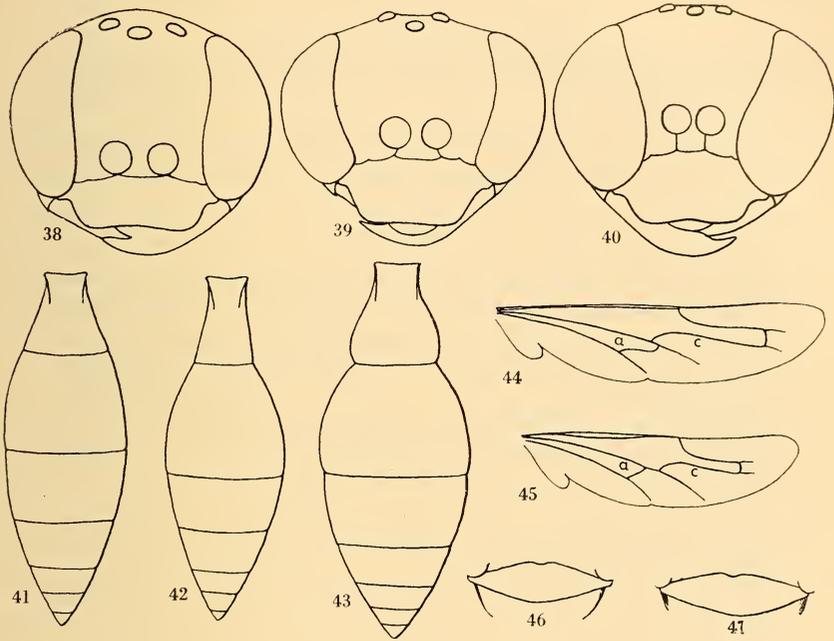


FIG. 38 A 47.

Fig. 38: *Gorytes (Dienoplus) tumidus* Panz. ♀, tête de face. — Fig. 39: *Gorytes (Gorytes) laticinctus* Lep. ♀, id. — Fig. 40: *Gorytes (Gorytes) 5. fasciatus* Panz. ♀, id. — Fig. 41: *Gorytes (Gorytes) 5. cinctus* F. ♂, abdomen. — Fig. 42: *Gorytes (Gorytes) kohli* Handl. ♂, id. — Fig. 43: *Gorytes (Lestiphorus) bicinctus* Rossi ♂, id. — *Gorytes (Gorytes) 5. fasciatus* Panz., aile postérieure; a: cellule anale; c: cubitus. — Fig. 45: *Gorytes (Dienoplus) elegans* Lep., id. — Fig. 46: *Gorytes (Hoplisoides) punctatus* Kirschb. ♂, clypéus. — Fig. 47: *Gorytes (Hoplisoides) craverii* Costa, id.

- 4 Le premier tergite est allongé et rétréci à l'extrémité, nodiforme (fig. 43); aire pygidiale de la ♀ pas très nettement bordée *Lestiphorus* Lep.
- Le premier tergite est en général court et large (fig. 41), parfois un peu allongé, mais pas rétréci à l'extrémité (fig. 42); aire pygidiale de la ♀ nettement bordée . . . . . 5

- 5 Corps noir, avec des dessins jaunes ou blanchâtres, formant des bandes régulières à l'extrémité des tergites; le cubitus se détache en général nettement avant l'extrémité de la cellule anale (fig. 44) . . . . . *Gorytes* Latr.
- Abdomen ou thorax généralement tachés de ferrugineux; sur l'abdomen, les dessins clairs sont restreints à certains segments; le cubitus se détache près de l'extrémité de la cellule anale. *Oryttus* Spin.
- 6 Mésosternum montrant en avant une carène transversale généralement courte (fig. 7), rarement allongée jusqu'aux carènes épincémiales . . . . . *Gorytes* Latr.
- Mésosternum montrant en avant de fortes carènes se dirigeant vers les tubercules huméraux (fig. 9) . . . *Psammaecius* Lep.



- 1 Bord antérieur du clypéus présentant de chaque côté un pinceau de poils plus ou moins développé (fig. 46, 47); articles 4-9 des antennes souvent renflés en dessous; mésosternum avec une carène transversale atteignant presque toujours les carènes épincémiales (fig. 8) . . . . . *Hoplisoides* Grib. 2
- Bord antérieur du clypéus sans pinceaux de poils; articles 4-9 des antennes simples; mésosternum très souvent sans carène transversale ou avec une carène courte (fig. 7) . . . . . 3
- 2 Les bords internes des yeux sont parallèles ou très peu convergents vers le bas (fig. 38, 39) . . . . . 3
- Les bords internes des yeux convergent nettement vers le bas (fig. 40) . . . . . 5
- 3 Aux ailes postérieures, le cubitus se détache nettement après l'extrémité de la cellule anale, qui est fermée par un nervellus peu courbé (fig. 45); la pointe terminale du huitième sternite n'est pas bifide; le premier segment abdominal est court et large. *Dienoplus* Fox.
- Aux ailes postérieures, le cubitus se détache très près de l'extrémité de la cellule anale, qui est fermée par un nervellus plus ou moins nettement courbé dans sa partie supérieure; la pointe terminale du huitième sternite est bifide . . . . . 4
- 4 Le premier segment abdominal est allongé, nettement rétréci à l'extrémité, nodiforme (fig. 43); corps finement ponctué; pas de coloration ferrugineuse . . . . . *Lestiphorus* Lep.
- Le premier segment abdominal est plus ou moins allongé, mais pas rétréci à l'extrémité; corps assez fortement ponctué, généralement en partie ferrugineux . . . . . *Oryttus* Spin.

- 5 Les derniers articles des antennes simples; mésosternum généralement avec une courte carène transversale (fig. 7)  
*Gorytes* Latr.
- Les articles 10, 12 et 13 des antennes échancrés; partie antérieure du mésosternum avec de longues carènes se dirigeant vers les tubercules huméraux (fig. 9) . . . . *Psammaecius* Lep.

*Sous-genre Gorytes Latr. s.s.*

Ce sous-genre correspond à trois groupes d'espèces de HANDLIRSCH: le groupe de *G. cinctus*, souvent appelé *Hoplisus* Lep., le groupe de *laticinctus*, parfois nommé *Euspongus* Lep. et le groupe de *kohli*, auquel ZAVADIL (1948) a donné le nom de *Laevigorytes*. *Hoplisus* tombe dans la synonymie de *Gorytes*, ayant le même génotype que celui-ci. Avec le système utilisé dans ce travail, *Euspongus* et *Laevigorytes* doivent être considérés comme groupes d'espèces, étant beaucoup plus voisins du groupe de *G. cinctus* que des autres sous-genres de *Gorytes*.

Les bords internes des yeux convergent plus ou moins nettement vers le clypéus (fig. 39, 40); chez les mâles, cette convergence est toujours forte, chaque insertion antennaire étant séparée du bord de l'œil par une distance inférieure à son propre diamètre; chez les femelles du groupe de *laticinctus*, cette convergence est moins forte. La disposition des sutures des mésopleures est schématiquement représentée sur la figure 14; on remarque un sillon horizontal continu et un sillon vertical qui s'efface en général dans le bas, avant d'atteindre le sillon horizontal. En comparant cette disposition avec celle de certains *Dienoplus*, on peut admettre que la suture épisternale est représentée par le sillon vertical et la partie antérieure du sillon horizontal; elle serait donc coudée à angle droit et plus ou moins interrompue au niveau de cet angle; la suture épimérale serait naturellement formée par la partie postérieure du sillon horizontal. Les sutures sont parfois peu nettes. La partie antérieure du mésosternum ne montre généralement qu'une courte carène transversale (fig. 7); cette carène peut parfois s'étendre sur les côtés et exceptionnellement (*kohli*) atteindre les carènes épiconémiales. Faces latérales du propodéum avec un sillon stigmatique. Le premier segment abdominal est généralement court (fig. 4), rarement (*kohli*, fig. 42) un peu allongé; 8<sup>e</sup> sternite du ♂ avec une pointe simple à l'extrémité. A l'aile postérieure, la cellule anale se

termine en général nettement après l'origine du cubitus; le nervellus qui la ferme est nettement courbé dans sa partie supérieure. Antennes du ♂ simples. J'ai récemment (1953, *b*) révisé les espèces de la faune paléarctique occidentale; toutes sont noires, avec des dessins jaunes ou blanchâtres, formant des bandes à l'extrémité des tergites. Pas de tache foncée nette aux ailes antérieures.

*Sous-genre Hoplisoides* Gribodo.

Ce sous-genre correspond au groupe de *punctatus* de HANDLIRSCH. Dans plusieurs ouvrages, les espèces sont placées parmi les « *Hoplisus* », avec lesquels elles ont au premier abord une certaine analogie. Dans le catalogue des Hyménoptères néarctiques, *Hoplisoides* est considéré comme synonyme de *Psammaecius*; ces deux groupes sont cependant bien distincts.

Les bords internes des yeux sont parallèles ou convergent un peu vers le clypéus; chez les femelles, cette convergence est toujours faible, tandis que chez les mâles de certaines espèces elle peut devenir assez forte. La suture épisternale descend en ligne droite vers les carènes épincémiales, mais sa partie inférieure est en général plus ou moins indistincte (fig. 13); la suture épimérale est horizontale. Sur la face ventrale, la distance qui sépare les deux carènes épincémiales est plus grande que chez les autres sous-genres ou, autrement dit, le sternum est plus large. La carène antérieure du mésosternum est très développée et atteint presque toujours, de chaque côté, les carènes épincémiales (fig. 8); il y a parfois une pointe plus ou moins développée au point d'union de ces carènes. Les méta-pleures sont plus étroites que chez les autres sous-genres et les faces latérales du propodéum sont dépourvues de sillon stigmatique. Premier segment abdominal généralement court, parfois (*ferrugineus* Spin.) un peu allongé. Chez le ♂, le 7<sup>e</sup> tergite est souvent en grande partie ou entièrement caché par le 6<sup>e</sup>; le 8<sup>e</sup> sternite est terminé par une pointe simple. Aux ailes postérieures, la cellule anale se termine non loin de l'origine du cubitus; le nervellus qui la ferme est en général moins fortement courbé dans sa partie supérieure que chez les *Gorytes s.s.* Chez les mâles, le clypéus porte de chaque côté de son bord antérieur un pinceau de poils plus ou moins développé (fig. 46, 47); les articles 5 à 9 des antennes sont souvent déformés, saillants sur leur face inférieure, tandis que les suivants sont simples; la base des sternites 5 et 6 porte une brosse

de poils, mais celle-ci n'est visible que si les segments sont complètement déboîtés. Les espèces paléarctiques, dont j'ai donné (1952, *b*) une révision, sont généralement noires avec des dessins jaunes, formant des bandes sur l'abdomen; on voit parfois apparaître le ferrugineux sur le thorax ou l'abdomen. Les ailes montrent une tache foncée occupant la cellule radiale et une partie des cubitales.

*Sous-genre Psammaecius* Lep.

Ce sous-genre correspond au groupe de *punctulatus* de HANDLIRSCH; les espèces, comme celles du sous-genre précédent, ont parfois été placées parmi les « *Hoplisus* ».

Les bords internes des yeux convergent toujours fortement vers le clypéus. Sur les mésopleures, on ne remarque que la partie supérieure de la suture épisternale, qui forme un angle droit avec la suture épimérale; ces deux sutures sont d'ailleurs très obsolètes. La partie antérieure du mésosternum présente une structure particulière que l'on retrouve, très semblable, chez les *Nysson* (fig. 9): de la ligne médiane se détache de chaque côté une carène, fortement soulevée à la base, et qui se dirige à peu près en ligne droite vers les tubercules huméraux, en longeant le prothorax. Faces latérales du propodéum avec un sillon stigmatique plus ou moins net. Premier segment abdominal court; 8<sup>e</sup> sternite du ♂ terminé par une pointe unique. Nervulation de l'aile postérieure comme chez *Hoplisoides*. Chez le ♂, les articles 10 et 11 des antennes sont échancrés en dessous, le 13<sup>e</sup> est nettement courbé; la base des sternites 5 et 6 présente des brosses de poils comme chez *Hoplisoides*. Les espèces paléarctiques, que j'ai révisées (1952, *b*) sont les unes noires avec des dessins jaunes, les autres plus ou moins ferrugineuses sur l'abdomen.

*Sous-genre Dienoplus* Fox.

Ce sous-genre correspond au groupe d'*elegans* de HANDLIRSCH. Il est généralement nommé par les auteurs européens *Arpactus* Jur. ou Panz., *Harpactus* Shuck. ou *Harpactes* Dahlb. Cependant, *Arpactus* Panz. 1805, qui est le premier valable de ces noms, est synonyme de *Gorytes*, ayant *A. fasciatus* F. comme type; *Harpactus* n'est qu'une modification par SHUCKARD du nom proposé par PANZER; *Harpactes* est préoccupé.

Chez les deux sexes, les bords internes des yeux sont à peu près parallèles. Chez certaines espèces, les sutures des mésopleures cor-

respondent à la disposition schématiquement représentée sur la figure 12, c'est-à-dire que la suture épisternale est rectiligne et complète, la suture épimérale, horizontale, également bien nette; chez d'autres espèces, la partie inférieure de la suture épisternale, qui peut d'ailleurs être réduite, forme un angle avec la partie supérieure; elle tend donc vers la disposition des *Gorytes s.s.* où les deux parties de la suture forment un angle droit. La partie antérieure du mésosternum présente au plus une courte carène transversale. Faces latérales du propodéum avec un sillon stigmatique. Premier segment abdominal court; 8<sup>e</sup> sternite du ♂ avec une pointe simple. Chez plusieurs espèces, les valves de l'armature génitale sont très allongées et membraneuses. A l'aile postérieure, la cellule anale se termine nettement avant l'origine du cubitus; le nervellus qui la ferme est très peu courbé (fig. 45). Chez le ♂, le 10<sup>e</sup> article des antennes est toujours nettement échancré en dessous; les suivants le sont souvent aussi, mais moins distinctement. La coloration des espèces paléarctiques est variée; il y a rarement des bandes claires régulières sur l'abdomen; la coloration ferrugineuse est fréquente, soit à la base de l'abdomen, soit sur le thorax.

*Sous-genre Oryttus* Spin.

Ce sous-genre, dont *Agraptus* Wesm. est synonyme, correspond au groupe de *concinus* de HANDLIRSCH.

Les espèces se distinguent de celles du sous-genre précédent par les caractères suivants. Les sutures des mésopleures sont très peu distinctes; la partie inférieure de la suture épisternale manque. Le premier segment abdominal est un peu allongé; le 8<sup>e</sup> sternite du ♂ est terminé par une pointe bifide à l'extrémité. La cellule anale se termine à peu près au point d'origine du cubitus; elle est fermée par un nervellus nettement courbé dans sa partie supérieure. Le 10<sup>e</sup> article seul des antennes du ♂ est échancré. Ailes avec une tache foncée très nette.

Ce groupe et le précédent étant très voisins, il serait peut-être plus logique de considérer *Dienoplus* comme simple groupe d'espèces au sein de *Oryttus*.

*Sous-genre Lestiphorus* Lep.

Ce sous-genre correspond au groupe de *bicinctus* de HANDLIRSCH. Les espèces américaines ont été décrites sous les noms de *Hypomellinus* Ashm. et *Mellinogastra* Ashm.

Les bords internes des yeux sont à peu près parallèles. Les sutures des mésopleures sont très peu distinctes; la partie postérieure des carènes épiconémiales est un peu effacée; il n'y a pas de carène transversale antérieure au mésosternum. Faces latérales du propodéum avec des sillons stigmatiques larges et peu distincts. Les espèces se distinguent de celles des autres sous-genres par le premier segment abdominal allongé, rétréci à l'extrémité, nodiforme (fig. 43). L'aire pygidiale de la ♀ est moins distinctement limitée que chez les autres sous-genres; 8<sup>e</sup> sternite du ♂ avec une pointe bifide à l'extrémité, comme chez *Oryttus*. Aux ailes postérieures, la cellule anale se termine près de l'origine du cubitus; elle est fermée par un nervellus peu courbé. Antennes à articles longs et grêles; le 10<sup>e</sup> est faiblement échancré en dessous chez le ♂. Peigne du tarse antérieur de la ♀ formé d'épines courtes. Les espèces paléarctiques sont noires avec des dessins jaunes et montrent une nette tache foncée aux ailes.

#### Genre *Sphecius* Dahlb.

Pendant longtemps le genre *Sphecius* a été placé au voisinage de *Stizus*. En 1921, ROHWER indiqua qu'il était plus proche, par la structure du thorax et par la nervulation, de *Gorytes*, opinion partagée par les auteurs américains suivants. Récemment, ARNOLD (1945) a de nouveau affirmé la parenté de *Sphecius* avec *Stizus*. Il est de fait que le genre présente un mélange de caractères des *Gorytini* et des *Stizini*.

Comme caractères stiziniens, on peut citer la réduction du stigma, l'épimère seul limité (fig. 16) et de forme semblable à celui de *Stizus* (caractère que l'on remarque plus ou moins nettement chez *Ammatomus*), le labre plus développé qu'il ne l'est généralement chez les *Gorytini*, le propodéum avec une grande aire dorsale s'étendant jusque sur sa face postérieure; la nervulation de l'aile postérieure est comme chez *Stizus*.

Les caractères gorytiniens sont plus nombreux et me paraissent plus importants. Les mésopleures montrent de nettes carènes épiconémiales; chez les espèces paléarctiques, elles se rejoignent sur la face ventrale comme chez *Argogorytes*, tandis que chez les espèces américaines elles s'effacent dans le bas. Les parties latérales du postscutellum ne sont ni rétrécies ni cachées par le scutellum, bien que le bord postérieur de celui-ci soit un peu surplombant

comme chez les *Stizini*. Chez le ♂, il n'y a que six sternites visibles; le 7<sup>e</sup> tergite n'a pas de lobes latéraux et le 8<sup>e</sup> sternite ne présente qu'une pointe terminale. Chez la ♀, le 6<sup>e</sup> tergite est muni d'une aire pygidiale très nettement limitée. Les volselles, qui ont tendance à se souder sur la ligne médiane, présentent un digitus recourbé comme chez les *Gorytes*; chez les espèces paléarctiques et américaines, les valves sont simples; ARNOLD (1945) a figuré l'armature de *S. grandidieri* Sauss., de Madagascar (dont je n'ai vu que des ♀♀) qui montre des valves formées à l'extrémité de deux lobes superposés; une variation du même ordre se rencontre chez *Kohlia*. Notons enfin que la nervure basale de l'aile antérieure aboutit assez près du stigma, bien qu'un peu plus loin que chez *Gorytes*.

Bref, il faut considérer *Sphecius* comme un Gorytinien proche de la lignée qui a donné naissance aux Stiziniens. On trouvera dans les travaux de HANDLIRSCH, KOHL ou ARNOLD des renseignements sur les caractères dont je n'ai pas parlé ici.

PATE (1937, *a*) a proposé de diviser le genre en trois sous-genres: *Sphecius s.s.* (type: *speciosus* Drury) pour les espèces du Nouveau Monde, *Nothosphecius* Pate (type: *grandidieri* Sauss.) pour celles qui habitent les régions malgache, éthiopienne et australienne, *Sphecienu*s Patton (type: *nigricornis* Duf.) pour celles que l'on rencontre dans la région paléarctique. Ces dernières ont été révisées par ROTH (1948).

#### Genre *Kohlia* Handl.

Ce genre a été basé sur une espèce sud-africaine, *cephalotes* Handl., à laquelle MORICE (1897) a ajouté une deuxième espèce, nord-africaine: *coxalis*. HANDLIRSCH le place au voisinage de *Gorytes*; KOHL le considère comme intermédiaire entre *Gorytes* et *Bembix*; ARNOLD dit que ses affinités sont avec *Sphecius* et *Bembix*.

*Kohlia* reste un Gorytinien par les caractères fondamentaux de ce groupe, soit la présence de six sternites visibles chez le ♂, l'aire pygidiale nette de la ♀, la présence de carènes épiciéniales (qui se perdent dans le bas), le postscutellum visible sur toute sa largeur.

Le genre présente certains caractères en commun avec *Sphecius*, qui sont une tendance vers le type stizilien-bembicinien: le bord postérieur du scutellum un peu surplombant, l'aire dorsale du propodéum s'étendant sur la face postérieure de celui-ci.

Mais *Kohlia* présente d'autre part des caractères qui le rapprochent directement des *Bembicini*. Vu par dessous, le bord antérieur du clypéus est fortement arqué et le labre, beaucoup plus développé que chez les autres Gorytiniens, est situé horizontalement. La forme générale de la face est assez semblable à celle de *Bembix*. Les ocelles sont légèrement déformés, caractère surtout net chez *cephalotes*; enfin, chez *coxalis* ♂, les tibias 2 ne montrent qu'un seul éperon bien développé.

Sans vouloir faire une description complète, notons encore quelques caractères de ce genre intéressant. La suture épisternale descend en ligne droite jusqu'à la carène épincémiale; la suture épimérale est horizontale. A l'aile antérieure, la cellule radiale se détache un peu du bord de l'aile, caractère que l'on ne retrouve, dans toute la sous-famille, que chez *Microbembex*; la nervure basale aboutit, comme chez *Sphecius*, à une certaine distance du stigma (bien développé); de ce fait, la première cellule cubitale est un peu plus longue que la radiale. Chez les deux espèces, les hanches antérieures sont très développées.

Le 8<sup>e</sup> sternite du ♂ est terminé par une pointe forte, large, très nettement bifide à l'extrémité, que l'on trouvera figurée par MORICE (1897) et par ARNOLD (1929). Ces auteurs ont également donné un dessin de l'armature génitale de *coxalis* et *cephalotes*. Ces figures ne permettent pas de voir le digitus volsellae, qui est en forme d'assez long appendice courbé, semblable chez les deux espèces; ils montrent par contre la très grande différence des valves, simples chez *cephalotes*, tandis que leur extrémité est profondément dédoublée en deux lobes chez *coxalis*. Comme je l'ai indiqué, on trouve des valves dédoublées chez *Sphecius grandidieri* Sauss.; cette structure est par ailleurs très rare chez les Sphecidae où je ne la connais que chez *Entomosericus*. Peut-on établir une homologie entre les deux lobes des valves bifides des *Sphecius*, *Kohlia* et *Entomosericus*? Je ne puis l'affirmer, ni savoir si cette structure est également homologue de celle que l'on observe chez d'autres familles.

#### TRIBU DES STIZINI.

Cette tribu correspond au genre *Stizus* tel que le concevait HANDLIRSCH, c'est-à-dire dans un sens très large. Ses représentants se distinguent des *Gorytini* par divers caractères, dont certains

sont déjà ébauchés chez les *Sphecius*. Comme nous le verrons, plusieurs de ces particularités sont communes aux *Stizini* et aux *Bembicini*.

Les caractères les plus importants sont les suivants. Le labre présente en moyenne un développement intermédiaire entre celui des *Gorytini* et des *Bembicini*; il n'est pas plus long que large, plus ou moins vertical au repos. Les ocelles sont normaux. Les lames mésonotales présentent toujours une carène, qui limite une petite zone postérieure déclive. Les mésopleures sont dépourvues de carènes épincémiales; l'épistérne n'est jamais limité, tandis que l'épimère l'est assez souvent, ayant la même forme que chez *Sphecius* (fig. 17). De chaque côté, le postscutellum est fortement rétréci et caché sur un court espace (indiqué par une flèche sur la figure 3) par le bord postérieur du scutellum, un peu surplombant. Mésos- et métasternum comme chez les *Gorytini*. Sur le propodéum, l'aire dorsale est grande et s'étend sur la face postérieure. Premier segment abdominal toujours court. Le 6<sup>e</sup> tergite de la ♀ montre au plus de faibles traces d'aire pygidiale. Chez le ♂, le 7<sup>e</sup> sternite est bien visible; le 7<sup>e</sup> tergite est formé d'une pièce centrale, dorsale, et de pièces latérales, qui se replient sur le 7<sup>e</sup> sternite (fig. 34, 35); le 8<sup>e</sup> sternite présente presque toujours trois pointes terminales. L'armature génitale montre très généralement des volselles avec un digitus rectiligne, allongé sous les crochets et un appendice apical externe assez développé (fig. 30); chez certains *Bembecinus* cependant, l'armature génitale est assez différente, avec des volselles simples. Aux ailes antérieures, il y a trois cellules cubitales, dont la deuxième, parfois brièvement pétiolée, reçoit les deux nervures récurrentes; la nervure basale aboutissant loin du stigma, la première cellule cubitale est plus longue que la radiale; le stigma est très réduit. Aux ailes postérieures, le cubitus se détache nettement avant l'extrémité de la cellule anale. Tibias 2 à deux éperons.

La tribu des *Stizini* forme un groupe très homogène, mais la tendance actuelle est de répartir ses représentants dans les trois genres *Bembecinus*, *Stizoides* et *Stizus*. Pour la faune paléarctique, ce groupement est logique et c'est celui que j'adopterai ici à la suite de PARKER (1929) ou de LOHRMANN (1943). Mais ce système simple ne peut pas s'appliquer tel quel aux *Stizini* africains, beaucoup plus variés que ceux des autres régions. Il est certain par exemple que les espèces du groupe de *rhopalocerus*, que *scoliaeformis* Arnold ou

*arnoldi* Lohrm. (*pubescens* Arnold nec Kl.) ne peuvent se placer logiquement dans aucun des trois genres admis. L'on devrait également rechercher si le genre *Scotomphales* Vachal correspond à *Stizoides* Guér. Bref, on voit que la systématique des *Stizini* éthiopiens mériterait d'être revue.

Je n'indiquerai ici que les principaux caractères distinctifs des trois genres admis.

#### Genre *Stizus* Latr.

Ce genre comprend les espèces de l'ancien monde, classées par HANDLIRSCH dans les groupes de *fasciatus* et de *ruficornis* et les espèces néarctiques formant le groupe de *brevipennis*; ces dernières pourraient être isolées dans le sous-genre *Megastizus* Patton.

Espèces de taille moyenne ou grande, à téguments très finement sculptés. Les bords internes des yeux sont parallèles ou légèrement convergents vers le clypéus; le labre est relativement court et les mandibules portent une dent préapicale. Mésopleures montrant un épimère, pointu dans le bas, limité par une suture très nette (fig. 17). Le propodéum n'est pas concave en arrière; sternites sans tubercules. Sur l'aile postérieure, la cellule anale se prolonge loin après l'origine du cubitus (fig. 25); la cellule médiane émet deux nervures à l'extrémité, l'antérieure fortement courbée.

#### Genre *Stizoides* Guérin

Ce genre correspond au groupe de *tridentatus* de HANDLIRSCH; *Tachystizus* Minkiewicz est synonyme.

Espèces de taille moyenne, à téguments beaucoup plus fortement sculptés que chez les deux autres genres. Les bords internes des yeux convergent nettement vers le clypéus; le labre est plus long que chez les deux autres genres et les mandibules ne présentent pas de dent préapicale. Un épimère comme chez *Stizus*, mais la limite en est moins nette dans la forte sculpture. Le propodéum n'est pas concave en arrière; sternites sans tubercules. Nervulation de l'aile postérieure comme chez *Stizus*, mais la nervure antérieure, à l'extrémité de la cellule médiane, n'est pas fortement courbée.

#### Genre *Bembecinus* Costa.

Ce genre comprend tous les premiers groupes de HANDLIRSCH ou de ARNOLD, à l'exception du groupe éthiopien de *rhopalocerus*,

bien distinct par divers caractères. *Stizomorphus* Costa et *Gorystizus* Minkiewicz sont synonymes.

Espèces de taille faible ou moyenne, à téguments finement sculptés. Les bords internes des yeux convergent nettement vers le clypéus; le labre est relativement court et les mandibules portent une dent préapicale. Par les caractères suivants, le genre se distingue des précédents. Pas d'épimère limité par une suture (fig. 18). Propodéum plus ou moins concave en arrière, les côtés de cette concavité plus ou moins tranchants; chez plusieurs espèces, les sternites du ♂ présentent des tubercules. Sur l'aile postérieure, la cellule anale ne se prolonge que peu après l'origine du cubitus (fig. 23); la cellule médiane émet une seule nervure à l'extrémité. Chez le ♂, le 10<sup>e</sup> article des antennes porte souvent une épine et le 13<sup>e</sup> est courbé; ce caractère est présent chez toutes les espèces paléarctiques.

Ce genre est moins homogène à certains points de vue que les précédents, fait sur lequel je reviendrai dans un autre travail. Les groupes de *loriculatus*, *discolor* et *caffer* d'une part, ceux de *cinguliger* et d'*oxydorcus* d'autre part présentent certains caractères, en particulier l'armature génitale à volselles simples, qui les éloignent des groupes de *tridens*, *peregrinus* et *meridionalis*.

### TRIBU DES BEMBICINI

Cette tribu très homogène comprend le genre *Bembix*, répandu sur tout le globe et un certain nombre de genres américains.

Les *Bembicini* ont beaucoup de caractères en commun avec les *Stizini*. Les lames mésonotales présentent une carène semblable; sur les mésopleures, il n'y a ni carène épincémiale ni épisterne limité; par contre, l'épimère est toujours net et sa forme est semblable à ce que l'on voit chez *Stizus*. La structure particulière du post-scutellum est identique; il en est de même pour les méso- et méta-sternum et pour la grande aire dorsale du propodéum. L'extrémité de l'abdomen ressemble aussi à celle des *Stizini*, mais les lobes latéraux du 7<sup>e</sup> tergite du mâle manquent parfois et le 8<sup>e</sup> sternite ne montre généralement qu'une seule pointe. L'armature génitale est assez variée, mais peut être facilement dérivée de celle des *Stizus*; on remarque en particulier presque toujours un digitus volsellae rectiligne. Chez la ♀, l'aire pygidiale est au plus légère-

ment indiquée. Il y a souvent des appendices aux sternites du ♂, caractère déjà noté chez certains *Bembecinus*. Dans ses grandes lignes, la nervulation de l'aile antérieure est semblable à celle des *Stizini* (fig. 20) avec une longue première cellule cubitale, une deuxième cubitale recevant les deux nervures récurrentes, un stigma rudimentaire.

Les *Bembicini* se distinguent des *Stizini* par le labre, les maxilles et le labium très allongés, le bord antérieur du clypéus plus arqué avec le labre situé horizontalement au repos, les ocelles toujours plus ou moins déformés, la cellule anale de l'aile postérieure se terminant avant l'origine du cubitus, les tibias 2 à un éperon seulement (parfois sans éperon chez le ♂).

On voit donc que les ressemblances entre les *Stizini* et les *Bembicini* sont plus grandes que les différences et il est étonnant que certains auteurs les placent encore actuellement dans des sous-familles ou des familles distinctes; il serait probablement plus logique de les réunir dans une même tribu! Ces étroites ressemblances ne permettent cependant pas de savoir si les *Bembicini* sont issus des *Stizini* ou si les deux groupes se sont formés indépendamment à partir des *Gorytini*.

A côté du genre cosmopolite *Bembix* F., la tribu comprend les genres américains suivants: *Microbembex* Patton, *Bicyrtes* Lep. (*Bembidula* Burm.), *Hemidula* Burm., *Rubrica* Park., *Steniolia* Say, *Stictiellia* Park., *Stictia* Illig (*Monedula* Latr.), *Selman* Park., *Editha* Park., *Trichostictia* Park., *Zyzzyx* Pate (*Therapon* Park.).

Pour l'étude de ces groupes, on se reportera aux travaux de PARKER (1929) et de LOHRMANN (1948); je cite également un excellent travail récent de WILLINK (1947) sur la faune de la République Argentine.

### Genre *Bembix* F.

L'orthographe *Bembix*, antérieure de deux ans, a la priorité sur *Bembex*. La question du génotype peut donner lieu à discussion. J'adopte ici l'opinion de PATE (1937) qui a l'avantage de ne rien changer à des habitudes plus que centenaires. Cependant, d'après d'autres auteurs (voir en particulier le Catalogue des Hyménoptères néarctiques), le génotype serait *signata* L. et ce sont les espèces appelées longtemps *Monedula* Latr., puis *Stictia* Illig. qui devraient porter le nom de *Bembix*. Pour les *Bembix* au sens traditionnel,

c'est le nom d'*Epibembex* Minkiewicz (type: *rostrata* L.) qui serait valable; *Apobembex* Mink. (type: *oculata* Latr.) est synonyme.

Je juge inutile de donner ici une description de ce genre bien connu.

#### TRIBU DES NYSSONINI

Cette tribu comprend le genre *Nysson* au sens de HANDLIRSCH; depuis la monographie de cet auteur, diverses formes nouvelles ont été découvertes et certains entomologistes admettent maintenant une série de genres.

La position systématique des *Nyssonini* est difficile à préciser. PATE (1938), qui leur a consacré un travail, admet qu'ils sont peut-être issus du même rameau primitif ayant donné naissance aux *Alyssonini*. Notons qu'ils ont des carènes épincémiales aux mésopleures, six sternites seulement visibles chez le mâle, une aire pygidiale nettement définie chez la ♀. Ce sont là des particularités qui pourraient montrer une parenté avec les *Gorytini*. Certaines autres caractéristiques, telles que le corps très ramassé, très convexe, les téguments très durs, souvent fortement sculptés, sont sans doute en rapport avec l'éthologie particulière de ces insectes. Je défendrai volontiers l'opinion que les *Nyssonini* représentent un rameau qui s'est détaché assez tôt du tronc des *Gorytini* en s'adaptant à la vie parasitaire.

Enumérons encore les caractères du groupe, dont certains sont peut-être aussi en rapport avec le parasitisme. Les mandibules sont simples, sans dent préapicale; le labre est très peu développé; les bords internes des yeux convergent nettement vers le clypéus. Les lames mésonotales présentent, tout près de leur extrémité postérieure, une carène transversale, limitant une petite zone déclive, presque verticale. Les carènes épincémiales (chez les formes paléarctiques tout au moins) sont parfois incomplètes dans le haut; dans le bas, elles viennent se terminer contre de fortes carènes qui limitent dans la partie antérieure du mésosternum, comme chez *Psammaeciis*, une concavité où sont logées les hanches antérieures (fig. 6). Sutures épisternale et épimérale absentes ou tout à fait indistinctes (fig. 19). La partie postérieure du mésosternum est beaucoup plus large que chez les *Gorytini* (fig. 6); les hanches 2 sont de ce fait plus écartées; le métasternum se trouve au même niveau que le mésosternum. Les angles postérieurs du propodéum

sont fortement dentés (sauf chez *Nipponysson*). Le premier sternite présente deux carènes longitudinales parallèles. Le 7<sup>e</sup> tergite du ♂ montre souvent des pointes; le 7<sup>e</sup> et le 8<sup>e</sup> sternites sont par contre simples. L'armature génitale montre des volselles étroites et allongées. Il y a généralement trois cellules cubitales, la deuxième étant pétiolée; chez certaines formes américaines, il n'y a que deux cellules cubitales; le stigma (mis à part *Nipponysson*) est peu développé (fig. 24). Il y a généralement deux éperons aux tibias 2; tarsi antérieurs de la ♀ presque toujours dépourvus de peigne.

PATE, dans son travail de 1938, laissant de côté les *Acanthosthetus* Sm., d'Australie, admet sept genres, dont quatre ne comprennent que des formes américaines: *Foxia* Ashm., *Cresson* Pate, *Zanysson* Rohw. et *Metanysson* Ashm.; en 1940, il a encore ajouté deux nouveaux genres néotropicaux, *Losada* et *Idionysson*. Discuter la valeur et les relations de ces groupes est hors du cadre de ce travail. Je laisserai donc de côté ces genres américains, de même que *Nipponysson* Yasumatsu et Maidl, du Japon, et le sous-genre *Hovanysson* Arnold (1945) de *Brachytegus*, de la faune malgache.

En suivant le système de PATE, les espèces paléarctiques occidentales se placeraient dans les genres *Nysson* et *Brachystegus*; je préfère considérer ce dernier comme sous-genre.

### Genre *Nysson* Latr.

Il est inutile de donner ici une description complète de ce genre; comme je l'ai indiqué, les espèces paléarctiques peuvent être réparties en deux sous-genres, d'après le tableau suivant:

- Front avec une carène longitudinale en dessus des insertions antennaires; extrémité des fémurs 3 avec un petit lobe (fig. 31); tibias 3 armés sur leur face postérieure de nombreux petits tubercules pointus (fig. 31); la cellule anale de l'aile postérieure se termine bien avant l'origine du cubitus *Brachystegus* Costa
- Front sans carène longitudinale; tibias postérieurs généralement avec quelques épines seulement; extrémité des fémurs 3 sans lobe; la cellule anale se termine souvent après, parfois un peu avant l'origine du cubitus . . . . . *Nysson* Latr.

#### *Sous-genre Nysson* Latr. s.s.

Ce groupe correspond au genre *Nysson* tel que l'admet PATE (1938), qui le divise en trois sous-genres: *Nysson* s.s., *Epinysson* Pate et *Hyponysson* Cresson. Ce dernier, caractérisé par l'absence

de troisième nervure cubitale transverse (deux cellules cubitales seulement), ne comprend pas d'espèces paléarctiques. Chez *Epinysson*, la cellule anale se termine assez nettement avant l'origine du cubitus, tandis que chez *Nysson s.s.*, elle se termine après. A mon avis, ce sous-genre *Epinysson* n'a aucune valeur; on trouve tous les intermédiaires dans la position de la nervure cubitale, sans liaison avec d'autres caractères. Il est même amusant de noter que chez *spinus* Forst., type du genre *Nysson*, la cellule anale se termine souvent assez loin avant l'origine du cubitus.

*Synneurus* Costa, qui correspond au groupe d'*epeoliformis* de HANDLIRSCH, est mis en synonymie par PATE avec *Nysson s.s.* Il s'agit d'un groupe assez distinct, quoique moins nettement que *Brachystegus*, et j'ai hésité à le conserver comme sous-genre. J'y ai renoncé provisoirement, car d'autres espèces, comme *rufus* Handl. ou *erubescens* Morice sont également bien particulières et auraient autant de raisons que *Synneurus* de former des groupes séparés.

#### *Sous-genre Brachystegus* Costa.

Ce sous-genre correspond au groupe de *scalaris* de HANDLIRSCH. PATE admet que le groupe de *fulvipes* devrait aussi en faire partie, ce qui est inexact; *fulvipes* Costa et les formes voisines sont des *Nysson s.s.*, ne se rapprochant des *Brachystegus* que par les sternites ciliés chez les mâles.

### TRIBU DES ALYSSONINI

C'est à la suite de HANDLIRSCH (1925) que je réunis dans cette tribu les *Alysson* et les *Entomosericus*. Ces deux genres ont en commun la forme générale étroite et allongée, le collare relativement très développé, les lames mésonotales étroites, sans carène transversale, les carènes épïcénémiales présentes, mais peu développées, le deuxième éperon des tibias 2 absent ou petit, les fémurs postérieurs munis à l'extrémité d'un lobe bien développé (fig. 33). Signalons encore les caractères communs suivants: le labre est peu développé; les ocelles sont normaux; le stigma est normal; la cellule anale de l'aile postérieure se prolonge au-delà de l'origine du cubitus; le 6<sup>e</sup> tergite de la ♀ porte une aire pygidiale nettement limitée; le dernier article des antennes du ♂ est courbé. Assez souvent, le bord antérieur du clypéus est plus ou moins nettement

tridenté, caractère qui n'apparaît jamais dans les tribus précédentes.

Par ailleurs, ces deux genres présentent des différences très accusées dans la nervulation, la structure des mésopleures, la forme du propodéum, les derniers segments abdominaux du ♂ et l'armature génitale. Aurait-il mieux valu placer ces deux genres chacun dans une tribu distincte ? Je ne voudrais pas me prononcer avant d'avoir pu examiner des représentants des genres américains *Bothynostethus* Kohl et *Scapheutes* Handl. que leurs auteurs placent au voisinage d'*Alysson*. Si la parenté des deux genres *Alysson* et *Entomosericus* est douteuse, leurs affinités avec les autres tribus de la sous-famille sont également problématiques.

### Genre *Alysson* Panz.

Suivant l'exemple de KOHL, je réunis ici aux *Alysson* les *Didineis*, que je considère comme sous-genre; les deux groupes sont en effet très voisins.

Pour la description de ce genre, on voudra bien se reporter aux travaux de HANDLIRSCH et de KOHL. Je ne citerai ici que quelques caractères, en particulier ceux qui distinguent ce genre du suivant. Les carènes épiconémiales, nettes dans le haut, se perdent dans le bas (fig. 15); entre elles et les métapleures, les mésopleures sont parcourues par un assez large sillon horizontal, peu distinct d'ailleurs chez les *Didineis*; ce sillon est-il l'homologue de celui que l'on voit chez les *Gorytes* s.s. formé par la partie inférieure de la suture épisternale qui prolonge en avant la suture épimérale ? Je ne puis rien affirmer; il n'y a en tout cas rien, chez les *Alysson*, qui corresponde à la partie supérieure, verticale, de la suture épisternale des *Gorytes*. Le propodéum est très allongé avec des angles postérieurs plus ou moins dentés. Chez le ♂, le 8<sup>e</sup> sternite est terminé par deux longues pointes; l'armature génitale est très petite avec une pièce basale (cardo) proportionnellement beaucoup plus grande qu'elle ne l'est généralement. La 2<sup>e</sup> cellule cubitale est pétiolée (fig. 22). Hanches antérieures très allongées.

On peut distinguer les deux sous-genres d'après le tableau suivant :

- Nervulus antéfurcal, interstitiel ou légèrement postfurcal; deux taches blanches sur le deuxième tergite *Alysson* Panz.
- Nervulus nettement postfurcal (d'au moins sa propre longueur); pas de taches blanches sur le deuxième tergite *Didineis* Wesm.

*Sous-genre Alysson* Panz. s.s.

Aux caractères indiqués dans le tableau, on peut ajouter ce qui suit. Chez le ♂, le 7<sup>e</sup> sternite est peu chitinisé et souvent caché sous le 6<sup>e</sup>, réalisant alors la disposition que l'on retrouve chez les *Gorytini* et les *Nyssonini*; mais ici, comme l'a déjà noté KOHL, le fait n'est pas constant, variant chez une même espèce avec le mode de dessiccation. Chez le ♂, le dernier article des antennes n'est que faiblement courbé. Les tibias 2 ne montrent généralement qu'un éperon.

*Sous-genre Didineis* Wesm.

Chez le ♂, le 7<sup>e</sup> sternite est toujours visible et normalement chitinisé; le dernier article des antennes est fortement courbé. La cellule radiale est un peu plus longue que chez les *Alysson* s.s., et, sur les tibias 2, le 2<sup>e</sup> éperon est présent, quoique petit.

**Genre Entomosericus** Dahlb.

Pour ce genre isolé, formé seulement de deux espèces paléarctiques, il me semble également inutile de répéter ce qu'ont déjà dit HANDLIERSCH et KOHL. Disons cependant que les *Entomosericus* se distinguent entre autres des *Alysson* par les mésopleures où la carène épincémiale est tout à fait rudimentaire, tandis qu'il existe une suture épisternale, rectiligne, et une suture épimérale, horizontale, nettes. Le propodéum est court, sans pointes; les tergites abdominaux sont très fortement déprimés dans leur partie postérieure. Chez le ♂, le 7<sup>e</sup> et le 8<sup>e</sup> sternites sont visibles à l'extrémité de l'abdomen; le 8<sup>e</sup> est de forme particulière, ne portant pas de pointes terminales; l'armature génitale, très développée, est également d'un type très spécial, avec des valves longuement dédoublées en deux lobes. La deuxième cellule cubitale n'est pas pétiolée.

## TRIBU DES MELLININI

Les *Mellinus*, seuls représentants de cette tribu, ressemblent au premier abord aux *Gorytini*. Un examen attentif montre cependant qu'ils en diffèrent par une série de caractères, dont certains sont phylétiquement importants.

La tête, vue de face, est plus large que chez n'importe quel Gorytinien; le clypéus est également très large et son bord antérieur est tridenté, caractère que l'on ne retrouve que chez une partie

des *Alyssonini*; le labre est petit et presque entièrement caché. Le collare est très saillant; les lames mésonotales sont encore plus étroites que chez les *Alyssonini*, peu relevées, sans carène; sur les mésopleures, il n'y a pas de carène épiconémiale et les sutures épisternale et épimérale sont complètes, disposition que nous avons considérée comme primitive. Le métasternum est séparé du mésosternum par une échancrure encore plus profonde que chez les *Gorytini* (fig. 5); les hanches 2 sont contiguës. Le propodéum est long, avec des carènes entre ses faces latérales et postérieure. Le premier segment abdominal est allongé, pétioliforme, mais ce caractère se retrouve chez certains *Gorytiniens*. Le 7<sup>e</sup> sternite du ♂ est normalement chitinisé, visible sur la face ventrale de l'abdomen; le 8<sup>e</sup> est terminé par une pointe unique, large et pas très longue. L'armature génitale présente des volselles du type « primitif » avec un digitus recourbé et épaissi à l'extrémité. *Mellinus* présente un caractère de nervulation très particulier: la première nervure récurrente aboutit dans la première cellule cubitale et la deuxième nervure récurrente dans la troisième cellule cubitale (fig. 26). Les fémurs postérieurs, chez les femelles tout au moins, présentent un lobe, très peu développé.

La position systématique des *Mellinus* est douteuse. La structure de la tête, du thorax, la nervulation, les éloignent des autres tribus de la sous-famille. Par la configuration du thorax, ils ressemblent beaucoup aux *Philanthus*. Est-ce l'indice d'une parenté? Il faudrait des études plus poussées pour l'affirmer; je ne vois en tous cas pas d'inconvénients à laisser, provisoirement tout au moins, les *Mellinus* parmi les *Nyssoninae*.

#### Genre *Mellinus* F.

Je n'ajouterai rien à ce que je viens de signaler, renvoyant le lecteur, pour une description complète du genre, aux travaux de HANDLIRSCH et de KOHL.

#### TRAVAUX CITÉS

- ARNOLD, G. 1922-1944. *The Sphegidae of South Africa. Parts 1-15*. Ann. Transvaal Mus. 9-14.  
— 1945. *The Sphecidae of Madagascar*. Cambridge Univ. Press, 1-193.  
DE BEAUMONT, J. 1952 a. *La valeur systématique des caractères éthologiques*. Rev. suisse Zool. 59: 306-313.

- DE BEAUMONT, J. 1952 b. *Les Hoplisoides et les Psammaecius de la région paléarctique*. Mitt. schweiz. ent. Ges. 25: 211-238.
- 1953 a. *Le genre Olgia Radoszk.* Rev. suisse Zool. 60: 205-223.
- 1953 b. *Les Gorytes s.s. (= Hoplisus) de la région paléarctique*. Mitt. schweiz. ent. Ges. 26: 161-200.
- HANDLIRSCH, A. 1887-1895. *Monographie der mit Nysson und Bembex verwandten Grabwespen*. Sitzber. k. Ak. Wiss. Wien, Abt. 1, 95-104.
- 1925. In SCHRÖDER, Handbuch der Entomologie, 3.
- KOHL, F. F. 1896. *Die Gattungen der Sphegiden*. Ann. Naturhist. Hofmus. Wien, 11: 233-516.
- LOHRMANN, E. 1943. *Die Grabwespengruppe der Stizinen. Übersicht und Stammesgeschichte*. Mitt. münch. ent. Ges. 33: 188-208.
- 1948 (1944). *Die Grabwespengruppe der Bembecinen. Übersicht und Stammesgeschichte*. Ibid. 34: 420-471.
- MAYR, E., LINSLEY, E. G. and USINGER, R. L. 1953. *Methods and Principles of systematic Zoology*. McGraw-Hill Book Company.
- MORICE, F. D. 1897. *New or little-known Sphegidae from Egypt*. Trans. ent. Soc. London, p. 301-316.
- MUESEBECK, C. F. W., KROMBEIN, K. V. and TOWNES, H. K. 1951. *Hymenoptera of America north of Mexico*. U. S. Gov. Printing Office, p. 1-1420.
- PARKER, J. B. 1929. *A generic revision of the fossorial Wasps of the tribes Stizini and Bembecini with notes and descriptions of new species*. Proc. U. S. Nat. Mus., 75 (5): 1-203.
- PATE, V. S. L. 1936. *Studies on Nyssonine Wasps II. The subgenera of Sphecius*. Bull. Brooklyn ent. Soc. 31: 198-200.
- 1937. *The generic names of the Sphecoid Wasps and their type species*. Mem. amer. ent. Soc. 9: 1-103.
- 1938. *Studies in the Nyssonine Wasps IV. New or redefined genera of the tribe Nyssonini, with descriptions of new species*. Trans. amer. ent. Soc. 64: 117-190.
- 1940. *On two new genera of Nyssonine Wasps from the neotropical region*. Notulae Naturae, 55: 1-9.
- ROHWER, S. A. 1921. *Some notes on Wasps of the subfamily Nyssoninae with descriptions of new species*. Proc. U. S. Nat. Mus. 59: 403-413.
- ROTH, P. 1948. *Les Sphecius paléarctiques*. Ann. Soc. ent. France, 118: 79-94.
- SNODGRASS, R. E. 1910. *The thorax of the Hymenoptera*. Proc. U. S. Nat. Mus. 39: 37-91.
- WILLINK, A. 1947. *Las especies argentinas de « Bembicini »*. Acta zool. Lilloana, Tucuman, 4: 509-651.
- ZAVADIL, V. et SNOFLAK, J. 1948. *Kutilky (Sphecidae) Československé Republiky*.

# Systematisation des ramifications du nerf vague dans le plexus solaire chez le Rat blanc

W. MOSIMANN

INSTITUT D'ANATOMIE VÉTÉRINAIRE DE L'UNIVERSITÉ DE BERNE  
(Professeur H. ZIEGLER) et

INSTITUT D'ANATOMIE DE L'UNIVERSITÉ DE GENÈVE  
(Professeur J.-A. BAUMANN)

(Travail effectué à l'Institut d'Anatomie de l'Université de Genève)

avec 3 figures dans le texte

## 1. INTRODUCTION

Dans sa récente publication W. v. NIEDERHÄUSERN (1953) a montré que le rein n'était probablement pas innervé par le nerf pneumogastrique (X<sup>e</sup> nerf cranien) chez le Rat blanc. Le but du présent travail est de déterminer la topographie des ramifications du pneumogastrique dorsal dans la région du plexus solaire, et en outre de rechercher quelle est l'innervation végétative du pancréas et de la rate. Cette innervation est importante pour le physiologiste qui désire faire des expériences sur ces organes.

Il est bien connu que généralement l'innervation végétative abdominale emprunte les mêmes voies que les vaisseaux sanguins, et que les filets nerveux splanchniques terminaux sont situés dans l'adventice des artères. La vascularisation du pancréas et de la rate s'effectue par les rameaux pancréatiques, et spléniques respectivement, des artères sortant du tronc cœliaque, et de l'artère mésentérique supérieure. L'innervation sympathique est connue:

les filets du plexus solaire accompagnent les vaisseaux en question. L'innervation vagale est mal connue. On ne sait pas si les filets du pneumogastrique gagnent la rate et le pancréas par voie directe ou en passant par les ganglions semi-lunaires.

La bibliographie anatomique à ce sujet n'est pas unanime. On peut constater trois versions dans la description des ramifications du pneumogastrique dorsal:

1<sup>o</sup> Le X<sup>e</sup> dorsal, après avoir passé en arrière et un peu à gauche de l'embouchure de l'œsophage dans l'estomac, va se perdre dans le ganglion semi-lunaire, formant avec le grand splanchnique, qui se jette aussi dans ce ganglion, l'anse mémorable de Wrisberg. L'anatomiste est impuissant à démêler le plexus solaire (avec le simple scalpel on ne peut analyser la texture intime des nerfs qui sont le plus souvent hétérogènes); mais on admet que la physiologie a démontré que les branches se poursuivent avec le sympathique jusqu'à la plupart des viscères (HARTMANN-WEINBERG 1926, LESBRE 1923, G. et C. TARDIEU 1948, VILLIGER 1938).

2<sup>o</sup> C'est une seule branche plus ou moins forte du X<sup>e</sup> dorsal qui pénètre dans le ganglion semi-lunaire, tandis que des filets spéciaux sont destinés aux organes abdominaux (BRAUS u. ELZE 1940, CLARA 1953, COULOUMA 1936, 1937, GRAU 1943, HALLER v. HALLERSTEIN 1934, KOPSCH 1914, SISSON and GROSSMAN 1947). Concernant tout spécialement l'innervation du pancréas et de la rate les détails donnés par les auteurs sont différents: D'après BRAUS-ELZE (1940) les branches pour ces organes ne passent pas par le ganglion semi-lunaire; KOPSCH (1914) et CLARA (1953) ont vu que les filets pancréatiques semblent entrer dans le ganglion, mais en vérité se poursuivent sans y former de synapse. HALLER v. HALLERSTEIN (1934) dit que le pancréas et la rate sont atteints soit par des branches vagues directes soit par l'intermédiaire du ganglion semi-lunaire. Les autres auteurs ne s'expriment pas distinctement à ce sujet.

3<sup>o</sup> Les rapports entre le pneumogastrique et le ganglion semi-lunaire consistent en un accolement mais non en une liaison. Les filets vagues se poursuivent soit jusqu'aux organes soit jusqu'au ganglion rénal et au plexus hypogastrique (DELMAS et LAUX 1943, MARCHAL 1949, TINEL 1937, VILLEMIN et DUFOUR 1929).

La version mentionnée sous 2<sup>o</sup> est le point de vue de la plupart des auteurs.

Il est important de noter la remarque de Kiss (1931) que la situation n'est pas la même chez tous les animaux. D'après lui, les mammifères sont les seuls vertébrés dont le pneumogastrique est isolé mais en connexion avec le système sympathique abdominal. Chez quelques mammifères même (*Delphinus delphis* L., *Ornithorhynchus paradoxurus* Blum., *Didelphis virginiana* Kerr, *Genetta vulgaris* Less.) le système parasymphatique serait tout à fait séparé du sympathique. « Chez les simiens et une partie des autres mammifères la situation ressemble à l'anatomie de l'Homme ». D'autre part COULOUMA (1936) insiste sur l'existence d'un trajet variable du pneumogastrique chez les diverses espèces de mammifères.

## 2. LA MÉTHODE.

La cause du manque d'unanimité dans cette question est due au fait que tous les auteurs cités jusqu'ici se sont contentés de la dissection macroscopique pour l'analyse du plexus solaire. Il faut admettre que cette méthode, même en travaillant très soigneusement et à la loupe, ne permet pas de distinguer les filets sympathiques et parasymphatiques. Donc la dissection macroscopique ne suffit pas. D'autre part il faut reconnaître que les méthodes histologiques usuelles ne permettent elles non plus de distinguer les diverses sortes de fibres nerveuses. Par conséquent le succès d'une analyse du plexus solaire dépend d'une nouvelle méthode qui élimine cet inconvénient.

Le premier et jusqu'ici le seul chercheur qui ait réussi à démêler en une certaine mesure ce lacis nerveux est J. HAMMAR (1935). En se servant de l'imprégnation argentique il obtint une coloration différente des filets parasymphatiques (noir) et sympathiques (brun-noir). Il pense que cette teinte différente est due au calibre plus gros des fibres parasymphatiques ou bien à une différence dans leur composition chimique. Le résultat de ses recherches, exécutées chez plusieurs embryons humains, est en somme ce qui est résumé sous 2<sup>o</sup>. Il a vu que les fibres vagues (provenant uniquement du X *droit*) après avoir pénétré dans le plexus solaire se mêlent aux

fibres sympathiques. Les filets mixtes se poursuivent surtout vers le hile du foie, les intestins (duodénum) et les ganglions semi-lunaires, tandis que la rate et le pancréas sont atteints par quelques petites branches seulement. En outre la plupart des filets qui accompagnent d'abord l'artère splénique n'arrivent pas à la rate, et une partie des nerfs entrant dans le pancréas traversent cet organe et se poursuivent le long de l'artère mésentérique supérieure jusqu'aux intestins.

J. HAMMAR (1935) ne donne pas de détails techniques concernant sa méthode d'imprégnation argentique. Par conséquent personne ne peut répéter ces recherches sur d'autres objets. Cependant cette méthode n'est pas la seule qui donne des différences de teinte (BAUMANN 1937, 1941). Actuellement c'est la méthode d'imprégnation selon A. WEBER (1942, 1947) qu'on emploiera pour discerner les diverses sortes de fibres nerveuses; on observe alors le plus souvent que les fibres végétatives préganglionnaires sont assez fines et colorées en noir foncé, tandis que les postganglionnaires sont plutôt brunes et plus minces (v. NIEDERHÄUSERN 1953). Un filet postganglionnaire homogène considéré en totalité est d'une teinte beaucoup plus claire. Dans la région en question (plexus solaire) les filets sympathiques sont composés de fibres postganglionnaires et ceux du vague de fibres préganglionnaires. (Les cellules ganglionnaires sympathiques accolées plus haut aux troncs du nerf vague sont destinées surtout aux rameaux bronchiques (BOTAR et al. 1950, DOLGO-SABUROFF 1936).)

L'imprégnation argentique selon A. WEBER (1942, 1947) est une méthode fondée sur des recherches vraiment méthodiques et non seulement empiriques. En perfectionnant les résultats de M. SEKI (1940) et d'autres, A. WEBER (1946, 1947) a réussi à déposer l'argent dans les espaces intermicellaires des fibres nerveuses. C. A. BAUD (1947, 1948, 1949), en décrivant le dichroïsme des imprégnations métalliques neurofibrillaires, l'a prouvé. C. A. BAUD et E. PERNOUX (1951), dans leurs recherches ultrastructurales, ont démontré que c'est la texture plus ou moins dense de l'axone qui est la cause de la teinte différente des fibres nerveuses.

De plus la méthode de A. WEBER (1942, 1947) permet d'imprégner des blocs assez gros qu'on peut débiter en coupes sériées, condition indispensable pour la poursuite des filets nerveux dans leur trajet en rapport avec leur topographie.

Nous avons examiné une série de quelque 800 coupes microscopiques, imprégnées selon A. WEBER, se rapportant à la région du plexus solaire du Rat blanc. Les coupes sont effectuées selon un plan presque frontal. La reconstruction graphique de ces coupes nous a permis d'établir la topographie exacte de cette région (fig. 1).

### 3. DESCRIPTION DES RÉSULTATS OBTENUS (fig. 1 et 3).

L'œsophage et les vaisseaux forment le support des filets nerveux et des ganglions. L'œsophage se présente ici en forme d'anse, ce qui est dû à un artifice de la préparation. On voit le tronc coeliaque et l'artère mésentérique supérieure après leur émergence de la paroi ventrale de l'aorte. On note un rameau parmi plusieurs autres provenant de l'artère splénique. Le pancréas est vascularisé par divers rameaux issus de l'artère hépatique et de l'artère splénique; le rameau sortant de l'artère mésentérique supérieure ne va pas au pancréas, mais vascularise le tissu conjonctif entourant cette artère. (On peut supposer que l'artère mésentérique supérieure donne naissance plus bas à un ou plusieurs rameaux pancréatiques.)

Le Rat possède 5 ganglions dans la région; trois figurent sur notre dessin, tandis que deux, situés plus cranialement, dans le voisinage des glandes surrénales et au niveau de l'aorte (plexus surrénalien), ne sont pas indiqués. Parmi les trois ganglions mentionnés deux sont situés entre l'artère mésentérique supérieure et le tronc coeliaque des deux côtés (et représentent les ganglions semi-lunaires à l'arrivée des nerfs grands splanchniques), le troisième, un peu au-dessous de l'émergence de l'artère mésentérique supérieure, légèrement à gauche, impair mais valable pour les deux côtés (représente la masse ganglionnaire aortico-mésentérique). En plus, deux microganglions se trouvent entre le tronc coeliaque et l'artère mésentérique supérieure, ventralement par rapport aux ganglions principaux. (Dans le système splanchnique ces deux microganglions sont plus périphériques et appartiennent déjà aux plexus périartériels).

Les filets sympathiques (filets postganglionnaires) sont dessinés en blanc et d'une manière schématique, vu leur grand nombre. Les filets du vague sont indiqués en noir et avec exactitude quant à

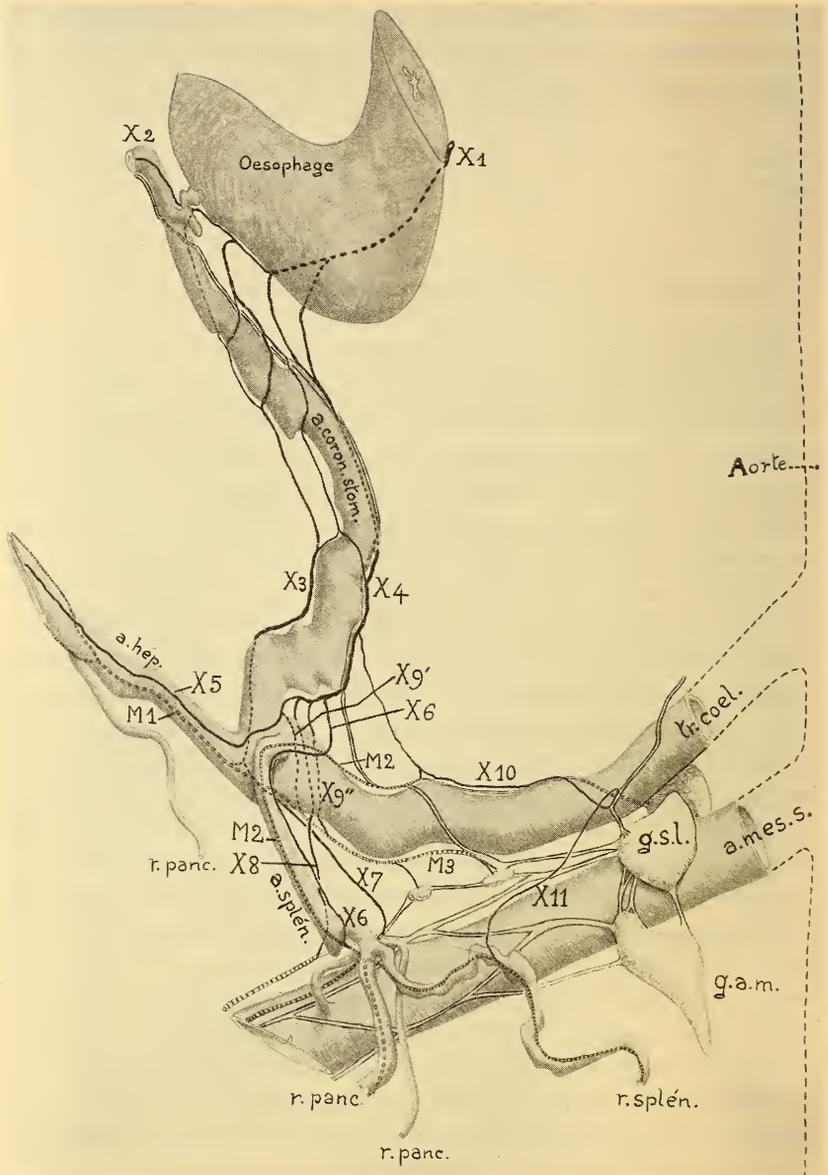


FIG. 1.

Systematisation des ramifications du nerf vague dans le plexus solaire chez le Rat blanc. (Dessin d'après une reconstruction graphique.)

tr. coel.: tronc cœliaque; a. coron. stom.: artère coronaire stomacique; a. hép.: artère hépatique; a. splén.: artère splénique; a. més. s.: artère mésentérique supérieure; r. panc.: rameaux pancréatiques (de l'artère hépatique et de l'artère splénique); r. splén.: rameau splénique (de l'artère splénique); g. s.-l.: ganglion semi-lunaire gauche; g. a.-m.: ganglion aortico-mésentérique; X<sub>1-11</sub>: filets vagues; M<sub>1-3</sub>: filets mixtes (de fibres préganglionnaires vagues et postganglionnaires sympathiques).

leur nombre et leur trajet. Cependant il y a quelques simplifications de sorte que parfois une seule ligne de la figure représente plusieurs petits faisceaux nerveux. Car dans le système nerveux végétatif on rencontre les filets dans une forme soit condensée soit dispersée (mais dans ce dernier cas l'ensemble des filets plexiformes a la même place topographique que les filets condensés correspondants de la reconstruction). Les filets mixtes sont marqués par un trait haché noir et blanc.

Le vague dorsal ( $X_1$ ) descend le long de l'œsophage, en position dorso-caudale. Puis il accompagne l'artère coronaire stomachique en se divisant en plusieurs filets. L'un d'eux ( $X_2$ ) suit aussitôt cette artère en direction de la périphérie (estomac). Les autres remontent le long de l'artère coronaire stomachique sur sa face dorsale et ventrale. Ils forment ainsi deux faisceaux ( $X_3$  et  $X_4$ ) composés chacun de plusieurs filets.

Au niveau de la division du tronc cœliaque en artère coronaire stomachique, hépatique et splénique, on note que les filets vagues se repartissent selon quatre directions:

- a) en accompagnant l'artère hépatique,
- b) en accompagnant l'artère splénique,
- c) en accompagnant l'artère mésentérique supérieure,
- d) en remontant le long du tronc cœliaque.

*ad a)* Il existe un filet ( $X_5$ ) provenant du  $X_4$  et d'aspect purement vagal, dont la plupart des fibres descendent sur la face gauche de l'artère hépatique. D'autre part un filet du  $X_3$ , se détachant sur la face droite de la bifurcation des artères, se mêle à des filets sympathiques, formant le filet mixte  $M_1$ , qui, pour sa part, accompagne aussi l'artère hépatique.

*ad b)* Deux filets d'aspect vagal et provenant du  $X_4$  courent d'abord le long du tronc cœliaque et puis sur la face dorsale de l'artère splénique. (Dans la figure 1 ces deux filets plus ou moins parallèles sont représentés par un seul trait et marqués  $X_6$ ). Un autre filet accompagnant la splénique prend naissance au carrefour nerveux sur la face craniale du tronc cœliaque; c'est le filet mixte  $M_2$ .

Plus loin  $X_6$  et  $M_2$  se rejoignent formant ainsi des faisceaux mixtes suivant et le rameau pancréatique et le rameau splénique. (Pour le filet  $X_{11}$ , voir *ad d*.)

*ad c)* L'artère mésentérique supérieure est entourée d'une assez grande quantité de filets postganglionnaires sympathiques. Leur nombre est beaucoup plus grand qu'il n'est indiqué dans la figure 1. Deux filets vagues s'y mêlent, ce sont  $X_7$  et  $X_8$ ;  $X_7$  comprend toutes les fibres restantes de  $X_3$  après la formation de  $M_1$ , tandis

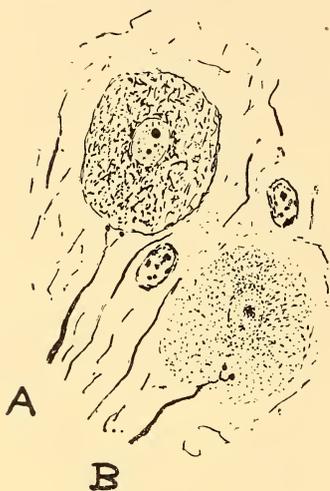


FIG. 2.

Dessin de deux synapses pré-ganglionnaires-vagales contre deux cellules ganglionnaires, observées dans un microganglion se trouvant entre le tronc cœliaque et l'artère mésentérique supérieure. Les appareils métaterminaux touchent la surface des cellules ganglionnaires, celui de la fibre vagale A est dans le même plan de coupe que le noyau de la cellule, celui de la fibre vagale B se trouve à la surface supérieure de la cellule ganglionnaire. Gross. env. 1200 fois.

que  $X_8$  provient de  $X_4$ , en passant sur la face droite du tronc cœliaque. (D'après les travaux modernes le vague serait surtout destiné au plexus myentérique d'Auerbach, tandis que les fibres postganglionnaires sympathiques et parasympathiques iraient au plexus de Meissner.)

*ad d)* Ce sont deux groupes de filets vagues qui remontent sur la face craniale et caudale du tronc cœliaque. Le groupe caudal comprend plusieurs filets vagues ( $X_9'$ ,  $X_9''$ ) qui passent du côté droit du tronc cœliaque. Ils remontent tous le long du tronc cœliaque, s'unifiant, se séparant de nouveau et se mêlant à des filets postganglionnaires sympathiques pour former  $M_3$ . Finalement ils pénètrent dans les deux microganglions qui se trouvent à cet endroit. Les appareils métaterminaux qu'on y retrouve (fig. 2) démontrent que ces fibres vagues forment des synapses dans ces deux ganglions. On ne peut pas reconnaître leurs fibres postganglionnaires, mais on admettra que celles-ci vont

se diriger vers la périphérie en accompagnant l'artère mésentérique supérieure.

Quant au faisceau du groupe cranial ( $X_{10}$ ) il remonte très haut jusqu'à un point, où il rejoint un filet sympathique. Celui-ci effectue une communication entre le ganglion surrénalien gauche et le

ganglion semi-lunaire gauche, comme on a pu le vérifier en examinant des coupes plus dorsales. Il a l'aspect d'un filet mixte; mais, puisqu'il n'y a pas de différence de coloration histologique entre les fibres préganglionnaires vagues et les fibres préganglionnaires sympathiques, on ne peut pas dire si les fibres noires dans ce filet sont vraiment des fibres vagues ou bien des fibres préganglionnaires sympathiques. En tout cas, après un court accolement, un filet d'aspect vagal ( $X_{11}$ ) redescend et atteint l'artère splénique.

Par conséquent le nombre des fibres vagues pénétrant dans le ganglion semi-lunaire ou les ganglions surrénaliens ne sera que petit ou nul.

Il est à noter que chemin faisant le filet  $X_{11}$  traverse un ganglion lymphatique. Cette particularité est intéressante au point de vue clinique, car une inflammation du ganglion lymphatique fournira la possibilité d'une affection du nerf. Ce voisinage intime des deux systèmes est d'ailleurs fréquent.

Concernant la place des filets sympathiques et parasympathiques dans l'adventice des vaisseaux nous avons constaté comme certains autres auteurs (v. NIEDERHÄUSERN, 1953) que les filets parasympathiques sont toujours superficiels par rapport aux filets sympathiques qui sont plus profonds.

#### 4. CONCLUSION.

Nous admettons comme v. NIEDERHÄUSERN (1953) que le pneumogastrique du Rat blanc ne pénètre pas (ou, tout au plus,

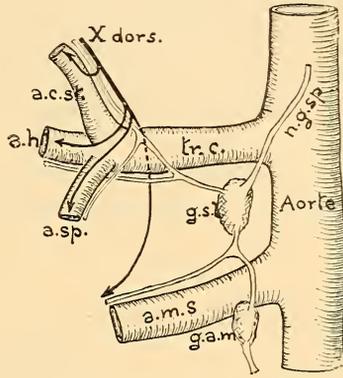


FIG. 3.

Schéma simplifié en vue sagittale, montrant le nerf grand splanchnique et le plexus solaire sympathique dorsal, contre l'aorte, et le nerf vague décalé ventralement chez le Rat, et rejoignant à la périphérie les plexus adventiciels des branches du tronc coeliaque et de l'artère mésentérique supérieure.

tr. c.: tronc coeliaque; a. c. st.: artère coronaire stomachique; a. h.: artère hépatique; a. sp.: artère splénique; a. m. s.: artère mésentérique supérieure; g. s.-l.: ganglion semi-lunaire gauche; g. a.-m.: ganglion aortico-mésentérique; n. g. sp.: nerf grand splanchnique; X dors.: nerf vague dorsal.

avec quelques fibres seulement) dans les ganglions semi-lunaires, comme le prouve la topographie de cette région.

Le pneumogastrique dorsal se divise en plusieurs filets accompagnant les artères issues du tronc cœliaque (soit l'artère coronaire stomacique, l'artère hépatique et l'artère splénique) et l'artère mésentérique supérieure.

Nous n'avons vu aucun filet du pneumogastrique se continuant en direction de la région de l'artère mésentérique inférieure.

Les filets mixtes accompagnant les vaisseaux irrigant la rate et le pancréas peuvent être considérés comme l'innervation de ces organes. (UTTERBACK (1944) semble être de même avis.)

La distinction des diverses sortes de fibres nerveuses est possible grâce à l'imprégnation argentique selon A. WEBER (1947).

#### BIBLIOGRAPHIE

- BAUD, C. A. 1947. *La structure inframicroscopique des cylindraxones, étudiée par l'imprégnation argentique dichroïtique*. Acta anat. 4: 44-48.
- 1948. *Le dichroïsme des imprégnations métalliques neurofibrillaires et sa signification*. Bull. hist. appl. 25: 14-21.
- 1949. *Biréfringence et dichroïsme des axones et des terminaisons nerveuses après imprégnation argentique*. C. R. Ass. Anat. 35. Réun. 1948: 61-64.
- BAUD, C. A. et E. PERNOUX. 1951. *Sur une différence de texture des axones dans les fibres nerveuses myéliniques et amyéliniques, révélée par le microscope électronique*. C. R. Acad. des sciences, Paris, 232: 1597-1599.
- BAUMANN, J. A. 1937. *Développement des ganglions rachidiens chez les vertébrés, les rameaux communicants et le nerf sinu-vertébral*. C. R. Ass. Anat. 32. Réun.: 44-48.
- 1941. *Différences de coloration pour les diverses sortes de fibres nerveuses dans les préparations histologiques obtenues par imprégnation aux sels d'argent*. C. R. Soc. phys. et hist. nat., Genève, 58: 74-78.
- BOTAR, J. et al. 1950. *Die Nervenzellen und Ganglien des n. vagus*. Acta anat. 10: 284-314.
- BRAUS, H. u. C. ELZE. 1940. *Anatomie des Menschen. IV. Bd.: Periphere Leitungsbahnen II, Haut und Sinnesorgane, Vegetatives Nervensystem*. Springer, Berlin.
- CLARA, M. 1942. *Das Nervensystem des Menschen*. Barth, Leipzig.

- COULOUMA, P. 1936. *La terminaison des nerfs pneumogastriques et ses variations. — Etude d'anatomie descriptive comparée chez l'Homme et dans la série des vertébrés.* Thèse, Fribourg.
- 1937. *La terminaison des nerfs pneumogastriques et ses variations chez Cœlogenys paca.* C. R. Ass. Anat. 32. Réun.: 104-111.
- DELMAS, J. et G. LAUX. 1943. *Anatomie médico-chirurgicale du système nerveux végétatif.* Masson, Paris.
- DOLGO-SABUROFF, B. 1936. *Zur Lehre vom Aufbau des Vagussystems. I. Ueber die Nervenzellen in den Stämmen des n. vagus.* Z. Anat. u. Entw. gesch. 105: 79-93.
- GRAU, H. 1943. *Die peripheren Nerven,* in ELLENBERGER-BAUM: *Handb. d. vergl. Anatomie d. Haustiere.* 18. Aufl. Springer, Berlin.
- HALLER v. HALLERSTEIN, V. 1934. *Kranialnerven,* in: *Handb. d. vergl. Anatomie v. BOLK, GÖPPERT, KALLIUS u. LUBOSCH.* Bd. II, 1. Hälfte. Berlin-Wien.
- HAMMAR, J. 1935. *Ueber den Aufbau des Plexus solaris.* Zeitschr. mikr.-anat. Forsch. 37: 519-537.
- HARTMANN-WEINBERG, A. 1926. *Der Plexus aorticus abdominalis der Anthropoiden.* Anat. Anz. 60: 545-484.
- KISS, F. 1931. *Le rapport entre le pneumogastrique et le grand sympathique.* Arch. Anat., Hist. Embryol. 13: 51-73.
- KOPSCH, F. 1914. *Nervensystem,* in: RAUBER's *Lehrb. d. Anatomie d. Menschen.* 2. Aufl. Abt. 5. Thieme, Leipzig.
- LESBRE, F.-X. 1923. *Précis d'anatomie comparée des animaux domestiques.* Tome II. Baillière & Fils, Paris.
- MARCHAL, G. 1949. *La terminaison du pneumogastrique abdominal chez quelques mammifères.* C. R. Ass. Anat. 36. Réun.: 454-459.
- v. NIEDERHÄUSERN, W. 1953. *La question du parasymphatique rénal. Recherches sur la limite inférieure du domaine du nerf vague.* J. Urologie 59: 565-577. — Thèse Genève 1954.
- SEKI, M. 1940. *Zur Theorie der histologischen Silberschwärzung.* Zeitschr. Zellforsch. u. mikr. Anat. 30: 539-566.
- SISSON, S. and J. D. GROSSMAN. 1947. *The anatomy of the domestic animals.* 3rd Edit. W. B. Saunders Comp., Philadelphia and London.
- TARDIEU, G. et C. TARDIEU. 1948. *Le système nerveux végétatif.* Masson, Paris.
- TINEL, J. 1937. *Le système nerveux végétatif.* Masson, Paris.
- UTTERBACK, R. A. 1944. *The innervation of the spleen.* J. Comp. Neur. 81: 55-68.
- VILLEMEN, F. et R. DUFOUR. 1929. *La terminaison du pneumogastrique droit dans l'abdomen chez l'Homme.* Ann. anat. pathol. et anat. norm. med.-chir. VI: 1005-1006.
- VILLIGER, E. 1938. *Die periphere Innervation.* Engelmann, Leipzig.

- WEBER, A. 1942. *Recherches sur la fixation des tissus adultes ou embryonnaires en vue de l'imprégnation des éléments nerveux par les sels d'argent*. Bull. hist. appl. 19: 128-136.
- 1946. *Les variations de l'imprégnation argentique dans le tissu nerveux*. Rev. méd. Suisse rom. 861-865.
- 1947. *Analyse des phases successives de l'imprégnation neurofibrillaire par l'argent réduit*. Bull. hist. appl. 24: 49-59.
-

# Beitrag zur Entwicklung und Metamorphose des Darmes bei *Xenopus laevis* Daud.

von

GEIGY, R. und ENGELMANN, F.

## Einleitung.

Der südafrikanische Krallenfrosch *Xenopus laevis*, dessen Züchtung und Entwicklung zum Adultfrosch erstmals von P. GASCHÉ (1943 und 1944) geschildert worden ist, hat sich seit einigen Jahren als ein äusserst günstiges Laboratoriumstier eingebürgert. Relativ einfach erreicht man durch Einspritzen von gonadotropem Hormon bei männlichen und weiblichen Tieren die Ablage und Befruchtung der Eier (P. GASCHÉ 1942). Die Larven werden bis zum Metamorphosebeginn mit einer Aufschwemmung von Brennesselpulver ernährt, eine Aufzuchtmethode, die 1948 von W. OCHSÉ beschrieben worden ist. Der genannte Autor vermittelt auch Angaben über den äusseren Aspekt der verschiedenen Entwicklungsstadien bis zum Abschluss der Metamorphose.

Eine spezielle Beschreibung der Darmmetamorphose gibt KREMER 1927. Er untersuchte rein histologisch ihren Ablauf bei *Rana temporaria*, *R. esculenta* und *Alytes obstetricans* und gibt ein ausführliches Literaturverzeichnis zum Thema.

Schliesslich wäre in diesem Zusammenhang E. BABÁK 1906 zu nennen, der über Fütterungsversuche an Larven von *Rana fusca*, *R. arvalis*, *R. esculenta* und *Pelobates fuscus* mit pflanzlichen Stoffen bzw. mit frischem Fleisch berichtet. Durch die verschiedene Nahrung erzielte er ganz unterschiedliche Darmlängen bei den Larven und zwar stets höhere Masse nach vegetarischer Fütterung.

Die eigenen Versuche beziehen sich vor allem auf die Entwicklung und Metamorphose des Darmtraktes bei *Xenopus laevis*. Die morphologischen Beobachtungen wurden histologisch ergänzt und bestätigten in dieser Hinsicht im wesentlichen die Ergebnisse von KREMER. Ferner wurde noch der Einfluss verschiedener Ernährung auf den Darm geprüft, indem Aufschwemmungen von Brennessel- bzw. Leberpulver verabfolgt wurden.

#### *Die Darmentwicklung während der larvalen Periode.*

Wenn man eine Anurenlarve ventral öffnet, so fällt sofort der einen bedeutenden Raum einnehmende, aufgerollte Darmtraktus auf. Im folgenden soll versucht werden, die Entstehung dieser Darmspirale zu beschreiben. Der Übergang vom anfänglich gestreckten Darmrohr zu den ersten Windungen konnte nicht beobachtet werden. Hingegen gelang es bei einem Tier, das am zweiten Tag nach dem Schlüpfen geöffnet wurde und noch keine Nahrung aufgenommen hatte, eine Darmlage festzustellen, wie sie in Abbildung 1 zu sehen ist. Den Verlauf der einzelnen Windungen versucht das Modell Abbildung 8 klar zu machen. Das Darmrohr kommt gestreckt aus cranialer Richtung, biegt dann nach ventral und wieder nach vorwärts um, wendet sich sodann nach der rechten Körperwand, um in einer flachen U-förmigen Schleife nach links hinüber zu traversieren. Dort erfolgt am mit  $x$  bezeichneten Punkt eine Biegung um  $180^\circ$ , indem sich der Darm in einer geschwungenen Linie dorsalwärts wendet, dann wieder nach hinten umknickt und gestreckt zum After führt. Zum Zeitpunkt der oben beschriebenen Situation ist das Darmepithel vielschichtig und enthält sehr viele Dotterschollen, die zum Teil zu Klumpen zusammengeballt sind. Das Epithel wird gegen das Lumen zu von einem Kutikularsaum überzogen, der eben sichtbar wird.

Der Übergang von den ersten Windungen zur Spirale vollzieht sich sehr rasch. In Abbildung 2 ist ein Tier dargestellt, das gleich alt, aber etwas weiter differenziert ist, wie dasjenige in Abbildung 1. Der Punkt  $x$  wandert im Gegensinn des Uhrzeigers und dadurch entsteht eine Windung nach der andern. Das histologische Bild zeigt, dass dieser Vorgang der ersten Spiralbildung und damit der Darmverlängerung darauf beruhen muss, dass sich das Epithel

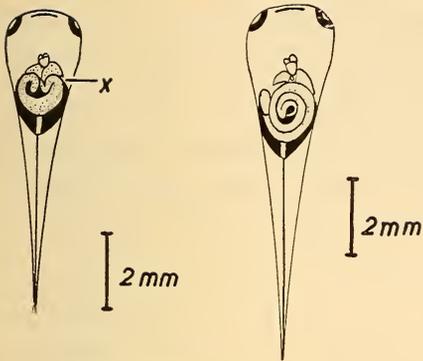


ABB. 1-2.

Abb. 1. Xenopuslarve 2 Tage nach dem Schlüpfen. — Abb. 2. Xenopuslarve 2 Tage nach dem Schlüpfen, aber etwas weiter differenziert.

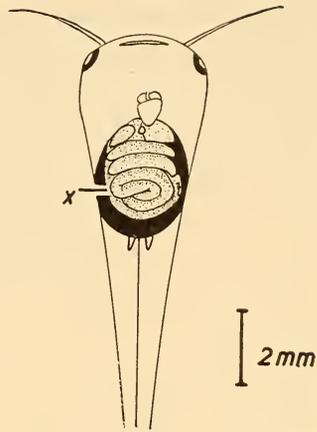


ABB. 3.

Etwa 12 Tage alt. Drehung der ganzen Spirale um 90°.

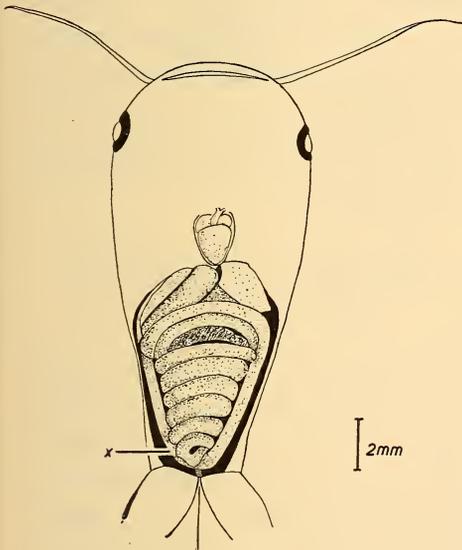


ABB. 4.

Kurz vor Metamorphosebeginn.

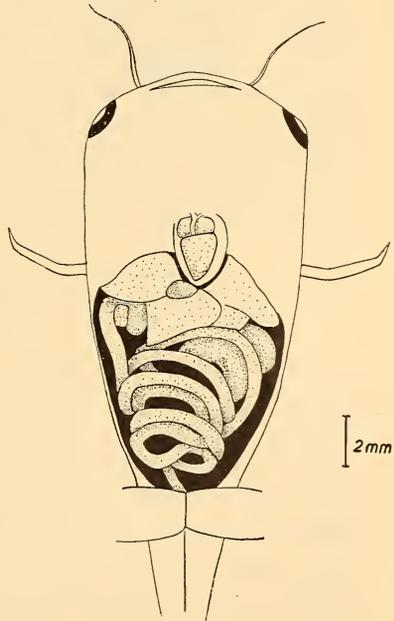


ABB. 5.

Völlige Auflösung der Darmspirale etwa 5 Tage nach Metamorphosebeginn.

zur einschichtigen Lage streckt, bis der Zustand auf Abbildung 10 erreicht ist; dann sind noch einige Dotterschollen zu beobachten, und der Kutikularsaum hat sich zu einem einförmigen Überzug geschlossen. Die weitere Entwicklung geht wie folgt vor sich. Wenn der Punkt  $x$ , und damit die Stelle an der sich der Darm in entgegengesetzter Richtung einrollt, ursprünglich ventral gelegen ist, so ändert sich später diese Situation, indem sich die ganze Spirale um  $90^\circ$  caudalwärts abdreht, wie dies die Abbildung 3 und 4, sowie das Modell Abbildung 9 zeigen. Die U-förmige Schleife von Abbildung 1 dehnt sich ebenfalls und legt sich nach dieser Drehung der Spirale äusserlich an. Wie man auch aus den Abbildungen sieht, hat die innere Spirale gegenüber der äusseren entgegengesetzte Drehrichtung. Bis zum Ende der larvalen Periode ändert sich jetzt in deren Lage nichts mehr, lediglich die Zahl der Windungen steigert sich auf 7 oder 8. Auch morphologisch und histologisch lässt sich kaum eine Differenzierung in verschiedene Darmabschnitte erkennen, indem das Darmrohr als einförmiger Schlauch erhalten bleibt. Einzig der Enddarm grenzt sich von der Mitte der Larvenperiode an deutlich ab, zeigt aber histologisch gegenüber dem Dünndarm keine Unterschiede. Kurz vor Beginn der Metamorphose ist eine schwache Anschwellung in der zukünftigen Magengegend zu sehen und zwar in der Schleife am linken vorderen Teil der Spirale. Diese Anschwellung ist auf die Entstehung der Magendrüsen zurückzuführen (Abb. 11).

#### *Die Darmentwicklung während der Metamorphose.*

Als Metamorphosebeginn kann der Zeitpunkt gelten, wo die Vorderbeine der Larve die Operkular-Haut durchstossen. Darauf vollzieht sich die gut 14 Tage dauernde Metamorphosekrise. In den ersten Tagen dieser Periode ändert sich im Froschdarm praktisch nichts. Man beobachtet lediglich eine Verkürzung des gesamten Darmes, was auf eine Entleerung zurückzuführen ist, wie weiter unten noch gezeigt wird. Im weiteren Verlauf der Metamorphose sieht man, wie sich die Darmspirale auflockert und oft ein wirres Knäuel von Windungen bildet. Abbildung 5 zeigt ein Tier, das am 5. Tage nach Metamorphosebeginn geöffnet wurde und wo man überhaupt keine Ordnung mehr erkennen kann. Es kommt aber ausnahmsweise auch vor, dass man bis zu einem weiter vorge-

schrittenen Stadium noch mehrere wohl geordnete Windungen findet. Zum oben beschriebenen Zeitpunkt zieht sich das Epithel zusammen, indem sich seine Zellen wieder mehrfach zu schichten beginnen (Abb. 12); auf diesen Vorgang dürfte auch die anfängliche Reduktion der Darmlänge zum Teil zurückzuführen sein. Zudem kann man jetzt schon beobachten, wie einzelne Zellen oder kleinere Zellgruppen ins Darmlumen ausgestossen werden (Abb. 13).

Mit dem Kürzerwerden des im Lauf der Metamorphose all-

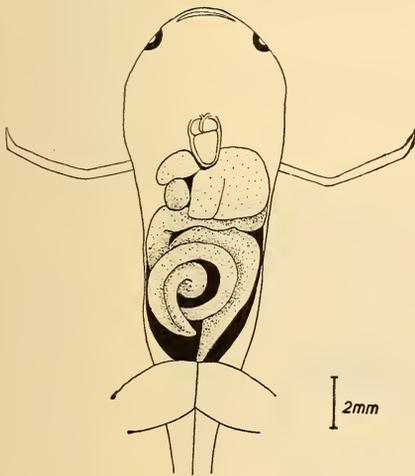


ABB. 6.

Der Magen ist auf die rechte Seite gewandert und der Darm ist auf die adulte Länge reduziert, etwa am 9. Tag der Metamorphose.

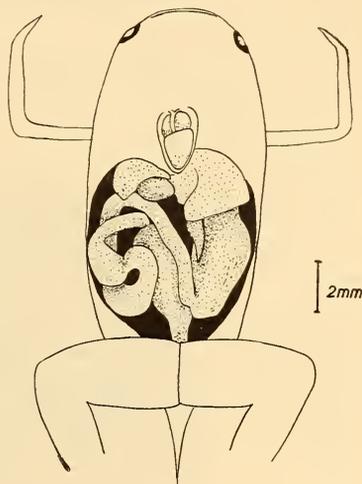


ABB. 7.

Der adulte Darmsitus nach vollendeter Metamorphose.

mählich schwindenden Schwanzes übernehmen nach und nach die Hinterextremitäten die Funktion der Fortbewegung. Sie werden kräftiger, genau so wie die Vorderextremitäten schon Greifbewegungen ausführen können. Während der Darm in wenigen Tagen verkürzt wird, bildet sich der Magen zu einer muskulösen Anschwellung aus und wandert auf die rechte Seite; in der Larvenperiode befand sich ja dieser Darmabschnitt auf der linken Seite. Mehr und mehr bietet nun das histologische Bild des Darmes ein wirres Durcheinander. Etwa am 8. bis 10. Tag der Metamorphose ist überhaupt keine Ordnung mehr im Epithel zu sehen: Ganze Zellklumpen werden ins Lumen ausgestossen, andere Teile wieder

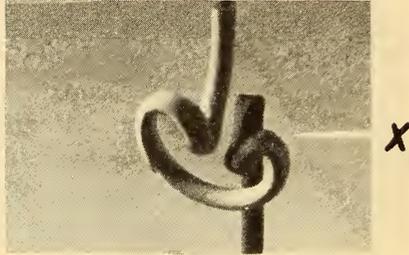


ABB. 8  
Modell des Darmes einer Xenopuslarve  
Abb. 1 entsprechend.

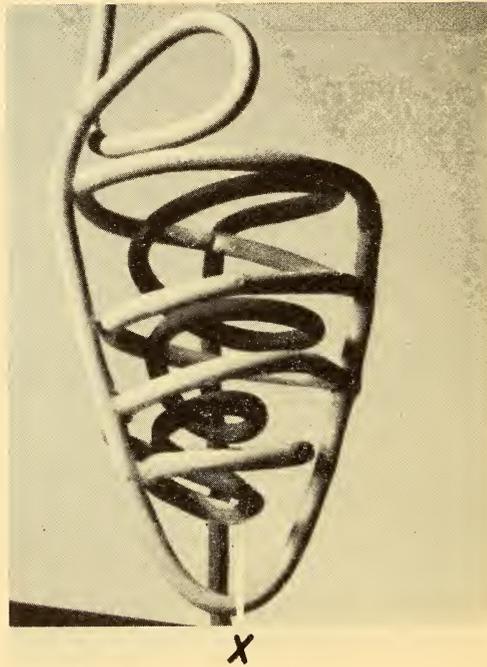


ABB. 9  
Modell des Darmes einer Xenopuslarve etwa  
Abb. 4 entsprechend.

bleiben im Verband und von diesen geht offenbar die Regeneration des Darmes aus. Es fällt aber schwer, die alten von den neuen Teilen, die schon wieder gebildet wurden, zu unterscheiden, denn Zerfall und Aufbau liegen dicht nebeneinander. Dass während dieser Periode keine Nahrungsaufnahme stattfinden kann, ist verständlich und wird durch Abbildung 14 verdeutlicht. In den darauffolgenden Tagen beginnt sich das Epithel rasch wieder zu ordnen, wobei dieser Regenerationsprozess von zahlreichen Mitosen in allen Darmteilen begleitet wird (Abb. 15).

Unterdessen hat sich der Schwanzstummel mehr und mehr reduziert und ist am 15. Tag nicht mehr zu sehen. Schon vom 12. Tage an entspricht der Darmsitus der Larve etwa demjenigen des adulten Frosches. Der Magen liegt auf der rechten Seite als kräftige, muskulöse Anschwellung; das Duodenum steigt auf und setzt sich im Dünndarm in mehreren Schlingen fort; deutlich ist auch der weite Enddarm zu erkennen (Abb. 7). Das histologische Bild zeigt nun wieder ein wohlgeordnetes, einschichtiges Epithel (Abb. 16). Duodenum und Dünndarm weisen, im Gegensatz zum Magen und Rectum, Längsfalten auf. Im Magen wird das Epithelium bald durch die verzweigt tubulösen Magendrüsen, sowie durch die *Muscularis mucosae* unterlagert. In allen Darmabschnitten nimmt die Submucosa und die Ring- und Längsmuskelschicht der *Muscularis* an Mächtigkeit zu, bis der anurentypische Adultzustand erreicht ist.

#### *Die Darmentwicklung bei verschiedener Ernährung.*

Um die Abhängigkeit der larvalen Darmentwicklung von der in dieser Periode aufgenommenen Nahrung zu untersuchen, wurden die Kaulquappen in zwei Versuchsserien von je ca. 300 Tieren (I und IIa) ausschliesslich mit Brennesselpulver, in einer dritten Serie (IIb) dagegen mit Leberpulver (fein vermörserter, getrockneter Rindsleber) gefüttert. Beide Nährstoffe mussten in feinsten Aufschwemmung dargeboten werden, da die Larven von *Xenopus* ihre Nahrung bekanntlich in Form schwebender Partikelchen durch Filtrieren des Wassers über eine Art Siebvorrichtung aufnehmen. Es stehen ihnen weder Hornkiefen noch -Zähne zum Abnagen von Muskelfasern oder dergl. zur Verfügung, so dass von der Verfütterung rohen Fleisches, wie dies BABÁK bei anderen Anurenarten tun konnte, abgesehen werden musste.

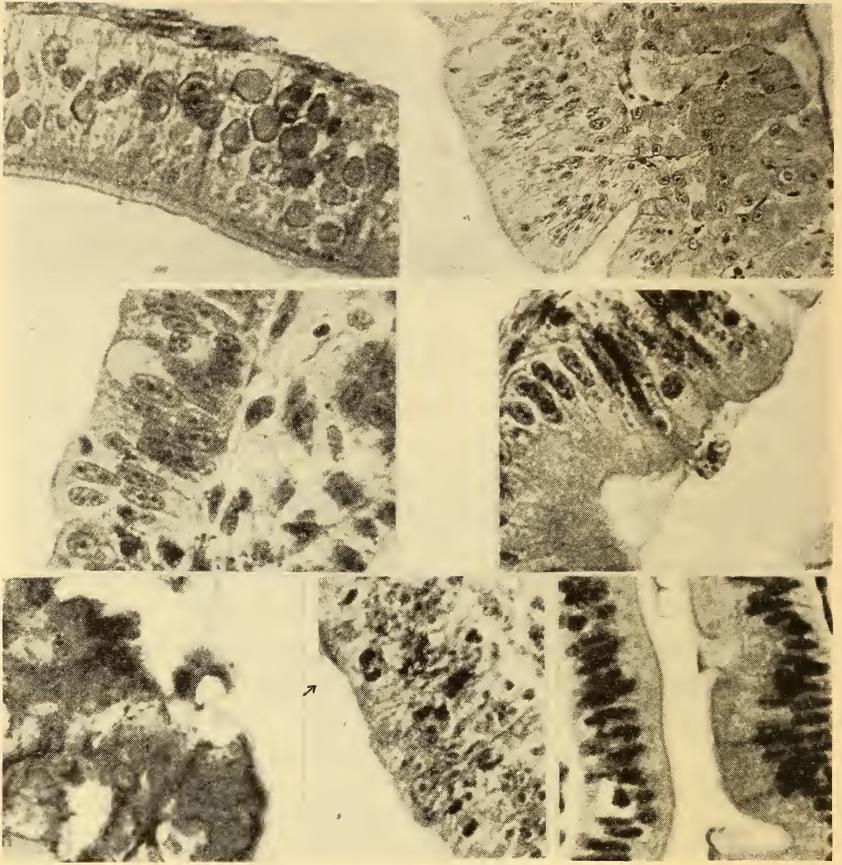
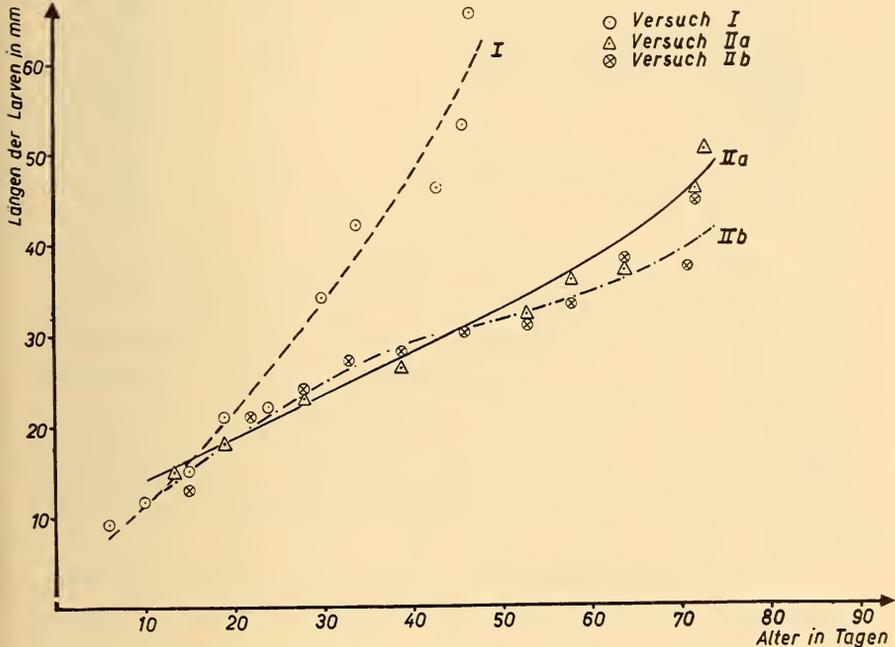


ABB. 10-16.

Abb. 10. Längsschnitt durch den Darm einer Larve, die noch keine Nahrung aufgenommen hat. Durchgehender Kutikularsaum. Fix. Bouin Duboscq; Färb. Hämatoxylin Delafield, Pikroindigocarmin. Vergr. ca. 1200  $\times$ . — Abb. 11. Längsschnitt durch die Magenwand einer kurz vor der Metamorphose stehenden Larve. Magendrüsen sind in Bildung; Kutikularsaum löst sich fransenartig auf. Fix. Bouin Duboscq; Färb. Hämatoxylin Delafield, Pikroindigocarmin. Vergr. ca. 700  $\times$ . — Abb. 12. Längsschnitt in der Duodenumgegend am 5. Tag der Metamorphose. Das Epithel ist wieder mehrschichtig geworden. Fix. Bouin Duboscq; Färb. Hämatoxylin Delafield, Benzopurpurin. Vergr. ca. 1200  $\times$ . — Abb. 13. Längsschnitt im Duodenum am 5. Tag der Metamorphose. Eine Zelle wird in das Lumen ausgestossen. Fix. Bouin Duboscq; Färb. Hämatoxylin Delafield, Benzopurpurin. Vergr. ca. 1200  $\times$ . — Abb. 14. Längsschnitt im Duodenum am 10. Tag der Metamorphose. Völlige Auflösung des Epithels. Fix. Kopsch; Färb. Hämatoxylin Heidenhain; Vergr. ca. 1000  $\times$ . — Abb. 15. Längsschnitt im Dünndarm am 11. Tag der Metamorphose. Zahlreiche Mitosen sind zu beobachten. Fix. Bouin Duboscq; Färb. Hämatoxylin Delafield, Benzopurpurin. Vergr. ca. 1200  $\times$ . — Abb. 16. Längsschnitt im Duodenum nach beendeter Metamorphose. Das Epithel ist wohlgeordnet und der Kutikularsaum neu gebildet. Färb. Hämatoxylin Delafield, Benzopurpurin. Vergr. ca. 1200  $\times$ .

Als prinzipielles Ergebnis dieser Versuche soll die Feststellung vorweggenommen werden, dass die Art des gebotenen Futters keinerlei Einfluss weder auf die morphologische noch auf die histologische Differenzierung des Darmtrakts hatte, sondern lediglich auf die Darmlängen der Versuchstiere. Auf der graphischen Darstellung A ist das Wachstum der Larven bis zum Metamorphosebeginn aufgetragen. Dabei zeigt sich zunächst der auf-



A. Gesamtlängen der Larven (Kopf-Schwanzspitze) bis zum Beginn der Metamorphose.

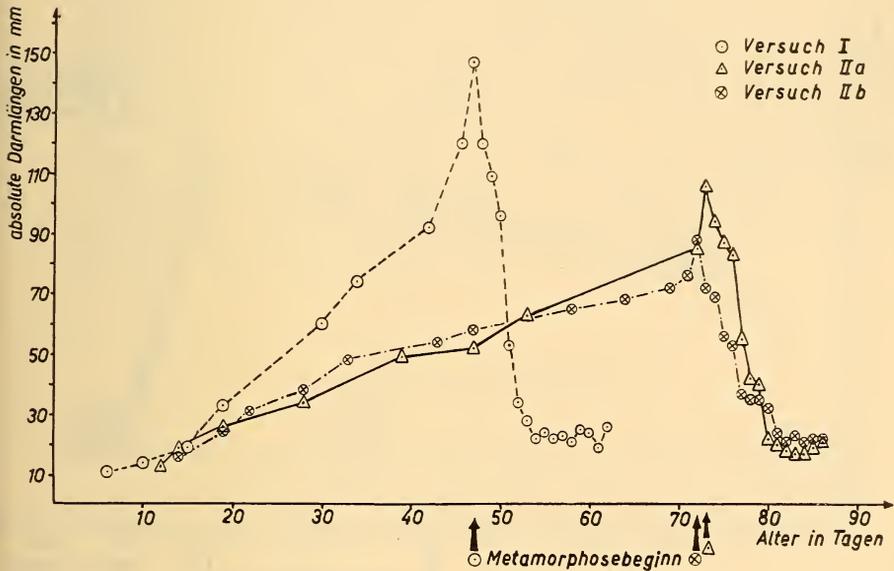
fallende Umstand, dass sich die Versuchstiere der Serie I (Brennessel-Futter) beinahe doppelt so schnell entwickelten und bedeutend grösser wurden als diejenigen der Serie IIa (Brennessel-Futter) und IIb (Leber-Futter). Die äusseren Zuchtbedingungen wie Temperatur, Belichtung, Wasserwechsel, Fütterungsintensität waren in allen Serien dieselben. Einzig das verwendete Zuchtwasser war verschiedener Provenienz, indem es bei I aus einer Wasserleitung im nördlichen Schwarzwald (mittleres Murgtal), bei IIa und b aus einer Basler Quelle stammte. Eine chemische Analyse der beiden Wasserarten ergab folgenden Vergleich:

	Schwarzwald Wasser	Basler Wasser
Reaktion (p <sub>H</sub> )	6,4	7,3
Trockenrückstand (mg im Liter)	57	588
Oxydierbarkeit	6,4	5,0
Freies Ammoniak	0,05	0
Nitrit-Ion	0,01	0,01
Nitrat-Ion	6	44
Chlor-Ion	3,0	2,0
Sulfat-Ion	8,6	98,4
Alkalität, in franz. Härtegraden	1,5	25,0
Gebundene CO <sub>2</sub> mg im Liter	6,6	110,0
Freie	—	23,0
Aggressive	—	0
Eisen	0,04	0,07
Gesamt-Härte in franz. Härtegraden	1,5	38,0
Bleibende Härte	0	13,0

Es fällt vor allem die relative Kalkarmut des aus Urgestein stammenden Schwarzwaldwassers auf, und wir müssen es dahingestellt sein lassen, ob sich dadurch die Entwicklungsbedingungen für *Xenopus* so viel günstiger gestalteten. Diesem Unterschied gegenüber ist derjenige, der sich zwischen den Serien IIa und b beobachten lässt, bedeutend geringer. Er drückt sich aus in einer etwas rascheren Entwicklung der Leberfresser und darin, dass Brennesselfresser etwas grösser werden als die mit Leber gefütterten Larven.

Auf der Darstellung B sind die absoluten Darmlängen graphisch aufgetragen. Auch hier zeigt sich die bereits erwähnte Differenz in der Entwicklungsdauer zwischen den Serien I und II, wobei aber interessanterweise die Metamorphosekrise dieselbe Zeit beansprucht. Auch sonst ergeben alle Kurven ein ähnliches Bild, d. h. einen sich steigernden Anstieg zum Maximum, wobei nun allerdings die Leberfresser hinter den Brennessel-Larven deutlich zurückbleiben. Beim Einsetzen der Metamorphose erfolgt überall eine Reduktion der Darmlänge innerhalb weniger Tage auf dasselbe Niveau. In der Zeit vom 4. bis auf den 8. oder 9. Tag erreicht der Darm ein minimales Längenmass, das man etwa als „adulttypisch“ bezeichnen könnte. Selbstverständlich ist er später in die normalen Wachstumsvorgänge mit einbezogen. Wie bereits früher erwähnt, ist zu berücksichtigen, dass die Darm-Reduktion in den ersten Tagen fast lediglich auf die Entleerung des gesamten Darm-

inhaltes, die eine Volumen-Verringerung des Organes zur Folge hat, zurückzuführen ist. (Lässt man Versuchstiere in der Mitte der Larvenperiode einige Tage hungern, so dass ihr Darm leer wird, dann beobachtet man eine ähnliche, künstlich provozierte Darm-Reduktion.) Später macht sich zusätzlich der Ab- und Umbau des Darmes geltend. Bemerkenswert ist noch die Beobachtung, dass die Leberfresser mit einer geringeren Futter-

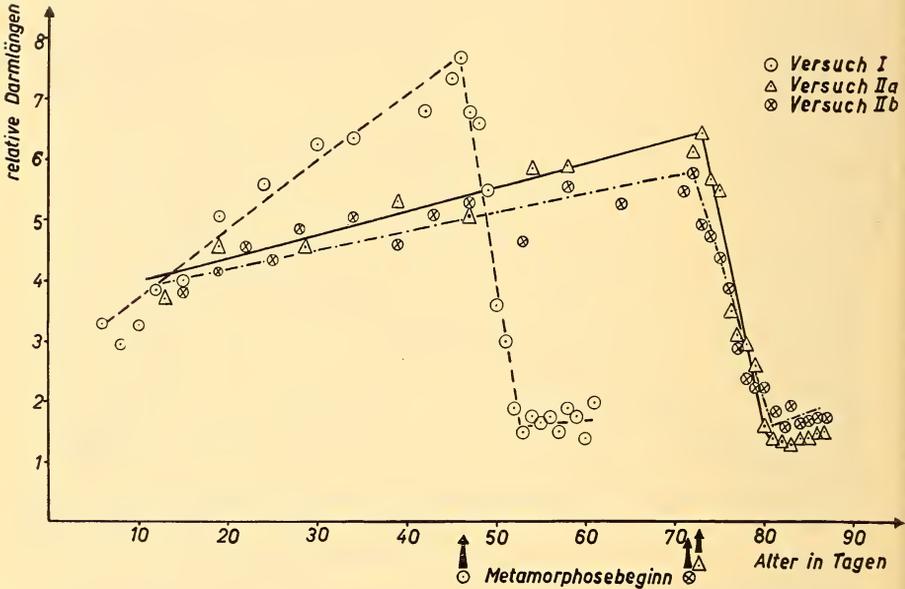


B. Absolute Darmlängen der Larven bis nach vollendeter Metamorphose

menge satt wurden, indem die je ca. 300 Tiere der Serien I und IIa total 4,5 gr Brennesselpulver, die 300 der Serie IIb dagegen nur 0,8 bis 1,0 gr Leberpulver aufgenommen haben.

In Darstellung C ist die relative Darmlänge eingetragen. Darunter verstehen wir den Quotienten aus der absoluten Darmlänge und der Körperlänge. Da bei der Metamorphose der Schwanz abgebaut wird, kann er nicht in die Messungen miteinbezogen werden. Wir bestimmen deshalb die Körperlänge aus der Entfernung von der Schnauze bis zu dem Punkt, wo die Mittellinien der Hinterbeine die Medianebene des Körpers schneiden. Wie man sieht, nimmt die relative Darmlänge im Verlauf der larvalen Entwicklung im gleichen Masse wie die Körperlänge zu und fällt

dann im Verlauf der Metamorphose wieder schroff ab. Bis zum Ende der Metamorphose nimmt sie dann nochmals etwas zu, da die Körperlänge bis zum Ende der Metamorphose noch weiter abnimmt und der Darm sich wieder etwas streckt (vgl. Darstellung B). Ein Vergleich zwischen IIa und b ergibt nun deutlich, dass die relative Darmlänge der Leberfresser weit unter derjenigen der Pflanzenfresser bleibt. Weitere Messungen ergaben, dass dies auch



C. Relative Darmlängen der Larven bis nach vollendeter Metamorphose.

für den *Darmdurchmesser* der Fall ist, indem erwachsene Larven bei den Pflanzenfressern Darmdurchmesser von 0,7—0,8 mm, bei den Fleischfressern dagegen von nur 0,5—0,6 mm aufweisen. Auch hierin zeigt sich, dass die Pflanzenfresser eine grössere Darminnenfläche ausbilden.

#### Zusammenfassung.

Auf Grund eines umfangreichen, morphologisch, histologisch und physiologisch ausgewerteten Materials von *Xenopus laevis* wird zunächst die Ausbildung der larvalen Darmspirale vom

frischgeschlüpften Larvenstadium an bis zur Metamorphose geschildert. Sodann wird die im Lauf der Metamorphose vor sich gehende Darmreduktion, die von der Ausbildung der adult-typischen Darmabschnitte gefolgt wird, beschrieben. Auch alle wesentlichen histologischen Vorgänge, welche die larvalen und postlarvalen Veränderungen des Darmtraktes begleiten, sind berücksichtigt.

In drei Versuchsserien von je etwa 300 Tieren ist sodann der Einfluss der Futterqualität auf die Entwicklung der Larven und speziell ihres Darmes untersucht worden. Die Fütterung mit einer Aufschwemmung feinsten Leberpulvers erwies sich als nahrhafter, als diejenige mit Brennesselpulver, d. h. es wurden merklich geringere Quantitäten benötigt, um eine normale Entwicklung zu garantieren. Dagegen erreichten bei Brennessel-Futter die Versuchstiere eine bedeutendere Endgrösse, und ihr Darm war länger und weitlumiger als derjenige der Leberfresser.

#### LITERATURVERZEICHNIS

- BABÁK, E. 1906. *Experimentelle Untersuchungen über die Variabilität der Verdauungsröhre*. Arch. Entw.-Mech. Org. 21: 611-702.
- KREMER, J. 1927. *Die Metamorphose und ihre Bedeutung für die Zellforschung. II. Amphibia*. Zeitschr. mikrosk. anat. Forsch. 9: 99-233.
- GASCHE, P. 1942. *Hormonwirkung bei niederen Tieren*. Ciba Zeitschrift, Sondernummer 18. Juni. 139-142.
- 1943. *Die Zucht von Xenopus laevis und ihre Bedeutung für die biologische Forschung*. Rev. Suisse Zool. 50: 262-269.
- *Beginn und Verlauf der Metamorphose bei Xenopus laevis Daud.* Helv. Physiol. Pharm. Acta 2: 607-626.
- OCHSÉ, W. 1948. *Die Zucht des südafrikanischen Krallenfrosches Xenopus laevis Daud.* Gynaecologia 126: 57-74.
-



# REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

MAURICE BEDOT

fondateur

PIERRE REVILLIOD

directeur honoraire

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

EMILE DOTRENS

Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

AVEC LA COLLABORATION DE

GASTON MERMOD

Conservateur de zoologie et malacologie

et

HERMANN GISIN

Conservateur des arthropodes

*Ce fascicule renferme les travaux présentés à l'Assemblée  
générale de la Société de Zoologie suisse tenue à Neuchâtel,  
les 13 et 14 mars 1954.*

GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG  
1954



# REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 61. En cours de publication.

	Pages
N° 1. E. DOTTRENS. Eugène PENARD, Président d'honneur de la Société Suisse de Zoologie, 1855-1954 . . . . .	1
N° 2. Hans WACKERNAGEL. Der Schnabelwulst des Stars ( <i>Sturnus vulgaris L.</i> ) . . . . .	9
N° 3. Peter BOPP. Schwanzfunktionen bei Wirbeltieren. Ein Beitrag zur vergleichenden Biologie und Psychologie der Wirbeltiere . . . . .	83
N° 4. H. P. HAEFELFINGER. Inkretorische Drüsenkomplexe im Gehirn decapoder Cephalopoden. (Untersuchungen an <i>Illex coindeti</i> ) . . . . .	153
N° 5. P. STEINMANN. Ueber die Wirkung von Substanz F (Demecolcin) aus <i>Colchicum autumnale</i> auf den Regenerationsvorgang bei Planarien . . . . .	163
Fascicule supplémentaire. Hans BURLA. Zur Kenntnis der <i>Drosophiliden</i> . Französisch West-Afrika. (Mit 224 Textabbildungen und 5 Tabellen) . . . . .	1-218
N° 6. P. TSCHUMI. Konkurrenzbedingte Rückbildungen der Hinterextremität von <i>Xenopus</i> nach Behandlung mit einem Chloraethylamin. (Mit 32 Textabbildungen.) . . . . .	177
N° 7. W. WITTMER. Zur Kenntnis der <i>Cantharidae</i> und <i>Malachiidae</i> der Insel Formosa. (Mit 4 Textabbildungen.) . . . . .	271
N° 8. J. DE BEAUMONT. Remarques sur la systématique des Nysosoinae paléarctiques (Hym. Sphecid.) . . . . .	283
N° 9. W. MOSIMANN. Systématisation des ramifications du nerf vague dans le plexus solaire chez le Rat blanc. (Avec 3 figures dans le texte.) . . . . .	323
N° 10. R. GEIGY und F. ENGELMANN. Beitrag zur Entwicklung und Metamorphose des Darmes bei <i>Xenopus laevis</i> Daud. . . . .	335
N° 11. L. GALLIEN. Hormones sexuelles et différenciation du sexe chez les Amphibiens. Conséquences génétiques. (Avec 7 figures dans le texte.) . . . . .	349
N° 12. Peter BOPP. Zur Topographie der Murmeltierterritorien. (Mit 9 Textabbildungen.) . . . . .	374

(Voir suite page 3 de la couverture)

## Prix de l'abonnement :

Suisse Fr. 60.—

Union postale Fr. 65.—

(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*, Muséum d'Histoire naturelle, Genève

---

MITGETEILT AN DER GENERALVERSAMMLUNG DER SCHWEIZERISCHEN  
ZOOLOGISCHEN GESELLSCHAFT IN NEUCHÂTEL DEN 13. UND 14. MÄRZ 1954

COMMUNICATIONS FAITES À L'ASSEMBLÉE GÉNÉRALE DE LA  
SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE, TENUE À NEUCHÂTEL LES 13 ET 14 MARS 1954

---

N° 11. **L. Gallien**, Paris. — Hormones sexuelles et différenciation du sexe chez les Amphibiens. Conséquences génétiques. Avec 7 figures dans le texte.

Appréciée avec le recul du temps, la période qui chevauche l'année 1935, semble avoir marqué un tournant pour les recherches d'endocrinologie et d'embryologie sexuelle chez les Vertébrés.

A partir de 1935, en effet, trois groupes d'auteurs, V. DANTCHAKOFF, WILLIER et coll., WOLFF et GINGLINGER, montrèrent que l'expression phénotypique du sexe chez le poulet pouvait être profondément infléchie et presque inversée sous l'action d'une hormone sexuelle de l'adulte, l'œstrone. Dès lors une voie riche de promesses se trouvait ouverte et les biologistes déjà familiarisés avec telle ou telle classe de Vertébrés allaient s'engager dans l'étude du rôle et des modalités d'action des hormones sexuelles chez les Vertébrés. Ayant abordé dès cette époque le problème pour les Amphibiens, il me paraît possible après avoir exposé les principaux résultats acquis, de dégager des travaux de l'ensemble des auteurs quelques conclusions d'une portée générale.

Quels problèmes se posaient et comment se posaient-ils en 1935 ?

L'analyse du phénomène de *free-martin* des Bovidés par LILLIE à partir de 1916, la réalisation par BURNS en 1925 de ce *free-martin* expérimental que constitue la mise en parabiose de deux embryons d'Amphibiens avaient démontré l'existence d'hormones embryonnaires. Celles-ci actives à un stade précoce du développement foetal ou larvaire doivent être qualitativement différentes chez le germe mâle ou femelle, déterminé génétiquement lors de la fécondation de l'œuf, et modeler la différenciation embryonnaire de la sphère sexuelle potentiellement ambisexuelle, soit dans le sens mâle, soit dans le sens femelle. Ces substances

embryonnaires constituent donc l'un des chaînons qui lient les gènes de sexualité à la manifestation morphogénétique des caractères sexuels germinaux et somatiques. Or les travaux antérieurs avaient montré précisément que chez les Vertébrés, les caractères sexuels secondaires étaient contrôlés par les hormones sexuelles élaborées par les gonades. Entre 1930 et 1935 la constitution chimique et la synthèse de ces hormones étaient acquises: ce sont des stéroïdes dérivant d'un noyau commun, le noyau phénanthrène.

Pouvait-on imaginer que ces hormones de l'organisme adulte étaient capables d'agir à un stade beaucoup plus précoce de l'ontogénèse et au total de mimer les actions des hormones embryonnaires, inconnues chimiquement, mais dont on était conduit à admettre l'existence et le rôle? Tel fut le point de départ des recherches.

Ce premier problème devait théoriquement permettre d'en aborder un second, d'ordre essentiellement génétique.

Si on arrivait à infléchir et finalement à inverser le sexe génétique d'un Vertébré d'une manière totale, stable et physiologiquement fonctionnelle, on pouvait dès lors envisager un croisement entre deux mâles ou deux femelles génétiques, l'un des partenaires, tout en conservant son équipement chromosomique ayant préalablement « viré » son sexe physiologique. C'était reprendre la voie ouverte par les magistrales expériences de PONSE (1927) avec les crapauds, et du même coup apporter la preuve de ce concept de l'hétérogamétie d'un sexe, l'autre étant monogamétique, problème d'hérédité, découlant de ce qu'il est convenu d'appeler la théorie chromosomique de l'hérédité.

Les Amphibiens se sont révélés un matériel particulièrement favorable pour aborder ces problèmes. Cependant les résultats sont apparus plus complexes qu'on ne pouvait l'imaginer à priori.

## I. ACTION DES HORMONES SEXUELLES SUR LA GONADE.

### 1) *Inversion des femelles génétiques en mâles par le propionate de testostérone chez les Ranidae (Anoures).*

Chez les *Ranidae*, il a été démontré que l'on pouvait inverser totalement les femelles génétiques en mâles et obtenir par conséquent 100% d'individus porteurs de testicules.

Je prendrai comme exemple le cas de *Rana temporaria*, notre grenouille rousse (GALLIEN 1937, 1938, 1944). Dans l'expérience initiale (GALLIEN 1937), il a été injecté à des têtards, la valeur de 20  $\gamma$  de propionate de testostérone par animal, sous la peau de la cavité branchiale, le traitement appliqué en plusieurs injections, débute à l'âge de 10 jours, c'est-à-dire avant toute différenciation sexuelle, et est poursuivi pendant toute la vie larvaire. A la métamorphose, tous les animaux étudiés possédaient des testicules. Il

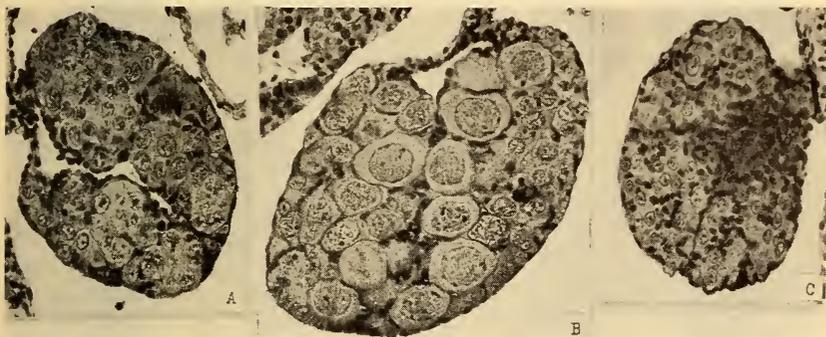


FIG. 1.

Gonades de *Rana temporaria* à la métamorphose. Race indifférenciée.

A. Témoin: ovaire — B. Animal traité par une solution huileuse de benzoate d'œstradiol (dose faible): ovaire — C. Animal traité par le propionate de testostérone: testicule.

s'agissait d'une race indifférenciée dans laquelle tous les animaux passent initialement par un stade femelle, observable à la métamorphose, avant que 50% des individus, les mâles génétiques, n'acquièrent après la métamorphose des testicules (fig. 1).

Cette expérience démontre que le propionate de testostérone provoque chez les têtards de *Rana temporaria*, la masculinisation de la gonade de tous les animaux traités, que ceux-ci soient génétiquement mâles ou femelles.

Le sexe induit est stable (GALLIEN 1944). Il n'y a jamais retour au sexe génétique primitif (fig. 4 D), et à l'âge de plus d'un an, la gonade continue à se développer dans le sens d'un testicule. Ce fut le premier cas connu d'une inversion totale et permanente du sexe chez les Vertébrés.

Ce résultat est obtenu quel que soit le mode de traitement: celui-ci peut être appliqué seulement avant, ou seulement après la métamorphose; dans ce cas, à ce stade, l'ovaire déjà différencié est rempli d'auxocytes en pleine croissance. On peut aussi traiter les animaux par l'hormone femelle (œstradiol), puis secondairement, après la métamorphose par l'hormone mâle. Enfin, la masculinisation de femelles génétiques n'est pas modifiée, même si après la métamorphose on traite les animaux par l'œstradiol. Il résulte de tous ces faits que l'action androgène est extrêmement puissante.

MINTZ et WITSCHI (1946) et MINTZ (1948) sur *Rana sylvatica* ont montré que les doses efficaces pour obtenir la masculinisation sont extraordinairement faibles. Une solution aqueuse d'hormone mâle (propionate de testostérone) est encore active à la concentration de

$\frac{1}{1.000.000.000}$ , le seuil inférieur assurant une masculinisation complète est représenté par une concentration de  $\frac{1}{500.000.000}$ .

Les résultats relatifs à *Rana temporaria* ont été étendus et pleinement vérifiés chez *R. pipiens* (WITSCHI et CROWN 1937, FOOTE 1938), *R. catesbiana* (PUCKETT 1939-1940), *R. clamitans* (MINTZ, FOOTE et WITSCHI 1945), *R. sylvatica* (MINTZ 1948), *R. agilis* (VANNINI 1941, PADOA 1947).

2) *Inversion des mâles génétiques en femelles chez les Urodèles (Ambystoma-Hynobius-Pleurodeles) et les Anoures (Xenopus) par l'hormone femelle (œstrone, œstradiol).*

Le résultat inverse du précédent a pu être obtenu chez les Urodèles traités par l'hormone femelle (œstrone, œstradiol). BURNS (1938) chez *Ambystoma punctatum*, ACKART et LEAVY (1939) chez *Ambystoma tigrinum*, FOOTE (1941) dont le travail extensif chez *Ambystoma opacum*, mérite d'être particulièrement signalé; HANAOKA (1939-1941 a) chez *Hynobius retardatus*, ont observé la féminisation par l'œstrone et l'œstradiol.

Reprenant cette question chez un Triton, *Pleurodeles Waltlii*, mais en m'attachant à poursuivre l'élevage des animaux inversés jusqu'à la maturité sexuelle j'ai pu (1950 a, 1954), obtenir 100% de femelles en traitant pendant toute la vie larvaire des têtards de cette espèce par des solutions aqueuses de benzoate d'œstradiol.

La concentration parfaitement efficace est de 600  $\gamma$ /1 litre d'eau. Ayant atteint l'état adulte, ces animaux ont pondu. Ceci établit que l'induction féminisante est définitive et peut, nous le verrons, être physiologiquement tout à fait fonctionnelle (fig. 2).

Le résultat est décisif et les observations sur les diverses espèces éprouvées concordent. Les Urodèles nous apportent par conséquent

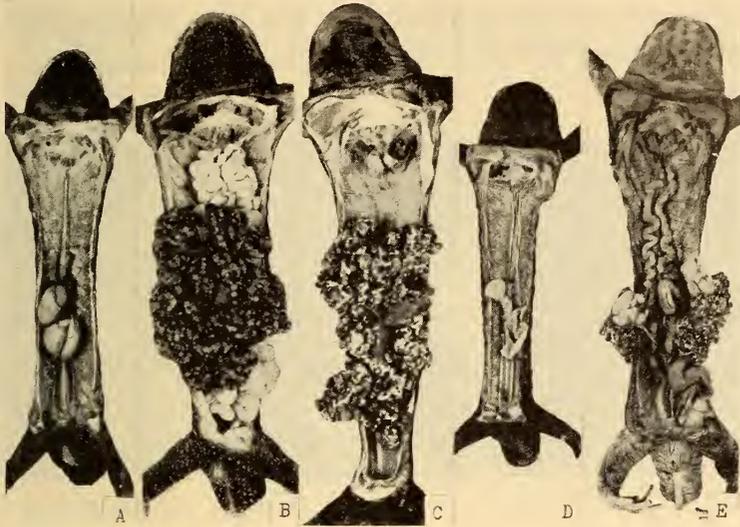


FIG. 2.

Action du benzoate d'œstradiol sur la différenciation sexuelle de  
*Pleurodeles Wallii*.

- A. Mâle adulte témoin — B. Femelle adulte témoin — C. Femelle obtenue après traitement gynogène (dans cette expérience les oviductes sont limités à la région ostiale) — D. Femelle jeune obtenue après traitement gynogène ménagé, les oviductes sont normaux, état qui sera pleinement fonctionnel — E. Femelle intersexuée obtenue après un traitement gynogène ménagé.

le second cas connu d'une inversion totale du sexe chez les Vertébrés. Il s'agit ici de l'inversion  $\text{♂} \rightarrow \text{♀}$ .

Plus récemment, WITSCHI et ALLISON (1950) ont mentionné, dans une brève publication, l'action féminisante de l'œstradiol sur un Anoure inférieur *Xenopus laevis* Daudin (famille des *Pipidae*) et sur *Alytes obstetricans* Laurenti. J'avais moi-même des expériences en cours sur le Xenope et j'ai réussi (1953) la féminisation totale chez cette espèce et dans 100% des cas par le benzoate d'œstradiol

administré en solution aqueuse. Les premières femelles inversées devenues adultes ont maintenant commencé à pondre (fig. 3 A).

Les deux résultats fondamentaux: masculinisation totale par l'hormone mâle chez les *Ranidae* et féminisation totale par l'hormone femelle des Urodèles et du Xenope (Anoures), représentent actuellement les exemples les plus remarquables de l'action des hormones sexuelles sur la gonade des Vertébrés: l'*inversion totale et permanente du sexe*, inversion qui dans les meilleurs cas donne des animaux pleinement fonctionnels.

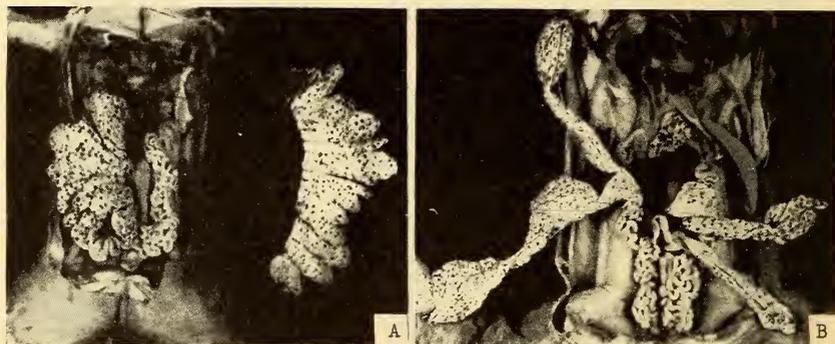


FIG. 3.

- A. Xenope, totalement féminisé après traitement par le benzoate d'œstradiol. L'ovaire gauche a été détaché et photographié isolément pour montrer son aspect parfaitement régulier et normal. Les oviductes sont typiques —  
 B. Xenope, femelle adulte obtenue après traitement larvaire par le propionate de testostérone. Aspect atypique et lacinié des ovaires.

### 3) *Actions partielles ou temporaires sur la gonade: Intersexualité.*

En étendant les recherches à d'autres espèces d'Amphibiens et en faisant varier les modalités expérimentales des actions hormonales, on devait constater que les résultats n'étaient pas toujours aussi décisifs que ceux dont nous venons de parler. Deux facteurs importants à considérer sont apparus. La *Taxonomie* d'une part: toutes les espèces n'ont pas la même réactivité pour une hormone donnée. La *concentration* des substances actives d'autre part, a permis de démontrer l'existence de seuils d'activité et a abouti dans certains cas aux effets qualifiés de paradoxaux (PADOA 1936).

a) *Rôle de la taxonomie — Cas de Discoglossus pictus.*

Dans nos recherches (GALLIEN 1950 c) plusieurs séries de têtards ont été traités par des solutions huileuses (injections) ou hydro-alcooliques (bains) de benzoate d'œstradiol. Les concentrations ont été de 50  $\gamma$ /1 litre, 125  $\gamma$ /1 litre, 500  $\gamma$ /1 litre, 2.000  $\gamma$ /1 litre (solutions hydroalcooliques) et sensiblement 70  $\gamma$  par têtard (solutions huileuses). Nous noterons que cette gamme couvre et dépasse très largement les concentrations éprouvées par les *Ranidae* dont il sera ultérieurement question. Au total, pour 172 animaux étudiés, il y avait 101 femelles et 71 animaux intersexués à tendance femelle plus ou moins accentuée. La proportion sexuelle des témoins était 58 ♀♀: 52 ♂♂.

On peut donc conclure que chez *Discoglossus pictus*, l'action du benzoate d'œstradiol sur la gonade est purement féminisante, mais limitée. Les femelles génétiques évoluent normalement en femelles, les mâles génétiques deviennent des intersexués à tendance femelle variable. Le degré d'intersexualité ne paraît pas lié à une concentration particulière de l'hormone femelle. Ceci signifie que dans les limites très larges de concentrations employées, le benzoate d'œstradiol n'arrive pas à miner exactement l'action des hormones embryonnaires inductrices naturelles, comme nous l'avons vu pour les Urodèles et le Xenope. La nature de l'espèce éprouvée joue pour un même groupe zoologique un rôle important dans la réaction gynogène à l'hormone femelle, ce qui traduit l'importance du facteur taxonomique.

b) *Rôle des concentrations.**Urodèles.*

Nous avons pu mettre en évidence (GALLIEN 1954) ce rôle avec une certaine précision chez le Pleurodèle. Ainsi qu'il a été dit, la concentration en hormone femelle (benzoate d'œstradiol) qui se montre pleinement féminisante est de 600  $\gamma$ /1 litre d'eau. En utilisant des concentrations décroissantes: 100  $\gamma$ /1 litre; 50  $\gamma$ /1 litre; 50  $\gamma$ /1 litre, 5  $\gamma$ /1 litre, nous avons constaté que l'hormone avait toujours un effet purement gynogène, mais jusqu'à un seuil d'action seulement, seuil qui se situe un peu au-dessous de 50  $\gamma$ /1 litre. En effet, à cette concentration, on voit apparaître de l'inter-

sexualité (fig. 2 E). Pour la valeur de 5  $\gamma$ /1 litre on observe des mâles typiques (15  $\text{♀♀}$ : 9  $\text{♂♂}$ ), l'action gynogène est alors sans effet notable sur la différenciation de la gonade.

### *Ranidae.*

Utilisé à doses faibles sur une race différenciée de *Rana temporaria* (souche pyrénéenne de PRATLONG), le benzoate d'œstradiol administré en solutions huileuses sur la base de 32  $\gamma$  par têtard est faiblement féminisant: alors que 28 témoins donnaient 13  $\text{♂♂}$  et 15  $\text{♀♀}$ , le lot des 32 animaux traités et étudiés à la métamorphose révélait: 18  $\text{♀♀}$ : 12  $\text{♂♂}$  (GALLIEN 1941).

Sur une race indifférenciée où normalement tous les individus passent par un stade femelle, nous avons constaté (GALLIEN 1941) qu'avec des doses de 20  $\gamma$  à 80  $\gamma$  (injections huileuses), les têtards possédaient tous des ovaires à la métamorphose. Cette expérience, si elle est moins démonstrative que la précédente, montre que pour les concentrations utilisées, l'action possible de l'œstradiol est encore gynogène (fig. 1 B).

Chez *Rana clamitans*, MINTZ, FOOTE et WITSCHI (1945) et chez *Rana pipiens* FOOTE (1938) ont retrouvé cette faible action gynogène. Enfin, sur *Rana catesbiana*, mais en association avec un traitement hypophysaire (PUCKETT 1939-1940) a obtenu également une féminisation marquée.

Si nous laissons de côté cette dernière observation, pour laquelle le traitement hypophysaire introduit un nouveau facteur, nous pouvons dire qu'aux doses faibles, l'hormone femelle est légèrement féminisante chez les *Ranidae*, réaction qui tranche avec l'extrême sensibilité à l'action androgène de la testostérone pour les mêmes animaux.

#### c) *Instabilité de la féminisation par le benzoate d'œstradiol chez Rana temporaria.*

Les conclusions précédentes sont renforcées par la démonstration que chez *Rana temporaria*, un traitement par le benzoate d'œstradiol n'empêche pas finalement la manifestation du sexe génétique mâle (GALLIEN 1944).

Si dans une race indifférenciée de *Rana temporaria*, on administre aux têtards pendant la vie larvaire la valeur de 20  $\gamma$  à 80  $\gamma$  de benzoate d'œstradiol par têtard, et si on arrête le traitement

à la métamorphose, époque à laquelle, nous l'avons vu, tous les animaux ont des ovaires, puis si on élève ensuite les jeunes grenouilles, on constate qu'en dépit de ce traitement féminisant initial, les mâles génétiques développent des testicules. Au-delà du 100<sup>e</sup> jour de vie on trouve par exemple 96 ♀♀: 78 ♂♂.

Si dans la même race, le traitement féminisant est prolongé après la métamorphose (100  $\gamma$  à 250  $\gamma$  par têtard après ce stade),

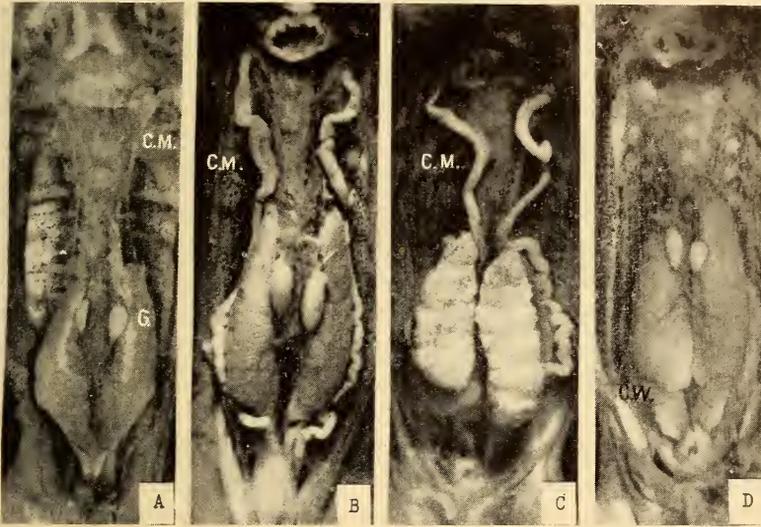


FIG. 4.

Gonades et tractus génital de *Rana temporaria*, âgées de 6 mois.

- A. Mâle témoin — B. Mâle génétique ayant reçu du benzoate d'œstradiol après la métamorphose: hypertrophie des canaux de Muller, la gonade est un testicule — C. Femelle génétique ayant reçu du benzoate d'œstradiol après la métamorphose: hypertrophie des canaux de Muller, la gonade est un ovaire — D. Animal ayant reçu du propionate de testostérone: développement d'une vésicule séminale (C.W.); disparition des canaux de Müller, la gonade est un testicule — C.M. Canal de Müller — C.W. Canal de Wolff — G. Gonade.

on constate que les mâles génétiques acquièrent encore des testicules. Au-delà du 100<sup>e</sup> jour on dénombre 56 ♀♀: 50 ♂♂. Cependant l'hormone femelle traduit son activité en provoquant une hypertrophie massive des canaux de Müller (fig. 4 A, B, C).

Par conséquent chez les *R. temporaria* génétiquement mâles, soumises à un traitement féminisant, l'évolution normale du sexe

génétique mâle rappelle ce qui est connu chez le poulet où des embryons mâles initialement féminisés, deviennent mâles après l'éclosion, même si les injections d'hormone femelle sont entretenues. Ce fait souligne la dualité des facteurs (génétiques et embryologiques) intervenant dans l'organogénèse sexuelle.

#### 4) *Les réactions de type paradoxal.*

Les faits que nous venons de rapporter sont relativement simples et leur interprétation semblerait facile, au moins à priori, si des résultats qualifiés de paradoxaux n'étaient venus compliquer lourdement le tableau des réactions des Amphibiens aux hormones sexuelles.

Les actions de type paradoxal obtenues chez les Amphibiens sont de type assez divers. Il n'est pas sûr que les mécanismes en cause soient identiques, d'autant que l'effet paradoxal n'est pas propre aux seuls Amphibiens. Dans ces conditions, il est bon d'exposer chaque cas d'espèce. Il restera à déterminer si entre les divers cas bien étudiés il existe un lien commun.

##### a) *Action amphisexuelle et effet paradoxal de l'hormone femelle chez les Ranidae.*

Ce phénomène décrit en 1936 par PADOA fut le premier effet paradoxal observé et c'est à son sujet que l'auteur italien proposa le terme qui pour des raisons pratiques d'expression s'est trouvé confirmé par l'usage.

Eprouvant sur des têtards d'une race différenciée de *Rana esculenta*, l'effet d'une solution aqueuse d'œstrone (cristallovar IBI, glanduboline Richter, folliculine Byla), PADOA (1936-1938) observa un effet androgène total: tous les animaux avaient des testicules.

Dans ces expériences initiales, on pouvait semble-t-il mettre en cause la pureté des hormones utilisées. L'avenir devait lever ce doute et montrer que l'hormone femelle a réellement une action amphisexuelle et que le sens de son action est lié aux doses employées.

Deux groupes d'expériences en ont apporté la démonstration. Une ponte de *Rana temporaria* est divisée en deux lots (GALLIEN 1940-1941). Le premier est traité par injection d'œstra-

diol à doses faibles (20  $\gamma$  à 80  $\gamma$ ), comme il a été exposé ci-dessus : tous les têtards autopsiés à la métamorphose sont femelles. L'autre lot est traité par une solution aqueuse de la même hormone, préparée par le même établissement (Roussel). La concentration initiale fut de 2.000  $\gamma$  par litre et un nouvel apport équivalent fut réalisé pendant la vie larvaire. Sur 27 animaux on obtint 23 mâles et 4 intersexués. Parallèlement PADOA (1942) établissait de son côté, que chez *Rana esculenta* c'est bien la concentration de l'hormone femelle qui contrôle le sens de son action morphogène. Aux concentrations de 60  $\gamma$ /1 litre, on obtient 100% de femelles (action gynogène ♂  $\rightarrow$  ♀). Cette concentration correspond sensiblement à celle des injections en solution huileuse chez *Rana temporaria*. Aux concentrations de 120  $\gamma$ /1 litre, PADOA obtint des intersexués. Enfin, aux concentrations de 250  $\gamma$  à 1000  $\gamma$ /1 litre tous les animaux étaient des mâles.

Ces deux résultats se recoupent et établissent qu'une hormone femelle type, le benzoate d'œstradiol, manifeste une action amphisexuelle; elle se montre bivalente, l'action gynogène ou androgène est fonction de la concentration du produit.

Ce résultat n'a pas été correctement expliqué actuellement. On peut exclure l'idée d'une impureté des hormones employées, étant donné l'origine multiple et les précautions prises. L'idée d'une altération, au cours de son action métabolique, du produit est facile à proposer. Elle est peu satisfaisante et à peu près indémonstrable. On a également mis en cause une série d'interactions endocriniennes: relais hypophysaire ou surrénalien par exemple. La suite des observations ne plaide pas en faveur d'une action hypophysaire et l'expérimentation basée sur la surrénale est difficile. Une autre explication possible est fondée sur une rupture d'équilibre dans les réactions du couple médulla-cortex de la gonade embryonnaire. C'est une hypothèse de travail en faveur de laquelle plaident les expériences poursuivies sur les Urodèles.

Cette hypothèse fait intervenir une compétition entre les territoires inducteurs de la différenciation sexuelle, dont les possibilités peuvent être modifiées par les doses extra-physiologiques utilisées. Cette voie qui actuellement nous paraît la plus fructueuse n'a pas encore été éprouvée chez les *Ranidæ*.

b) *Action paradoxale de l'hormone mâle chez les Urodèles. Féminisation des mâles génétiques.*

L'un des résultats les plus curieux obtenus avec les hormones sexuelles chez les Amphibiens a été l'observation d'une féminisation des gonades consécutive à l'administration d'hormone mâle chez les Urodèles. Les premiers faits ont été rapportés par FOOTE (1940-1941) chez les Ambystomes: *A. macula-*

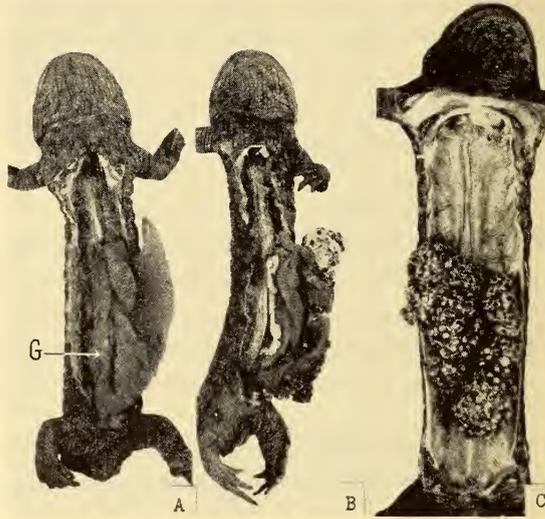


FIG. 5.

Evolution des gonades chez des Pleurodèles traités pendant la vie larvaire par le propionate de testostérone.

- A. Animal de 17 mois; la gonade droite (G.) est étroitement appliquée sur le corps jaune et reste encore très vestigiale (14 mois après cessation du traitement) — B. Animal de la même série, même traitement, même âge que le précédent; les ovaires sont plus avancés dans leur développement, mais la gonade droite est très en retard sur celle de gauche — C. Animal traité par l'hormone mâle; âge 2 ans; les ovaires ont atteint leur plein développement; pas d'oviducte.

*tum*, *A. tigrinum*, *A. opacum*. Cet auteur constata que les mâles génétiques traités par le propionate de testostérone pendant la vie larvaire manifestaient une certaine féminisation de leurs gonades. MINTZ (1947) reprenant l'expérience sur une souche spéciale de femelles génétiques de constitution WW (souche de Humphrey), n'observa pas d'action masculinisante de l'hormone mâle sur ces animaux qui développèrent des ovaires.

BURNS (1939) avait rapporté cependant une action masculinisante de l'hormone mâle chez *A. punctatum*. Le traitement avait commencé tardivement (60<sup>e</sup> jour) et fut poursuivi pendant 45 jours jusqu'à la métamorphose. L'hormone fut injectée en solution huileuse (250  $\gamma$  en 45 jours). On observait de l'intersexualité chez les femelles génétiques, les mâles génétiques ne paraissaient pas affectés. Nous avons vu que FOOTE ne retrouva pas les résultats de BURNS chez les espèces qu'il étudia. J'ai alors repris (GALLIEN 1950 b) la question à partir de 1948 sur un Triton, *Pleurodeles Waltlii*, en utilisant des solutions hydroalcooliques de propionate de testostérone. Le traitement commencé d'une manière très précoce (10<sup>e</sup> et 16<sup>e</sup> jour) et, pour une série, le 40<sup>e</sup> jour, fut poursuivi pendant toute la vie larvaire jusqu'à la métamorphose. La concentration était de 600  $\gamma$ /1 litre. Sur 132 animaux, 90 purent être suivis et étudiés (fig. 5).

A la métamorphose, les gonades sont profondément inhibées. Dans les cas les plus favorables, on observe seulement un cordon blanchâtre, très mince, dont le sexe est indiscernable. Parfois, on a l'impression d'une destruction totale de la glande. L'inhibition de la gonade dure longtemps: à 10 mois, dans plusieurs cas, les glandes, ou l'une des glandes, sont toujours vestigiales. Plus tard, à partir de 11 mois (et exceptionnellement à 7 mois), l'examen montre que les gonades évoluent dans le sens femelle. A 10 mois, les ovaires bien que parfaitement typiques, sont encore nettement retardés par rapport aux témoins. Enfin, à 2 ans, les animaux ont des ovaires normaux. Au total sur 66 animaux étudiés entre le 7<sup>e</sup> et le 24<sup>e</sup> mois, j'ai obtenu 63 ♀♀, 1 ♂, et 2 ♂♂. Ces trois derniers animaux appartenaient à la série où le début du traitement avait été tardif. L'étude des témoins donna 39 ♀♀ et 43 ♂♂. Ainsi le propionate de testostérone inhibe d'abord profondément le développement de la gonade, puis lorsque le traitement a cessé, celle-ci évolue en un ovaire typique pour la quasi-totalité des animaux, de sorte que tous les mâles génétiques (à l'exception des deux individus intersexués), sont finalement inversés en femelles. L'inversion se révèle totale, permanente, et par conséquent beaucoup plus poussée encore que dans les expériences de FOOTE. On assiste alors à ce résultat de type paradoxal, d'animaux mâles ou femelles génétiques qui, ayant été traités par l'hormone mâle, deviennent des femelles. Celles-ci n'avaient pas

de callosités et leur canal de Muller, à l'exception d'un vestige ostial, était absent.

En premier lieu il a été démontré chez *Pleurodeles Waltlii* (GALLIEN 1954) que la féminisation n'est pas liée à une concentration de l'hormone mâle. Si chez ce triton, on opère avec des concentrations respectives de 600  $\gamma$ /1 litre, 100  $\gamma$ /1 litre, 50  $\gamma$ /1 litre, 5  $\gamma$ /1 litre, on observe que la réaction est toujours gynogène jusqu'à la dose de 5  $\gamma$  où mâles et femelles apparaissent en nombre sensiblement égal. Pour 100  $\gamma$  et 50  $\gamma$ , il apparaît des intersexués de caractère variable et qui s'interprètent comme des mâles génétiques incomplètement inversés. Il y a donc un seuil en deçà duquel l'hormone mâle est inefficace, mais au-delà, elle aboutit toujours à une féminisation.

L'examen attentif des coupes montre que la féminisation est corrélative d'une profonde inhibition du mésonéphros. C'est là le point le plus intéressant. Tout se passe comme si l'hormone mâle exerçait une puissante action inhibitrice sur la néphrogénèse. Ceci entraîne une agénésie partielle, mais étendue du mésonéphros, en même temps que du territoire médullaire de la gonade embryonnaire. La médulla étant détruite, il reste le second inducteur sexuel, le cortex. Celui-ci est fortement inhibé également, mais pas totalement et il reste toujours des gonocytes en place. C'est ce vestige cortical qui après cessation du traitement subit un très lent réveil et édifie finalement un ovaire.

On remarquera que la féminisation consécutive à un traitement androgène est réalisée par une toute autre voie que celle résultant d'un traitement directement gynogène par le benzoate d'œstradiol.

BRUNER (1952) a également démontré chez *Ambystoma* que des doses décroissantes jusqu'à devenir très faibles donnaient toujours une réaction gynogène, ce qui correspond à nos propres observations.

L'hypothèse d'un relai hypophysaire qui avait été naguère avancée<sup>1</sup> pour expliquer l'effet paradoxal de l'hormone mâle chez les Urodèles a été infirmée par l'expérience (MINTZ et GALLIEN 1951): des larves de Pleurodèles normales et hypophysectomisées sont également féminisées après traitement par le propionate de testostérone.

---

<sup>1</sup> K. PONSE: Colloque international sur la différenciation sexuelle chez les Vertébrés. *Arch. Anat. micr. Morph. exp.* 39: 387. 1950. Discussion suivant mon rapport, p. 178.

c) *Effet paradoxal partiel de l'hormone mâle chez Xenopus et Discoglossus.*

Chez un Anoure inférieur, *Xenopus laevis* (Fam. *Pipidae*) nous avons avec le propionate de testostérone administré à la dose de 600  $\gamma$ /1 litre d'eau pendant la vie larvaire obtenu des résultats qui à l'ampleur près sont du même ordre que chez les Urodèles (GALLIEN inédit): inhibition profonde de la gonade à la méta-

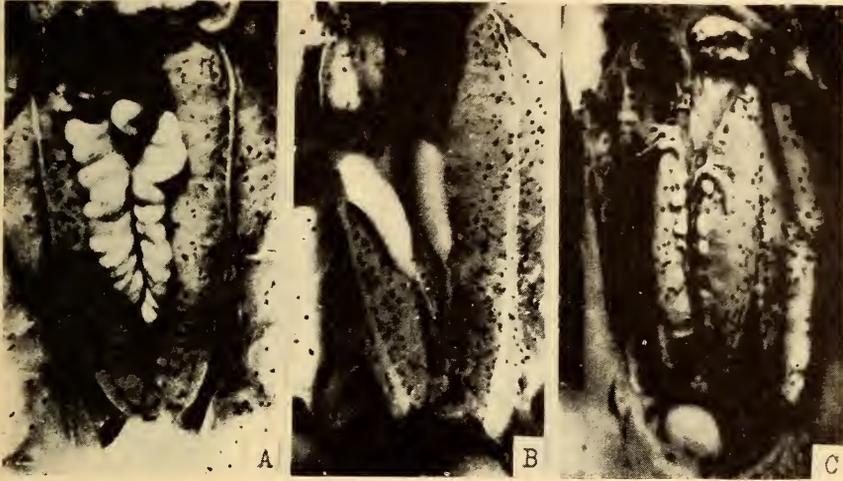


FIG. 6.

Gonades de *Xenopus* à la métamorphose.

A. Femelle témoin — B. Mâle témoin — C. Animal traité par le propionate de testostérone: inhibition des gonades.

morphose, représentée par de petits lobules, puis anomalies structurales des ovaires des femelles génétiques, intersexualité des mâles génétiques et pour certains de ceux-ci retour total de la gonade au type testiculaire, mais avec des anomalies marquées (testicules plurilobés). Là, la féminisation n'est pas totale, mais une incontestable tendance à l'intersexualité se révèle (fig. 3 B, fig. 6 et 7).

Enfin, chez un Anoure inférieur voisin, *Discoglossus pictus* (Fam. *Discoglossidae*) nous avons constaté (GALLIEN 1950 c) qu'aux très fortes concentrations de 2.000  $\gamma$ /1 litre d'eau, l'hormone mâle entraîne sporadiquement le développement d'auxocytes au sein du testicule. Les images histologiques sont très voisines de

celles qu'on observe chez les *Xenopes* intersexués obtenus dans les mêmes conditions (fig. 7).

WITSCHI et ALLISON (1950), à la suite de leurs observations sur la réaction d'*Alytes* et *Xenopus* à l'hormone mâle ont déjà rapproché cette réaction du Discoglosse à l'hormone mâle. Ce rapprochement nous semble intéressant et doit être généralisé aux Urodèles éprouvés. Chez ceux-ci la féminisation est consécutive à une agénésie médullaire laissant le seul cortex capable d'évoluer.

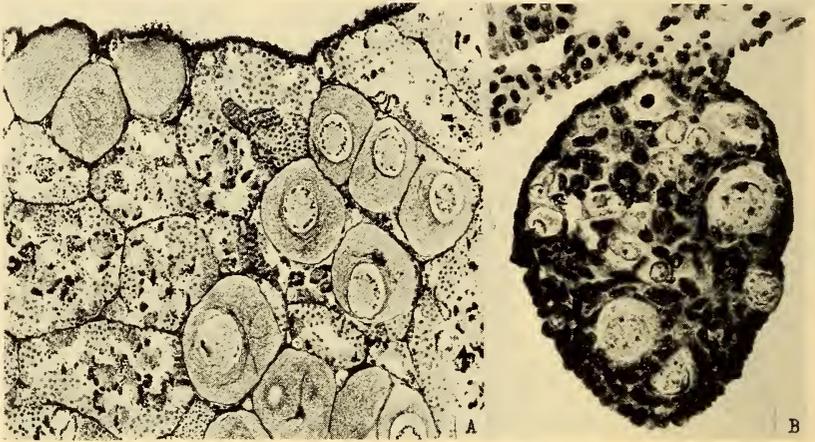


FIG. 7.

A. Ovotestis chez un *Xenopus* adulte qui a été traité pendant la vie larvaire par le propionate de testostérone — B. Gonade intersexuée d'un *Discoglosse*, observée à la métamorphose après traitement larvaire par le propionate de testostérone.

Il est bon de noter ces réactions qualitativement voisines des Anoures inférieurs et des Urodèles. Ces rapprochements introduisent un élément d'unité et de compréhension, en liant les observations qui ont paru longtemps disparates. Ce lien ressort encore mieux si l'on retient le même type réactionnel des Urodèles et du *Xenopus* à l'hormone femelle (féminisation totale).

Au total on est amené à distinguer deux types réactionnels chez les Amphibiens à l'hormone mâle: d'une part le groupe des Anoures supérieurs (*Ranidae*), qui sont masculinisés directement et à des doses infinitésimales par le propionate de testostérone, d'autre part le groupe des Anoures inférieurs (*Discoglossidae*,

*Pipidae*) et des Urodèles chez lesquels la même hormone entraîne par une réaction secondaire, bien démontrée chez *Pleurodeles* l'effet paradoxal d'une féminisation.

## II. RÉACTION DES CARACTÈRES SEXUELS SOMATIQUES AUX HORMONES MÂLE ET FEMELLE.

Pour la clarté de l'exposé, nous avons laissé de côté jusqu'ici la réaction des caractères sexuels somatiques aux hormones mâle et femelle. Il est nécessaire de reprendre ce point que nous limitons aux Anoures.

Nous avons à considérer:

- le canal de Wolff qui s'édifie très tôt, dès le stade du bourgeon caudal, et qui par la suite est utilisé pour le passage de l'urine et du sperme chez le mâle, de l'urine seulement chez la femelle. Dans les expériences réalisées, le canal de Wolff est organisé bien avant tout traitement hormonal.
- le canal de Müller ou oviducte, utilisé pour le transport des œufs. Il s'édifie après la métamorphose chez *Rana* et *Discoglossus*, avant celle-ci chez les Urodèles et notamment le Pleurodèle.
- la callosité présente chez *Rana*, *Discoglossus*, *Xenopus* et *Pleurodeles*.

On peut résumer comme suit les principaux résultats. Chez *Rana temporaria* où l'étude a été la plus poussée (GALLIEN 1944), on constate que le canal de Wolff et de Müller s'édifient en l'absence comme en présence d'hormone mâle et femelle: l'organogénèse initiale est an hormonale.

Plus tard, à partir du 100<sup>e</sup> jour, le benzoate d'œstradiol entraîne une hypertrophie massive du canal de Müller (fig. 4). L'action est polarisée et décroît dans le sens cranio-caudal. Cette action s'effectue quel que soit le devenir de la gonade. Nous avons vu que celle-ci devient mâle chez les mâles génétiques. Lorsque l'hormone femelle est administrée après la métamorphose, elle provoque une hypertrophie de la paroi du canal de Wolff, surtout dans la région postérieure du mésonéphros.

L'hormone mâle provoque l'hypertrophie du canal de Wolff et même le développement d'une vésicule séminale (fig. 4 D). On

obtient également le développement d'une micro-callosité, mais seulement après le 100<sup>e</sup> jour de la vie. Jusque-là le territoire ne présente aucune réactivité. La callosité chez *R. temporaria* apparaît normalement au moment de la puberté, dans le courant de la troisième année de vie.

L'hormone mâle (propionate de testostérone), administrée après la métamorphose, entraîne l'involution totale du canal de Müller. Dans un traitement combiné, féminisant puis masculinisant, on peut obtenir un canal de Müller dont la région ostiale est encore hypertrophiée cependant que la partie caudale est inhibée.

Chez *Discoglossus pictus*, l'étude des actions hormonales sur le tractus a été étudiée seulement jusqu'à la métamorphose. Le canal de Müller n'étant pas différencié à cette époque, seule l'action des androgènes doit être considérée, les œstrogènes n'altérant aucune des structures du tractus édifiées à ce stade. L'hormone mâle provoque seulement une légère hypertrophie wolffienne, mais en revanche provoque dès la métamorphose la formation d'une callosité. La comparaison de *Discoglossus* et de *Rana* montre que la callosité réagit plus précocement chez *Discoglossus*. Nous avons déjà noté la différence de réaction des gonades. Ces faits mettent en évidence non seulement le rôle taxonomique déjà signalé, mais encore la différence chronologique de sensibilité du territoire callosité au cours de l'ontogénèse, suivant les espèces.

*Xenopus* développe aussi, précocement une callosité sous l'action des androgènes, alors même qu'un ovaire peut se différencier <sup>1</sup>.

### III. ANALYSE GÉNÉTIQUE DE LA DESCENDANCE D'AMPHIBIENS (*Pleurodeles*), A PHÉNOTYPE SEXUEL INVERSÉ.

Il a été établi (GALLIEN 1950 a) que les larves du Triton *Pleurodeles Waltlii* Michah., peuvent être totalement féminisés à la suite d'un traitement par des solutions hydro-alcooliques de benzoate d'œstradiol. Le résultat pouvant être acquis dans 100% des cas

<sup>1</sup> Une revue complète des travaux effectués chez les Amphibiens implique l'analyse des études poursuivies en utilisant divers autres stéroïdes (éthinyloestrogène, progestérone, désoxycorticostérone), ainsi que celle des corrélations du système endocrinien au cours de l'action des hormones sexuelles. Ces points fort intéressants, ont fait l'objet d'études moins poussées. Le cadre de cet article ne me permet pas de les présenter.

et la *sex-ratio* des témoins étant normale (50% ♂♂: 50% ♀♀), ce fait signifie que des mâles génétiques sont devenus des femelles physiologiques.

En croisant ces femelles physiologiques avec un mâle normal et en étudiant le sexe de la descendance, il devenait dès lors possible d'établir la nature du sexe homo- ou hétérogamétique chez le Pleurodèle. Un premier résultat (GALLIEN 1951) avait permis de conclure incontestablement, que c'est le sexe mâle qui est homogamétique chez cet Urodèle. Depuis nous avons pu étendre largement ces résultats préliminaires (GALLIEN 1954).

Au total à partir de divers élevages où un traitement gynogène ménagé fut appliqué, il a été obtenu 22 femelles, qui, après accouplement et ponte ont donné une descendance dont le sexe a pu être étudié.

Les résultats sont consignés dans le tableau ci-dessous.

<i>Traitement des larves par le benzoate d'oestradiol</i>		
Nombre de femelles obtenues après traitement et qui ont été physiologiquement fonctionnelles (œufs fécondés) . . . . .		22
Nombre de femelles ayant fourni une descendance unisexuée . . . . .		6
Nombre de femelles ayant fourni une descendance bisexuée . . . . .		16
<i>Sex-ratio</i>	♀ ♀	♂ ♂
<i>Sex-ratio</i> dans la descendance des six femelles à progéniture unisexuée . . . . .		
♀ 1 (Une ponte) . . . . .	0	35
♀+♀ 2 (Trois pontes) . . . . .	0	403
♀+♀ 3 (Une ponte) . . . . .	0	40
♀+♀ 4 (Deux pontes) . . . . .	0	150
♀+♀ 5 (Deux pontes) . . . . .	0	220
♀+♀ 6 (Deux pontes) . . . . .	0	92
Total pour les six femelles . . . . .	0	940
<i>Sex-ratio</i> dans la descendance des 16 femelles à progéniture bisexuée (prélèvements partiels effectués au hasard) . . . . .		
	310	344

Si l'on compare la descendance unisexuée des 6 femelles qui au total, ont fourni 940 mâles et aucune femelle, à la descendance des 16 femelles à descendance bisexuée: 310 ♀♀: 344 ♂♂, on est conduit à conclure que ces dernières étaient des femelles génétiques qui sont devenues physiologiquement fonctionnelles. Lors d'un croisement avec un mâle normal, elles réalisent la combinaison génétique suivante:

$$\text{♀ (ZW)} \rightarrow \text{♀ (ZW)} \times \text{♂ (ZZ)} = 50\% \text{ ZW (♀♀)}: 50\% \text{ ZZ (♂♂)}.$$

Quant aux 6 femelles à descendance unisexuée, leur croisement avec un mâle normal doit s'écrire:

$$\text{♂ (ZZ) inversion} \rightarrow \text{♀ (ZZ)} \times \text{♂ (ZZ)} = 100\% \text{ ZZ (♂♂)}.$$

physiologique

Elles représentent des mâles génétiques devenus des femelles physiologiques et qui dès lors ne peuvent plus donner naissance qu'à des fils.

Le fait que ces femelles soient en moindre proportion que les femelles à descendance bisexuée est lié aux conditions ménagées dans lesquelles on doit opérer pour obtenir des animaux inversés et cependant fonctionnels (présence d'oviductes entiers). Il est en effet nécessaire de se tenir au voisinage des seuils d'activité de l'hormone. Il arrive, dans ces conditions que, chez certains mâles génétiques, le virage soit incomplet (intersexués) et donne des individus plus ou moins féminisés mais inaptes à la reproduction. La *sex-ratio* des animaux fonctionnels est alors faussée.

L'ensemble des résultats présentés, en même temps qu'il permet d'établir le caractère homogamétique du sexe mâle chez le Pleurodèle, confirme les conclusions auxquelles, grâce à un croisement inverse réalisé selon d'autres moyens, HUMPHREY (1945) était arrivé pour l'*Axolotl*. Nos précédentes conclusions, par l'extension des résultats numériques, se trouvent généralisés: il est possible, par l'action d'une hormone sexuelle synthétique de réaliser, sans difficulté majeure, l'inversion totale, permanente et physiologiquement fonctionnelle d'un Vertébré tétrapode.

## CONCLUSIONS

Si l'on considère l'ensemble des résultats qu'apportent les recherches effectuées sur les Amphibiens, on peut tirer quelques conclusions générales.

Il convient d'abord de distinguer deux groupes d'espèces et de résultats.

1. Les Anoures supérieurs avec les *Ranidae* d'Europe et d'Amérique. Les réactions sont les suivantes:

- a) masculinisation totale et stable par l'hormone mâle et extrême sensibilité à cette hormone;
- b) action gynogène limitée et pour de faibles doses par les hormones femelles (œstradiol, œstrone);
- c) labilité de l'action gynogène: les mâles génétiques deviennent nécessairement des mâles, même si le traitement gynogène est poursuivi. Ceci met en évidence la dualité des facteurs génétiques et endocriniens dans la différenciation sexuelle;
- d) action paradoxale des hormones femelles aux doses relativement élevées ou élevées: masculinisation; le déterminisme en est mal connu.

2. Les Urodèles (*Ambystoma*, *Pleurodeles*) et les Anoures inférieurs (*Xenopus*, *Discoglossus*). Pour le type réactionnel le plus achevé (*Pleurodeles*) on observe:

- a) une féminisation totale et stable après traitement par les hormones femelles;
- b) une action paradoxale des hormones mâles: féminisation; celle-ci est réalisée par une action secondaire, l'action primaire étant une inhibition généralisée se traduisant notamment sur la néphrogénèse et la medulla. Le *Xenope* a une réaction de même type, mais moins intense. Le *Discoglosse* est encore moins réactionnel. C'est l'espèce qui présente les réactions les plus faibles aux hormones sexuelles synthétiques.

Ces résultats soulignent:

- le rôle de la position taxonomique des espèces dans leurs réactions aux hormones sexuelles;
- le fait que ces hormones sexuelles sont loin de provoquer une réaction uniforme. Il est frappant notamment que l'hormone mâle ne puisse jamais masculiniser une gonade d'Urodèle, ce que réalise aisément une gonade embryonnaire greffée (HUMPHREY 1945).

Les hormones sexuelles de synthèse, qui contrôlent l'état des caractères sexuels secondaires de l'adulte sont dans bien des cas capables de mimer de très près l'action des hormones embryonnaires ou des inducteurs de la différenciation sexuelle. Il serait présomptueux cependant d'affirmer l'identité des deux groupes d'hormones. En fait, le problème peut difficilement être posé sous cette forme. Comment affirmer l'identité chimique de deux groupes de substances dès lors que connaissant bien la constitution et la structure chimique de l'une, on ignore tout à cet égard de l'autre.

Ce que l'on peut penser semble-t-il, c'est qu'il existe probablement une parenté entre les deux types d'hormones, parenté que suggère une fréquente identité d'action. Mais les actions sont sûrement modulées par la nature des espèces éprouvées, parfois par les concentrations mises en œuvre. Enfin ces actions s'exercent sur les activités morphogénétiques des territoires intervenant au cours de la gonadogénèse (medulla, cortex). Les actions primaires peuvent être altérées, le résultat final est obtenu alors par une voie indirecte, d'où émerge l'effet paradoxal.

On dépasserait à mon sens les données expérimentales en allant au-delà de ces conclusions et le problème ne peut être posé aussi simplement qu'on avait pu le penser en 1935.

Le second groupe de résultats, d'ordre génétique découlant de l'étude de la descendance d'animaux à phénotype sexuel inversé est en revanche décisif et éclatant. Il permet de vérifier le caractère hétérogamétique de l'un des sexes, l'autre étant homogamétique. Ces conclusions s'inscrivent comme une des preuves majeures de la théorie chromosomique de l'hérédité. En ce sens, le cycle de problèmes posés en 1935 est terminé au moins pour l'essentiel.

Mais comme il arrive fréquemment pour les questions scientifiques, on pose d'autres problèmes, dans le temps même où l'on fait avancer ceux qui étaient en cause au départ des recherches. Le

problème de l'effet paradoxal est de ceux-là. Il nous amène à aborder la question de la valeur prospective des champs morphogénétiques, de leur interaction et par là se trouve de nouveau ouverte une autre voie à l'expérimentation.

## BIBLIOGRAPHIE

- ACKART, R. J. et S. LEAVY. 1939. *Experimental reversal of sex in Salamanders by the injection of oestrone*. Proc. Soc. exp. Biol. Med. 42: 720.
- BRUNER, J. A. 1952. *Further quantitative studies on the effects of androgens on sex determination in Amblystoma*. Anat. Rec. 113: 564.
- BURNS, R. K. 1925. *The sex of parabiocic twins in Amphibia*. J. Exp. Zool. 42: 31.
- 1938. *The effects of cristalline sex-hormones on sex differentiation in Amblystoma — I. Estrone*. Anat. Rec. 71: 447.
- 1939. *The effects of cristalline sex-hormones on sex differentiation in Amblystoma — II. Testosterone propionate*. Anat. Rec. 73: 73.
- DANTCHAKOFF, V. 1936. *Réalisation du sexe à volonté par induction hormonale. I. Inversion du sexe dans un embryon génétiquement mâle*. Bull. Biol. France et Belgique. 70: 241.
- FOOTE, C. L. 1938. *Influence of sex-hormones on sex differentiation in Amphibia (Rana Pipiens)*. Anat. Rec. 72 suppl.: 120.
- 1940. *Influence of sex-hormones on development and differentiation of gonads in Amblystoma*. Anat. Rec. 76 suppl.: 88.
- 1941. *Modification of sex-development in the marbled Salamanders by administration of synthetic sex-hormones*. J. Exp. Zool. 85: 291.
- GALLIEN, L. 1937. *Action masculinisante du propionate de testostérone dans la différenciation du sexe chez Rana temporaria*. C. R. Acad. Sc. 205: 375.
- 1938. *Action des hormones sexuelles dans la différenciation du sexe chez Rana temporaria*. Bull. Biol. France et Belgique. 72: 269.
- 1940. *Sur l'action amphisexuelle de la dihydrofolliculine dans la différenciation du sexe chez les Batraciens*. C. R. Acad. Sc. 211: 665.
- 1941. *Recherches expérimentales sur l'action amphisexuelle de l'hormone femelle (œstradiol) dans la différenciation du sexe chez Rana temporaria*. L. Bull. Biol. France et Belgique. 75: 369.

- 1944. *Recherches expérimentales sur l'organogénèse sexuelle chez les Batraciens Anoures*. Bull. Biol. France et Belgique. 78: 257.
  - 1950a. *Inversion du sexe (féminisation) chez l'Urodèle Pleurodeles Wallii Michah., traité par le benzoate d'œstradiol*. C. R. Acad. Sc. 231: 919.
  - 1950b. *Inversion du sexe et effet paradoxal (féminisation) chez l'Urodèle Pleurodeles Wallii Michah., traité par le propionate de testostérone*. C. R. Acad. Sc. 231: 1092.
  - 1950c. *Etude de quelques facteurs intervenant dans l'action des hormones sexuelles au cours de la différenciation du sexe chez les Amphibiens Anoures*. Bull. Biol. France et Belgique. 84: 341.
  - 1951. *Sur la descendance unisexuée d'une femelle de Pleurodeles Wallii Michah., ayant subi, pendant sa phase larvaire l'action gynogène du benzoate d'œstradiol*. C. R. Acad. Sc. 233: 828.
  - 1953. *Inversion totale du sexe chez Xenopus laevis Daud. à la suite d'un traitement gynogène par le benzoate d'œstradiol, administré pendant la vie larvaire*. C. R. Acad. Sc. 237: 1565.
  - 1954. *Inversion expérimentale du sexe sous l'action des hormones sexuelles chez le Triton, Pleurodeles Wallii Michah. Analyse des conséquences génétiques*. Bull. Biol. France et Belgique. 88: 1.
- HANAOKA, L. 1939. *Influence of follicular hormone upon sex differentiation in Hynobius retardatus*. Proc. Imp. Acad. Tokyo. 15: 265.
- 1941a. *The effect of follicular hormone upon sex differentiation in Hynobius retardatus*. J. Fac. Sc. Hokkaido Imp. Univ. sér. VI, 7: 399.
  - 1941b. *The effect of testosterone propionate upon sex differentiation in Hynobius retardatus*. J. Fac. Sc. Hokkaido Imp. Univ. sér. VI, 7: 413.
- HUMPHREY, R. R. 1945. *Sex determination in ambystomid salamanders: a study of the progeny of females experimentally converted into males*. Am. J. Anat. 76: 33.
- LILLIE, F. R. 1916. *The theory of the free-martin*. Science 43: 611.
- 1917. *The free-martin; a study of the action of sex-hormones in the foetal life of cattle*. J. Exp. Zool. 23: 371.
- MINTZ, B. 1947. *Effects of testosterone propionate on sex development in female Amblystoma larvae*. Phys. Zool. 20: 355.
- 1948. *Testostérone propionate minimum for induction of male development in Anurans: comparative data from other Vertebrates*. Proc. Soc. exp. Biol. Med. 69: 358.

- Ch. L. FOOTE et E. WITSCHI. 1945. *Quantitative studies on response of sex characters of differentiated Rana clamitans larvae to injected androgens and estrogens.* Endoc. 37: 286.
- et L. GALLIEN. 1951. *Etude comparative de l'action paradoxale (féminisation) du propionate de testostérone sur Pleurodeles Waltlii Michah. normal et hypophysectomisé.* C. R. Soc. Biol. 145: 1793.
- et E. WITSCHI. 1946. *Determination of the threshold dose of testosterone propionate inducing testicular development in genetically female anurans.* Anat. Rec. 96: 30.
- PADOA, E. 1936. *Effetto paradossale (mascolinizzazione) sulla differenziazione sessuale di girini di Rana esculenta trattati con ormone follicolare.* Monit. Zool. Ital. 47: 285.
- 1938. *La differenziazione del sesso invertito mediante la somministrazione di ormoni sessuali. Ricerche con follicolina in Rana esculenta.* Arch. Ital. Anat. Embr. 40: 122.
- 1939. *Femminizzazione di girini di Rana esculenta mediante la somministrazione di diidrofollicolina.* Monit. Zool. ital. 50: 291.
- 1942. *Il differenziamento del sesso invertito mediante la somministrazione di ormoni sessuali e corticosurrenali. Ricerche con diidrofollicolina, progesterone e acetato di deossicorticosterone in Rana esculenta.* Public. della Stazione Zool. Napoli. 19: 185.
- 1947. *Differente sensibilità al testosterone dei genotipi maschili e femminili di Rana dalmatina Bp.* Arch. Zool. Ital. 32: 1.
- PONSE, K. 1927. *L'évolution de l'organe de Bidder et la sexualité chez le Crapaud.* Rev. Suisse Zool. 34: 217.
- PUCKETT, W. O. 1939. *Some reactions of the gonads of Rana catesbiana tadpole to injections of mammalian hormonal substances.* J. exp. Zool. 81: 43.
- 1940. *Some effects of crystalline sex-hormones on the differentiation of the gonads of an undifferentiated race of Rana catesbiana.* J. exp. Zool. 84: 39.
- VANNINI, E. 1941. *Rapida azione mascolinizzante del testosterone sulle gonadi di girini di Rana agilis in metamorfosi.* Reale Acad. Ital. 8, Ser. 7: 1.
- WILLIER, H. B., T. F. GALLACHER et F. C. KOCH. 1937. *The modification of sex development in the chick embryo by male and female sex-hormones.* Physiol. Zool. 10: 101.
- WITSCHI, E. et J. ALLISON. 1950. *Responses of Xenopus and Alytes to the administration of some steroid hormones.* Anat. Rec. abst. 108: 589.
- et E. N. CROWN. 1937. *Hormones and sex determination in Fishes and in Frogs.* Anat. Rec. 70 suppl.: 121.

WOLFF, Et. et Al. GINGLINGER. 1935. *Sur la transformation des poulets mâles en intersexués par injection d'hormone femelle (folliculine) aux embryons.* Arch. Anat. Hist. Embr. 20: 219.

---

N<sup>o</sup> 12. **Peter Bopp**, Basel. — Zur Topographie der Murmeltierterritorien. Mit 9 Textabbildungen.

Die vorliegende Untersuchung eines oberflächlichen Territoriums bei Alpenmurmeltieren (*Marmota marmota* L.) stammt aus dem Gebiete des glarnerischen Freibergs Kärpf (ca. 1780 m ü.M.; Juli 1953), dem ältesten Naturschutz- und Jagdbanngebiet der Schweiz (seit 1548). Die dort seit Jahrhunderten von Murmeltieren besiedelten Territorien eignen sich zu topographischen Studien besonders gut.

Der **B i o t o p** ist eine hügelige, steil ansteigende, mässig feuchte Alpwiese mit reicher Vegetation und SE-Exposition, ca. 80 m oberhalb der Baumgrenze (Fichten); Felsblöcke und grössere Steine fehlen völlig (Abb. 6, 7, 8). Es konnten im untersuchten Territorium zur Zeit 2 Alttiere und 2 einjährige Junge beobachtet werden; die diesjährigen Jüngsten kamen um diese Zeit noch nicht an die Oberfläche.

Nach HEDIGER (1942) verstehe ich unter dem Begriff „**T e r r i t o r i u m**“ den engeren Wohnraum eines Individuums, einer Familie oder einer höheren sozialen Einheit, zunächst unbekümmert darum, ob dieser Wohnraum gegen Artgenossen und artfremde Wesen verteidigt wird oder nicht. Bei Murmeltieren findet zwar eine Verteidigung (akustische Territoriummarkierung mit Abwehrcharakter) gegen artfremde Tiere und den Menschen statt (BOPP 1952, 1954); es fehlt hingegen eine solche gegen artgleiche Tiere, die dieselbe Kolonie bewohnen. Das gesamte Nahrungsgebiet ist **F r e i z o n e**, die von allen Vertretern verschiedener Familien benützt wird; bisweilen kann man sogar gegenseitige „Besuche“ beobachten, ähnlich (wenn auch nicht in

so ausgeprägter Form) wie es NEAL (1948) für Dachse beschreibt, die ebenso konservativ durch viele Generationen hindurch an ihren Bauen festhalten. Nebenbei sei hier erwähnt, dass Murmeltiere auch keine *Schonzone* besitzen, d. h. keine mehr oder weniger grossen, um das Heim gelagerten Zonen, in denen nicht gefressen wird.

Wir können demnach bei Murmeltieren zwei Typen von Territorien unterscheiden: 1. das *Familienterritorium* und 2. das *Sozial- oder Kolonialterritorium*, das mehrere Familienterritorien umfasst.

Das vermessene Territorium ist ein Familienterritorium von rund 2500 m<sup>2</sup> Fläche (Abb. 9).

1. *Wechsel*: Deutlich sichtbare, stark ausgetretene Weglein, die von Loch zu Loch, zu anderen bedeutsamen Örtlichkeiten oder ins Nahrungsgebiet führen (Abb. 5-8).

2. *Hauptlöcher* (Abb. 1): Sehr viel begangene Öffnungen zu unterirdischen Gängen, die ins Heim führen; sie sind meist konzentriert in Heimnähe (siehe Löcher: Nr. 15, 19, 21 und 22, unter denen das Heim liegt), aber auch als Zugänge zu besonders wichtigen Örtlichkeiten im gesamten Territorium zu beobachten (z. B. zu einem Ausguck: Löcher: Nr. 24, 36, 41 usw., oder zu einer Markierungsstelle: Löcher: Nr. 3 und 4). In anderen, felsigen Biotopen findet man die bekannten „Felslöcher“ (Abb. 4: Hauptloch aus Felsgebiet).

3. *Nebenlöcher* (Abb. 2): Mittelmässig bis zeitweise nicht benützte Öffnungen zu unterirdischen Gängen, die aber auch ins Heim führen, d. h. mit anderen Gängen kommunizieren; die Mehrzahl der Löcher eines Murmeltierterritoriums sind Nebenlöcher.

4. *Fluchtlöcher* (Abb. 3): Kleine, blind endende Unterstände und Röhren, die in Gebieten mit wenig Störung selten benützt werden; die 4 in diesem Territorium gefundenen Fluchtgänge hatten Längen von 20, 65, 70 und 100 cm. Fluchtlöcher werden im Notfall benützt, wenn das Aufsuchen eines Haupt- oder Nebenloches nicht mehr möglich ist; in stark vom Menschen begangenen Kolonien findet man sie daher auch meist peripher gelagert.

5. *Kleine Gräben*: Es sind Anfänge von nicht weitergeführten Grabungen neuer Gänge, denen wahrscheinlich keine bestimmte Bedeutung zukommt.

6. *Ausgucke*: Über dem Heim dient gewöhnlich der höchstgelegene Ort als Hauptausguck (Abb. 7, 8); daneben können weitere kleine Hügelchen (oder Felsblöcke in anderen Biotopen) als Ausgucke benützt werden; stets liegen sie unmittelbar angrenzend an ein Haupt- oder Nebenloch, was bei plötzlich auftretender Gefahr ein rasches Verschwinden ermöglicht.

7. *Bade- und Spielplatz*: Eben gelegene, stark zertretene, zum Teil grasfreie Plätze, auf denen Staubbäder genommen und von den Jungtieren zeitweise gespielt wird. Dieses Staubbaden beschreibt auch SCHOCHER (1946) in seinem hübschen Murmeltierbüchlein, in dem auch interessante Angaben über Territorium und Bau zu finden sind. Was mit den vielen abgebissenen und ausgerissenen, verdorrten Grasbüscheln und Wurzeln geschieht, die ich auf solchen Plätzen umherliegend antraf, konnte vorläufig nicht ausfindig gemacht werden.

8. *Markierungsstelle*: An einer einzigen Stelle dieses Territoriums, bei den Löchern: Nr. 3 und 4, wurden schmierige Analdrüsensekrete gefunden, die beim Schreien abgesetzt werden müssen und bald eintrocknen und grau werden; ähnliches konnte ich an einer Murmeltierkolonie im Nationalpark feststellen (1952, 1954). Über Territoriummarkierung wird später einmal ausführlich berichtet werden, wenn noch mehr Material vorliegt.

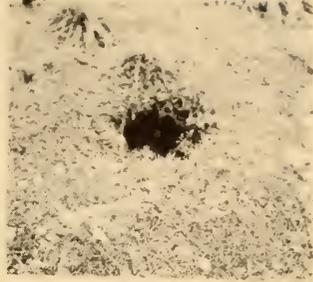
---

ABB. 1-9.

ABB. 1. *Hauptloch*; Loch: Nr. 21; führt unmittelbar auf Ausguck; wenig Auswurf. — ABB. 2. *Nebenloch* (aus Val del Botsch; Schweiz. Nationalpark); wenig Auswurf. — ABB. 3. *Fluchtloch*; Loch: Nr. 10; 65 cm langer Gang; zur Zeit nicht benützt, deshalb mit Gras zugewachsen und Gangwände mit Moos bedeckt. — ABB. 4. *Felsloch* (Hauptloch) aus Kolonie in felsigem Gebiet; wenig Auswurf. — ABB. 5. *Wechsel* zu kleinem Ausguck und Loch: Nr. 34 (vorn) und grossem Ausguck und Loch: Nr. 36 (hinten) führend. — ABB. 6. Blick von unten aufs *Murmeltierterritorium*. Ein *Wechsel* verbindet die Löcher: Nr. 41 (links), Nr. 36 (Mitte mit grossem Ausguck) und Nr. 34 (rechts). ABB. 7. *Wechsel* von Loch: Nr. 11 herkommend führt auf Hauptausguck. ABB. 8. Blick von oben aufs *Murmeltierterritorium*. Deutlich sichtbar sind Nebenloch: Nr. 14 und die zu- und abführenden *Wechsel*; darüber ein männchen machendes, altes Murmeltier bei Hauptloch: Nr. 21 (Distanz 20 m).



1



2



3



4



5



6



7



8

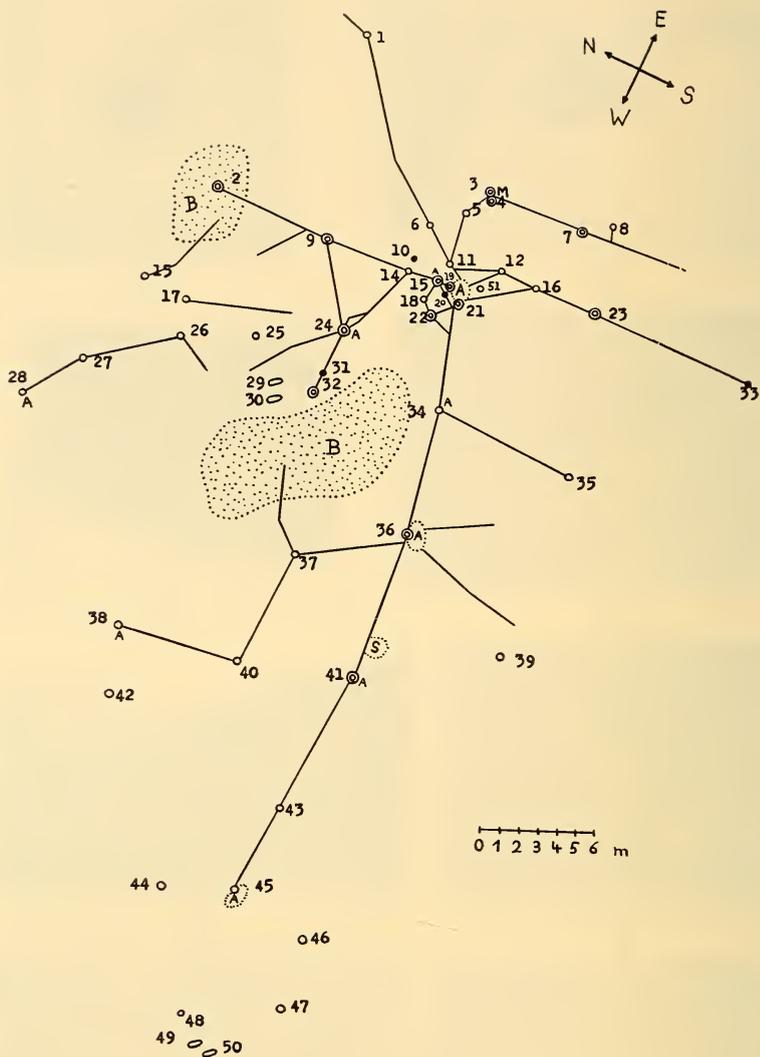


ABB. 9.

Schematische Darstellung eines Murmeltierterritoriums aus dem Naturschutz- und Jagdbanngebiet Kärpf:

- |   |                                 |                          |
|---|---------------------------------|--------------------------|
| — | = deutlich ausgetretene Wechsel | A = Ausguck              |
| ⊙ | = Hauptlöcher                   | B = Bade- und Spielplatz |
| ○ | = Nebenhöcher                   | M = Markierungsstelle    |
| ● | = Fluchtlöcher                  | S = Steinauswurf         |
| ○ | = Gräben                        |                          |
- nummeriert von 1-51

Oberirdische Kotstellen wurden in diesem Territorium nicht gefunden; wahrscheinlich befinden sie sich in wenig benützten Röhren. Solche Losungsorte in besonderen Gängen hat auch FREI bei seinen amtlich angeordneten Grabungen an Winterbauen im Kt. Glarus entdeckt und in seinem naturschützerisch bedeutungsvollen Artikel (1950) kurz beschrieben.

9. **Auswürfe**: Von 47 Löchern zeigten 20 keinen, 15 sehr wenig oder wenig, 3 mittelmässig und 9 starken oder sehr starken Grund- oder Steinauswurf. In der Regel zeigen häufig begangene Löcher grössere Auswürfe, aber nicht immer. Loch: Nr. 51 z. B. wird wahrscheinlich im Frühjahr als Auswurfloch benützt, dann aber kaum mehr begangen.

10. **Exposition, Höhe, Breite und Einfallwinkel** der Löcher: An diesem SE-exponierten Hang waren 16 Löcher nach S, 15 nach SE, 6 nach SSE, 3 nach ESE, 3 nach NE, 2 nach E, 1 nach SW, 1 nach SSW und 1 nach NNE gerichtet. Temperaturmessungen an einem klaren, sonnigen Tag (10.30-12.00 Uhr) ergaben die sehr kühlen Gangtemperaturen: Temperatur auf Ausguck (Sonne): 30° C; Schattentemperatur an den Eingängen: Loch: Nr. 15: 12° C, Löcher: Nr. 9 und 24: 14° C; es ist klar, dass die Temperatur in tieferen Regionen der Gänge und Kessel noch niedriger ist.

Über Lochhöhe, Lochbreite und Einfallwinkel der Löcher gibt die folgende Tabelle Auskunft:

	Anzahl	Lochhöhe in cm			Lochbreite in cm			Einfallwinkel in Grad		
		Min.	Mitt.	Max.	Min.	Mitt.	Max.	Min.	Mitt.	Max.
Hauptlöcher	14	12	19	25	16	20	25	129	147	165
Nebenhöcher	29	15	18	22	15	19	25	129	147	169
Fluchtlöcher	4	15	21	27	15	19	25	133	142	150
Löcher - total	47	12	19	27	15	19	25	129	145	169

Wir ersehen daraus die relativ schwachen Schwankungen der Lochdimensionen, ganz besonders, was die Lochbreite anbelangt. Durchschnittlich, und das bestätigen auch viele Einzellöcher, entsprechen sich Breite und Höhe.

Die Einfallwinkel bedeuten die Winkel zwischen ca. 30 cm Eingang und der Horizontalen; sie erscheinen ordentlich konstant und lassen darauf schliessen, dass von den Murmeltieren bei Grabungen von Löchern und Gängen ein Winkel von rund  $145^\circ$  bevorzugt wird. In Ausgucknähe (in unserem Fall Loch: Nr. 15) befinden sich oft grosse, senkrecht stehende Trichter (=  $90^\circ$  Einfallwinkel) (hier  $50 \times 50$  cm), die ein rasches Verschwinden erlauben; erst auf dem Grunde solcher Trichter gehen dann die Gänge nach verschiedenen Seiten ab.

Allgemein sei noch festgehalten, dass Murmeltiere auf Störungen (langes Umhertreten im Territorium) äusserst empfindlich sind; sie lassen sich nach Eintreten der Ruhe oft bis zu einer Stunde nicht mehr blicken, was ich an verschiedenen Kolonien, auch im Nationalpark, beobachten konnte. Diese kurze Mitteilung soll Anfang einer geplanten weiteren Erforschung der Biologie der Murmeltiere in freier Natur sein, wobei insbesondere Lebensraum und Verhaltensweisen eingehender studiert werden sollen.

#### LITERATUR

- BOPP, P. 1952. *Eine Murmeltierkolonie im Nationalpark*. Schweiz. Naturschutz 4.  
 — 1954. *Der Schrei des Murmeltiers als akustische Territoriummarkierung*. Säugetierkundl. Mitt. 2, 3.  
 FREI, E. 1950. *Zum Schutz der Murmeltiere*. Leben und Umwelt 8.  
 HEDIGER, H. 1942. *Wildtiere in Gefangenschaft. Ein Grundriss der Tiergartenbiologie*. Basel.  
 NEAL, E. 1948. *The Badger*. London.  
 SCHOCHER, B. 1946. *Murmeli*. Erlenbach- Zürich.
-

N<sup>o</sup> 13. **H. Eymann und H. Roth**, Bern. — Ueber das Wachstum junger, xenoplastischer Neuralimplantate (*Triton alpestris* — *Bombinator pachypus*) und den Einfluss des Wirtes. Mit 4 Textabbildungen.

(Aus dem zoologischen Institut Bern.)

#### PROBLEMSTELLUNG.

Der harmonischen Einordnung xenoplastischer Implantate in den Wirtsorganismus stellen sich die folgenden Hauptschwierigkeiten entgegen (HOLTFRETER 1935a, 1939a, 1943): 1. Biochemische Verschiedenheiten der Partner. 2. Verschiedenes Entwicklungstempo (als Folge davon z. B. zeitliches Unabgestimmtsein des Reaktors auf den ordnungsfremden Induktor). 3. Unterschiede in Form, Grösse und damit im Wachstum zwischen den implantierten, ordnungsfremden Organen und denen des Wirtes.

Die vorliegenden Untersuchungen befassen sich mit Punkt 3. für den Fall des Rückenmarks in der Schulterregion. Es wird geprüft, ob sich das implantierte, xenoplastische Neuralrohrstück in Wachstum und Grösse spendergemäss verhalte, wie das z. B. ANDRES (1949) für das Unkenlabyrinth in *Triton* gefunden hat, oder ob und inwieweit sich ein Einfluss des Wirtes geltend mache <sup>1</sup>.

#### Verwendete Abkürzungen:

Tr = <i>Triton alpestris</i>	Bo = <i>Bombinator pachypus</i>
I = Implantat	Gl = Gläsnerstadium

#### I. Das Längenwachstum.

In einem unpublizierten Teil seiner Arbeit von 1950 befasste sich H. ROTH mit Längenmessungen. Da das Wachstum der xenoplastischen Implantate verglichen werden soll einerseits mit

<sup>1</sup> Die Arbeit wurde unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. F. BALTZER ausgeführt. Für seine wertvollen Hinweise und Anregungen möchten wir ihm an dieser Stelle herzlich danken.

der Wachstumsleistung, welche die gleiche Rückenmarksstrecke im Spender normalerweise vollbringt, andererseits mit der Leistung einer entsprechenden Strecke des Wirts, wurde zunächst die Längenzunahme von homoplastischen Implantaten gemessen und zwar täglich, vom Zeitpunkt der Operation an bis zum vierten Tag. Die Operation war dieselbe, wie sie in Abb. 1a für das xenoplastische Experiment dargestellt ist.

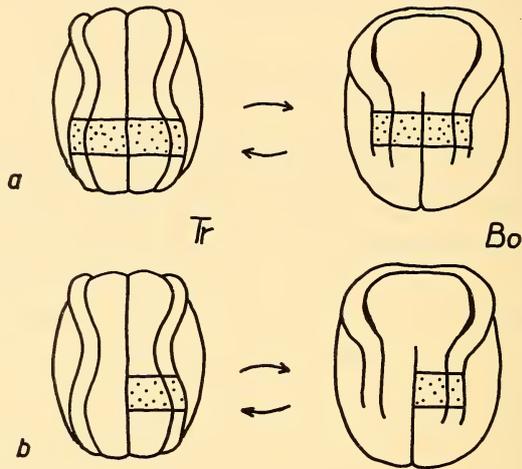


ABB. 1.

Operationsschemata.

a) Für die Längen-, b) für die Massenuntersuchungen.  
Das punktierte Neuralplattenstück wurde ausgetauscht.

In Abb. 2 sind die erhaltenen Masse verwertet (Die Darstellung resultiert aus den berechneten Durchschnittswerten. Die Zahlen bei den Kurven geben die Anzahl der untersuchten Keime an.). — Es zeigt sich, dass die homoplastischen *Triton*implantate (Tr → Tr) am ersten Tag fast gleich rasch wachsen wie die *Bombinator*implantate (Bo → Bo). Aber während die Wachstumsgeschwindigkeit beim Bo-I auch am 2. Tage noch gross ist und erst am 3. abfällt, geht sie beim Tr-I schon am 2. Tage stark zurück. Das spiegelt sich auch in den absoluten Massen, wie sie am 4. Tag als Durchschnitt gefunden wurden. *Triton*-Implantate: 0,93 mm. Länge des herausgeschnittenen Plattenstückes 0,74 mm. Zunahme rund 26%. *Bombinator*-Implantate: 1,42 mm. Länge des herausgeschnittenen Plattenstückes 0,74 mm. Zunahme rund 92%.

Für die xenoplastischen Implantate sind die Werte ebenfalls in Abb. 2 aufgetragen. Deutlich kommt zum Ausdruck, dass sie sich weitgehend dem Wachstum des Wirts anpassen. Wie das homoplastische Tr-I zeigt das Bo-I im *Triton* (Bo → Tr) am ersten Tag nach der Operation das stärkste Wachstum, um am 2. Tag abzufallen. Und umgekehrt findet man für das Tr-I im *Bombinator*

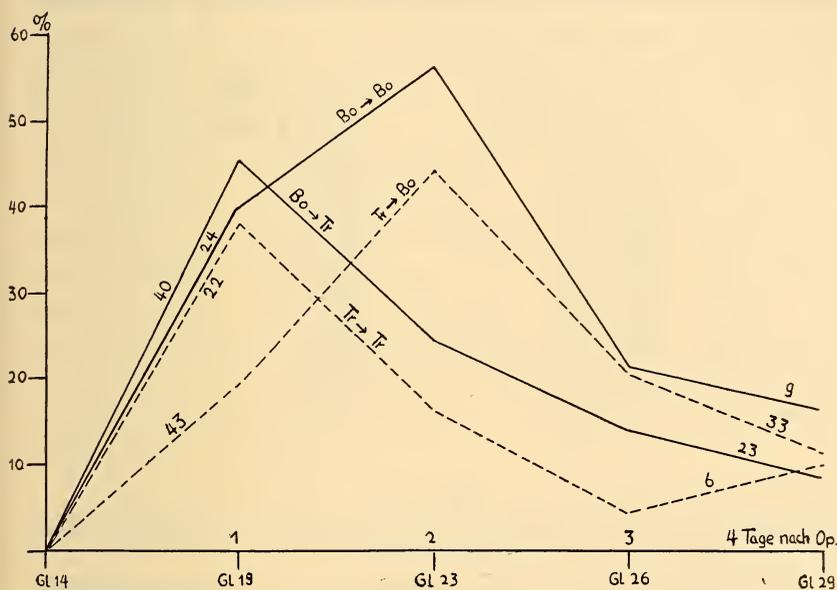


ABB. 2.

*Das relative Längenwachstum der Implantate.*

Prozentuale Längenzunahme (Ordinate) in der Zeit (Abszisse). Weitere Erklärung im Text. Original РОТН.

(Tr → Bo) den Gipfel am zweiten Tag. Im Momente der Operation massen die herausgeschnittenen Plattenstücke 0,74 mm. Am vierten Tage: Bo-I = 0,93 mm, Zunahme rund 26%. Tr-I in Bo = 1,24 mm, Zunahme rund 68%.

Das heisst, das *Bombinator*-I hat sich im Längenwachstum vollkommen, das *Triton*-I weitgehend wirtsgemäss verhalten (Zuwachs 68% statt 92%). Der etwas geringere Betrag beim Tr-I ist, mindestens zum Teil, wohl auf die stets beobachtete Kontraktion der Wundränder des Bo-Wirtes bei der Operation zurückzuführen.

II. *Das Massenwachstum.*

Nach den vorausgehenden Befunden, stellt sich nun folgende Frage: Handelt es sich bei der Anpassung an das Wachstum des Wirtes bloss um ein mechanisches Auseinandergezogen-, bzw. Zusammengestauchtwerden der Implantate, oder sind wirkliche Wachstumsvorgänge, also solche der Zellvermehrung im Spiel? Im ersten Fall müssten wir bedeutende Abweichungen in der Dicke

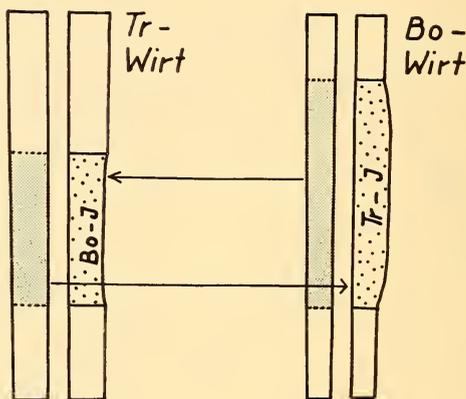


ABB. 3.

*Schematische Darstellung von Horizontalschnitten durch die Neuralrohre zweier Austauschpartner.*

Die Pfeile geben an, welche Anteile miteinander verglichen werden. Längen- und Dickenverhältnisse der Implantate ungefähr richtig.

der Implantate vom herkunftsgemässen Verhalten feststellen, während sich die Masse ungefähr gleich bliebe. Um dies entscheiden zu können, wurden die nachfolgend beschriebenen Untersuchungen angestellt.

*Methode:* Um günstige Kontrollverhältnisse zu schaffen, wurde für die Massenuntersuchungen immer nur die rechte Hälfte der Schulterplatte mit dem dazugehörigen rechten Neuralwulst xenoplastisch ausgetauscht (Abb. 1*b*). Es zeigte sich, dass diese einseitigen Implantate im Längenwachstum sich nicht nur annäherungsweise, sondern vollkommen dem Wirt anpassen. Daher dient die Länge des Implantates im einen Austauschpartner als Marke für den Bereich, den das Implantat des andern Partners in

seinem Spender einnehmen würde. Die unoperierte Seite des *Triton*keimes im I-Bereich (s. Abb. 3., getönte Fläche) gibt uns also die Massenleistung, welche das Tr-I im Bo-Wirt herkunftsmässig zu vollbringen hätte und umgekehrt. Wichtig ist dabei natürlich, dass die Austauschpartner genau zur gleichen Zeit fixiert wurden. Untersucht wurden neun Paare im Alter von 3-8 Tagen nach der Operation. Als Mass für die Masse wurde die Summe der Querschnittsflächen genommen, welche mit Zeichenapparat bei konstanter Vergrößerung gezeichnet und hernach planimetriert worden waren. Es wurde nur die graue Masse des Rückenmarks berücksichtigt, da wir bei der Fasermasse nicht entscheiden können, ob wir im Implantat nur I-Fasern, oder noch von vorn und hinten eingewachsene des Wirts dabei haben.

a) *Die Dicke der Implantate.* Alle Bo-Impl. sind im langsamer wachsenden *Triton* dicker geworden, zum Teil sogar dicker als das Wirtsrohr. Umgekehrt sind alle Tr-Impl. im rascher wachsenden Bo-Wirt dünner geworden, jedoch nie so dünn wie das *Bombinator*rohr (Abb. 3). Diese Befunde deuten stark darauf hin, dass die *Triton*-Implantate im *Bombinator* mechanisch etwas auseinandergezogen, die *Bombinator*-Implantate im *Triton* zusammengestaucht werden.

b) *Die Masse.* In der Abb. 4 sind die Resultate der Massenbestimmungen aller Fälle graphisch dargestellt. Die Ordinatenwerte geben die Masse der Implantate, die der Abszisse diejenige der Vergleichsstrecke im dazugehörigen Spender in Planimeter-Einheiten an. Jeder der eingezeichneten Punkte ist also bestimmt durch die Masse des Implantates und durch die entsprechende Leistung des Spenders. Die gezogene 45°-Linie wäre der geometrische Ort aller Punkte, für die sich die Massen des Implantats und des Spenders wie 1: 1 verhielten, d. h., die Implantatsleistung genau herkunftsgemäss wäre.

Die Darstellung bringt folgendes zum Ausdruck:

1. Alle Punkte für die *Triton*-Implantate liegen über der 45°-Linie. Mit andern Worten: alle *Triton*-Implantate im Bo-Wirt haben die herkunftsmässig zu erwartende Leistung überboten (im Durchschnitt um 31%).

2. Alle Punkte für die *Bombinator*-Implantate liegen — mit Ausnahme von 2 Fällen — unter der 45°-Linie, d. h., die *Bombinator*-

Implantate haben geringere als herkunftsgemäße Masse ausgebildet (im Durchschnitt 21% zu wenig). Die beiden aus der Reihe fallenden

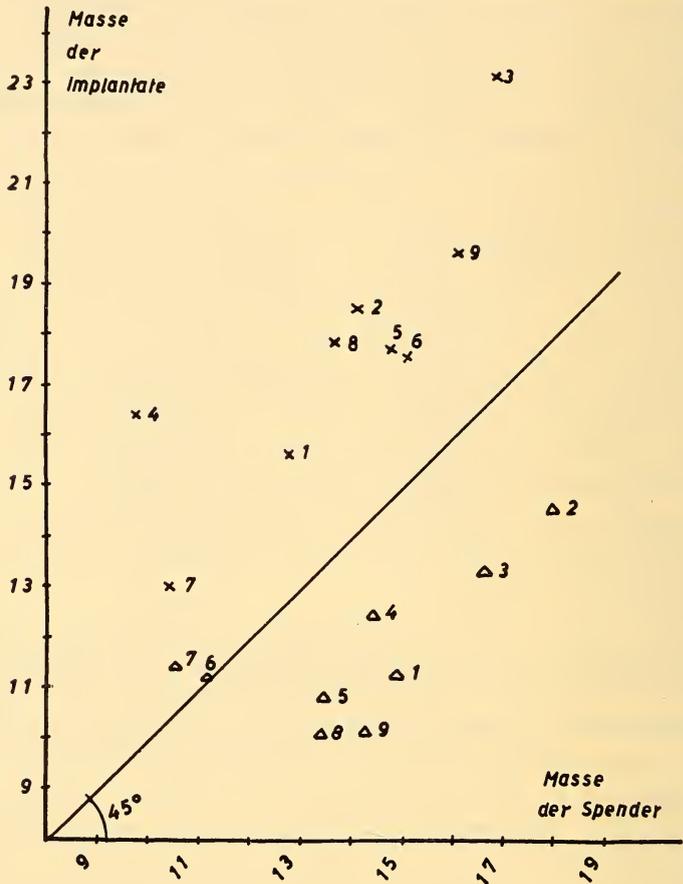


ABB. 4.

*Graphische Darstellung der Massenverhältnisse.*

×: Schnittpunkte der Koordinaten der Tr-Implantate und -Spender.

△: Schnittpunkte der Koordinaten der Bo-Implantate und -Spender.

Die Punkte mit gleichlautender Zahl gehören zum gleichen Austauschpaar.

Alter der Fälle: 1, 2, 3 = 3 Tage; 4 = 4 Tage; 5, 6 = 5 Tage; 7 = 6 Tage;

8, 9 = 8 Tage. Weitere Erklärungen im Text.

Punkte 6 u. 7 stammen aus Spendern, deren Neuralrohr auffallend dünn geblieben ist. Das abweichende Verhältnis I: Spender ist also

eher auf atypische Entwicklung des letztern als des Implantats zurückzuführen.

Da wir in der Kerndichte der Implantate keine nennenswerten Unterschiede gegenüber den Spendern gefunden haben, müssen wir den Schluss ziehen, dass die Veränderungen in der Masse wirklich auf veränderter Zellzahl beruhen. Es müssen demnach Wirkungen vom Wirt ausgehen, welche die mitotische Aktivität der Implantate beeinflussen und zwar im einen Fall im Sinne einer Steigerung, im andern einer Herabsetzung. Ob dafür besondere Wuchsstoffe oder einfach Intensitätsunterschiede im Stoffwechsel des Anuren-, bzw. Urodelenmilieus verantwortlich sind, bleibt noch blossen Mutmassungen überlassen. Jedenfalls ist das Resultat dieses: eine erstaunlich harmonische Einheitsleistung von Wirt und Implantat.

#### ZUSAMMENFASSUNG

Das gewählte Untersuchungsobjekt ermöglicht eine genauere Analyse der Faktoren, die bei der Einordnung xenoplastischer Implantate in den Wirt mitspielen können. Es zeigt sich einmal, dass unter dem Zwang der räumlichen Situation auf mechanischem Wege eine gewisse Angleichung erfolgt (Anpassung der Länge unter Veränderung der Dicke). Daneben gehen vom Wirt noch Wirkungen aus, die beim Zellteilungsgeschehen angreifen müssen (Veränderungen der Masse bei gleichbleibender Kerndichte).

#### LITERATUR

- ANDRES, G. 1949. *Untersuchungen an Chimaeren von Triton und Bombinator. Teil I.* Genetica 24.
- HOLTFRETER, J. 1935a. *Morphologische Beeinflussung von Urodelenektoderm bei xenoplastischer Transplantation.* Roux' Arch. 133.
- 1939a. *Studien zur Ermittlung der Gestaltungsfaktoren in der Organentwicklung der Amphibien.* Roux' Arch. 139.
- 1943. *A study of the mechanics of gastrulation.* J. exp. Zool. 94.
- ROTH, H. 1950. *Die Entwicklung xenoplastischer Neuralchimaeren.* Rev. suisse Zool. 57.
-

N<sup>o</sup> 14. **W. Henzen**, Bern. — Homoplastische und xenoplastische Experimente über die Determination der Hornbildungen des Mundbereichs bei der *Bombinatorlarve*<sup>1</sup>. Mit 4 Textabbildungen und 1 Tabelle.

(Zoologisches Institut der Universität Bern.)

### I. PROBLEMSTELLUNG.

Im Unterschied zu den Urodelen bilden die Kaulquappen der Anuren einen larvalen Mund mit charakteristischen Mundwerkzeugen aus, der während der Metamorphose tiefgreifend umgestaltet und in seinen äusseren Teilen vollständig wieder abgebaut wird. Einen solchen Mund bei einer jungen *Bombinatorlarve* zeigt die Abb. 1. Auf den wulstigen, durch einen Papillensaum eingefassten Lippen stehen in Reihen angeordnete Lippenzähnnchen, die zum Abraspeln der Nahrung dienen. Vor der Mundöffnung befinden sich ausserdem zwei kräftige, durch die Rostralknorpel gestützte, schnabelartige Kieferbildungen. Nach verschiedenen früheren Arbeiten anderer Autoren hat GUTZEIT (1890) die Entstehung und den Bau dieser Mundorgane eingehend untersucht und beschrieben. Sowohl die Lippenzähnnchen wie auch die Kiefer sind Horngebilde. Jedes Zähnnchen besteht aus einer einzigen verhornten Zelle. Periodisch wird diese abgestossen und an ihre Stelle tritt eine tütenförmig in ihre Basis eingesteckte Ersatzzelle. Unter dieser sitzen wiederum weitere Zahnzellen in immer weniger differenzierterem Zustand. Sie stehen in gerader Reihe untereinander in der verdickten Sinnesschicht der Lippenepidermis und heben sich durch ihre Grösse und durch die stark vakuolisierten Kerne eindeutig von der Umgebung ab. Die Kiefer bilden sich aus entsprechenden Elementen. Hier sind die Reihen der Ersatzzellen noch deutlicher

---

<sup>1</sup> Die hier mitgeteilten Experimente bilden einen Teil des Materials zu meiner Dissertation. Die Arbeit erfolgt unter der Leitung von Herrn Prof. BALTZER, dem ich auch an dieser Stelle für sein stetes Interesse und für die wertvolle Anleitung herzlich danken möchte.

(10-20 Zellen hoch), und die einzelnen Zähne stehen unmittelbar nebeneinander, sodass ihre Spitzen die gezähnelte Kante des Kiefers bilden. Die Lippenzähne und Kiefer der *Bombinator*-larve sind also nicht homolog mit den normalen Zähnen, sodass man wohl besser von Hornstiften und Hornkiefern als von Zahnbildungen spricht.



ABB. 1.

Mund einer jungen Kaulquappe von *Bombinator pachypus* mit den Hornstiften auf den Lippen und den schnabelartigen Kiefern.

Durch ihre eindeutige Struktur und durch den rein epidermalen Bau, sowie durch ihr relativ frühes Auftreten in der Entwicklung der Larve, bieten die Hornbildungen günstige Voraussetzungen zur Untersuchung ihrer Determination. Dennoch finden sich in der Literatur nur wenige und unsichere Angaben zu dieser Frage.

MARCUS (1931) und WOERDEMANN (1923) erhielten bei *Rana* bzw. *Bombinator* durch Transplantation von Mundektoderm des Neurulastadiums in die Bauchregion Mündler mit Hornbildungen. Wie aber schon von STRÖER (1933) festgestellt wird, gelangte bei diesen Transplantaten nicht reine Epidermis zur Verpflanzung, sodass die Frage der Determination aus den Befunden nicht sicher gelöst werden kann.

Aus den Experimenten verschiedener Autoren (Drehungs- und Defektversuche im präsumptiven Mundgebiet, Ersatz des präsumptiven Mundektoderms durch ortsfremdes Ektoderm) geht dagegen klar hervor, dass der enge Kontakt des Mundektoderms mit dem Entoderm des Vorderdarms, wie er im spätern Neurulastadium zustande kommt, über die Form und Grösse von Mund und Mundöffnung entscheidet.

In xenoplastischen Experimenten erhielten SPEMANN und SCHOTTÉ (1932) und HOLTFRETER (1935) Fälle, in denen in der Mundregion von *Triton* ein *Rana*-Implantat Hornstiftchen ausbildete. Da aber bei dieser Operation im frühen Gastrulastadium grosse Ektodermstücke ausgetauscht worden waren, entstanden aus den Implantaten neben

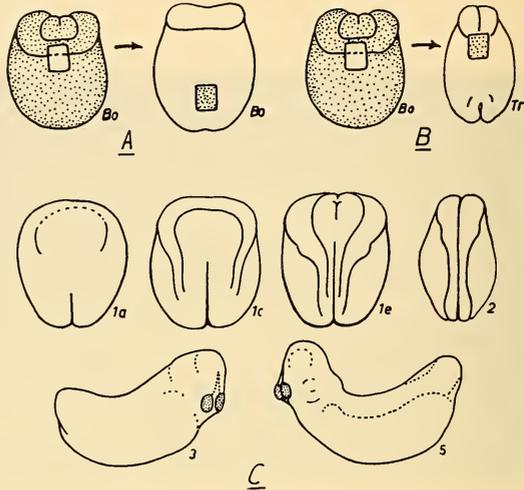


ABB. 2.

A. Die Operationsskizze zur homoplastischen Transplantation von präsumptivem Mundektoderm auf die Bauchregion bei *Bombinator* — B. Die xenoplastische Transplantation des gleichen Materials auf die Mundregion der alten Neurula von *Triton alpestris* — C. Die bei den Operationen verwendeten Bombinatorstadien. (Vgl. Tabelle 1.)

Epidermis auch Gehirn, Knorpel und Mesektoderm, sodass eine sichere Beurteilung der Determination der Hornbildungen auch hier nicht möglich ist.

Die Frage über den Zeitpunkt der Determination und über die Art der Induktion der Hornbildungen im Mundbereich der Anurenlarve bleibt also in der vorhandenen Literatur noch offen.

## II. EIGENE EXPERIMENTE.

Im Rahmen verschiedener homoplastischer und xenoplastischer Experimente im Kopfbereich der Amphibien, die ich in den Jahren 1951-53 ausführte, ergeben zwei Gruppen Schlüsse über die Determination der Hornbildungen im Mund der *Bombinator*larve. Die betreffenden Operationen sind in Abb. 2 dargestellt. Neben

einer homoplastischen Transplantation von präsumptivem Mundektoderm in die Bauchregion eines gleichaltrigen Keimes bei *Bombinator pachypus* (Abb. 2 A) erfolgte eine xenoplastische Verpflanzung des gleichen Materials orthotop in die Mundregion eines älteren Keimes von *Triton alpestris* (Gläserstadium 18, Abb. 2 B). Der Altersunterschied bei der zweiten Operationsgruppe wurde gewählt, weil sich der *Bombinator*mund wesentlich rascher entwickelt als die entsprechende Region bei *Triton*.

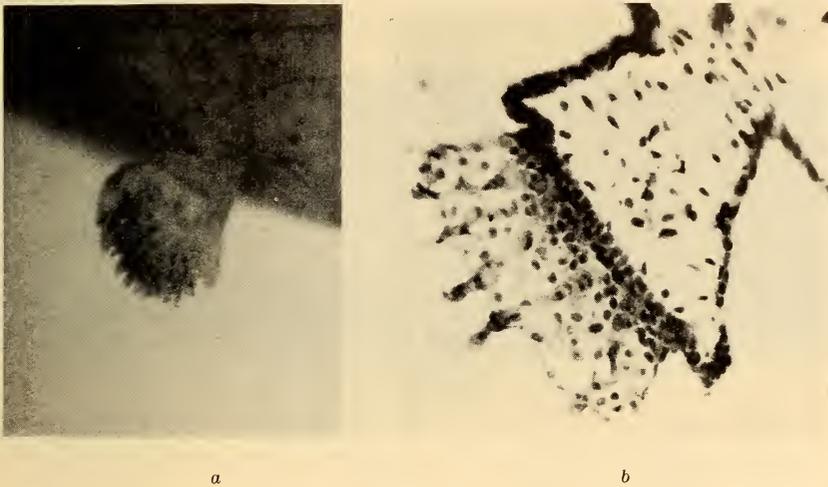


Abb. 3.

- a) ein Lippenzäpfchen mit Hornstiftchen am Bauch der *Bombinator*-larve.  
 b) dasselbe Zäpfchen im Schnitt (Operation A).

Die Operationen erfolgten für *Bombinator* in verschiedenen Altersstadien. Diese sind in Abb. 2 C dargestellt. Die Stadienbezeichnung bezieht sich auf eine eigene für die Experimente aufgestellte Stadienreihe. Es wurde jeweils streng darauf geachtet, dass mit der Epidermis kein unterlagerndes Material mitverpflanzt wurde.

a) *Homoplastische Transplantation von Bombinatorektoderm aus der Mund- auf die Bauchregion.*

Die Fälle zu dieser Operation teilen sich dem Ergebnis nach in zwei Gruppen auf: die Implantate ordneten sich entweder mehr oder weniger glatt in die Bauchepidermis ein, oder sie formten ein

abgerundetes Zäpfchen mit den für den Lippenrand charakteristischen Papillen und mit Hornstiftchen (Abb. 3a). Im Schnitt durch ein solches Lippenzäpfchen (Abb. 3b) erkennt man, dass es bloss mit etwas verdichtetem Wirtsmesenchym erfüllt ist. Es steht in keiner Beziehung zu Entoderm oder zu Knorpelgewebe. Die Stiftchen, die mit ganz geringer Verspätung gegenüber denjenigen im Munde der Kontrolle erscheinen, sind ungerichtet und zerstreut über die Spitze des Lippenzäpfchens verteilt. Sie bleiben im Wachstum und in der Verhornung bald erheblich gegenüber den Mundstiftchen zurück.

TABELLE 1.

*Die Fälle der Operationsgruppe A (s. Abb. 2)*

Nr.	Fall Nr.	Alter Oper.	Stiftchen	Nr.	Fall Nr.	Alter Oper.	Stiftchen
1	am 1	1a	—	18	XC 5b	1f	+
2	am 2	1a	—	19	XP 2	1f	—
3	XG 1b	1a	—	20	XP 4	2	+
4	XG 2b	1a	—	21	ag 2	2+	—
5	XG 3b	1a	—	22	ag 3	2+	+
6	XG 4b	1a	—	23	XP 1	2+	+
7	XH 1	1a	—	24	al 1	3	—
8	XH 2	1a	—	25	al 2	3	—
9	XH 3	1a	—	26	al 3	3	—
10	am 3	1b	—	27	al 4	3	+
11	XB 3b	1b	—	28	XP 6	3	—
12	XB 4b	1c	—	29	XK 2	3+	—
13	XC 3b	1d	+	30	aq 1	5	+
14	XC 1b	1e	+	31	aq 2	5	+
15	XC 4b	1e	+	32	aq 3	5	+
16	XP 3	1e	+	33	aq 4	5	+
17	XP 5	1e	—	34	aq 5	5	+

Ordnen wir die 34 untersuchten Fälle nach dem Operationsalter, wie dies in Tabelle 1 geschehen ist, so lässt sich feststellen, dass bis zu einem mittleren Neurulastadium alle Operationen negativ verlaufen. Man kann daraus schliessen, dass erst nach diesem Stadium (1c, 1d) die Hornstiftchen soweit determiniert sind, dass sie sich auch in ortsfremder Umgebung selbständig ausdifferenzieren können. Hornkiefer bildeten sich bei dieser Operationsgruppe in keinem Falle.

b) *Xenoplastische Transplantation von Bombinator-Mundektoderm auf die präsumptive Mundregion von Triton alpestris.*

Zu dieser Operationsgruppe wurden 47 Fälle untersucht. Bei 17 Keimen bildeten sich in der Mundregion des *Triton*wirts Hornstiftchen aus (Abb. 4). Diese sind nun in jedem Falle auf die Mundregion des Wirts hin ausgerichtet, und sie erscheinen in Reihen wie im Spendermund. In zwei Fällen ist der ganze Mundbereich durch Implantatmaterial bedeckt, und es entstanden geschlossene Kreise von Hornstiftchen; ein Munddurchbruch kam in diesen Fällen nicht zustande. Die Orientierung der Stiftchen

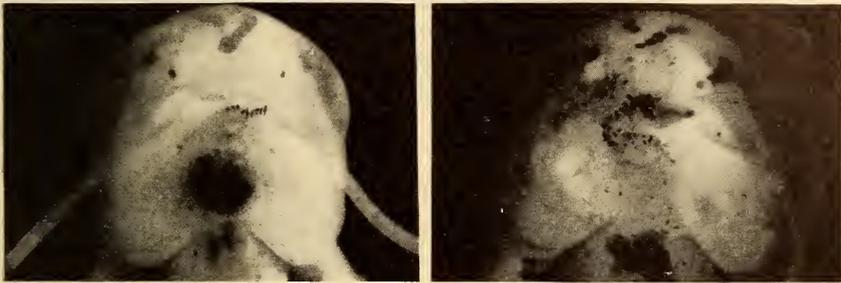


ABB. 4.

Zwei Fälle mit *Bombinator*-Hornstiftchen auf *Triton*-Mundregion (Operation B).

zum Mund erfolgte auch dann gut, wenn das Implantat um  $90^\circ$  oder  $180^\circ$  gedreht eingesetzt worden war. Das schliesst die Annahme aus, dass die Stiftchen schon im Implantat durch Determination diese Anordnung gehabt haben könnten.

Vergleicht man die Ergebnisse in dieser Gruppe nach dem Alter bei der Operation, entsprechend der Tabelle 1, so findet man für den Zeitpunkt der Stiftchendetermination ähnliche Verhältnisse, mit dem Unterschied, dass die Determination schon im Stadium *1b* erfolgen kann. Keime vom Alter *1a* bildeten nie Stiftchen.

In 8 der 17 erwähnten Fälle entstanden im Implantat neben den Stiftchen auch Stücke der Hornkiefer. Dies erfolgte immer dann, wenn das Implantat durch mehr oder weniger tiefe Einwucherungen Kontakt mit dem Vorderdarm aufnahm oder aufzunehmen versuchte.

c) *Schlussfolgerungen.*

Von einem mittleren Neurulastadium an sind die Hornstiftchen des Mundes der *Bombinator*larve soweit determiniert, dass sie sich heterotop selbst ausdifferenzieren können (Operation A). Die Ausrichtung der Stiftchen und ihre Anordnung um den Mund ist dagegen noch abhängig von regionalen Einflüssen, die am Bauch von *Bombinator* nicht, im xenoplastischen Experiment aber in der Mundregion von *Triton alpestris* vorhanden sind (Operation B).

Die Hornstiftchen und die Hornkiefer werden wohl gleichzeitig determiniert; der Grad ist aber verschieden, da die Kiefer ohne einen weiteren regionalen Einfluss offenbar nicht selbstdifferenzierungsfähig sind. Ob diese induzierenden und ausrichtenden Einflüsse in erster Linie auf das Mundentoderm oder auf das Mesektoderm (Mandibularbogen z. B.) zurückzuführen sind, werden vielleicht die noch nicht ausgewerteten homoplastischen Versuchsreihen aus meinem Material klären können.

## LITERATURVERZEICHNIS

- GUTZEIT, E. 1890. *Die Hornzähne der Batrachierlarven.* Zeitschr. wiss. Zool. 49, 43-70.
- HOLTFRETER, J. 1935. *Über das Verhalten von Anurenektoderm in Urodelenkeimen.* Roux' Arch. 133, 427-494.
- MARCUS, E. 1931. *Entwicklungsmechanische Untersuchungen der Bildung von Mund und Schilddrüse bei den Anuren.* Zool. Jahrb. Abt. allg. Zool. u. Physiol. 49, 1-36.
- SPEMANN, H. und SCHOTTÉ, O. 1932. *Über xenoplastische Transplantation als Mittel zur Analyse der embryonalen Induktion.* Naturwiss. 20.
- STRÖER, W. F. H. 1933. *Experimentelle Untersuchungen über die Mundentwicklung bei den Urodelen.* Roux' Arch. 130, 131-186.
- WOERDEMAN, M. W. 1923. *Eenige gevallen van kunstmatig verkregen verdubbeling der mondopening bij Amphibie-larven.* Nederl. Tijdschr. Geneesk. 66.
-

N<sup>o</sup> 15. **G. Wagner**, Bern. — Ueber die Zahnbildung in xenoplastischen Neuralleistenchimaeren: Zahnanlagen aus *Triton*-Schmelzorgan und *Bombinator*-Mesektoderm in *Triton*-Wirten. Mit 5 Textabbildungen.

Wenn die Kopfneuralleiste einer *Triton*-Neurula durch ein entsprechendes Stück einer *Bombinator*-Neurula ersetzt wird, so entstehen *Triton*-Larven, deren sämtliche mesektodermalen Kopfanteile aus *Bombinator*-Zellen bestehen. Sie besitzen also ein Visceralskelett aus Bo-Knorpel, Bo-Mesenchym, Bo-Pigment usw. (vgl. WAGNER 1949). Überraschenderweise zeigte es sich schon 1949, dass das Bo-Mesektoderm im *Triton*-Wirt auch Zahnpapillen bilden kann.

Nun besitzt *Bombinator* im Larvenstadium weder Zähne noch Zahnanlagen, sein Mesektoderm kommt also normalerweise gar nicht dazu, an einer Zahnbildung teilzunehmen. Trotzdem erweist es sich in den Chimaeren als kompetent, mit dem *Triton*-Mundepithel eine kombinatorische Einheitsleistung zu vollbringen, indem es mit diesem zusammen echte Zahnanlagen bildet.

Die Tatsache, dass die Neuralleiste Zahnpapillen liefert, war an sich nicht neu. Dies war durch die Arbeiten von ADAMS 1924, RAVEN 1931, HOLTFRETER 1935, SELLMAN 1946 und DE BEER 1947 mit genügender Sicherheit bekannt.

Die chimaerischen Zahnanlagen waren 1949 nur als Nebenergebnis aufgetreten und konnten, da die Experimente nicht speziell daraufhin angelegt waren, nicht mit der wünschenswerten Gründlichkeit analysiert werden. Erst 1953 wurde es durch ein Stipendium des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung ermöglicht, das Problem anhand einer neuen Versuchsreihe wieder aufzugreifen.

Vor der näheren Besprechung der chimaerischen Zahnanlagen sind einige Angaben über die normale Zahnbildung von *Triton* und *Bombinator* notwendig:

Die normalen *Triton*-Larven besitzen einen reich bezahnten Mund, wobei jedem Zahnfeld ein ebenfalls aus Neuralleistenmaterial

entstehender Knochen zugeordnet ist, nämlich das Dentale und Spleniale im Unterkiefer, das Praemaxillare und Vomeropalatinum im Oberkiefer. Die Zahnanlagen sind schmal und einspitzig, ihre Odontoblasten stehen in Einerkolonnen übereinander, wobei sich die untersten tellerartig abflachen (Abb. 1a).

Die *Bombinator*-Larven dagegen besitzen weder Zähne noch Verknöcherungen, sondern nur Hornstiftchen. Erst in der Metamorphose bildet auch *Bombinator* echte Zähne, aber nur im Ober-

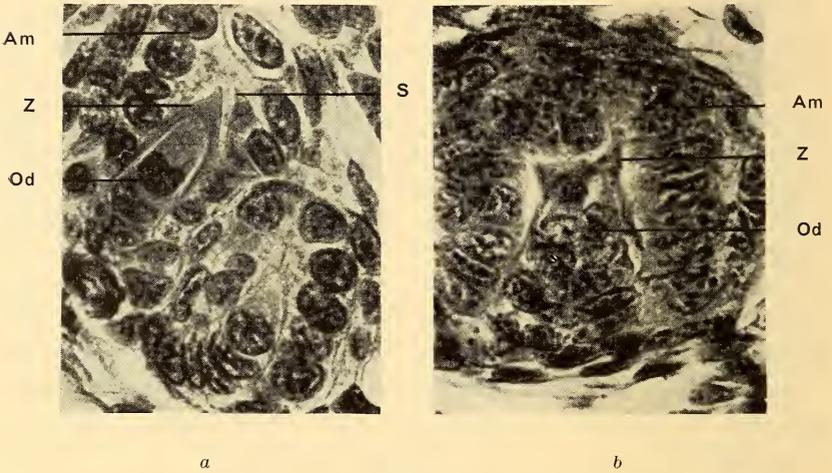


ABB. 1.

- a) Zwei normale Zahnanlagen einer *Triton*-Larve von 15 Tagen (Gläser Stad. 41).  
 b) Normale Zahnanlage einer in Metamorphose begriffenen *Bombinator*-Larve.  
 Am. Ameloblasten (Schmelzorgan) — Od. Odontoblasten (Papille) — Z. Zahnscherbchen (Praedentin). — S. Beginnende Schmelzbildung.

kiefer, während der Unterkiefer völlig zahnlos bleibt. Die *Bombinator*-Larven besitzen dafür zwei Bildungen, die den Urodelen fehlen, nämlich die Infra- und Suprarostralknorpel, die sich zwischen die Spitzen der Mandibularia, bzw. vor die Spitzen der Trabeculae einschalten. Die Zahnanlagen des metamorphosierenden *Bombinator* sind wesentlich breiter als die der *Triton*-Larven und zweispitzig (Abb. 1b).

Die chimaerischen Zahnanlagen sind in ihrer Form intermediär zwischen *Triton* und *Bombinator*: sie sind einspitzig und stets breiter als bei *Triton*, aber schmäler als bei *Bombinator*.

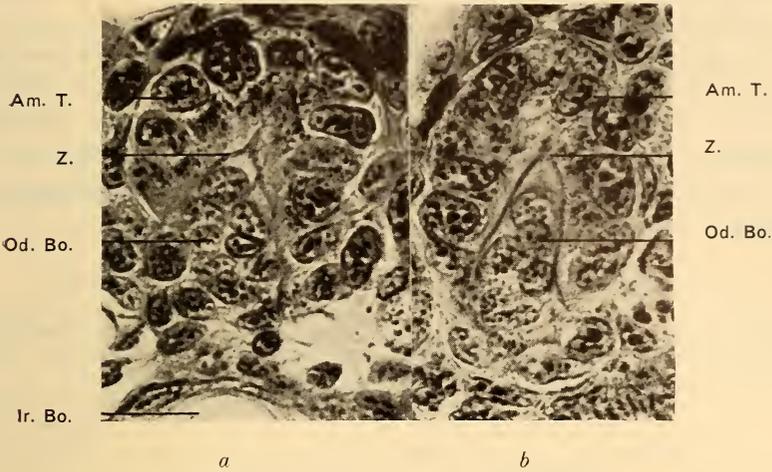


ABB. 2.

Zwei chimaerische Zahnanlagen: links maximal breiter, rechts maximal schmaler Typ.

Ir. Infrarostrale — Bo. *Bombinator* — T. *Triton*. Uebrige Bezeichnungen wie Abb. 1. Beide Schnitte aus der gleichen Larve (13 Tage, Gläsner Stad. 40).

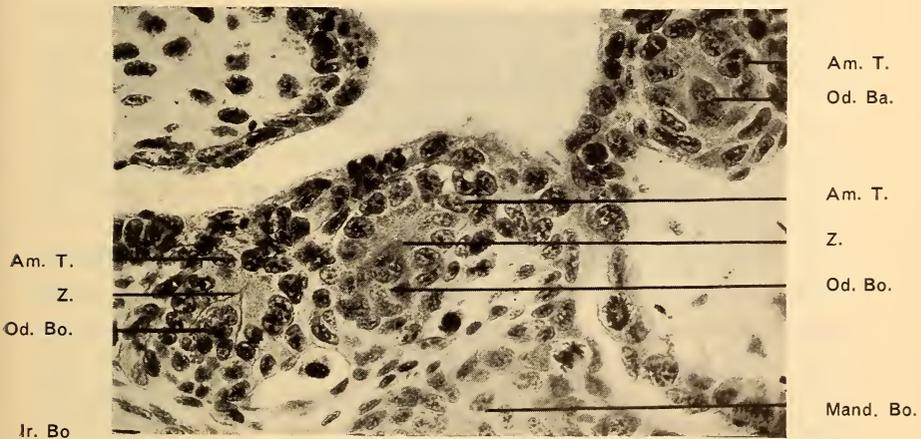


ABB. 3.

Drei chimaerische Zahnanlagen im gleichen Schnitt. Larve von 13 Tagen (Gläsner Stad. 40).

Mand. Mandibulare — Ir. Infrarostrale. Uebrige Bez. wie Abb. 1.

Die Variationsbreite ist ziemlich gross und wird am besten durch die Abbildungen 2a—b und Abb. 3 illustriert.

Im ganzen erhielten wir 1953 in 10 Chimaeren auf der operierten Seite einen völligen Ausfall der normalen Zahnbildung. Dafür bildeten diese Tiere auf der operierten Seite insgesamt 70 chimaerische Zahnanlagen gegenüber 224 normalen Zahnanlagen auf der nicht operierten Kontrollseite. Die Zahnanlagen verteilten sich folgendermassen auf die Zahnfelder des *Triton*-Wirtes:

unoperierte Seite (T-Knochen + normale T-ZA)	operierte Seite (Bo-Knorpel + chimaerische ZA.)
Dentale (10 Fälle) . . . . . 70	Infrarostrale . . . . . 42 = 60%
Praemaxillare (6 Fälle) . . . . . 24	Suprarostrale . . . . . 8 = 33%
Spleniale (8 Fälle) . . . . . 90	Mandibulare . . . . . 14 = 15%
Vomeropalatinum (5 Fälle) . . . 40	Commissura quadrato- cranialis anterior . . . 6 = 15%
Total . . . . . 224	70 = 31%

Zu dieser „Rangliste“ ist folgendes zu bemerken: das Baumaterial des Mandibulare und des Infrarostrale gehört dem Mandibularbogen an. Dasselbe gilt aber auch für das Mesektoderm des Suprarostrale, das von der Spitze des Mandibulare um das Stomodäum herumwandert und zuletzt in den Oberkiefer zu liegen kommt (vgl. WAGNER 1949, S 544). Die wenigen chimaerischen Zahnanlagen, die im Zahnfeld des fehlenden Vomeropalatinums gebildet wurden, scheinen auch nicht vom Oberkiefer mit Odontoblasten versorgt zu sein. Sie stehen immer lateral im Mundhöhlendach, also am Rande des normalen Zahnfeldes, und lehnen sich nicht an die Trabekula an, sondern an einen bei *Bombinator* vom Palatoquadrat zur Trabekula ziehenden Fortsatz, die Commissura quadrato-cranialis anterior, so dass wahrscheinlich auch sie vom Mandibularbogen her gebildet wurden.

So wären also die Papillen sämtlicher chimaerischer Zahnanlagen durch Mesektoderm des Mandibularbogens gebildet. Dies ist deshalb besonders bemerkenswert, weil beim normalen adulten *Bombinator* die Verhältnisse gerade umgekehrt liegen: hier erhält, wie wir eingangs sahen, nur der Oberkiefer Zähne, während der Unterkiefer zahnlos bleibt. Mandibulares Mesektoderm der Infra- und Suprarostralknorpel induziert dafür bei *Bombinator* im frühen Larvenstadium die Hornstiftchen, die übrigens in *Bombinator*-Epidermis auch durch *Triton*-Mesektoderm induziert werden können (SPEMANN und SCHOTTÉ in SPEMANN 1936, HOLTFRETER 1935a, b, HENZEN

noch unveröffentlicht). Die Induktionsfähigkeit scheint also bei *Bombinator*- und *Triton*-Mesektoderm wenigstens qualitativ dieselbe zu sein, total verschieden ist aber das Verhalten des Reaktors, nämlich des *Bombinator*-bezw. *Triton*-Mundepithels auf diesen gleichen Induktionsreiz.

Zeitlich ist die Zahninduktionsfähigkeit des *Bombinator*-Mesektoderms auf eine ganz kurze Phase der frühen Larvenentwicklung beschränkt. Die ersten chimaerischen Zahnanlagen

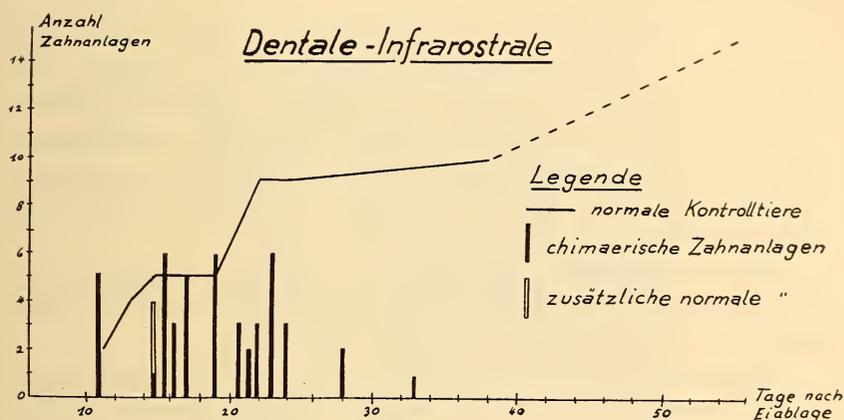


ABB. 4.

Entwicklung der Zahnanlagen im Zahnfeld des Dentale bzw. Infrarostrale von normalen und operierten Tieren.

erscheinen gleichzeitig mit den ersten normalen oder sogar etwas früher. Alle beobachteten chimaerischen Zahnanlagen entstanden im Alter von 11—15 Tagen des *Triton*-Wirtes (7—11 Tage nach der Operation). Beim gleich alten Bo-Spender entstehen um diese Zeit die Hornzähnen. Während die Zahl der normalen Zähne später mit der Bildung weiterer Zahnreihen stufenweise zunimmt, ist keine Zunahme der chimaerischen Zahnbildung mehr festzustellen (vgl. Abb. 4).

**Degeneration.** Es stellt sich nun die Frage, wie weit sich die chimaerischen Zahnanlagen entwickeln. Leider wird aus ihnen nie ein Zahn. Die Bilder der Abb. 2 und 3 stellen das Maximum der chimaerischen Zahnbildung dar. Die Anlagen zeigen zwar zwischen Schmelzorgan und Papille ein deutliches Zahnscherbchen,

das wohl aus Praedentin besteht. Eine eigentliche Dentinbildung und ein Durchbrechen des Zahnes kommt aber nicht zustande, auch kriegen die Anlagen keine Schmelzkappen. Etwa 20 Tage nach der Operation (Alter des Wirts = 24 Tage, des Spenders 22 Tage) beginnen die Papillen zu degenerieren, 30 Tage nach der Operation sind sie vollständig verschwunden. Die Degeneration ist zunächst nicht ein Absterben der *Bombinator*-Zellen, sondern ein Auflockern und Auseinanderweichen der vorher dick gepackten Odontoblasten, die damit mesenchymartig werden und sich der weiteren Beobachtung entziehen.

**Theoretisches.** Der Zahnbildung scheint ein recht komplizierter Induktionsmechanismus zugrunde zu liegen. Die Knappheit der Zeit verbietet uns, auf alle sich stellenden Probleme einzutreten. Wir möchten hier nur die Frage der entwicklungs-geschichtlichen Verwandtschaft von Urodelen- und Anurenzähnen, also die Frage ihrer Homodynamie im Sinne von BALTZER 1950 kurz aufwerfen.

Die oben geschilderten Verhältnisse der Zahnbildung bei normalen Tieren und die Befunde an den Chimaeren lassen in dieser Beziehung zwei Deutungsmöglichkeiten zu:

Einmal lässt sich für *Bombinator* zwischen dem Mesektoderm des Trabekular- und des Mandibularbogens eine starke zeitliche Verschiebung der gleichartigen Induktionsfähigkeit annehmen: Das mandibulare Mesektoderm besitzt sie nur während einer früh larvalen Phase, wo das *Bombinator*-Epithel mit der Bildung von Hornstiftchen reagiert. Das trabekulare Mesektoderm dagegen erlangt diese Induktionsfähigkeit erst zur Zeit der Metamorphose, und jetzt reagiert das Mundepithel mit der Bildung von Schmelzorganen.

Es ist aber auch denkbar, dass das trabekulare Mesektoderm der Anuren überhaupt keine Zahnbildungsfähigkeit besitzt, und dass die Zahnbildung im Oberkiefer des metamorphosierten Anurs eine phylogenetische Neuerwerbung darstellt, die vielleicht auch einem anderen Entwicklungsmechanismus folgt als bei den Urodelen-Larven. Die Zahnbildung von Anur und Urodel wäre dann nicht mehr „homodynam“. Dass die Zahnpapillen dem Mesektoderm entstammen, ist ja vorläufig nur für larvale Urodelen-Zähne bewiesen, und es ist kaum statthaft, für die Zähne der metamorphosierten Anuren zum vornherein dasselbe anzunehmen. Hier

müssten experimentelle Untersuchungen der Vorgänge während der Metamorphose einsetzen.

In diesem Zusammenhang mag auch die Tatsache von Interesse sein, dass die *Triton*-Zähne eine deutlich abgesetzte Kappe aus echtem Schmelz besitzen, die den *Bombinator*-Zähnen fehlt. Entweder müssen wir bei dem Zahn des phylogenetisch jüngeren Anuren-Typs einen sekundären Verlust des Schmelzes annehmen, oder wir fassen ihn als eine schmelzlose Neuerwerbung auf.

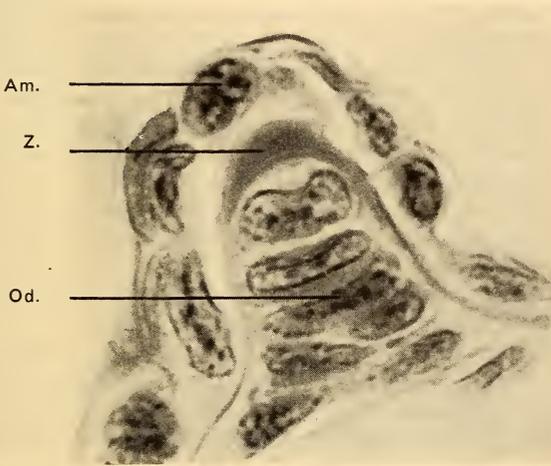


ABB. 5.

“Reusenzahn” auf einem Kiemenbogen einer *Triton*-Larve. Bez. wie Abb. 1.

Endlich sei noch ein Wort über die Reusenzähnechen an den Kiemenbogen der Urodelen-Larven gesagt (Abb. 5). Wie schon STADTMÜLLER 1924 feststellte, handelt es sich hier zweifellos um echte Zahnanlagen, die aber niemals durchbrechen, nie eine Schmelzkappe erhalten und nach einer gewissen Zeit, nämlich in der Metamorphose, degenerieren. Sie gleichen also in diesen drei Beziehungen den chimaerischen Zahnanlagen. Die Ursache dieser Ähnlichkeit liegt vermutlich darin, dass in beiden Fällen Mesektoderm beteiligt ist, das zwar noch die Fähigkeit der Zahninduktion, aber nicht mehr die der Bildung von Dentin und Knochen besitzt.

## LITERATUR

- ADAMS, A. E. 1924. *An experimental study of the development of the mouth in the Amphibian embryo*. J. exp. Zool. 40.
- BALTZER, F. 1950. *Entwicklungsphysiologische Betrachtungen über Probleme der Homologie und Evolution*. Rev. Suisse Zool. 57.
- 1952. *Experimentelle Beiträge zur Frage der Homologie*. Experimentia VIII/8.
- BEER, G. R. DE. 1947. *The differentiation of neural crest cells into visceral cartilages and odontoblasts in Amblystoma, and a re-examination of the germ-layer theory*. Proc. roy. Soc. 134.
- HOLTFRETER, J. 1935a. *Morphologische Beeinflussung von Urodelen-Ektoderm bei xenoplastischer Transplantation*. Roux' Arch. 133.
- 1935b. *Über das Verhalten von Anuren-Ektoderm in Urodelen-Keimen*. Roux' Arch. 133.
- SELLMAN, S. 1946. *Some experiments on the determination of the larval teeth in Amblystoma mexicanum*. Odontologisk Tidskrift 54.
- SPEMANN, H. 1936. *Experimentelle Beiträge zu einer Theorie der Entwicklung*. J. Springer Berlin.
- STADTMÜLLER, F. 1924. *Über Entwicklung und Bau der papillenförmigen Erhebungen (Filterfortsätze) auf den Branchialbogen der Salamandridenlarven*. Z. Morphol. u. Anthropol. 24.
- WAGNER, G. 1949. *Die Bedeutung der Neuralleiste für die Kopfgestaltung der Amphibienlarven*. Rev. Suisse Zool. 56.

---

N<sup>o</sup> 16. **F. Baltzer, C. Harding, H. E. Lehman und P. Bopp**, Bern. — Ueber die Entwicklungshemmungen der Seeigelbastarde *Paracentrotus* ♀ × *Arbacia* ♂ und *Psammechinus* ♀ × *Arbacia* ♂.  
Mit 15 Textfiguren und 1 Tabelle.

(Aus dem Zoologischen Institut Bern und der Zoologischen Station in Neapel. Mit Unterstützung durch den Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung.)

Die Untersuchung dieser Bastarde schliesst an die Arbeit von BALTZER (1910) an. Es war damals unklar geblieben, ob diese Kombi-

nationen sich mit Chromatin-Elimination oder mit diploiden Kernbestand entwickeln. Die Wiederaufnahme der Versuche wurde begünstigt durch die Ausarbeitung neuer Befruchtungsmethoden, über die RUNNSTRÖM (1951) an der Versammlung der Society for Experimental Biology in Bristol berichtete (RUNNSTRÖM 1952). Unser Material von 1952 wurde nach dieser Methode von Dr. C. V. HARDING, einem damaligen Mitarbeiter Prof. RUNNSTRÖMS an der Zoologischen Station in Neapel hergestellt und von BALTZER weiter untersucht. Im Jahre 1953 wurden weitere Versuche von BALTZER und Dr. H. E. LEHMAN, damals Postdoctoral fellow der National Science Foundation U.S.A. am Zoologischen Institut in Bern, wiederum in Neapel durchgeführt. Bei der Verarbeitung beider Materialien ergab sich aus Kernmessungen, dass beide Bastardkombinationen eine diploide Entwicklung haben. Über die Kreuzung *Psammechinus* ♀ × *Arbacia* ♂ wurde im Frühjahr 1953 an der Versammlung der Schweizerischen Zoologischen Gesellschaft berichtet (Revue Suisse Zool. 60, 1953, 411), die Veröffentlichung der Resultate aber bis nach Durcharbeitung der Versuche von 1953 verschoben. Die Ergebnisse über die Kerngrößen sind hier nur auszugsweise, diejenigen über die Entwicklung etwas ausführlicher wiedergegeben. An beiden Untersuchungen sind in hohem Grade Dr. LEHMAN und Dr. BOPP mitbeteiligt. Eine weitere Ergänzung war für die Skelettentwicklung notwendig und wurde 1954 nachgeholt. Eine ausführliche Arbeit wird in den Pubblicazioni der Neapler Station erfolgen. Der Hauptverfasser möchte dem Schweizerischen Nationalfonds, sowie der Leitung der Zoologischen Station den herzlichsten Dank aussprechen, ebenso den Herren Dr. BERNHARD und Dr. TARDENT in Neapel für die nachträgliche Lieferung von *Arbacia*-Material.

Bei Seeigeln ist es bekanntlich leicht, Vertreter verschiedener Gattungen, Familien oder sogar Ordnungen zu kreuzen (Übersicht bei P. HERTWIG 1936). Die Individuenzahl ist bei solchen Bastarden relativ gross; die Entwicklung lässt sich von Anfang an gut verfolgen und läuft rasch ab. Nach 2—4 Tagen erreichen die Bastarde, wenn sie überhaupt so weit kommen, das Pluteusstadium, das sich bei den Ausgangsarten oft durch artspezifische Skelettmerkmale unterscheidet.

Im folgenden werden der Typus und die Entwicklung zweier bisher relativ wenig genau untersuchter Bastarde (*Paracentrotus* ♀ × *Arbacia* ♂ und *Psammechinus* ♀ × *Arbacia* ♂) beschrieben\*.

\* Abkürzungen: PP = *Paracentrotus lividus* LM.; PsPs = *Psammechinus microtuberculatus* BLAINV.; AA = *Arbacia lixula* L. Bastarde: PA = *Paracentrotus* ♀ × *Arbacia* ♂; PsA = *Psammechinus* ♀ × *Arbacia* ♂. PP und PsPs gehören der Familie der *Echinidae*, AA derjenigen der *Arbaciidae* und zugleich einer anderen grösseren Reihe an (Traité de Zoologie, P. P. GRASSÉ, 1948, T. XI).

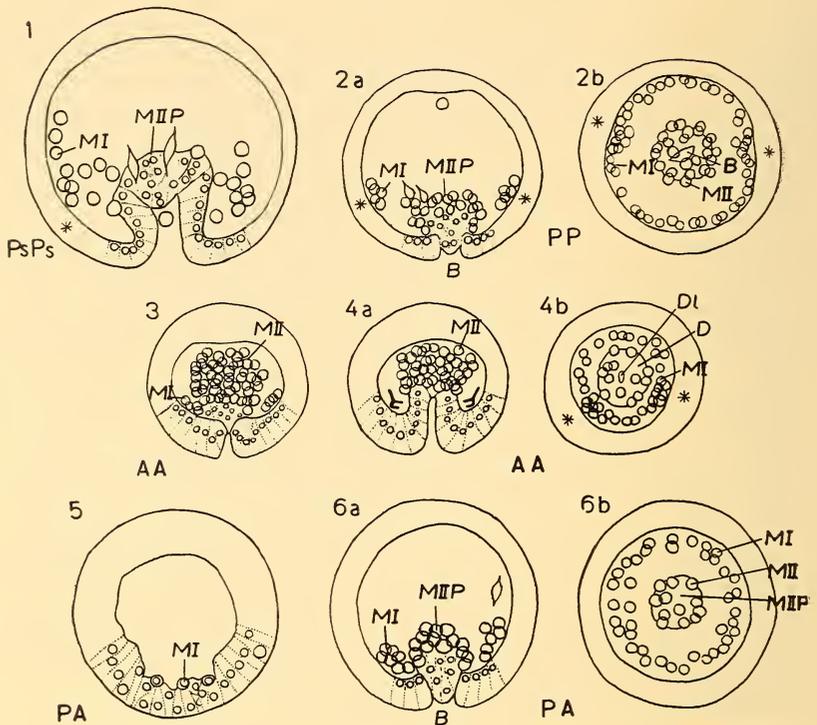


ABB. 1-6.

ABB. 1. PsPs (Zucht 15.1, Nr. 5, 1952), fixiert 21 h 30' nach Befruchtung. Junge Gastrula mit kurzem Darmlumen, Seitenansicht. ABB. 2. PP (24.1, Nr. 14, 1953), 21 h 40'. Junge Gastrula mit MyII-Pfropf. a) Seitenansicht, b) Apikalansicht. Ectoderm und MyI sind bilateral-symmetrisch. ABB. 3. AA (C, Nr. 5, 1953, 22 h 55'. Junge Gastrula mit grossem My-II-Pfropf. Seitenansicht. ABB. 4. AA (C, Nr. 3, 1953), 22 h 55'. Runde Gastrula mit halbblangem Darm. a) Seitenansicht mit Skelett-3-Strahlern, b) Apikalansicht (Ectoderm und MyI sind bilateral-symmetrisch). ABB. 5. PA (14.1, Nr. 2, 1952), 22 h 10'. Blastula mit unternormalem MyI-Bereich. ABB. 6. PA (14.1, Nr. 5, 1952), 22 h 10'. Junge Gastrula mit MyII-Pfropf. a) Seitenansicht, b) Apikalansicht. Ectoderm und MyI sind nicht bilateral-symmetrisch.

Abkürzungen: A = After, a = Analstab, AA = *Arbacia* ♀♂, B = Blastoporus, D = Darm, Dt = Darmlumen, do = dorsal, k = Körperstab = Scheitelstab, MI = primäres Mesenchym, MII = sekundäres Mesenchym, MIP = Pfropf des sekundären Mesenchyms, Md = Mund, o = Oralstab, PA = *Paracentrotus* ♀ × *Arbacia* ♂, PP = *Paracentrotus* ♀♂, PsA = *Psammechinus* ♀ × *Arbacia* ♂, PsPs = *Psammechinus* ♀♂, v = Ventralstab = Querstab, ve = ventral, \* = ektodermale Wandverdickung. Die Seitenansichten der Normalstadien (wie Abb. 1, 7, 10) zeigen jeweils die eine MI-Anhäufung und Ektodermverdickung genau im Profil.

Vergrößerungen: Abb. 1—12: 310 ×  
Abb. 13—15: 370 ×.

## I. DIPLOIDER CHARAKTER DER BASTARDE PsA UND PA.

P. HERTWIG hat 1936 eine Übersicht über das cytologische Verhalten der Bastarde zwischen Seeigelarten gegeben. Bei manchen Kreuzungen, als Pseudonoti zusammengefasst, kommt echte Bastardentwicklung überhaupt nicht zustande, indem das

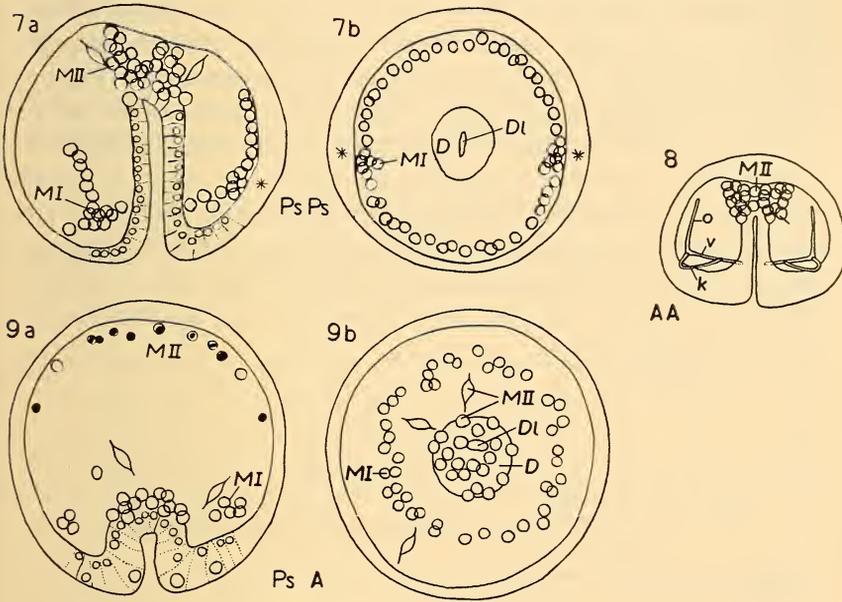


ABB. 7-9.

ABB. 7. PsPs (15.1, Nr. 12, 1952), 21 h 30'. Runde Gastrula mit 3/4-Darmlänge. a) Seitenansicht, b) Apikalansicht. Ectoderm und MyI sind bilateral-symmetrisch. ABB. 8. AA (C, 28, 1953), 28 h. Eckige Gastrula mit nahezu 1/1-Darmlänge. Ansicht von der Dorsalseite. ABB. 9. PsA (2, Nr. 1, 1952), 26 h 45'. Gehemmte Gastrula mit kurzem Darm. a) Seitenansicht, b) Apikalansicht. Ectoderm und MyI sind nicht bilateral-symmetrisch.

väterliche Chromatin ganz oder grösstenteils vor oder während der ersten Furchungen eliminiert wird. Dagegen macht bei anderen Kombinationen, die als Orthonoti bezeichnet werden, das väterliche Chromatin die Entwicklung, soweit diese überhaupt geht, mit. Der Chromosomenbestand bleibt also diploid.

Die beiden Bastarde PA und PsA gehören zum orthonoten Typus. Bei ihnen bleibt zwar der allergrösste Teil der Keime auf

einem Gastrulations-Stadium stehen, und nur äusserst wenige Individuen werden zu Plutei. Die Kerne behalten aber die diploide Grösse. Wenn ein Teil des Chromatins während der gehemmten Gastrulationsphase oder vorher eliminiert, der Bastard also ganz oder weitgehend haploid würde, müssten die Kerngrössen auf die Hälfte absinken. Die folgenden Zahlen erhärten die Tatsache der Diploidität für verschiedene Zuchten. Sie sind Verhältniszahlen und beziehen sich auf die Kernoberflächen. Ein Teil des gemessenen Materials, das von Dr. HARDING 1952 hergestellt wurde, gehört der Kombination PsA an. Es wurde in Pikrin-Essigsäure fixiert, ebenso die Kontrollen PsPs. Die Kernoberfläche, gemessen bei 2600-facher Vergrösserung, hat bei PsPs im Stadium der Blastula mit Mesenchymring (entsprechend Abb. 2) einen Mittelwert von 15,4, sinkt während der Gastrulation (vgl. Abb. 10) auf 9,2, beträgt im Prismastadium noch 5,5, im Pluteus 3,8. Beim Bastard PsA sind die entsprechenden Werte: Blastula mit Mesenchymring (ähnlich Abb. 6) 15,7; gehemmte Gastrulae (Abb. 9 und 12) 8,3 und 6,5.

TABELLE 1.

Stadium	PsPs	PsA	AA	PA	PP
Blastula mit MyI-Ring . . . . .	15,4	17,7	11,7		16,5
Beginn der Gastrulation, MyII-Pfropf . . . . .	12,4 (Abb. 1)	13,7	8,2 (Abb. 3, 4)	13,6 (Abb. 6)	12,7 (Abb. 2)
Bastard-Gastrulae in Hemmungsstadien (31-44 h)		7,4 (Abb. 9)		9,4 (Abb. 11)	*
Prismenstadien (31 h) der Kontrollen, gleichaltrig mit den Bastardgastrulae .	5,5		5,3		7,6

PsPs, PsA, ebenso PP, PA beziehen sich jeweils auf das gleiche Eimaterial.

\* Eine im Stadium entsprechende PP-Zucht mit  $\frac{1}{4}$ -bis  $\frac{1}{2}$ -langem Darm, jedoch einem anderen Eimaterial zugehörig, hatte eine mittlere Kerngrösse von 9,8.

Bei einer besonders guten PA-Zucht von Dr. LEHMAN (1953, Nr. 29, Fixierung und Färbung in Essigkarmin) entstanden eine Anzahl Plutei. Die PP-*Gastrulae* der Kontrolle hatten eine Kernoberfläche von 30,8 (Vergrößerung 3300-fach), die Plutei von 18,9 (Alter 50 h) und 12,9 (96 h). Die PA-*Gastrulae* hatten einen Mittelwert von 33,6, die PA-Plutei im Alter von 74 h einen solchen von 21,1 mit 100 h denjenigen von 16,7. Hier sind die Werte der Plutei besonders wichtig, weil sie direkt mit dem Wert der Kontrollplutei verglichen werden können.

Diese Messungen wurden durch Dr. BOPP am Material beider Jahre (1952, 1953) unter genauerer Berücksichtigung der Stadien erweitert (siehe Tabelle 1, Vergrößerung 2600):

Aus diesen summarischen Zahlen geht hervor:

1. dass die Bastardkeime bis zur Hemmung der Entwicklung etwas grössere Kerne als die gleichaltrigen artreinen Stadien haben.
2. dass ihre Kerngrösse während der Hemmungsphase weiter sinkt. Dies entspricht der Tatsache, dass bei den gehemmten Bastardkeimen Mitosen noch häufig sind. Trotz dieses Sinkens der Kerngrösse bleiben jedoch ihre Werte über denjenigen normaler Keime entsprechenden Alters, die inzwischen das Prismenstadium erreicht haben.
3. dass Bastardplutei, falls deren entstehen, Kerne von diploider Grösse haben.

Der Vergleich der Kerngrössen wird bei den gehemmten Bastardgastrulen dadurch erschwert, dass diese Stadien nur mehr dem Alter, nicht aber dem Entwicklungsstadium nach mit den Kontrollen der reinen Arten verglichen werden können.

Mit der cytologischen Diploidität stimmt sehr gut die unabhängig von HARDING und PERLMANN (1954) festgestellte Tatsache überein, dass sich im Bastard PA im Alter von 35 h serologisch *Arbacia*-Eiweisse nachweisen lassen.

## II. DIE ENTWICKLUNG DER BASTARDE PSA UND PA

Die Entwicklung der beiden Bastardkombinationen zeigt eine sehr grosse Variabilität. Diese verdient, abgesehen von der Diploi-

dität, Interesse und drückt sich einerseits darin aus, dass die Entwicklung bei gleichen normalen Zuchtbedingungen individuell auf sehr verschiedenem Stadium stehen bleibt, und dass diese Stadien mit verschiedener Geschwindigkeit erreicht werden.

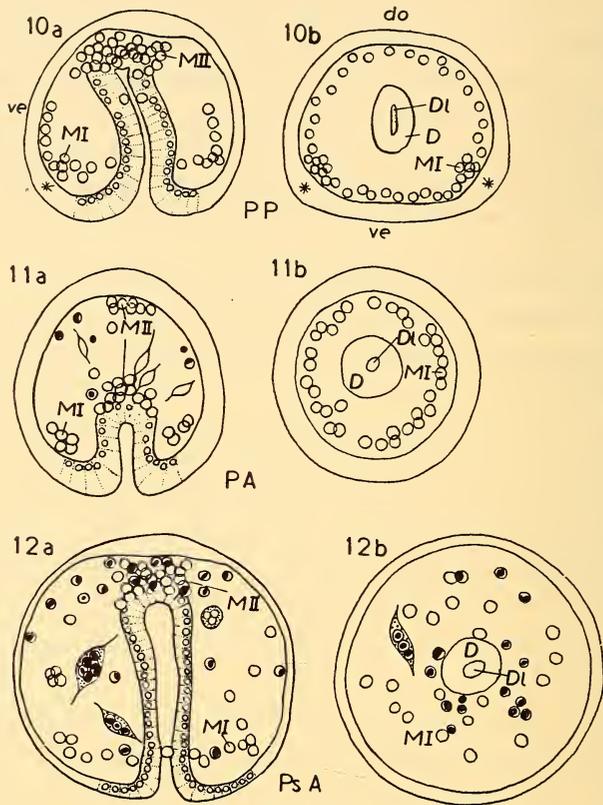


ABB. 10-12.

ABB. 10. PP (24.4, Nr. 8, 1953), 35 h. Eckige Gastrula mit  $1/1$ -Darm, der sich der Ventralwand zuneigt. a) Seitenansicht, b) Apikalansicht. Ectoderm und MyI sind bilateral-symmetrisch. ABB. 11. PA (14.3, Nr. 3, 1952), 31 h 35'. Runde Gastrula mit  $1/2$ -Darm. a) Seitenansicht, b) Apikalansicht. Ectoderm und MyI sind nicht bilateral-symmetrisch. ABB. 12. PsA (5, Nr. 1, 1952), 71 h. Runde stehengebliebene Gastrula mit  $1/1$ -Darmlänge. Mehrkernige Plasmakugeln. Reichlich Pyknose in My I und II. MyI-Zellen zerstreut. a) Seitenansicht, b) Apikalansicht.

Die Frühentwicklung der beiden Spezies PP und PsPs ist naturgemäss sehr gut bekannt (SCHMIDT 1904, SCHLEIP 1929,

HÖRSTADIUS 1939). Für AA gibt es weniger einlässliche Angaben (HARVEY 1949). Zur Beurteilung der Bastardentwicklung musste naturgemäss genauer untersucht werden, in welchem Masse die Entwicklung der drei Arten während der Periode, die die Bastarde durchlaufen, auseinandergehen. Die Zuchten wurden bei 18-20°, meistens 18°, gehalten.

PsPs hat eine wesentlich voluminösere Blastula und Gastrula als PP. Man vergleiche hiefür Abb. 2 und 10 von PP mit Abb. 1 und 7 von PsPs. Die entsprechenden AA-Stadien sind noch wesentlich kleiner als PP (Abb. 3, 4 und 8). In Bezug auf das Volumen folgt die Bastardentwicklung, wie dies für andere Echiniden-Bastarde längst bekannt ist, der Mutter. Man vergleiche PA (Abb. 5 und 6) mit PP (Abb. 2), PsA (Abb. 9) mit PsPs (Abb. 7), PA (Abb. 11) mit PP (Abb. 10). Die Abbildungen sind (mit Ausnahme der Plutei) alle bei gleicher 310-facher Vergrösserung gezeichnet.

1. Ein erstes charakteristisches Stadium, das hier zunächst für PP und PsPs und dann für die Bastarde betrachtet werden muss, ist die Einwanderung des primären Mesenchyms (MyI \*). Ihr folgt sofort die Anordnung der eingewanderten 45—55 MyI-Zellen zu einem Ring mit zwei bilateralsymmetrisch gelegenen Zellanhäufungen und entsprechenden bilateralsymmetrischen Verdickungen im Ektoderm: Abb. 2 *b*, PP; 7 *b*, PsPs.

2. Das MyII \* kann zuerst als Platte in der Wandung abgegrenzt werden (SCHMIDT 1904, Abb. 19 h 40) und wird dann in Form eines Zellpfropfs eingesenkt (Abb. 2 *a*, PP). Darauf folgt die Invagination des Urdarms selbst, als dessen innere Verschlussplatte das MyII immer weiter ins Blastocoel hineingeschoben wird (Abb. 1, PsPs).

AA weicht in mehreren Einzelheiten von PP und PsPs ab. Blastula und Gastrula sind sehr viel kleiner als bei PsPs und auch erheblich kleiner als PP. Die Blastulawand bleibt lange sehr dick, das Blastocoel sehr eng. Man vergleiche hiefür Abb. 3 und 4 mit Abb. 1 und 2. Infolge der Enge des Blastocoels füllt der MyII-

---

\* Abkürzungen: MyI = primäres Mesenchym (praesumptive Skelettbildner). MyII = sekundäres Mesenchym. Bei Doppelabbildungen, z.B. 2 *a* und *b*, ist jeweilen die Seitenansicht und Scheitelansicht *desselben* Keimes wiedergegeben.

Pfropf, der sich entwickelnde Urdarm und der Ring des MyI die Keimhöhle fast ganz aus.

3. Die Entwicklung der beiden Bastarde zeigt in den unter 1 und 2 für die Kontrollen betrachteten Stadien sehr ähnliche Anomalien. Eine früheste Abweichung trat in einer PsA- und einer PA-Zucht (Abb. 5) auf. Der Wandbereich des praesumptiven MyI war in zahlreichen jungen Blastulen nicht verdickt wie bei den entsprechenden Normalstadien (SCHMIDT 1904, Abb. 14 h 00), sondern dünner, lockerer und auffallend zellenärmer als die übrigen Wandbereiche. Ob dieser Defekt bei allen Zuchten und Individuen regelmässig vorhanden und nicht nur eine Anomalie besonders früh gehemmter Keime ist, bleibt unentschieden.

Die Variabilität in der weiteren Entwicklung ist bei den Bastarden auf alle Fälle auch unter normalen Bedingungen sehr gross. Neben Keimen mit schon entwickeltem normalem MyI-Ring kommen gleichzeitig in der gleichen Zuchtschale auch normal aussehende Individuen mit erst beginnender MyI-Einwanderung und ausserdem Blastulae vor, deren Blastocoel schon mit degenerierendem Zellmaterial gefüllt ist.

In der Regel wandert jedoch das MyI in typischer Weise zu normaler Zeit und mit normaler Zellenzahl in das Blastocoel ein und ordnet sich dort auch zum Ring an. Die wichtigste Anomalie ist in dieser Entwicklungsphase bei beiden Bastarden der *M a n g e l einer bilateralen Symmetrie*. Das MyI bildet zwar den Ring; seine Zellen sehen im Leben durchaus normal und durchsichtig aus und haben im fixierten Zustand normale Kerne. Es fehlen dem Ring jedoch die bilateral symmetrischen Zellanhäufungen, ebenso die entsprechenden Verdickungen des Ektoderms, die im gleichen Stadium bei allen drei reinen Arten vorhanden und denen eben die Konzentrationen des MyI zugeordnet sind. Man vergleiche hiefür Abb. 1, PsPs, Abb. 2, PP, Abb. 3 und 4, AA mit Abb. 6, PA und 9, PsA.

4. Die Keime der elterlichen Arten erreichen sehr rasch (mit rund 27 h) das Stadium der fertigen runden Gastrula mit langem Darm, dessen Scheitel dicht unter dem Akron liegt, und von dem sich die MyII-Zellen gesondert haben. Sie liegen im engen Raum zwischen Darmkuppe und Akron (Abb. 7, PsPs; 8, AA und 10, PP). Bei den meisten Bastardkeimen wird jedoch in dieser

Altersstufe die Darmentwicklung stark gehemmt und auf alle Fälle verzögert (Abb. 9 und 11). Mitosen sind noch häufig. Das bei den normalen Därmen sagittal-spaltförmige Lumen bleibt bei den Bastarddärmen rundlich. Der MyI-Ring hat die Bilateralität nicht erreicht; er besteht jedoch in vielen Fällen noch immer aus gesunden Zellen. Ebenso fehlen die bilateralen Verdickungen des Ectoderms. Die Entwicklung des MyII ist in vielen Fällen mehr oder weniger normal weiter gegangen. Es hat sich zum Teil vom

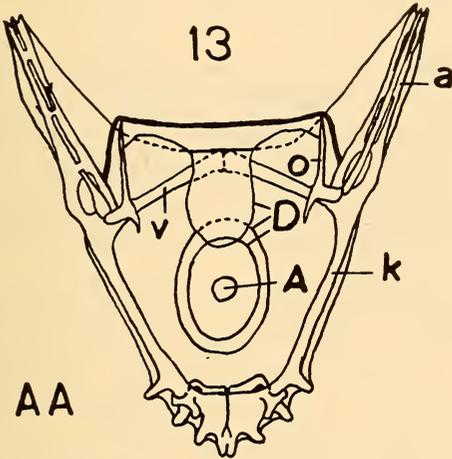


ABB. 13.

AA (C, 58, 1953), 58 h.  
Pluteus. Ventralansicht.

(zu kurzen) Darm losgelöst und beginnt sich unter dem Akron anzusammeln. Zahlreiche Keime sind Blastulae mit degenerierendem Zellmaterial im Blastocoel geblieben (Stereoblastulae).

5. Mit rund 33 Stunden haben sich die Keime der elterlichen Arten zu Prismen weiterentwickelt. Die Bastarde aber sind nur wenig weiter gekommen: Abb. 11, PA. Der MyI-Ring kann noch aus gesunden Zellen bestehen; jedoch fehlt ihm wiederum die bilaterale Symmetrie; ebenso fehlen die lateralen Ectodermverdickungen. Der Darm hat im vorliegenden Fall knapp halbe Länge erreicht. Das MyII ist zum Teil unter dem Akron angesammelt. Ectoderm wie Darm haben in zahlreichen Fällen noch viele Mitosen.

In weiteren Altersstufen kann sich der Darm noch bis zu voller Länge entwickeln. Das Stadium einer typischen eckigen Gastrula wird jedoch selten erreicht. Ein Beispiel ist für PsA in Abb. 12 wiedergegeben. Es hat ein Alter von 71 Stunden und ist immer noch eine runde Gastrula. Das MyI hat die Ringanordnung verloren. Seine Zellen haben sich zum Teil im Blastocoel zerstreut. Zahlreiche Kerne, sowohl im MyI wie im MyII, sind jetzt pyknotisch. Hier und da trifft man verklumpte Zellhaufen oder Plasmakugeln mit mehreren Kernen, die vielleicht durch Verschmelzung von MyI-Zellen entstanden sind (Abb. 12).

6. In der bisherigen Beschreibung wurde die Skelettentwicklung nicht berücksichtigt; dies soll nun im Zusammenhang nachgeholt werden. Das Material hierfür stammt zum Teil aus der schon erwähnten Zucht Dr. LEHMANS, die 9 Plutei ergab, zum Teil aus Material von 1954, das lebend und ausserdem in Nelkenöl nach Konservierung in Alkohol 80% mit  $\text{NaHCO}_3$ -Zusatz untersucht wurde.

Das Wesentliche ist einerseits, die Ausbildungsgrade des Skeletts bei den Bastarden zu erfassen, andererseits bei den Bastardplutei festzustellen, in welchem Grad ihr Skelett väterlichen Charakter besitzt. Zum Vergleich ist eine genaue Kenntnis insbesondere der ersten Skelettbildung bei den elterlichen Arten notwendig. Die Charaktere des Skeletts der Plutei können als bekannt vorausgesetzt werden.

a) Skelettbildung bei PP, PsPs und AA: Die ersten Skelettpunkte entstehen schon in den Blastulen mit MyI-Ring innerhalb der bilateralen Zellanhäufungen, von denen oben die Rede war. Dann vereinigen sich diese ersten Skelettpunkte zu Beginn der Entoderminvagination, wie sie z. B. in Abb. 1 wiedergegeben ist, zu kleinen Dreiecken und 3-Strahlern (Abb. 4a). In alten runden Gastrulen mit voller Darmlänge sind schon grössere 3-Stabsysteme ausgebildet mit Körperstab (= Scheitelstab), Oralstab und Querstab, wie sie ähnlich in Abb. 8 für AA gezeichnet sind. Die Analstäbe entwickeln sich erst etwas später. Bei AA entstehen in jedem Analarum zunächst 3 getrennte, kurze Analstabwurzeln, von denen jeweils eine zu einem der 3 Hauptstäbe gehört (vgl. v. UBISCH 1937). Beim weiterem Wachstum schliessen diese Wurzeln zum Gitterstab zusammen (Abb. 13, siehe auch HARVEY 1949, Abb. 9

und 12). PP und PsPs haben bekanntlich (meistens) nur einen einfachen Analstab (Schleip 1929, Hörstadius 1939 u.A.). Die *Plutei* haben mit 45—50 h ihr typisches Skelett erreicht.

b) Die Bastarde zeigen in den gehemmten Gastrulastadien auch für das Skelett eine grosse Variabilität, zugleich eine starke zeitliche Verzögerung. Im folgenden ist der Verlauf einer PA- und einer PsA-Zucht (PA II und PsA I von 1954) beschrieben.

PA. Mit 48 h waren zwar zahlreiche runde Gastrulae mit  $\frac{3}{4}$ —langem Darm ausgebildet (ähnlich wie in Abb. 7 a). Sie hatten zu diesem Zeitpunkt höchstens sehr kleine, meist zerstreute Skelettpunkte, oft mehr als 2, ohne symmetrische Anordnung. Die PP-Kontrolle hatte schon das Pluteustadium mit vollständigem Skelett erreicht. Einen Tag später hatten sich in derselben Zucht eine Anzahl aufgeblähter Keime mit gehemmtem Darm entwickelt (dieser ähnlich wie in Abb.

14), zum Teil skelettlos, zum Teil mit mittelgrossen 3-Strahlern, diese manchmal auch in bilateral-symmetrischer Anordnung. Mit rund 120 h hatte eine Anzahl der Individuen dieser Zucht einen aufgeblähten prismenähnlichen Typus erreicht. Einige von ihnen besaßen ein pluteusähnliches symmetrisches Skelettsystem. Skelettlose Keime gab es jetzt nicht mehr. Die skelettärmsten Individuen hatten mindestens kleine Skelettstücke.

Ps A. Diese Zucht enthielt als Optimum im Alter von 69 h gehemmte runde Gastrulen mit Därmen von maximal  $\frac{2}{3}$ -Normallänge. Manche dieser Keime hatten überhaupt kein Skelett, andere nur einige zerstreute kleine Skelettpunkte, wieder andere eine Mehrzahl von 3-Strahlern mit zerstreuter Anordnung. Einige wenige besaßen 2 bilateral-symmetrisch angeordnete, ziemlich regelmässige Skelettsysteme mit den 3 typischen grossen Stäben und

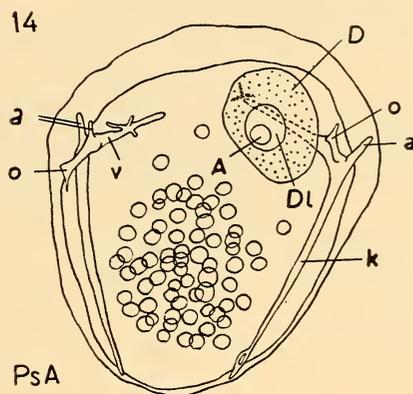


ABB. 14.

PsA (I. Ko. 4, 1954), 69 h.  
Prisma mit  $\frac{2}{3}$ -Darm; dieser ist verkürzt  
gesehen und anormal geformt.  
Vorderansicht.

kurzen Analstabwurzeln. Ein Beispiel ist in Abb. 14 wiedergegeben. In der gleichen Zucht wurde am Tag darauf (89 h) ein schlecht entwickelter Pluteus mit Parallelstäben in den Analarmen gefunden.

Es liegt nahe, diese abnorme Skelettbildung mit dem Defekt in der Anordnung der MyI-Zellen in Beziehung zu setzen. Diese haben die Fähigkeit zur Bildung von Skelettsubstanz, wenn auch in herabgesetztem Masse, wie schon aus der Verzögerung der

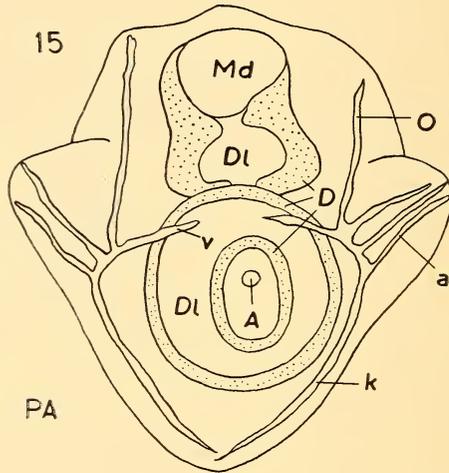


ABB. 15.

PA (29, 13.4.1954, Nr. 4), 74 h.

Pluteus. Ansicht von hinten.

Skelette nach schematisierter Skizze von Dr. LEHMAN.

Skelettbildung bei allen Keimen hervorgeht. Jedoch dürfte das Zustandekommen eines topographisch normalen Skeletts dadurch empfindlich gestört werden, dass die topographisch richtige bilaterale Anhäufung der Skelettbildner fehlt. Wahrscheinlich spielt dabei auch das Ectoderm eine wichtige Rolle, dem die bilateralen Verdickungen fehlen. Wie schon lange bekannt ist, liegt in ihnen eine Vorbedingung für die bilaterale Symmetrie des MyI-Ringes.

c) An diese Befunde lässt sich die schon erwähnte PA-Serie von Dr. LEHMAN aus dem Jahr 1953 (PA 29) anschliessen. In ihr wurden in 33 h alten Keimen gelegentlich kleine Skelettpunkte beobachtet, in 55 h alten runden Gastrulen kleine 3-Strahler oder

etwas grössere Skelettbrocken, manchmal in symmetrischer Lage. 1 und 2 Tage später, gegenüber den Pluteusstadien der Kontrolle also stark im Rückstand, traten 9 Plutei auf. Mehrere von ihnen hatten in den Analarmen mehrfache parallele Analstäbe, ein Charakter, der eine Mittelstellung einnimmt zwischen dem PP-Typus mit einfachem Analstab und dem AA-Typus mit Gitterstab. Solche intermediäre mehrfache Parallelstäbe in den Analarmen sind von anderen Seeigelkreuzungen zwischen Arten mit einfachem und mit gitterförmigem Analstab schon lang bekannt. Die Skizze eines solchen PA-Pluteus ist in Abb. 15 schematisiert wiedergegeben.

Es kommen auch bei PP-Larven parallele Analstäbe vor, jedoch viel seltener. Die Häufigkeit der parallelen Analstäbe war bei den PA-Bastarden der Zucht LEHMAN 7-mal grösser als bei der PP-Kontrollzucht. Selten kommen auch Querbrücken vor.

Wir müssen aus den Skelettcharakteren der Bastardplutei schliessen, dass hier auch väterliche Merkmale ausgebildet werden. Dies stimmt überein mit dem zytologischen Ergebnis, dass es sich bei diesen Bastarden um einen echten diploiden Bastardtypus handelt.

#### ZUSAMMENFASSUNG

1. Die beiden Bastarde *Paracentrotus* ♀ × *Arbacia* ♂ und *Psammechinus* ♀ × *Arbacia* ♂ sind echte Bastarde mit diploiden Kernen.

2. Ihre Entwicklung ist gehemmt bis letal. Es besteht auch innerhalb von Pärchen-Kulturen eine grosse Variabilität. Die erste Entwicklung bis zur jungen Blastula verläuft normal. Die Gastrulation ist in sehr verschiedenem Grade gehemmt. Nur eine äusserst geringe Anzahl von Keimen erreicht das Pluteusstadium. Dieses zeigt häufig väterlichen Einschlag.

3. Die Entwicklungshemmungen beziehen sich auf die äussere Form, auf die Darmbildung, auf das Ectoderm (keine bilateralsymmetrischen Wandverdickungen), auf die Ausbildung und Anordnung der Skelettbildner (selten Bilateralität) und auf die Ausbildung des Skeletts. Ausser den morphologisch sichtbaren Hemmungen bestehen beträchtliche zeitliche Entwicklungsverzögerungen.

## LITERATUR

- BALTZER, F. 1910. *Ueber die Beziehung zwischen dem Chromatin und der Entwicklung und Vererbungsrichtung bei Echinodermenbastarden*. Arch. Zellforsch. 4: 497-621.
- 1952. *The behaviour of nuclei and cytoplasm in amphibian interspecific crosses*. Symp. Soc. exper. Biol. 6: 230-242.
- GRASSÉ, P. P. 1948. *Traité de Zoologie*, T. XI. Paris.
- HARDING, C. V., D. HARDING and P. PERLMANN. 1954. *Antigens in sea urchin hybrid embryos*. Exper. Cell Research 6: 202.
- HARVEY, E. B. 1949. *The growth and metamorphosis of the Arbacia punctata pluteus, and late development of the white halves of centrifuged eggs*. Biol. Bull. 97/98, 3: 287-299.
- HERTWIG, P. 1936. *Artbastarde bei Tieren*. Handbuch der Vererbungs-wissenschaft II. Berlin.
- HOERSTADIUS, S. 1939. *The mechanics of sea urchin development, studied by operative methods*. Biol. Rev. 14.
- RUNNSTROEM, J. 1952. *The cell surface in relation to fertilization*. Symp. Soc. Exper. Biol. 6: 39-88.
- SCHLEIP, W. 1929. *Die Determination der Primitiventwicklung*. Leipzig.
- SCHMIDT, H. 1904. *Zur Kenntnis der Larvenentwicklung von Echinus microtuberculatus*. Verh. phys.-med. Ges. Würzburg (N.F.) 36: 297-336.
- VON UBISCH, L. 1937. *Die normale Skelettbildung bei Echinocyamus pusillus und Psammechinus miliaris und die Bedeutung dieser Vorgänge für die Analyse der Skelette von Keimblatt-Chimären*. Z. wiss. Zool. 149.

---

N<sup>o</sup> 17. **Marguerite Narbel-Hofstetter**, Lausanne. — La cytologie de la parthénogénèse chez *Luffia ferchaultella* Stph. (Lépid. Psychide). Communication préliminaire. (Avec une figure.)

Laboratoire de Zoologie de l'Université de Lausanne. Travail subventionné par le Fonds national suisse de la recherche scientifique.

*Luffia ferchaultella* Stph. est une Psychide parthénogénétique thélytoque largement répandue en Angleterre et dans le nord de la France. Une espèce bisexuée, *L. lapidella* Goeze, occupe les mêmes

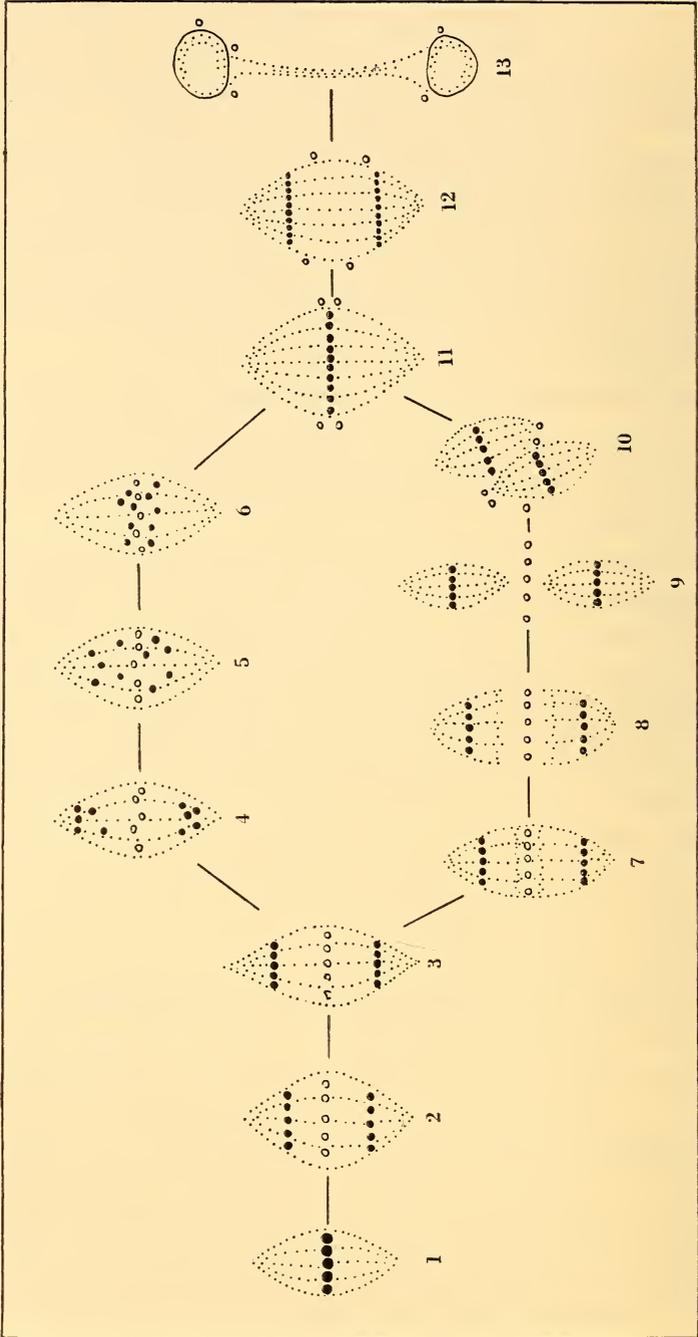
régions et de plus s'étend jusqu'à la Méditerranée. Dans plusieurs stations, on trouve les deux espèces l'une à côté de l'autre. La morphologie extérieure de ces deux formes est très variable d'un endroit à l'autre et d'un individu à l'autre, ce qui a conduit CHAPMAN à supposer que *ferchaultella* était dérivée tout récemment de *lapidella*.

La cytologie des œufs bisexués et parthénogénétiques révèle également une belle diversité, indice probable d'une évolution très active vers la parthénogénèse. J'ai pu repérer jusqu'ici deux comportements cytologiques différents dans l'œuf fécondé, et deux processus assurant le développement parthénogénétique de l'œuf de *ferchaultella*.

L'œuf parthénogénétique de *L. ferchaultella* rétablit son nombre chromosomique diploïde par la fusion du noyau de l'ovocyte II avec le premier polocyte, comme le font aussi les œufs de deux autres Psychides parthénogénétiques, *Solenobia sp. (lichenella L. ?)* et *Apteron helix Sieb.*

Au moment où l'œuf est pondu, les chromosomes se trouvent en métaphase de la première division de maturation (schéma 1). Le fuseau émigre alors de l'intérieur vers le cytoplasme périphérique et vient se fixer perpendiculairement à la surface de l'œuf. L'ascension polaire se produit rapidement, les chromosomes anaphasiques forment deux plaques portant chacune une trentaine de chromosomes (schémas 2 et 3). Des numérations exactes et suffisamment nombreuses me font encore défaut, mais il semble bien que le nombre haploïde varie entre 30 et 31. Le matériel d'élimination, fréquent dans les œufs de Lépidoptères à ce stade, reste à l'équateur du fuseau, où il forme une troisième plaque qui va se disloquer peu à peu. La figure reste plusieurs heures en anaphase, sans subir de modification visible, puis elle se transforme très rapidement. A partir de cet instant, nous distinguons deux évolutions possibles.

A) Dans les œufs provenant de la forêt de Marly, le fuseau conserve sa forme et sa structure apparente, mais les chromosomes quittent les plaques anaphasiques pour se diriger en direction de la plaque équatoriale (schémas 4-6). Les chromosomes, tout comme les éléments de la plaque d'élimination, présentent un aspect parfaitement désordonné. Mais en très peu de temps, une plaque métaphasique s'est reconstituée, et les vues polaires montrent clairement une soixantaine de chromosomes (schéma 11). Cet avortement de la première division de maturation rappelle à peu de choses près ce



Les divisions de maturation dans l'œuf parthénogénétique de *Luffia ferchaultella*.

qui se passe chez *Solenobia* sp. (*lichenella* L. ?) (NARBEL-HOFSTETTER 1950).

B) Dans les œufs provenant de la forêt de *Chantilly*, de celle de *Fontainebleau* ou encore de *Cambridge*, on observe aussi un retour des chromosomes en position métaphasique, mais par un autre procédé. Les plaques anaphasiques restent intactes, mais le fuseau se scinde à l'équateur et se partage en deux petits fuseaux métaphasiques (schémas 7-9). A peine formés ces deux fuseaux glissent l'un vers l'autre (schéma 10), s'accolent puis se confondent de telle façon que leurs deux plaques chromosomiques n'en forment plus qu'une, porteuse de soixante chromosomes (schéma 11). Nous avons là exactement le même processus que chez *Apterona helix* (NARBEL 1946).

Quel que soit le mode de rétablissement du nombre diploïde, la suite des événements cytologiques est la même. Après un long arrêt en métaphase, les chromosomes se scindent, forment deux plaques anaphasiques diploïdes (schéma 12) et la deuxième division de maturation se termine par la formation de deux noyaux (schéma 13). Ces deux noyaux vont se diviser l'un et l'autre, si bien qu'aucun des deux ne semble jouer le rôle d'un polocyte. La totalité des noyaux participe vraisemblablement à la formation de l'embryon.

L'étude de la parthénogénèse chez *Luffia* soulève une série de questions d'ordre cytologique, systématique, écologique et biologique que la suite du travail s'efforcera d'éclaircir.

#### BIBLIOGRAPHIE

- NARBEL, M. 1946. *La cytologie de la parthénogénèse chez Apterona helix* Sieb. (Lépid. Psychides) Rev. suisse Zool., 53: 625-681.  
NARBEL-HOFSTETTER, M. 1950. *La cytologie de la parthénogénèse chez Solenobia* sp. (*lichenella* L.?) (Lépid. Psychides) Chromosoma, 4: 56-90.
-

№ 18. **H. Nüesch**, Basel. — Segmentierung und Muskelinnervation bei *Telea polyphemus* (Lep.).  
(Mit 5 Textabbildungen.)

Aus der Zoologischen Anstalt der Universität Basel.

Denervation der thorakalen Muskelanlagen in der jungen Puppe der Saturniide *Telea polyphemus* Cr. führt zum Stillstand der Muskelentwicklung (NÜESCH 1952, WILLIAMS und SCHNEIDERMAN 1952). Die übrige Entwicklung verläuft völlig normal, sodass einige Wochen nach der Operation Imagines schlüpfen, die im Thorax statt der normalen Muskulatur nur sehr dünne Stränge, die erhalten gebliebenen Muskelanlagen, besitzen. Nach der Untersuchung der Muskelmorphologie (NÜESCH 1953) konnte nun an Hand der Resultate verschiedener Operationen der Zusammenhang zwischen Muskulatur und Nervensystem geprüft werden. Im folgenden seien vor allem die Feststellungen über die Segmentverhältnisse besprochen.

Die Denervation der Muskelanlagen der hier besprochenen Tiere wurde im Diapausestadium vorgenommen, das unmittelbar an die Verpuppung anschliesst. Die Puppen wurden unter sterilen Verhältnissen ventral geöffnet; je nach dem Operationstyp wurden entweder ganze Thoraxganglien entfernt, oder nur einzelne, vom Th<sub>2</sub>-Ganglion ausgehende Nerven durchtrennt. Der Wundverschluss erfolgte mit einem Plastic-Fenster, das bald von der Hypodermis unterwachsen wird.

Das Resultat der einzelnen Operationsserien ist in den Abbildungen 1—4 leicht schematisiert dargestellt. Links oben sind jeweils im Thorax-Nervensystem der Diapausepuppe die ausgeschalteten Teile durch Schwarzfärbung hervorgehoben. Auch in den Thoraxmuskel-Bildern sind die imaginal fehlenden Teile schwarz dargestellt. Die dünnen pupalen Stränge wurden weggelassen.

In einer 1. Versuchsreihe wurde das 2. Thoraxganglion entfernt, unter Schonung des Verbindungsnerven vom Konnektiv<sub>1-2</sub> zum Vorderflügelnerve (Abb. 1). In der Imago fehlen im 1. Segment der Dorsoventralmuskel *dv*, im 2. Segment der oberste Strang *dl<sub>1c</sub>* des medianen Dorsolongitudinalmuskels, alle *dv*-Muskeln, die pleuralen (*p*), pleurodorsalen (*pd*), pleuroventralen (*pv*), sternopedalen und coxalen mit wenigen Ausnahmen (*pv<sub>8</sub>* zwischen Furca<sub>2</sub> und Basalare<sub>3</sub>, *p<sub>2</sub>* und *pd<sub>4</sub>*), ferner im 3. Thoraxsegment der ven-

trale Strang a des  $dl_1$ -Muskels, und die dorsolateralen Längsmuskeln  $dl_2$  und  $dl_3$ . Die ventralen Längsmuskeln sind normal entwickelt, soweit sich dies wegen der abnormen Ausbildung infolge der Operation sicher entscheiden lässt.

Wesentlich genauer lassen sich die Muskeln den Ganglien zuordnen, wenn durch Durchtrennen einzelner Nerven nur die Anlagen einzelner Muskeln oder Muskelgruppen denerviert wurden.

Wird nur der aus dem 1. Thoraxganglion kommende Teil des Vorderflügelnerven durchschnitten ( $N_1$ ), so fehlen der Imago die beiden untersten Stränge des dorsalen Längsmuskels  $dl_1$ , d.h. die Stränge, die vorn am Phragma und am Präscutum ansetzen, und ausserdem die beiden kleinen dorsolateralen Längsmuskeln  $dl_2$  und  $dl_3$ . Alle übrigen Muskeln sind normal entwickelt (Abb. 2).

Wird der segmenteigene Teil des Flügelnerven durchtrennt ( $N_2$ ; Abb. 3), so fehlt der Imago nur der oberste Strang des dorsalen Längsmuskels ( $dl_{1e}$ ), ausserdem der dorsoventrale Muskel ( $dv$ ) des 1. Thoraxsegmentes zwischen Furca<sub>1</sub> und Vorderseite des Tergalarmes. Die gesamte übrige Muskulatur ist normal ausgebildet.

Durchschneiden des Nerven  $N_3$ , der ins Bein und an die Körperseite zieht, führt zum Ausfall aller dorsoventralen und der meisten pleuralen Muskeln, ferner der sternopedalen und coxalen (Abb. 4). Ausgebildet sind die longitudinalen Muskeln, die beiden pleuralen  $p_1$  und  $p_2$ , der eine pleurodorsale  $pd_4$ , der übrigens auch bei Entfernen des ganzen Ganglions mehr oder weniger normal entwickelt ist, und der hinterste pleuroventrale  $pv_8$ , der von der Furca<sub>2</sub> zum Basalare des 3. Segmentes führt.

Auf Grund dieser Feststellungen können die einzelnen Muskeln bestimmten Ganglien als Innervationszentren zugewiesen werden. Entsprechend dem Ergebnis der Totalexstirpation des Nervensystems nehmen wir dabei an, dass die motorische Nervenversorgung für die Muskelentwicklung notwendig ist, dass also Denervation zum Ausfall des entsprechenden Stranges führt. In Abbildung 5 ist die hieraus erschlossene Innervierung der Muskeln schematisch dargestellt. Die Muskeln der drei Segmente sind zur Verdeutlichung etwas gesondert gezeichnet. Die eingezeichneten Nerven stellen diejenigen Stränge dar, die auf Grund der Operationsergebnisse in der Puppenzeit für eine normale Ausbildung der Muskeln unerlässlich sind.

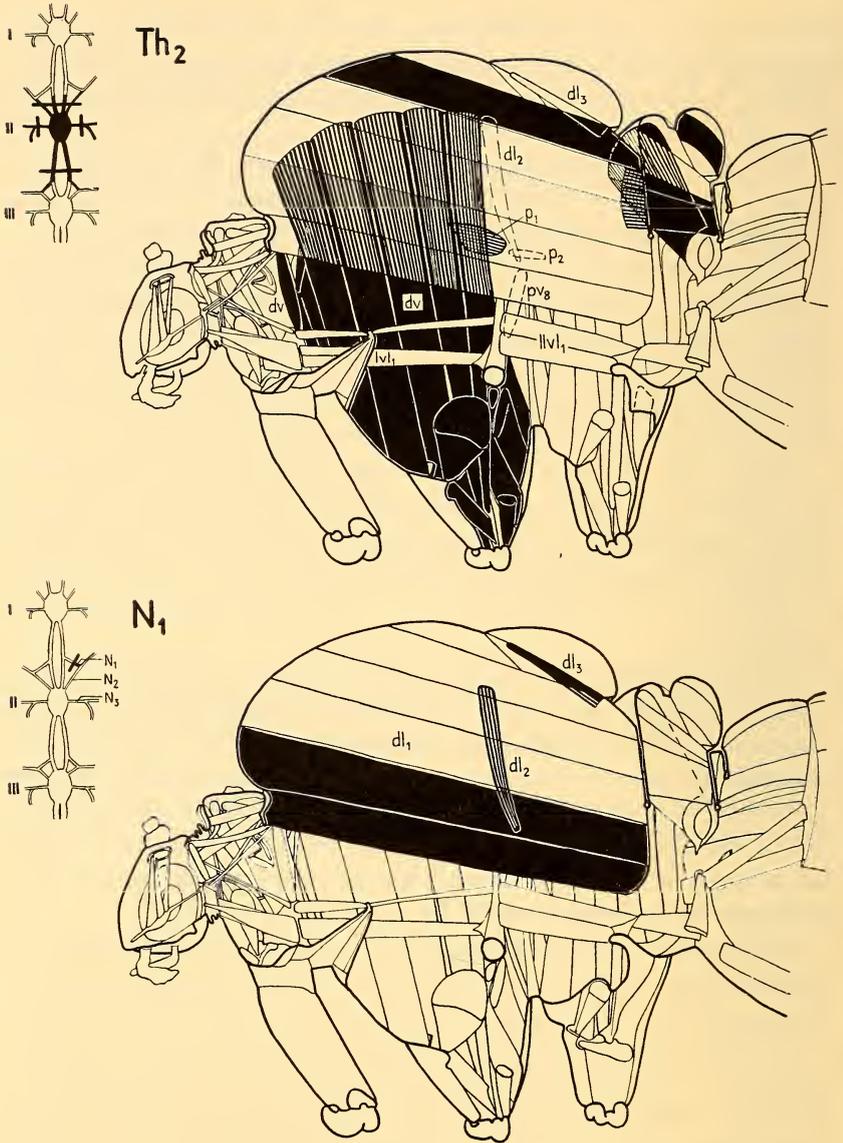
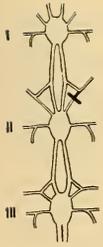


ABB. 1-4.

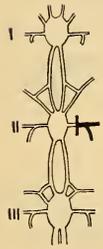
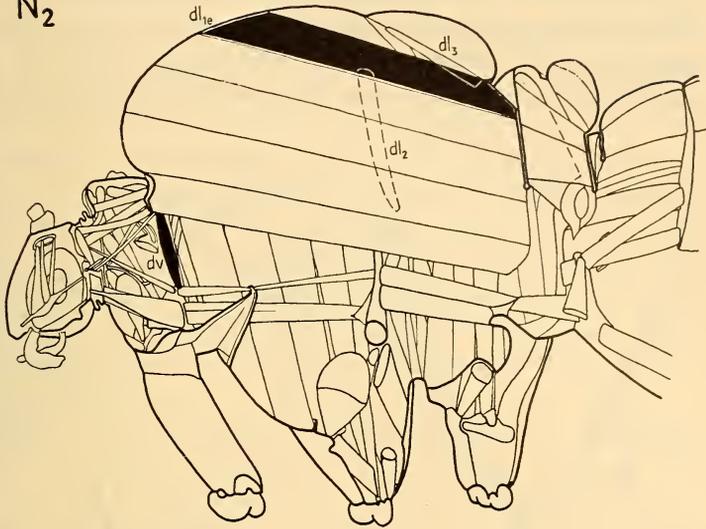
*Telea polyphemus.*

Medianansicht der rechten Seite des Vorderkörpers der Imago. Muskelbezeichnungen im Text. Fehlende Muskeln nach Operation der Puppe schwarz.  
Vergr. 6,6×.

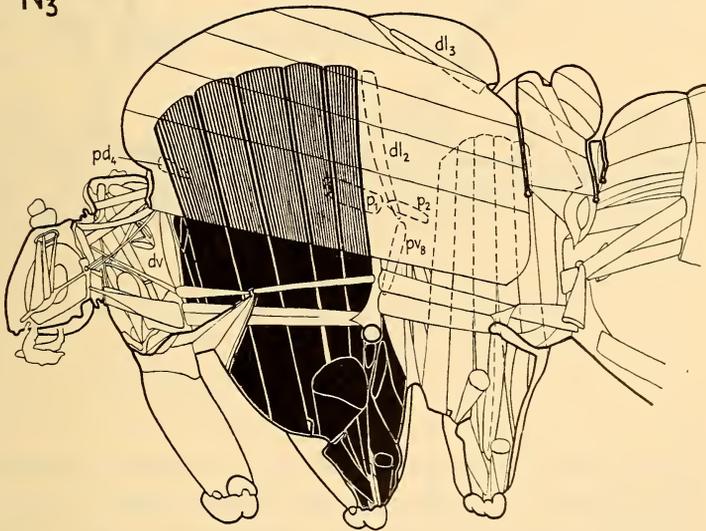
Links: pupales thorakales Nervensystem mit Angabe der ausgeschalteten Teile (schwarz).



N<sub>2</sub>



N<sub>3</sub>



1. Exstirpation des 2. Thoraxganglions.
2. Durchtrennen des Verbindungsnerve N<sub>1</sub> zwischen Konnektiv und Vorderflügelnerve.
3. Durchtrennen des Vorderflügelnerve N<sub>2</sub>.
4. Durchtrennen des Nerven N<sub>3</sub> für Bein und Pleura.

Vom grossen Längsmuskel des 2. Thoraxsegmentes fehlt der oberste Strang ( $dl_{1e}$ ), wenn der Flügelernv des  $Th_2$ -Ganglions ausgeschaltet wird, während die 4 untern Stränge entwickelt sind. Der oberste Strang erhält demnach seine Nervenversorgung ausschliess-

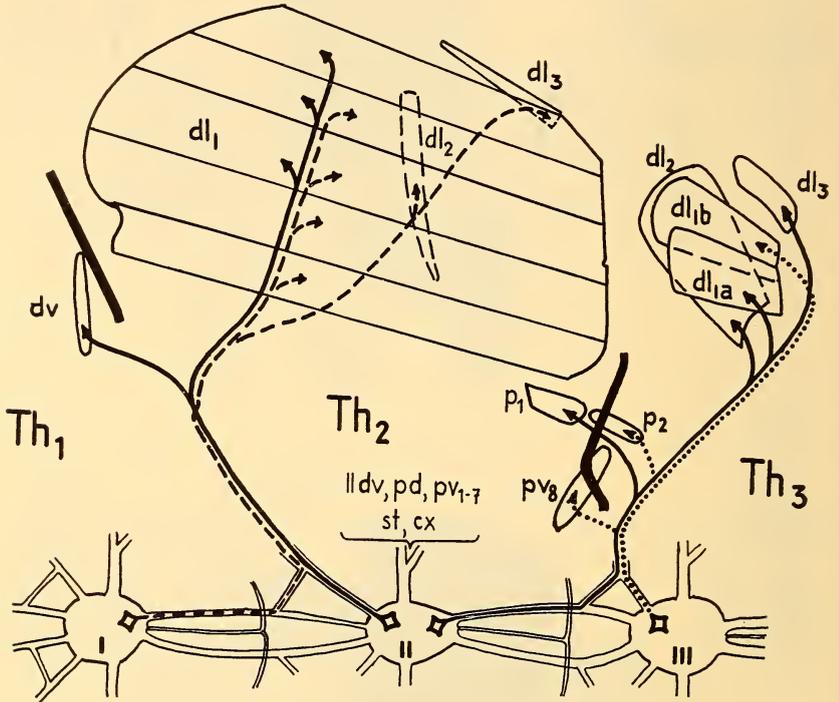


ABB. 5.

Innervation einiger Muskeln der 3 Thoraxsegmente.  
Schematisch. Vgl. Text.

—————	Segmentgrenze.
-----	effe-renter Nerv des $Th_1$ -Ganglions.
.....	» » » $Th_2$ - »
.....	» » » $Th_3$ - »

lich aus dem 2. Ganglion, die untern 4 Stränge auch aus dem 1. Ganglion. Die beiden untersten Muskelstränge bleiben unentwickelt bei Durchschneiden des Verbindungsner-ven  $N_1$ . Der intakte Nerv  $N_2$  kann die Verbindung zum 1. Ganglion nicht ersetzen. Die mittleren Stränge c und d bleiben bei beiden Operationen erhalten. Sie werden also von beiden Ganglien aus innerviert, wobei allerdings schon die Nervenversorgung aus einem Ganglion allein für die normale Ausbildung genügt.

Die beiden kleinen dorsalen Längsmuskeln  $dl_2$  und  $dl_3$  fallen nur bei Durchschneiden von  $N_1$  aus, werden demnach nur vom  $Th_1$ -Ganglion aus innerviert. Der Dorsoventralmuskel  $dv$  des 1. Segmentes braucht die Verbindung mit dem  $Th_2$ -Ganglion; wird diese ( $N_2$ ) durchschnitten, so unterbleibt seine Ausbildung.

Die dorsalen Längsmuskeln des 3. Thoraxsegmentes zeigen ähnliche Verhältnisse. Der untere Teil des medianen Muskels ( $dl_{1a}$ ) erhält seine Nervenfasern vom Ganglion des vorhergehenden Segmentes, fällt also aus bei Entfernung des  $Th_2$ -Ganglions. Dies gilt auch für die lateralen Längsmuskeln  $dl_2$  und  $dl_3$ . Der obere Teil von  $dl_1$  ist ganz an das  $Th_3$ -Ganglion angeschlossen. Eine Doppelinnervierung fehlt bei III  $dl_1$ , der Muskel ist ja auch wesentlich kleiner als II  $dl_1$ .

Der pleurale Muskel  $p_1$  fällt bei Entfernung des  $Th_2$ -Ganglions aus, nicht aber bei Durchtrennen des Bein-Pleura-Nerven  $N_3$  des 2. Segmentes. Die Nervenfasern ziehen daher über das Konnektiv<sub>2-3</sub> und den Verbindungsnerve III  $N_1$  in den Hinterflügelnerve und aus diesem zum  $p_1$ -Muskel. Die Muskeln  $pv_3$  und  $p_2$  werden ausschliesslich vom 3. Ganglion aus innerviert, trotzdem sie teilweise im 2. Thoraxsegment liegen.

Das Schema der Abb. 5 zeigt zunächst sehr deutlich, dass die Muskeln zumeist nur von einem Ganglion aus über einen bestimmten Nerven zug innerviert werden. Nur ausnahmsweise (II  $dl_{1c+d}$ ) steht ein Muskelstrang mit zwei Ganglien in Verbindung.

Besonders auffällig ist aber die Beziehung der Nervenversorgung zur Segmentierung des Thorax. Die Zuordnung der Muskeln zu den einzelnen Segmenten erfolgte in der früheren Arbeit (NÜESCH 1953) auf Grund rein morphologischer Kriterien des Adultskelettes, wobei intersegmentale Muskeln (I  $vl_1$ , II  $vl_1$ , II  $pv_3$ , II  $p_2$ ) zum vordern Segment gerechnet wurden. Die Beziehung zu den Ganglien zeigt nun wesentlich andere Verhältnisse. Einige Muskeln des 2. Segmentes werden vom 1. Ganglion aus innerviert, solche im 3. Segment aus dem 2. Ganglion. Andererseits innervieren die Ganglien auch Muskeln, die ganz oder teilweise im nächstvordern Segment liegen. Die Innervation ist also nicht strikte an die morphologischen Segmentgrenzen gebunden.

Dies lässt an die Verhältnisse bei den Wirbeltieren denken. Bei diesen erhalten ja alle Muskeln ihre motorische Innervation aus

dem Rückenmarkssegment, resp. derjenigen ventralen Wurzel, die direkt neben dem embryonalen Myotom des betreffenden Muskels liegt. Auch bei sekundären Verlagerungen ziehen die Muskeln ihre Nerven hinter sich her. Das bekannteste Beispiel hierfür ist die Muskulatur des Zwerchfells, die als embryonal in den Rumpf verlagerte Halsmuskulatur auch beim ausgewachsenen Säugetier durch den Nervus phrenicus mit dem 3. und 4. Halssegment in Verbindung steht. Die Segmentverhältnisse werden bei den Wirbeltieren nur dadurch z.T. verwischt, dass die einzelnen Muskeln mit wenigen Ausnahmen (tiefe Rückenmuskeln) sich aus Fasern verschiedener Myotome zusammensetzen und dementsprechend auch aus verschiedenen ventralen Wurzeln innerviert werden.

Vergleichen wir die Feststellungen bei *Telea* mit diesen Verhältnissen bei den Wirbeltieren, so zeigt sich sehr bald, dass noch viel zu wenig Tatsachen aus der Entwicklungsgeschichte und Entwicklungsphysiologie bekannt sind, um hier die gleiche Erklärung geben zu können. Für eine eindeutige Beantwortung dieser Frage müsste bekannt sein,

wie die Muskeln den embryonalen Mesodermsegmenten zuzuordnen sind,

wie die Myoblasten ihren Ursprungs- und Ansatzpunkt „finden“, wie also die Richtung des Muskelzuges determiniert wird,

ob im Laufe der Entwicklung sekundäre Verschiebungen dieser Ansatzpunkte auftreten,

wann und wie die Innervation der Muskelanlagen von den Ganglien aus erfolgt.

Wie die Durchsicht der Literatur zeigt, kann keine dieser Fragen beantwortet werden. Das Mesoderm wird wohl früh embryonal segmentiert (JOHANNSEN und BUTT 1941), doch ist gänzlich unbekannt, wie die segmentalen Myoblastengruppen sich zu den zahlreichen Muskeln differenzieren, wodurch der Verlauf dieser Muskeln bestimmt wird und wie ihre Innervation erfolgt.

Zu all diesen Unbekannten über die frühen Entwicklungsvorgänge kommt als weitere Schwierigkeit, dass die bei *Telea* festgestellten Nerven-Muskel-Beziehungen in die Metamorphoseprozesse eingespannt sind. Die imaginalen Thoraxmuskeln entstehen erst in der Puppe aus sehr dünnen Anlagen, die teilweise schon bei der Verpuppung in der definitiven Richtung den Thorax-

raum durchziehen. Es ist nicht bekannt, wann diese Anlagen entstehen, ob sie etwa auf bestimmte Muskeln der Raupe zurückgehen, die ja ein sehr reich gegliedertes System von Muskelsträngen besitzt. LYONET (1760) beschreibt bei *Cossus cossus* im 2. Thoraxsegment der ausgewachsenen Raupe 58 verschiedene Strangpaare, die Imago von *Telea* besitzt deren 40. Vor allem HUFNAGEL (1918) betont, dass die imaginalen Flugmuskeln längs larvalen Muskeln entstehen. BLAUSTEIN (1935) gibt für *Ephestia* an, dass die grossen intersegmentalen Dorsoventralmuskeln im Thorax aus Myoblasten entstehen, die sich „entsprechend dem späteren Verlauf des Muskels“ zwischen die Zellen des Fettkörpers legen. Über den Vorgang der Innervation dieser neuen Muskeln ist nichts bekannt.

Es kann deshalb nicht entschieden werden, wie die segmentfremde Innervation der Muskeln zustandekommt, ob durch Verlagerung der Muskelanlagen über Segmentgrenzen hinweg oder durch Innervierung ruhender Muskelanlagen aus segmentfremden Ganglien. Auch manche Schwierigkeiten in der Bestimmung serialer Homologien können erst bei sehr viel genauerer Kenntnis der Ontogenese behoben werden.

Z u s a m m e n f a s s u n g. Die Denervation der Muskelanlagen junger Puppen führt zum Entwicklungsstillstand dieser Anlagen. Der genaue Vergleich der Experimentalergebnisse mit der Morphologie des Thorax ermöglicht es, einzelne Muskeln für die motorische Innervation bestimmten Ganglien zuzuordnen. Es zeigt sich, dass die Segmentverhältnisse von Muskulatur und Innervierungsgebiet der Ganglien nicht identisch sind. Das Th<sub>2</sub>-Ganglion innerviert Muskeln im 1., 2. und 3. Thoraxsegment. Vor allem findet sich Innervation von Muskeln im caudal folgenden Segment.

## LITERATUR

- BLAUSTEIN, W. 1935. *Histologische Untersuchungen über die Metamorphose der Mehlmotte Ephestia kühniella* Zeller. Z. Morph. Oekol. Tiere, 30: 333-354.
- HUFNAGEL, A. 1918. *Recherches histologiques sur la métamorphose d'un Lépidoptère (Hyponomeuta padella L.)* Arch. Zool. expér. gén., 57: 47-202.
- JOHANNSEN, O. A. und F. H. BUTT, 1941. *Embryology of Insects and Myriapods*. New York u. London, McGraw-Hill Book Co.

- LYONET, P. 1760. *Traité anatomique de la chenille qui ronge le bois de saule*. Den Haag. 587 S., 18 Taf.
- NÜESCH, H. 1952. *Über den Einfluss der Nerven auf die Muskelentwicklung bei Telea polyphemus* (Lepid.). *Revue Suisse Zool.*, 59: 294-301.
- NÜESCH, H. 1953. *The Morphology of the Thorax of Telea polyphemus* (Lepidoptera). I. *Skeleton and Muscles*. *J. Morph.* 93: 589-609.
- WILLIAMS, C. M. und H. A. SCHNEIDERMAN. 1952. *The necessity of motor innervation for the development of insect muscles*. *Anat. Rec.* 113: 560.

---

N<sup>o</sup> 19. **F. E. Lehmann**, Bern. — Totale Regenerationshemmung am Schwanze der *Xenopus*larve, bewirkt durch partiell histostatische Substanzaare \*

(Mit 3 Textabbildungen und 1 Tabelle.)

Aus der Abteilung für Zoophysiologie des Zoologischen Institutes der Universität Bern.

1. *Zur Kennzeichnung partiell histostatischer Substanzen im Regenerationsversuch*. — Die Suche nach Stoffen, die die Regeneration des Schwanzes der *Xenopus*-Larve selektiv hemmen, ohne die Vitalität der Versuchstiere wesentlich herabzusetzen, hat in den letzten Jahren positive Resultate gebracht. Die Regeneration der amputierten Schwanzspitze kann bei der *Xenopus*-Larve durch verschiedene Stoffe mehr oder weniger weitgehend unterdrückt werden. Schon früher hat unsere Arbeitsgruppe ermittelt, dass Stoffe aus verschiedenen Körperklassen wirksam sind und in verschiedenartige Teilprozesse der Regeneration eingreifen (LEHMANN und BRETSCHER 1952, DETTELBACH 1952). Die Standardsubstanz Colchicin bewirkt in erster Linie eine Zytoklasie mitotischer Zellen (LÜSCHER 1946 b) und eine Hemmung der migratorischen Aktivität (HADORN und CHEN 1953). Ein Chinoxalinderivat, das 1,2-Dihydro-3-methyl- 7-(oder 6)

---

\* Ausgeführt mit Unterstützung der Eidg. Kommission zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung aus Arbeitsbeschaffungsmitteln des Bundes.

äthoxychinoxalon (2) (LEHMANN 1951 und LEHMANN und BRETSCHER 1952) bewirkt eine Zytoklasie ruhender differenzierungsbereiter Zellen in den letzten zwei Dritteln der Regenerationsphase und zudem eine allgemeine Wachstumshemmung.

Verschiedene Aminoketone (LEHMANN, BRETSCHER, KÜHNE, SORKIN, ERNE und ERLÉNMEYER 1950), die als Analoge von Aminosäuren zu betrachten sind, haben sich als starke Histostatica erwiesen: das Aminoketon 13, ein Analoges des Valins das DL-3-Amino-4-Methyl-Pentanon (2)-Hydrochlorid; ferner 2 Analoge des Leucins:

Aminoketon 5, DL-2-Methyl-4-Amino-Hexanon-Hydrochlorid.

Aminoketon 9, DL-4-Amino-6-Methyl-Heptanon-(3)-Hydrochlorid.

Wie DETTELBACH (1952) gezeigt hat, sind diese Aminoketone hauptsächlich Hemmer der migratorischen und der proteolytischen Aktivität der Regenerationsregion in den allerersten Tagen sowie der histogenetischen Funktionen, ohne dass wesentliche Mitoseabnormitäten auftreten. Die Aminoketone sind demnach in erster Linie Histostatica und nicht Antimitotica.

Alle diese Stoffe bewirken ausserhalb des allgemein toxischen Bereiches eine Hemmung der Regeneratsleistung von 30—70%, wenn die totale Hemmung der Regenerationsleistung = 100% und die Leistung der Kontrolle = 0% Hemmung gesetzt wird.

Inzwischen haben wir weitere gut wirksame Hemmstoffe gefunden.

1. *Vertreter der Aminoalkohole* (s. SUTER 1950), die ebenfalls wie die Aminoketone als Analoge der entsprechenden Aminosäuren aufgefasst werden können. Das Leucinol, das uns von Prof. H. ERLÉNMEYER wie von Prof. P. KARRER zur Verfügung gestellt wurde, hat nur eine schwache Hemmwirkung entfaltet. Dagegen haben das Tyrosinol wie das Histidinol, die beide von Prof. P. KARRER synthetisiert wurden, eine sehr beträchtliche Regenerationshemmung erzeugt (Tyrosinol im Bereich von 1:4 000 bis 1:32 000 und Histidinol von 1:8 000 bis 1:250 000).
2. Als Abbauprodukt von Kollagen kommt Glucosamin in Frage. Eine Hemmwirkung dieser Substanz an Tumoren war

von QUASTEL und CANTERO (1953) angegeben, von LETTRÉ (1953) bestritten worden. Die Schwanzregeneration bei *Xenopus* wird durch Lösungen von D-Glucosamin-Hydrochlorid im Bereiche von 1:500 und 1:2 000 erheblich gehemmt.

3. Als Hemmfaktor des Umsatzes gewisser Proteine spielt schliesslich nach MORGAN und PARKER (1953) Kobaltsulfat ( $\text{CoSO}_4$ ) eine Rolle, dessen Wirkung insbesondere durch Histidin aufgehoben wird. Cobalt bildet nach HEARON (1949) Komplexsalze mit Histidin.  $\text{CoSO}_4$  erzeugt ebenfalls im Regenerationstest eine starke Hemmung im Bereich von 1:64 000 und 1:250 000.

Allen den genannten Substanzen ist eine gute regenerationshemmende Wirkung eigen, die nahe der Toxizitätsgrenze einen Hemmeffekt von 50--70% erzeugt. Doch gelingt es in der Regel nicht, durch die Anwendung eines Hemmstoffes allein, eine totale Hemmung eines Regenerates zu erzielen, was sich in Hemmeffekten von 85--100% und dem Unterbleiben der Regeneration nach 10 Tagen äussern würde. Colchicin und Chinoxalin 3576 machen in dieser Hinsicht eine Ausnahme.

Wenn nun eine grössere Zahl von Aminosäureanalogen oder anderen Hemmstoffen des Proteinumsatzes vorliegt, so ist zum vornherein anzunehmen, dass diese Körper nicht alle an denselben Prozessen ansetzen. Eine Kombination solcher Histostatica sollte weiter gehende Hemmeffekte hervorrufen als die einzelnen Stoffe. Diese Annahme hat sich für den Fall des Seeigelkeimes als richtig erwiesen, da dort durch Stoffkombinationen sowohl antimittotische als auch differenzierungshehmende Wirkungen wesentlich verstärkt werden konnten (LEHMANN und BRETSCHER 1951). Neuerdings haben DIETRICH und SHAPIRO (1953) gefunden, dass auch carcinostatische Effekte durch Kombination von zwei anti-enzymatischen Stoffen stark gesteigert werden konnten.

2. *Steigerung des regenerationshemmenden Effektes ohne Zunahme der Toxizität bei Kombination verschiedener Hemmstoffe.* — Methodisch bin ich bei der Prüfung der Kombinationseffekte analog vorgegangen wie bei den Seeigelversuchen (LEHMANN und BRETSCHER 1951). Es wurden einerseits 2—3 Konzentrationsstufen jeder der beiden Komponenten des Stoffpaares für sich geprüft und dann die entsprechenden Konzentrationsstufen des einen Stoffes, denen bestimmte Mengen des zweiten Stoffes zugefügt

waren. Dieses Kombinationsschema ermöglicht zunächst eine übersichtliche graphische Darstellung der Konzentrations-Wirkungsbeziehung für die Stoffpartner, wie für die Kombinationen und ferner können die Ergebnisse der einzelnen Felder des Kombinationsschemas auf ihre statistische Signifikanz geprüft werden. Für die Methoden des hier angewandten Regenerationstestes sei auf LEHMANN und BRETSCHER (1952) verwiesen.

Als besonders wirksam hat sich die Kombination des Amino-ketons 9 mit Colchicin erwiesen (s. Tabelle 1 und Abb. 1 a). Während die reinen Stoffe eine ausgesprochene Hemmung bei starker Variabilität produzierten, sind in den Stufen 1/1 und 1/2 der Kombination von insgesamt 10 Tieren 9 ohne Regenerat aufgetreten und zwar ohne grosse Variabilität und ohne sichtbare Schädigung der Tiere. Hier ist also eine totale Hemmung der Regeneration eingetreten. Ferner ist der Hemmungsgrad in den konzentrierten Stufen der Kombination wesentlich höher als in den entsprechenden Stufen der ungemischten Stoffe.

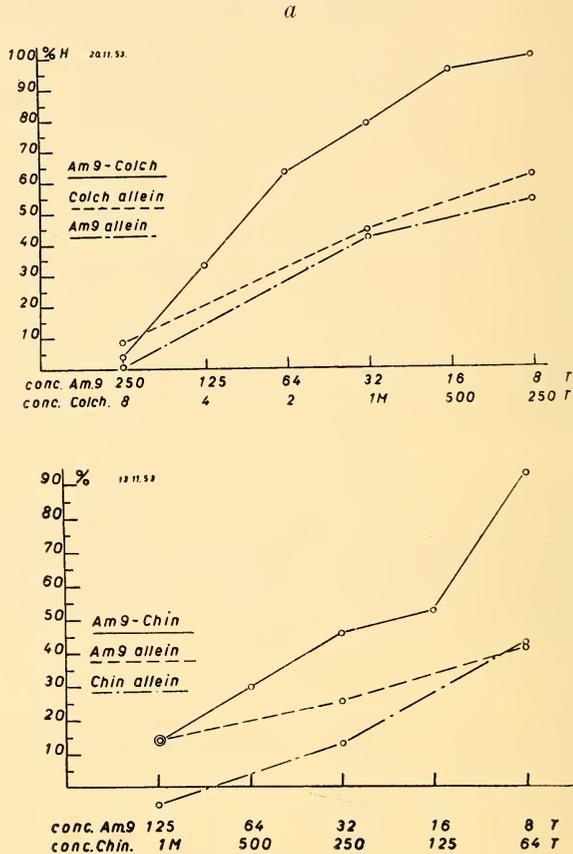
TABELLE 1. Ergebnis der Kombination des Aminoketon 9 mit Colchicin.

Von den reinen Lösungen wurden je 3 Konzentrationen geprüft, von der kombinierten Lösung (mittlere Zeile) sämtliche 6 in Frage kommenden Stufen (1/1 bis 1/32) der geometrischen Verdünnungsreihe. In jeder Stufe befanden sich 5 Tiere und im destillierten Wasser 10 Kontrolltiere. Messung am 10. Tag.  $\bar{x}$  = absolute Mittelwerte der 5 Messungen. Die Prozentwerte geben den Hemmungsgrad an (s. Text).

E 9					
1: 8 000	1: 16 000	1: 32 000	1: 64 000	1: 125 000	1: 250 000
53% $\bar{x} = 10,2$		42% $\bar{x} = 13,2$			1% $\bar{x} = 22,6$
1/1 100% $\bar{x} = 0$	1/2 96% $\bar{x} = 1$	1/4 78% $\bar{x} = 5$	1/8 63% $\bar{x} = 8,4$	1/16 34% $\bar{x} = 17,4$	1/32 3,5% $\bar{x} = 22$
61% $\bar{x} = 8,8$		45% $\bar{x} = 12,6$			9% $\bar{x} = 20,8$
1: 250 000		1: 1 000 000			1: 8 000 000
Colchicin					

Mittelwert der 10 Kontrollregenerate  $\bar{x} = 22,8$ .

Fast ebenso wirksam war der entsprechende Versuch mit der Kombination Aminoketon 5-Colchicin. Die mittleren Hemmeffekte waren in der Kombination 1/1 91%, in den entsprechenden reinen Stoffen 46% für das Aminoketon und 59% für das Colchicin.



b

ABB. 1.

- a) Hemmeffekt der Kombination Aminoketon 9-Colchicin und ihrer beiden Komponenten. Auf der Ordinate sind Prozentwerte der Hemmwerte, auf der Abszisse die Konzentrationen des Aminoketons 9 und des Colchicins in logarithmischer Darstellung eingetragen, links die schwächste und rechts die stärkste Konzentration, s.a. Tabelle 1. Sehr starker kombinativer Effekt.
- b) Hemmeffekte der Kombination Aminoketon 9-Chinoxalin und ihrer beiden Komponenten. Darstellung wie in Abb. 1 a). Sehr starker kombinativer Effekt.

für das Colchicin. Total Gehemmte traten in der Stufe 1/1 der Kombination 3 auf (von 5 Tieren), während von den reinen Stoffen nur das Colchicin 1 total Gehemmten ergab und das Aminoketon gar keinen.

Ähnlich wirksam war die Kombination Aminoketon 9-Chinoxalin (Abb. 1 b). In der Stufe 1/1 war der durch-

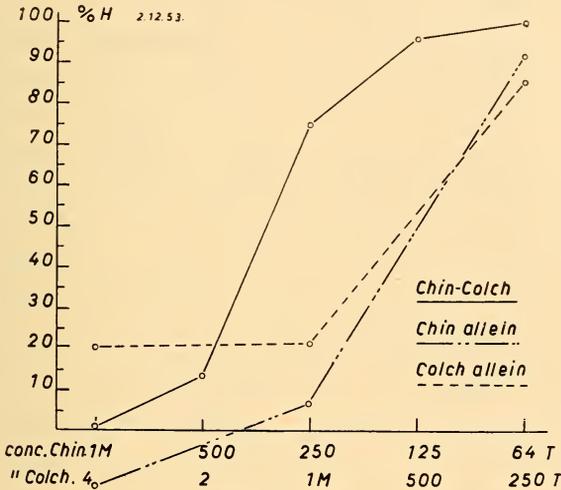


ABB. 2.

Hemmeffekte der Kombination Chinoxalin-Colchicin und ihrer beiden Komponenten. Deutlicher kombinativer Effekt. Darstellung wie in Abb. 1.

schnittliche Hemmeffekt 90% mit 3 total Gehemmten, während im Chinoxalin die Hemmung nur 43% und im Aminoketon 41% betrug. Auch die Stufen 1/2 und 1/4 ergaben wesentlich stärkere Hemmeffekte als die reinen Stoffe.

Aminoketon 5-Chinoxalin gab analoge Effekte wie Aminoketon 9-Chinoxalin. Die Stufe der Kombination 1/1 mit 91% Hemmung und 4 total Gehemmten war wesentlich wirksamer als die Stufen des Chinoxalins mit 1 total Gehemmten und durchschnittlich 64% Hemmung und des Aminoketons mit 45% Hemmung ohne total Gehemmte.

Schliesslich erzielte auch die Kombination Chinoxalin-Colchicin sehr starke Hemmwirkungen (Abb. 2). Die Stufe 1/1 der Kombination ergab bei 100% Hemmung 5 total Gehemmte,

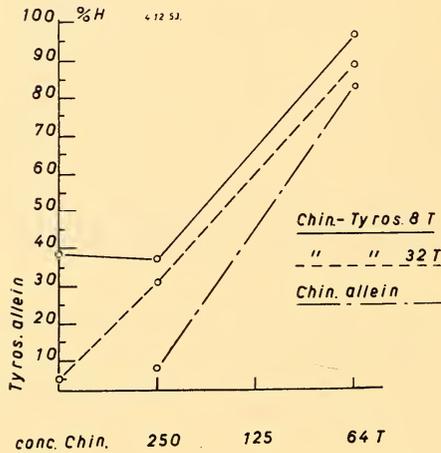
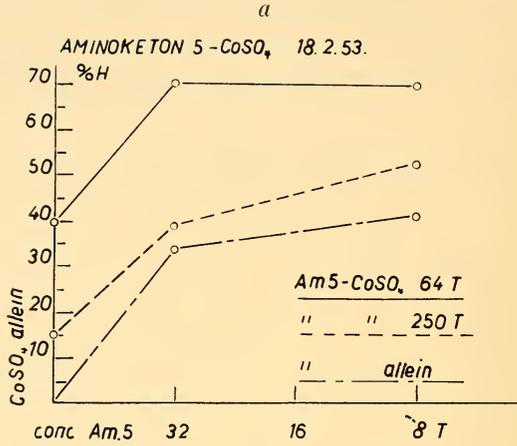
*b*

ABB. 3.

- a) Hemmeffekte der Kombination Aminoketon 5-Kobaltsulfat. In Abweichung von der Darstellung der Abb. 1 und 2 ist auf der Abszisse nur die Konzentration von Aminoketon 5 eingetragen. Die unterste Kurve stellt die Wirkung des Aminoketons 5 ohne Zusatz dar, die nächste die Wirkung von Aminoketon 5 kombiniert mit CoSO<sub>4</sub> 1: 250 000 und die oberste Kurve die Wirkung von Aminoketon 5 mit CoSO<sub>4</sub> 1: 64 000. Der kombinatorische Effekt überschreitet 70% Hemmwert nicht.
- b) Hemmeffekte der Kombination Tyrosin-Chinoxalin. Dieselbe Darstellung wie Abb. 3 a. Schwacher kombinatorischer Effekt.

während die entsprechenden Stufen der reinen Stoffe für Chinoxalin bei 91% Hemmung 3 total Gehemmte und für Colchicin bei 85% Hemmung 3 total Gehemmte lieferte. Die Stufe 1/2 der Kombination lieferte bei 96% Hemmung ebenfalls 5 total Gehemmte. In der Stufe 1/4 waren noch 3 total Gehemmte bei einem Hemmeffekt von 75%. Die Vergleichsstufen der reinen Stoffe gaben für Chinoxalin nur noch 7% und für Colchicin 21% Hemmung, so dass auch hier ein sehr wesentlicher kombinativer Hemmeffekt erzielt wurde. In der Kombination Colchicin - Glucosamin zeigten vor allem die Stufen mit starkem Glucosamin-Zusatz (1:500) gegenüber den reinen Colchicinstufen deutlich mehr total Gehemmte.

3. *Geringe kombinatorische Effekte von histostatischen Substanzpaaren.* — Nicht mit allen geprüften Substanzpaaren ist es gelungen totale Hemmeffekte zu erzielen. So verursachte die Kombination  $\text{CoSO}_4$ -Aminoketon 5 (Abb. 3 a) und  $\text{CoSO}_4$ -Aminoketon 9 wohl Steigerung des Hemmeffektes, aber eine totale Hemmung der Regeneration kam nicht zu Stande. Ähnliches wurde auch für die Kombination Tyrosinol-Chinoxalin (Abb. 3 b) gefunden. Die Kombination E 9-Tyrosinol ergab nur in einer Stufe eine schwache Wirkungssteigerung, während die übrigen Stufen gleiche Hemmeffekte wie die entsprechenden Stufen der reinen Stoffe aufwiesen.

4. *Die Bedeutung kombinativer Substanzeffekte bei der Beeinflussung komplexer morphogenetischer Vorgänge.* — Unsere bis jetzt ausgeführten Versuche an Seeigelkeimen und regenerierenden Xenopusschwänzen haben gezeigt, dass die morphogenetischen Effekte von Substanzkombinationen über das hinausgehen können, was die einzelnen Partner eines Substanzpaares bewirken. Die Wahrscheinlichkeit, das Regenerationsgeschehen völlig zu unterdrücken ohne dass die Versuchstiere letal geschädigt werden, ist für Substanzpaare wesentlich grösser als für einzeln angewandte Hemmstoffe. Das spricht für die Vermutung, dass das Regenerationsgeschehen ein Prozess ist, der auf verschiedenen Teilprozessen beruht. Gelingt es, mehrere dieser Teilprozesse simultan oder sukzessiv zu treffen ist die Chance viel grösser, die Schwelle zu unterschreiten, unterhalb derer ein Anlaufen des Regenerationsprozesses nicht möglich ist.

Das Ergebnis der verschiedenen Kombinationsversuche lässt erkennen, dass der kombinatorische Effekt gewisser Substanzpaare ausserordentlich stark ist, während andere Kombinationen keine wesentliche Wirkungssteigerung ergeben. Hier wird die weitere Analyse anzusetzen haben. Einmal können aus der Phasenspezifität der Wirkung und den histologischen Veränderungen wesentliche Anhaltspunkte gewonnen werden. So wirken die Aminoketone auf die frühe migratorische Periode. Das Colchicin beeinflusst die anschliessende mitotische Phase. Die Kombination der beiden Stofftypen kann totale Hemmung bewirken, indem beide Phasen sukzessive getroffen werden. Entsprechend steht es mit dem Chinoxalin. Es trifft die spätere Phase der Regeneration. Die Kombination entweder mit Aminoketonen oder Colchicin ergibt eine Beeinflussung sowohl früher wie später Phase und damit sehr hohe Wirkungsgrade.

Dann stehen hinter diesen histogenetischen Leistungen biochemische Vorgänge als begrenzende Faktoren. Eine weitere Aufgabe wird es sein müssen, das biochemische Geschehen zu erfassen, das durch die wirksamen Hemmstoffe getroffen wird. Hier ist insbesondere an den Proteinumsatz zu denken, da die von uns verwendeten Hemmstoffe zum grösseren Teil aus dem Kreis von Stoffen stammen, die in den Proteinumsatz als Aminosäuren-Analoge oder als Ferment-Analoge eingreifen könnten.

#### LITERATURVERZEICHNIS

- DETTELBACH, H. R. 1952. *Histostatic and cytostatic effects of some amino ketones upon tail regeneration in Xenopus larvae*. Rev. Suisse Zool. 59: 339.
- DIETRICH, L. & SHAPIRO, D. M. 1953. *Combination chemotherapy of cancer: Potentiation of carcinostatic action of 8-azaguanine by a riboflavin analog*. Canc. res. 13: 699.
- HADORN, E. & CHEN, P.S. 1953. *Beobachtungen über die Wanderung der Leydig'schen Drüsenzellen in der Larvenhaut von Triton alpestris*. Roux' Arch. 146: 515.
- HEARON, J. 1949. *Physicochemical studies of reversible and irreversible complexes of cobalt, histidine and molecular oxygen*. J. Nat. Canc. Inst. 9: 337.
- LEHMANN, F. E., BRETSCHER, A., KÜHNE, H., SORKIN, E., ERNE, M. & ERLÉNMEYER, H. 1950. *Über die chemischen und biologischen Eigenschaften einiger  $\alpha$ -Aminoketone*. Helv. Chim. Acta 33: 1218.

- LEHMANN, F. E. 1951. *Der Kernapparat tierischer Zellen und seine Erforschung mit Hilfe von Antimitotica*. Schweiz. Z. Allgem. Path. & Bakteriologie 14: 487.
- LEHMANN, F. E. & BRETSCHER, A. 1951. *Antimitotische und entwicklungs-hemmende Stoffwirkungen auf den Seeigelkeim*. Arch. Jul. Klaus-Stiftg. 26: 459.
- 1952. *Wirkungsanalyse regenerationshemmender Stoffe mit Hilfe statistischer Methoden*. Helv. Physiol. Acta 10: 20.
- LEHMANN, F. E. & DETTELBACH, H. R. 1952. *Histostatische Wirkungen von Aminoketonen auf die Schwanzregeneration der Xenopuslarve*. Rev. Suisse Zool. 59: 253.
- LETTRE, H. 1953. *Zur Frage einer tumorhemmenden Wirkung des Glucosamins*. Naturw. 40: 513.
- LÜSCHER, M. 1946. *Die Wirkung des Colchicins auf die an der Regeneration beteiligten Gewebe im Schwanz der Xenopus-Larve*. Rev. Suisse Zool. 53: 683.
- 1946. *Die Hemmung der Regeneration durch Colchicin beim Schwanz der Xenopus-Larve und ihre entwicklungs-physiologische Wirkungsanalyse*. Helv. Physiol. Acta 4: 465.
- MORGAN, J. F. & PARKER, R. C. 1952. *Interrelationships between cobalt and amino acids in tissue culture*. Arch. Biochem. Biophysics 38: 267.
- QUASTEL, H. & CANTERO, A. 1953. *Inhibition of tumour growth by D-Glucosamine*. Nature 171: 252.
- SUTER, M. 1950. *Über Aminoalkohole*. Diss. philos. Fak. II, Univ. Zürich.
- WEBER, R. & LEHMANN, F. E. 1952. *Die regenerationshemmende Wirkung von Aminoketonen in Abhängigkeit vom Lösungsmittel*. Verh. Schweiz. Naturf. Ges. 158.

---

N<sup>o</sup> 20. **P. S. Chen und E. Hadorn**, Zürich. — Vergleichende Untersuchungen über die freien Aminosäuren in der larvalen Haemolymphe von *Drosophila*, *Ephestia* und *Corethra*. (Mit 2 Textabbildungen und 3 Tabellen.)

Zoologisch-vergl. anatomisches Institut der Universität Zürich. Ausgeführt und herausgegeben mit Unterstützung der Georges und Antoine Claraz-Schenkung.

1. *Problemstellung*. — In neueren Untersuchungen über die biochemische Auswirkung von Mutationen bei *Drosophila* (HADORN

und MITCHELL 1951, HADORN und STUMM-ZOLLINGER 1953) und bei *Ephestia* (HADORN und KÜHN 1953) zeigte sich die Notwendigkeit, das Stoffinventar der nicht-mutierten Wildform möglichst genau aufzunehmen. Die vorliegende Arbeit soll zunächst feststellen, welche freien Aminosäuren, Amide und Peptide in der larvalen Hämolymphe von *Drosophila melanogaster*, *Ephestia kühniella* und *Corethra plumicornis* vorkommen. Dass ausser den beiden „genetischen Objekten“ auch noch *Corethra* untersucht wurde, geschah im Hinblick auf die mögliche Bedeutung der Bluteigenschaften für den Farbwechsel (vgl. HADORN und FRIZZI 1949). Wir bestimmten sowohl die Gesamtmenge der erwähnten Ninhydrin-positiven Stoffe, wie auch die Quantität der verschiedenen Einzelverbindungen bei den drei Arten vergleichend. Die Untersuchungen sollen als Grundlage dienen für spätere Studien über Änderungen der Blutzusammensetzung in der normalen Entwicklung. Vor allem aber dürften die Ergebnisse für die Beurteilung der „biochemischen Pleiotropie-Wirkung“ (HADORN 1954) von Erbfaktoren unentbehrlich sein.

2. *Material und Methode.* — Die von uns angewendete papierchromatographische Methode zur Trennung und Bestimmung von Aminosäuren, Peptiden und Amidn wurde bereits von HADORN und STUMM-ZOLLINGER (1953) und STUMM-ZOLLINGER (1954) eingehend beschrieben. Es folgen hier nur einige ergänzende Bemerkungen über die Herkunft des Materials und über die in der vorliegenden Arbeit verwendeten Versuchsanordnungen.

Bei *Corethra* und *Ephestia* wurden die Untersuchungen ausschliesslich an ausgewachsenen Larven ausgeführt. Die *Corethra*-Larven wurden während des Winters 1953 im Zürichsee gefangen. Zur Analyse der Aminosäuren verwendeten wir nur frisch gefangene Tiere. Die *Ephestia*-Larven stammten aus einem Wildstamm, der im Max-Planck-Institut für experimentelle Biologie, Tübingen, gezüchtet wird und uns von Prof. Dr. A. KÜHN zur Verfügung gestellt wurde. Bei beiden Arten untersuchten wir ausgewachsene Tiere des letzten Larvenstadiums, doch dürfte das Versuchsmaterial mit einer gewissen Streuung der Entwicklungsstadien belastet sein, da die Larven bei Zimmertemperatur gehalten wurden und wir für *Corethra* die Vorgeschichte der frisch eingefangenen Tiere nicht kennen. Als *Drosophila*-Versuchsmaterial verwendeten

wir einen Wildstamm (Sevelen), der seit vielen Generationen in unserem Institut durch Bruder-Schwester-Kreuzungen gezüchtet wird. Es wurden zweistündige Gelege von jungen Tieren gesammelt. Nach dem Schlüpfen wurden die Larven in gewöhnlichen Zuchtschalen auf Standardfutter (Mais-Zucker-Hefe-Agar) bei  $25 \pm 1^\circ \text{C}$  gehalten. Wir untersuchten 72-, 84-, 96-, und 120-stündige Larven.

Vor der Entnahme der Hämolymphe wurden die Larven in destilliertem Wasser gründlich gewaschen und mit Filterpapier getrocknet. Die Haut der Larven wurde unter dem Binokular ohne Verletzung des Darmes geöffnet und die herausfließende Hämolymphe mit einer Mikropipette aufgesogen. Es wurde  $20,36 \text{ mm}^3$  Hämolymphe von *Drosophila* resp. *Ephestia* oder  $36,2 \text{ mm}^3$  von *Corethra* zum Chromatographieren gebraucht. Das aufgesogene Blut wurde in einem Glasröhrchen mit  $40 \text{ mm}^3$  aqua bidestillata verdünnt. Durch kurzes Eintauchen in siedendes Wasser (ca. 15—20 Sekunden) und Abzentrifugierung wurden die Eiweisse entfernt und die überstehende Flüssigkeit auf das Papier (Whatman Nr. 1,  $28,6 \text{ cm} \times 46,2 \text{ cm}$ ) aufgetragen.

Zur Analyse der in der larvalen Hämolymphe befindlichen Aminosäuren und Polypeptide benutzten wir das zweidimensionale papierchromatographische Verfahren. Bei allen Untersuchungen wurden die folgenden Lösungsmittel verwendet: 70%iges n-Propanol (1. Dimension, aufsteigend) und wassergesättigtes Phenol (2. Dimension, absteigend). Das mit Propanol behandelte Papier wurde in der Luft, das mit Phenol behandelte im Wärmeschrank (maximale Temperatur  $46^\circ \text{C}$ , ca. 1—1½ Stunden) getrocknet. Nachher wurde das Papier mit einer 0,1%igen Ninhydrinlösung gleichmässig besprüht und während 10—15 Minuten bei  $70\text{—}90^\circ \text{C}$  gehalten. Nach der Angabe von BOISSONNAS (1951) und den früheren Erfahrungen in unserem Institut konnten wir die meisten Aminosäuren ohne Schwierigkeit identifizieren. An zweifelhaften Stellen wurden die Flecken entweder durch Zugabe von reinen Substanzen oder durch spezifische Tests kontrolliert, die wir bei der Beschreibung der Einzelergebnisse anführen werden.

Zur quantitativen Bestimmung wurde das Papier leicht mit einer 0,01%igen Ninhydrinlösung besprüht und während 10 Minuten bei  $70^\circ \text{C}$  der Entwicklung überlassen. Nach der Markierung der schwach gefärbten Flecken wurden beide Seiten des Papiers mit einer methanolischen Kalilauge (1%) bespritzt und während

20 Minuten bei 60° C erwärmt. Diese Behandlung ist nötig, weil der im Papier adsorbierte Ammoniak ebenfalls eine Ninhydrin-positive Reaktion gibt. Die vorher mit Bleistift umzeichneten Flecken wurden ausgeschnitten, einzeln in ein Reagenzglas gelegt und mit 5 cc der von BOISSONNAS angegebenen Ninhydrinmischung übergossen. Die Entwicklung der Farbreaktion erfolgte durch Eintauchen in ein siedendes Wasserbad. Nach genau 20 Minuten wurden die Reagenzgläser sofort in kaltes Wasser gestellt und mit je 5 cc einer 50%igen n-Propanollösung verdünnt. Die Messungen der Farblösungen wurden mit einem Spektrophotometer (Beckman, Modell DU) bei 570  $\mu$  (für Prolin bei 440  $\mu$ ) aufgenommen. Die Papierwerte wurden von den Extinktionskoeffizienten abgezogen (vgl. STUMM-ZOLLINGER 1954).

Erfahrungen anderer Autoren (FEWDEN und PENNEY 1950; BRUSH, BOUTWELL, BARTON und HEIDELBERGER 1951) haben gezeigt, dass bei der Verwendung von Phenol als Lösungsmittel das Trocknen bei hoher Temperatur einen Verlust der Aminosäuren zur Folge hat. Diese Tatsache konnten wir durch Eichen der Extinktionswerte mit reinen Substanzen bestätigen. Es wurden verschiedene Mengen von reinen Aminosäuren auf das Papier gebracht. Bei einer Serie wurde das Papier genau wie bei der Blutanalyse in Propanol und Phenol laufen gelassen. Bei der zweiten Serie wurde das Papierstück, das gleichviel Aminosäuren enthielt, nicht mit den Lösungsmitteln behandelt, sondern direkt in das Ninhydrinreagens hineingestellt. Bei allen Konzentrationen zeigten die phenolbehandelten Papierstücke gegenüber den Kontrollen einen Verlust der Aminosäuren. Für verschiedene Aminosäuren und für Glutamin hat STUMM-ZOLLINGER (1954) die Verluste berechnet. Wir verwendeten hier ihre Korrekturwerte. Ergänzend bestimmten wir die Eichkurven für weitere Aminosäuren. Sie sind in Abbildung 1 dargestellt. Überall besteht Linearität zwischen Konzentration und Extinktion und zwar sowohl für die Kontrollkurve wie auch für die den Phenolverlust anzeigende Kurve. Im übrigen sind die Verluste je nach Aminosäure verschieden: Gross z. B. bei Lysin und Cystin, sehr klein bei Glutaminsäure und Prolin.

Zur Bestimmung der Gesamtmenge der Ninhydrin-positiven Substanzen in der Hämolymphe erwies sich die von HADORN und STUMM-ZOLLINGER (1953) benutzte Methode als besonders ge-

eignet. Es wurde je 2,58 mm<sup>3</sup> Hämolymphe ohne Entfernung der Eiweisse auf das Papier (16,1 × 22,8 cm) gebracht und in n-Propanol (70%) eindimensional laufen gelassen. In einer Kontrollserie konnte gezeigt werden, dass das Eiweiss auf dem Startflecken stehen bleibt und daher die Messungen der Totalmenge der gewanderten Ninhydrin-positiven Substanzen nicht beeinflusst (die Papier-

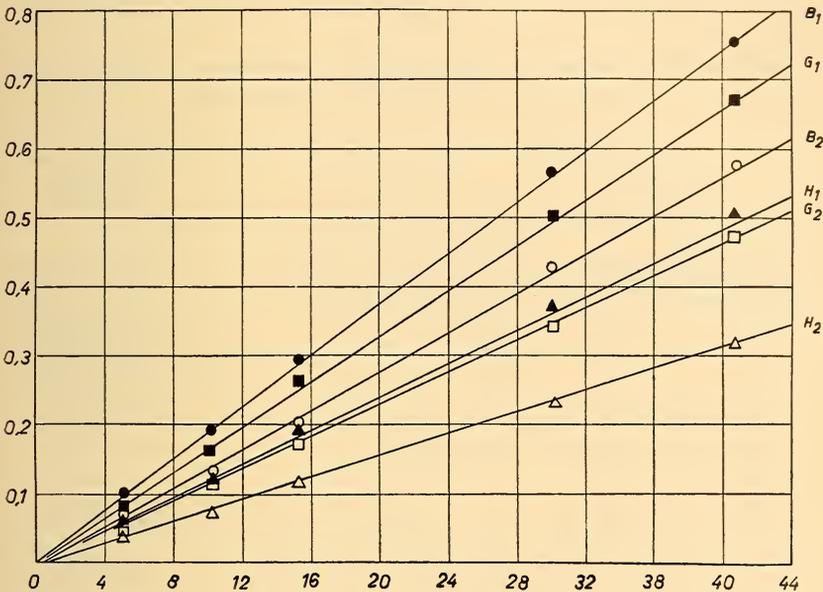


ABB. 1.

Eichkurven für  $\beta$ -Alanin (B),  $\gamma$ -Aminobuttersäure (G) und Histidin (H).  
 B<sub>1</sub>, G<sub>1</sub> und H<sub>1</sub>: direkte Bestimmung ohne Chromatographie. B<sub>2</sub>, G<sub>2</sub>, H<sub>2</sub>:  
 Bestimmung gleicher Mengen nach Chromatographie mit Propanol und  
 Phenol. Ordinate: Extinktionswerte bei 570 m $\mu$ . Abszisse: Substanzmenge  
 in  $\gamma$ .

flecken wurden ohne Startflecken ausgeschnitten). Die Farb-  
 reaktionen sowie die Messungen der Extinktionskoeffizienten  
 wurden gleich durchgeführt wie bei den zweidimensionalen  
 Chromatogrammen.

3. Vergleich der Gesamtkonzentrationen an Ninhydrin-positiven  
 Substanzen. — Die Mittelwerte sind in Tabelle 1 zusammengestellt.  
 Unsere Ergebnisse zeigen, dass bei *Corethra* die larvale Hämolymphe  
 wesentlich schwächer konzentriert ist als bei den zwei

anderen Larventypen. Die *Ephestia*- und die jungen *Drosophila*-Larven (72-84 Stunden nach Eiablage) sind annähernd gleich reich an Ninhydrin-positiven Substanzen. Bei *Ephestia* wurden ausschliesslich verpuppungsreife Larven als Versuchsmaterial verwendet. Nach unseren Erfahrungen an *Drosophila* wäre bei jüngeren *Ephestia*-Larven eine höhere Konzentration zu erwarten.

TABELLE 1.

Totalkonzentration an Ninhydrin-positiven Stoffen in der Hämolymphe von *Corethra*, *Ephestia* und *Drosophila*.

Insektenarten	Entwicklungsalter	n <sup>1</sup>	Extinktion pro 2,58 mm <sup>3</sup> Hämolymphe
<i>Corethra pulmicornis</i>	Ausgewachsene Larven	9	0,301 ± 0,010
<i>Ephestia kühniella</i>	Verpuppungsreife Larven	10	0,538 ± 0,023
<i>Drosophila melanogaster</i>	72 h nach Eiablage	6	0,595 ± 0,019
» »	84 h » »	5	0,552 ± 0,027
» »	96 h » »	7	0,410 ± 0,020
» »	120 h » »	12	0,404 ± 0,026

<sup>1</sup> Zahl der ausgeführten Einzel-Messungen.

Wie aus Tabelle 1 ersichtlich ist, nimmt bei *Drosophila* die Konzentration während der Larvalentwicklung ständig ab. Damit wurde eine Feststellung von HADORN und STUMM-ZOLLINGER (1953) im wesentlichen bestätigt. Bei 120-stündigen Larven zeigen unsere Messungen allerdings einen höheren Durchschnittswert. Dieser Unterschied beruht wohl auf einer Streuung im physiologischen Alter der Larven. Normalerweise verpuppen sich die *Drosophila*-Larven bei 25° C im Alter von 96-100 Stunden. Es kommen aber sehr oft Tiere vor, deren Larvalentwicklung bis 120 Stunden dauert. Während der abnormen Verzögerung des Verpuppungsvorganges wird die Blutkonzentration weiter herabgesetzt. Dadurch kann das ältere Material in verschiedenen Zuchten uneinheitlich werden.

4. *Das Inventar der Ninhydrin-positiven Stoffe.* — Die von uns festgestellten Aminosäuren, Amide und Polypeptide sind in Tabelle 2 und Abbildung 2 angegeben. Die Hämolymphe der

*Corethra*-Larven unterscheidet sich von *Ephestia* und *Drosophila* durch das vollständige Fehlen des Prolins; ausserdem ist nur ein Peptid (3) vorhanden. *Ephestia* und *Drosophila* enthalten die gleichen Aminosäuren. Sie unterscheiden sich aber in den Peptiden.

Für die einzelnen Stoffe sind folgende Befunde bemerkenswert: Es konnte bei allen untersuchten Arten  $\gamma$ -Aminobuttersäure nachgewiesen werden. Mit Hilfe der papierchromatographischen Methode wurde dieser Stoff in verschiedenen Orga-

TABELLE 2.

Vergleich der freien Aminosäuren, Amide und Polypeptide in der Hämolymphe von *Corethra*, *Ephestia* und *Drosophila*.

Stoffe	<i>Corethra pulmicornis</i>	<i>Ephestia kühniella</i>	<i>Drosophila melanogaster</i>	
			72 h	96 h
$\alpha$ -Alanin . . . . .	+	+	+	+
$\beta$ -Alanin . . . . .	+	+	+	+
$\gamma$ -Aminobuttersäure . . . . .	+	+	+	+
Arginin . . . . .	+	+	+	? <sup>1</sup>
Asparaginsäure . . . . .	+	+	+	+
Glutamin . . . . .	+	+	+	+
Glutaminsäure . . . . .	+	+	+	+
Glycin . . . . .	+	+	+	+
Histidin . . . . .	+	+	+	+
Leucin/Isoleucin . . . . .	+	+	+	+
Lysin . . . . .	+	+	+	+
Methionin . . . . .	(+)	+	+	+
Prolin . . . . .	—	+	+	+
Serin . . . . .	+	+	+	+
Threonin . . . . .	+	+	+	+
Tyrosin . . . . .	+	+	+	+
Valin . . . . .	+	+	+	+
Peptid 1 . . . . .	—	?	+	+
Peptid 2 . . . . .	—	?	+	+
Peptid 3 . . . . .	+	—	+	+
Peptid 4 . . . . .	—	—	+	?
Peptid 5 . . . . .	—	+	—	—

<sup>1</sup> „?“ bedeutet, dass die betreffende Substanz höchstens spurenweise vorkommt.

nismen gefunden (für Literaturangaben siehe LEDERER und LEDERER S. 211, 1953). Wir haben den betreffenden Fleck durch Zugabe von reiner Substanz kontrolliert. Es wurde ferner mit dem von CRUMPLER und DENT (1949) angegebenen, für  $\gamma$ -Aminosäure spezifischen Test geprüft: Bevor wir das Chromatogramm ins

Phenol einlegten, wurden die Stellen des Papiers, in welche die Stoffe der Hämolymphe einwandern werden, mit basischem Kupfercarbonat-Pulver bestäubt. Mit dem Phenol wandern alle Aminosäuren in den bestäubten Bereich ein. Anschliessend wird n-Propanol als Lösungsmittel verwendet. Jetzt bleiben die  $\alpha$ -Aminosäuren, die einen Komplex mit Kupfer bilden, an Ort und Stelle, während  $\gamma$ -Aminobuttersäure ungestört weiter wandert. Diese färbt sich violett mit Ninhydrin und erscheint als einziger sichtbarer Fleck auf dem Test-Chromatogramm.  $\gamma$ -Aminobuttersäure könnte mit Methionin-Sulfoxyd, das die gleichen Rf-Werte in beiden Richtungen zeigt, verwechselt werden. Nach dem oben angegebenen spezifischen Test verhält sich diese Substanz jedoch ganz anders als  $\gamma$ -Aminobuttersäure. Sie zeigt nach der Kupfercarbonat-Behandlung im Propanol keine Wanderung.

In der Hämolymphe konnten wir Cystin nie mit genügender Sicherheit feststellen. Hingegen trat diese Substanz beim Chromatographieren ganzer Larven auf dem Papier regelmässig auf (13 Bestimmungen). Offenbar ist das Cystin stark an das Gewebe gebunden.

Das Peptid 3 wurde einzig in der *Corethra*-Hämolymphe nachgewiesen. Es liegt unmittelbar unter Glycin (Abb. 2) und bildet mit Ninhydrin eine braungelbe Farbe. Wir haben diesen Fleck ausgeschnitten und im Wasser eluiert. Die Hydrolyse des Eluates mit Salzsäure zeigte, dass in diesem Peptid mindestens Asparaginsäure, Glutaminsäure, Serin und Glycin enthalten sind, wobei Asparaginsäure in besonders hoher Konzentration.

Das Peptid 5 wurde nur im *Ephesia*-Blut gefunden. Es liegt zwischen Glycin und Glutamin (Abb. 2) und lässt sich meistens nicht deutlich von Glycin trennen. Die folgenden Aminosäuren wurden im Hydrolysat festgestellt: Asparaginsäure, Glutaminsäure, Serin, Glycin und Tyrosin.

Über die freien Aminosäuren der *Drosophila*-Hämolymphe liegen bereits Angaben von AUCLAIR und DUBREUIL (1951) vor. Bestimmungen von NAKAMURA et al. (1953) an *Drosophila virilis* sind mit unseren Ergebnissen nicht vergleichbar, da die japanischen Autoren mit Extrakten aus ganzen Tieren arbeiteten. Das von AUCLAIR und DUBREUIL gemeldete Vorkommen von Asparagin und Oxyprolin konnten wir nicht bestätigen. Dagegen fanden wir in deutlichen Konzentrationen  $\beta$ -Alanin, Histidin und  $\gamma$ -Amino-

buttersäure; diese Stoffe wurden von AUCLAIR und DUBREUIL nicht registriert. Rf-Werte und charakteristische Farbreaktionen kennzeichnen die drei Aminosäuren.  $\beta$ -Alanin bildet eine blaue Farbe, während Histidin sich braunrot färbt.  $\gamma$ -Aminobuttersäure wurde nach dem oben geschilderten Verfahren mehrmals kontrolliert. Da diese Aminosäure auch in der Hefe vorkommt, fragten

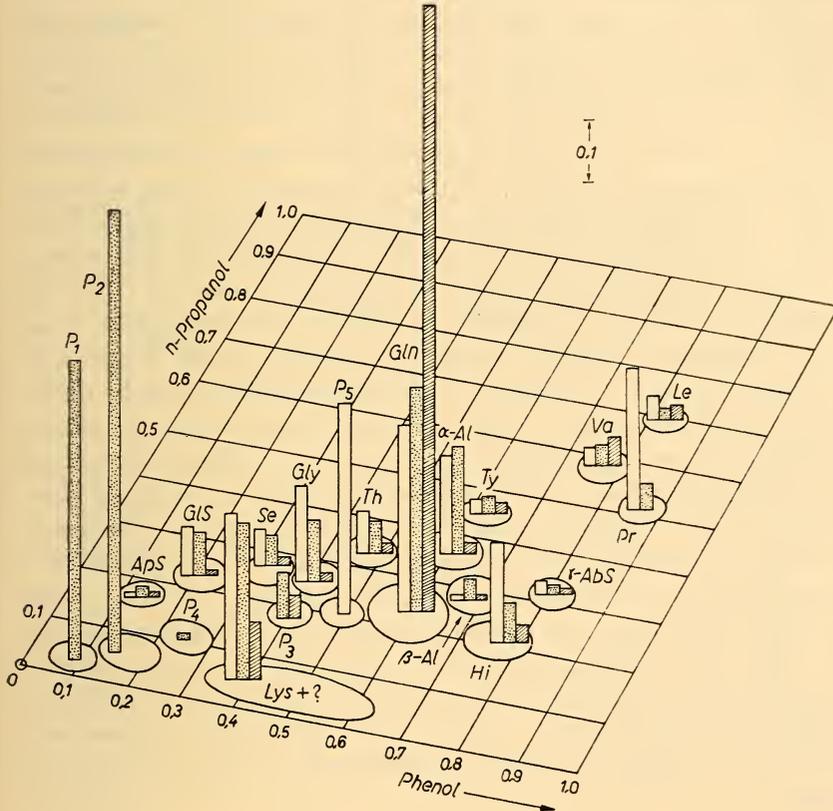


ABB. 2.

Graphische Darstellung der Extinktionswerte (Höhe der Säulen) der Ninhydrin-positiven Stoffe in je 20,63 mm<sup>3</sup> Larvenhämolymphe von *Ephestia* (leere Säulen), *Drosophila*, 96 h (punktiert) und *Corethra* (schraffiert). Die Rf-Werte der Flecken sind im zweidimensionalen Chromatogramm angegeben. P<sub>1</sub> — P<sub>5</sub> Polypeptide, Lys + ? Lysin mit Arginin (?), ApS Asparaginsäure, GlS Glutaminsäure, Se Serin, Gly Glycin, Th Threonin, Gln Glutamin,  $\alpha$ -Al  $\alpha$ -Alanin,  $\beta$ -Al  $\beta$ -Alanin, Ty Tyrosin, Hi Histidin,  $\gamma$ -AbS  $\gamma$ -Aminobuttersäure, Pr Prolin, Va Valin, Le Leucin (Isoleucin). Methionin wäre bei diesem Verfahren nicht deutlich nachweisbar. Oben rechts: Masstab für Höhe der Säulen in Extinktionseinheiten (0,1).

wir uns, ob nicht der Inhalt des Larvendarmes für das Auftreten dieser Substanz auf dem Chromatogramm verantwortlich sein könnte. Wir haben aber beim Aufsaugen der Hämolymphe besonders darauf geachtet, dass der Darm nicht verletzt wurde und überdies fanden wir diese Aminosäure nicht nur in *Drosophila*, sondern auch in *Corethra* und *Ephestia*, wo der Darminhalt sicher keine Hefe enthält.

Bei den von uns angewandten Lösungsmitteln lassen sich Arginin und Lysin nicht deutlich trennen. Sie zeigen Schwanzbildungen und bilden oft mehr als zwei Flecken. Durch Zugabe von Ammoniak zum Phenol (0,3%) wurde die Schwanzbildung verhindert. Die beiden Aminosäuren zeigen nun eine grosse Wanderungsgeschwindigkeit und bilden zusammen einen scharfen Fleck. Wir haben diesen, mit Ninhydrin schwach markierten Fleck ausgeschnitten und eluiert. Der eingedickte Extrakt wurde in einem Gemisch von Pyridin, Eisessig und Wasser (50:35:15) eindimensional chromatographiert. Dabei wurde festgestellt, dass Lysin vorherrscht. Arginin kommt nur in sehr geringer Menge vor.

Es sind vier Peptide in der *Drosophila*-Hämolymphe nachgewiesen. Die Peptide 1 und 2, die von HADORN und MITCHELL (1951) als „Larvin“ bezeichnet wurden, treten in allen untersuchten Entwicklungsstadien auf. Sie lassen sich jedoch bei verpuppungsreifen Larven deutlicher voneinander trennen als bei jüngeren Larven. Das Ergebnis der Hydrolyse bewies, dass sie mindestens Asparaginsäure, Glutaminsäure, Serin, Glycin, Tyrosin und  $\alpha$ -Alanin enthalten. Das Peptid 3 kommt bei *Drosophila* ebenfalls in allen Entwicklungsstadien vor. Das Peptid 4 wurde hauptsächlich bei 72-stündigen Larven gefunden und befindet sich dicht unter der Glutaminsäure (Abb. 2). Im Hydrolysat liessen sich vier Aminosäuren nachweisen: Glutaminsäure, Serin, Glycin und Valin.

5. *Quantitative Bestimmungen der einzelnen Aminosäuren und Peptide.* — In Abbildung 2 sind die Konzentrationen aller untersuchten Stoffe in Extinktionswerten pro Volumeneinheiten graphisch dargestellt. Bei der quantitativen Analyse der Ninhydrinpositiven Substanzen müssen aber zwei Fehlerquellen berücksichtigt werden. Erstens sind die Aminosäuren nicht gleich empfindlich gegen die Ninhydrinreaktion (siehe S. 440). Zweitens

hat das Trocknen des mit Phenol behandelten Chromatogrammes einen Substanzverlust zur Folge. Es wurde von uns festgestellt, dass diese Verluste bei verschiedenen Aminosäuren verschieden sind (vgl. STUMM-ZOLLINGER, 1954) und Abb. 1 der vorliegenden Arbeit). Wir geben zusätzlich in Tabelle 3 die korrigierten Mengen der einzelnen Stoffe pro Volumeneinheit Hämolymphe an. Für  $\beta$ -Alanin,  $\gamma$ -Aminobuttersäure und Histidin wurden die von uns bestimmten Eichkurven verwendet. Für die übrigen Aminosäuren benutzten wir die von STUMM-ZOLLINGER ausgearbeiteten Gleichungen. Die angegebenen Werte können nicht mehr als eine erste

TABELLE 3.

Konzentration der freien Aminosäuren, Amide und Polypeptide in der Hämolymphe von *Corethra*, *Ephestia* und *Drosophila*.

Stoffe	<i>Corethra pulmicornis</i>		<i>Ephestia kühniella</i>		<i>Drosophila melanogaster</i>			
	n <sup>1</sup>	$\gamma/10 \text{ mm}^3$	n	$\gamma/10 \text{ mm}^3$	72 h		96 h	
					n	$\gamma/10 \text{ mm}^3$	n	$\gamma/10 \text{ mm}^3$
Leucin-Isoleucin . . . . .	4	2,4	5	4,2	3	4,4	2	3,1
Valin . . . . .	4	2,9	4	3,1	4	4,0	3	3,1
Histidin . . . . .	4	2,0	6	10,7	4	10,3	4	4,1
$\alpha$ -Alanin . . . . .	4	1,0	6	4,8	5	18,5	4	5,2
Glutamin . . . . .	4	44,4	6	14,0	4	34,8	7	17,6
Threonin . . . . .	4	1,5	6	4,1	4	6,8	4	3,6
Serin . . . . .	3	0,8	5	2,5	3	8,0	4	2,2
Glycin . . . . .	4	0,6	8	3,7	3	4,7	4	2,5
Lysin + Arginin (?)	4	8,0	2	24,0	3	30,5	3	19,5
Tyrosin . . . . .	4	3,5	4	4,4	3	4,4	6	5,0
Prolin . . . . .		—	6	91,7	5	11,7	8	17,8
Peptid 1 . . . . .		—		—	4	(0,337) <sup>2</sup>	3	(0,492)
Peptid 2 . . . . .		—		—	4	(0,518)	3	(0,721)
Peptid 3 . . . . .	3	(0,037)		—	3	(0,154)	4	(0,076)
Peptid 4 . . . . .		—		—	4	(0,290)		—
Peptid 5 . . . . .		—	8	(0,343)		—		—

<sup>1</sup> Zahl der Einzel-Messungen.

<sup>2</sup> Da die Zusammensetzung der Peptide nicht bekannt ist, geben die eingeklammerten Werte die „Quantität“ in Extinktionswerte pro 20,36 mm<sup>3</sup> an.

vergleichende Orientierung geben. Exakte quantitative Angaben verlangten zahlreichere Einzelbestimmungen; erst dann liessen sich allfällige methodische Fehler mit genügender Sicherheit ausschliessen oder berücksichtigen.

Das *Corethra*-Blut zeichnet sich durch seinen hohen Gehalt an Glutamin aus. Nach unseren Messungen macht dieser Stoff ca. 70% der Gesamtmenge aus. Die Untersuchungen an *Galleria mellonella* ergaben, dass dort Glutamin ebenfalls am stärksten vertretenen ist (AUCLAIR und DUBREUIL 1952). Unseres Wissens ist dieses Amid bei den meisten bisher untersuchten Insekten nachgewiesen worden. Wahrscheinlich spielt es im Eiweisstoffwechsel und für die Entgiftung von Ammoniak eine wichtige Rolle (AUCLAIR und DUBREUIL 1953; WEIL-MALHERBE 1953).

Die *Ephestia*-Hämolymphe enthält mindestens fünfmal mehr Prolin als das *Drosophila*-Blut. Da das Prolin für die meisten Insekten als entbehrliche Aminosäure gilt, ergeben sich vorläufig keine Hinweise für die Deutung dieses Befundes.

Bei der Untersuchung der Gesamtmenge an Ninhydrin-positiven Stoffen in der Hämolymphe wurde bereits festgestellt (Tab. 1), dass die Konzentration im Verlaufe der Larvalentwicklung absinkt. Wir fragen nun, ob die verschiedenen Stoffe sich gleichmässig vermindern, oder ob einzelne Stoffe vorkommen, deren Menge konstant bleibt. Die Klärung dieser in der normalen Ontogenese ablaufenden Vorgänge wird für die Beurteilung von Erbfaktor-Wirkungen notwendig, da STUMM-ZOLLINGER (1954) bei der Analyse der letalen Mutante „*translucida*“ feststellte, dass der Letalfaktor die Menge verschiedener Ninhydrin-positiven Stoffe ungleichmässig beeinflusst. Die Messungen an 72- und 96-stündigen *Drosophila*-Larven zeigen, dass die meisten Aminosäuren erwartungsgemäss abnehmen. Tyrosin und möglicherweise auch Leucin und Valin nehmen aber nicht ab (Tab. 3). Auch für die Peptide ergeben sich unterschiedliche Konzentrationsänderungen in der Entwicklung. Das Peptid 3 nimmt sicher ab, während die Peptide 1 und 2 wahrscheinlich zunehmen. Andererseits verschwindet das Peptid 4, das bei 72-stündigen Larven einen deutlichen Fleck bildet, fast vollständig bei 120-stündigen Larven.

Es ist bekannt, dass für die normale Metamorphose der Insekten gewisse Aminosäuren unentbehrlich sind (LEMONDE und BERNARD 1951). Solche Substanzen werden für den Aufbau des Zellmaterials und gleichzeitig als Energielieferanten gebraucht. Ihr Verschwinden aus der Hämolymphe ist deshalb verständlich. Andererseits erfolgt in der Metamorphose ein Abbau der larvalen Organe. Dadurch können gewisse Stoffe vermehrt frei werden. Die Tatsache, dass

in der Hämolymphe das Inventar der frei vorkommenden Aminosäuren und Polypeptide je nach der Entwicklungsstufe qualitativ und quantitativ verschieden ist, wurde auch an *Calliphora* (AGRELL 1949) nachgewiesen. Für das Verständnis der normalen Entwicklung, sowie für die Deutung der entwicklungsphysiologischen Auswirkung von Mutationen dürften solche Befunde von besonderer Bedeutung sein.

#### SUMMARY

1. The method of paper partition chromatography was used to study qualitatively and quantitatively the free amino acids and peptides in the larval hemolymph of *Corethra pulmicornis*, *Ephestia kühniella* and *Drosophila melanogaster*.

2. It was found that the total concentration of ninhydrin-positive substances is the lowest in *Corethra*. *Ephestia* and *Drosophila* have about the same concentration. The measurements on *Drosophila* larvae aged 72, 84, 96 and 120 hours after egg-laying (at 25° C) showed a steady decrease of the blood concentration.

3. The following substances have been identified in the larval hemolymph of all three insects: leucine, valine, histidine,  $\alpha$ -alanine,  $\beta$ -alanine, glutamine, threonine, serine, glycine, lysine,  $\gamma$ -aminobutyric acid, aspartic acid, glutamic acid, tyrosine and methionine. Proline occurs in *Ephestia* and *Drosophila*, but was not detected in *Corethra*. Besides, there have been found five different peptides which are characteristic either for one or the other of the three species studied.

4. The quantitative determinations showed that *Corethra* has an extremely high glutamine concentration. This amide amounts to ca. 70% of the total quantity of ninhydrin-positive substances in the larval hemolymph. In *Ephestia* blood the concentration of proline is at least five times higher than in *Drosophila*. Further, the analysis of *Drosophila* larvae aged 72 and 96 -hours indicates that there is a change in concentration of most of the ninhydrin-positive materials during the late larval development. The contents of the majority of amino acids fall off while others either maintain the same concentration or even rise slightly. The change of concentration apparently varies with each amino acid.

## BIBLIOGRAPHIE

- AGRELL, J. 1948. *Occurrence and metabolism of free amino acids during insect metamorphosis*. Acta Phys. Scand. 18: 247.
- AUCLAIR, J. L. and R. DUBREUIL. 1952. *A simple ultramicromethod for the qualitative estimation of amino acids by paper partition chromatography*. Canad. J. Zool. 30: 109.
- 1953. *Etude sur les acides aminés libres de l'hémolymphe des insectes par la méthode de chromatographie sur papier filtre*. Canad. J. Zool. 31: 30.
- BOISSONNAS, R. A. 1950. *Dosage colorimétrique des acides aminés séparés par chromatographie sur papier*. Helv. chim. Acta 33: 1975.
- BRUSH, M. K., R. K. BOUTAVELL, A. D. BARTON and C. HEIDELBERGER. 1951. *Destruction of amino acids during filter paper chromatography*. Sci. 113: 2923.
- CRUMPLER, H. R. and C. E. DENT. 1949. *Distinctive test for alpha-amino acids by paper partition chromatography*. Nature 164: 441.
- FOWDEN, L. and J. R. PENNEY. 1950. *Elimination of losses in quantitative estimation of amino acid by paper chromatography*. Nature 165: 846.
- HADORN, E. 1954. *Approaches to the studies of biochemical and developmental effects of mutations*. Proc. IX. int. Congress Genetics (im Druck).
- HADORN, E. und G. FRIZZI. 1949. *Experimentelle Untersuchungen zur Melanophoren-Reaktion von Corethra*. Rev. suisse Zool. 56: 306.
- HADORN, E. and A. KÜHN. 1953. *Chromatographische und fluorometrische Untersuchungen zur biochemischen Polyphänie von Augenfarb-Genen bei Ephestia kühniella*. Z. Naturforschung 86: 582.
- HADORN, E. and H. K. MITCHELL. 1951. *Properties of mutants of Drosophila melanogaster and changes during development as revealed by paper chromatography*. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. 37: 650.
- HADORN, E. und E. STUMM-ZOLLINGER. 1953. *Untersuchungen zur biochemischen Auswirkung der Mutation „letal-translucida“ (ltr) von Drosophila melanogaster*. Rev. suisse Zool. 60: 506.
- LEDERER, E. and M. LEDERER. 1953. *Chromatography*. Elsevier, Amsterdam.
- LEMONDE, A. et R. BERNARD, 1951. *Nutrition des larves de Tribolium confusum Duval II. Importance des acides aminés*. Canad. J. Zool. 29: 80.

- NAKAMURA, K., Y. KITAZUME, M. TAKANAMI and T. IMAIZUMI. 1951. *Free amino acids in different developmental stages and constituent amino acids of eggs of Drosophila*. Pap. Coord. Commit. Res. Genet. 2: 163.
- REED, L. J. 1950. *The occurrence of  $\gamma$ -aminobutyric acid in yeast extract; its isolation and identification*. The J. of Biol. Chemistry 183: 451.
- STUMM-ZOLLINGER, E. 1954. *Vergleichende Analyse der Aminosäuren und Peptide in der Hämolymphe des Wildtypus und der Mutante „letal-translucida“ (ltr) von Drosophila melanogaster*. Z. Vererbungslehre 86: 126.
- WEIL-MALHERBE, H. 1953. *Die Funktion der Glutaminsäure im Nervengewebe*. Naturw. Jg. 40: 545.
- 

N<sup>o</sup> 21. **Heinrich Müller**, Biel. — Zur Fortpflanzungsbiologie des Hermelins (*Mustela erminea* L.).

Die Feststellung einer verlängerten Tragzeit bei verschiedenen Marderarten hat dazu geführt, dass auch die Fortpflanzungsdaten anderer Musteliden überprüft wurden. Beim Hermelin ergaben mikroskopische Untersuchungen WATZKAS (1940) an einem umfangreichen Material, dass die Ovarien zweimal im Jahr, im März und dann wieder im Juni, „reife Bläschenfollikel und frische Gelbkörper“ aufweisen, während die Hoden sich gegen den Sommer hin bereits in Rückbildung befinden, aber noch befruchtungsfähige Spermien enthalten.

Es besteht somit die Möglichkeit, dass Hermelinfähen zu zwei verschiedenen Zeiten belegt werden können. Da die Geburt der Jungen aber immer in den Zeitraum von April bis Juni fallen soll, wären zwei verschiedene Tragzeiten anzunehmen: nach der Frühlingspaarung die „normale“ von ca. 10 Wochen, nach der Sommerpaarung dagegen eine durch eingeschaltete Keimruhe auf 9—10 Monate verlängerte. In Übereinstimmung mit dieser Annahme stehen Beobachtungen, z.T. von Liebhabern, dass im Sommer eingefangene und einwandfrei isoliert gehaltene Fähen im darauffolgenden Frühjahr Junge zur Welt brachten.

Der Versuch, diese Befunde züchterisch nachzuweisen, wird durch die Tatsache erschwert, dass Hermeline nur in den seltensten Fällen in Gefangenschaft zur Fortpflanzung schreiten, meistens nicht einmal längere Zeit am Leben erhalten werden können. Letzteres war nun bei meinen Tieren durchaus nicht der Fall; dagegen bereitete die Beschaffung eines genügenden Tiermaterials Schwierigkeiten. Doch gelang es schliesslich, im Sommer 1951 drei Paare zusammenzustellen. Aber erst im laufenden Jahre kam es zu einer Geburt aus Käfigpaarung: Fähe Z hatte schon im März 1951 aus Freilandpaarung einen Wurf gebracht (MÜLLER, 1951), der sich aber leider nicht normal entwickelte; nachdem sie sich am 5. Juni 1953 nun mit dem zugeteilten Rüden S gepaart hatte, wurde sie wieder in Einzelhaft gehalten. Am 14. oder 15. Januar 1954, d.h. nach wenig mehr als 7 Monaten und mitten im Winter, wurden ganz unerwartet 5 Junge geboren.

Nach statistischen und experimentellen Feststellungen von PEARSON und ENDERS (1944) würde der Zeitpunkt der Implantation des Keimbläschens in die Uteruswand durch Zunahme der Tageslänge bestimmt. So führte beispielsweise künstliche Verlängerung der Tage im Herbst bei *Martes americana* zu Dezembergeburten (normal April).

Bei Hermelin Z fällt nun aber der Beginn der Austragezeit gerade in die Periode bis auf das Minimum abnehmender Tageslänge. Gegen einen allfälligen Einfluss anderer Klimafaktoren (das Jahresende war ungewöhnlich mild) spricht wiederum der Befund an Hermelin L, das, im Oktober 1953 gefangen, am 7. März 1954 aus unbekanntem Gründen plötzlich einging. Der Entwicklungszustand seiner Embryonen lässt etwa auf das erste Drittel der Austragezeit schliessen; die Geburt wäre also auf anfang April zu erwarten gewesen.

Zwischen die Daten von Z und L fällt die Erstlingsgeburt von Hermelin Y. Hier handelte es sich um die mehrfach beobachtete sogen. Säuglingsträchtigkeit, bei der aber erstmals auch das Datum der Begattung festgestellt werden konnte. Fähe Y kam im Mai 1953 als blinder Nestling in meine Hände. Nach wenigen Tagen öffnete sie die Augen, war also rund 5½ Wochen alt. Aus technischen Gründen konnte sie aber erst am 29. Juni und 1. Juli, d.h. im Alter von knapp 3 Monaten, mit erwachsenen Rüden zusammengebracht werden. Im Freileben dürften Jungtiere dieses Alters am

Ende der Säugeperiode stehen. (Ein Junges von Fähe R sah ich im Alter von 80 Tagen noch um das Gesäuge betteln.) Die Geburt erfolgte am 18. oder 19. Februar 1954, also ebenfalls nach nicht einmal 8 Monaten<sup>1</sup>.

Dass anscheinend die Mehrzahl der Jungfähen schon im ersten Jahr begattet wird, steht wohl im Zusammenhang damit, dass der Rüde sich im Freien u.U. an der Führung der Jungen und an der Futterbeschaffung beteiligt (STEINBACHER, 1951) und so Gelegenheit hat, sich schon in den ersten Tagen, da sie das Nest verlassen, mit den Jungweibchen zu paaren. Die Jungrüden sind dagegen im ersten Jahr noch nicht geschlechtsreif, und fremde Männchen werden von der Fähe gewöhnlich wütend angefallen.

#### LITERATUR

- WATZKA, M. 1940. *Mikroskop.-anatom. Untersuchungen über die Ranzzeit und Tragdauer des Hermelins (Putorius ermineus)*. Ztschr. mikr.-anat. Forsch. 48.
- PEARSON, Oliver P. and Robert K. ENDERS. 1944. *Duration of Pregnancy in Certain Mustelids*. Journ. Exp. Zool. 95.
- STEINBACHER, Georg. 1951. *Kleine Beobachtungen am Hermelin, Mustela erminea L.* Zool. Garten (NF). 18.
- MÜLLER, Heinrich. 1951. *Zur Biologie von Hermelin (Mustela erminea L.) und Mauswiesel (M. nivalis L.)*. Revue Suisse zool. 58.

---

N<sup>o</sup> 22. **Luc Thélin**, Genève. — Etude génétique de deux anomalies abdominales de *Drosophila repleta*.  
(Avec 1 figure dans le texte).

Des élevages de *Drosophila repleta*, provenant d'individus capturés à Genève, sont suivis depuis 1949. Ces mouches sont

---

<sup>1</sup> Ein im Alter von 70 Tagen, ebenfalls am 29.6.53, begattetes ♀ (U) warf trotz gleichen Haltungsbedingungen erst am 21.3.54.

élevées sur un milieu nutritif stérilisé, composé de levure de boulangerie, de vinaigre et de bière. Ce mélange est une modification du milieu couramment utilisé dans notre laboratoire pour l'élevage de *D. melanogaster*, qui ne comprend pas de bière. Cependant *D. repleta* ne supporte pas l'acidité du vinaigre. Des milieux fabriqués avec de la bière seulement permettent le développement complet de *D. repleta*, mais sont trop facilement envahis par des moisissures. C'est donc le mélange vinaigre-bière-levure qui donne les meilleurs résultats, à condition d'être toujours assez humide. Toutes les cultures sont conservées à l'étuve à 23-24°.

Dans ces élevages, j'ai observé deux anomalies de l'abdomen; une non héréditaire et l'autre semblable à la mutation « bobbed » de *D. melanogaster*.

#### I. ANOMALIE NON HÉRÉDITAIRE DE L'ABDOMEN.

Dans la race sauvage, les segments abdominaux de coloration jaune fauve portent sur le bord postérieur des tergites une bande pigmentée de noir. Cette bande, un peu plus large dorsalement que latéralement, est interrompue sur la ligne médiane.

Il apparaît dans les cultures en vrac, des individus (mâles et femelles) présentant des irrégularités dans la grandeur et la disposition des tergites nos 3 et 4; anomalies facilement reconnaissables grâce à la bande noire (fig. 1).

A. Les bandes pigmentées sont réduites dorsalement et laissent un espace clair sur la ligne médiane.

B. Cette réduction peut n'atteindre que l'un des côtés.

C. Le côté droit du troisième segment peut se réunir au côté gauche du quatrième segment (ou vice versa) et laisser les deux autres côtés isolés. Ceux-ci sont alors réduits. Il y a ainsi une disposition croisée.

Ces trois dispositions se rencontrent indifféremment dans toutes les cultures et n'ont pas pu être isolées l'une de l'autre.

Dans les cultures sauvages, l'anomalie apparaît dans 1 à 2% des mouches même si l'on isole des mouches normales à chaque génération. En sélectionnant des individus anormaux et en les cultivant par couples, on obtient dès la première génération une augmentation de la fréquence qui atteint 10-14%. J'ai refait cette

sélection pendant cinq générations. A la quatrième, la fréquence était montée à 21%, mais à la cinquième génération (beaucoup moins nombreuse) elle était retombée à 14%; égale à la fréquence de la première génération (tableau 1). Il faut remarquer la très grande instabilité de la fréquence suivant les lignées et les cultures. Il est donc probable que cette anomalie est influencée par des conditions externes (température, humidité).

Il est difficile de faire varier l'humidité, parce que les mouches se reproduisent très peu en milieu sec. Les essais entrepris n'ont donc pas été concluants.

Des cultures ont été faites à 15° (température de la cave) et à 24° (dans l'étuve). A de plus fortes températures le milieu se dessèche trop vite et la culture meurt.

Dans les cultures au froid, la fréquence est de 10% tandis que dans les cultures à l'étuve, elle est de 19% (tableau 2).

TABLEAU 1.

	F <sub>1</sub>	F <sub>2</sub>	F <sub>3</sub>	F <sub>4</sub>	F <sub>5</sub>
<i>Lignée 2.</i>					
Normales . . . . .	905	1228	831	1397	311
Anormales . . . . .	196	161	233	380	62
Pourcent. anormales	17%	11%	22%	21%	17%
<i>Lignée 3.</i>					
Normales . . . . .	798	699	759	472	148
Anormales . . . . .	106	127	130	113	15
Pourcent. anormales	11%	15%	14%	19%	9%
<i>Lignée 7.</i>					
Normales . . . . .	328	112	483	490	22
Anormales . . . . .	45	50	61	99	19
Pourcent. anormales	12%	30%	11%	17%	46%
<i>Lignée 9.</i>					
Normales . . . . .	204	723	528	308	145
Anormales . . . . .	40	181	128	159	12
Pourcent. anormales	16%	20%	19%	34%	7%
<i>Total.</i>					
Normales . . . . .	2235	2762	2601	2671	626
Anormales . . . . .	387	519	552	751	108
Pourcent. anormales	14%	15%	17%	21%	14%

TABLEAU 2.

15°				24°			
Culture n°	Nor- males	anor- males	% anor- males	Culture n°	Nor- males	anor- males	% anor- males
105	409	50	11%	109	233	42	16%
106	300	35	10%	119	245	72	22%
Total:	709	85	10%	Total:	478	114	19%

### Conclusion.

L'anomalie abdominale n'est pas héréditaire. Elle doit être influencée par des conditions extérieures, probablement la température ou l'humidité. Elle apparaît d'autre part plus fréquemment dans les cultures anciennes où la nourriture diminue.

MORGAN, BRIDGES et STURTEVANT (1925) ont signalé une anomalie non héréditaire très semblable chez *Drosophila melanogaster*.

## II. MUTATION ABDOMEN ANORMAL « BOBBED ».

Cette mutation a été trouvée chez plusieurs femelles, en janvier 1953, dans une culture de *Drosophila repleta* de race sauvage. Elle a pour effet une forte réduction des tergites, qui peuvent n'être représentés que par quelques écailles pigmentées et garnies de poils. Les membranes pleurales se rejoignent presque sur la ligne dorsale et les stigmates abdominaux sont aussi reportés dorsalement. Elle ne peut être confondue avec l'anomalie non héréditaire parce qu'elle atteint tous les segments. (Fig. 1)

Cette mutation n'apparaît que chez les femelles; les mâles ne sont pas atteints, ils sont toujours de type sauvage. Elle ressemble beaucoup à la mutation « bobbed » de *Drosophila melanogaster* qui n'apparaît également que chez les femelles. STERN (1927) a montré que, dans ce cas, le chromosome Y contient un alléomorphe de « bobbed » qui explique le type sauvage des mâles. La mutation « bobbed » est également connue chez *D. simulans* et signalée chez *D. hydei*, espèce très proche de *D. repleta*.

Les femelles mutantes (peut-être déjà fécondées) ont été croisées avec des mâles frères et ont produit une première génération composées de femelles anormales, de femelles normales et de mâles normaux. Les femelles anormales, mises en culture avec leurs frères, ont donné une deuxième génération,  $F_2$ , composées de nombreuses femelles bobbed, de nombreux mâles sauvages (dont trois por-

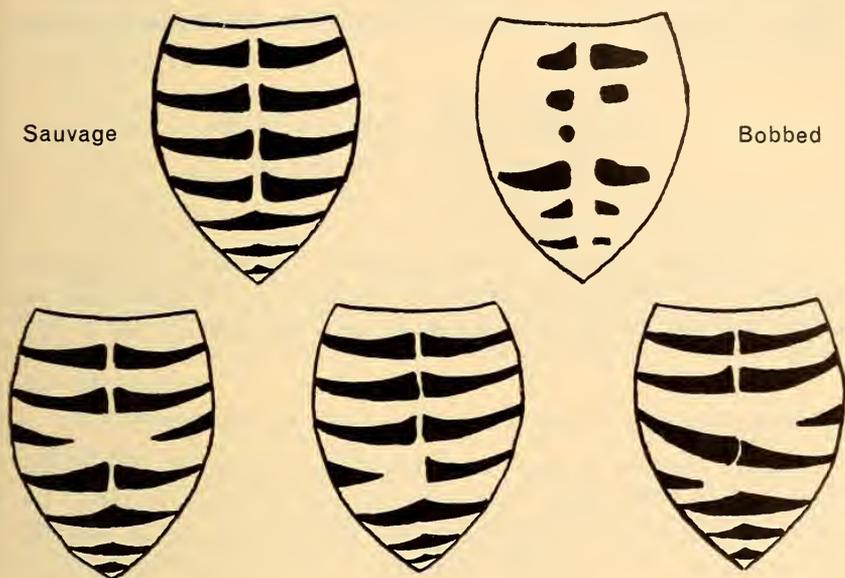


FIG. 1

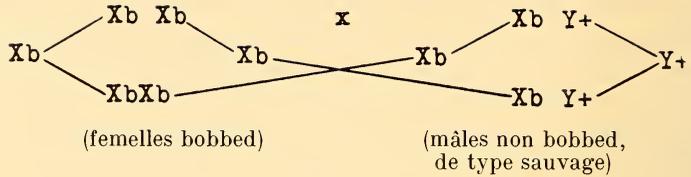
Abdomens de *Drosophila repleta*.

- A) Type sauvage. B) Mutation « bobbed ».  
C) Trois types de l'anomalie non héréditaire.

taient l'anomalie non héréditaire) et de quatre femelles normales. La troisième génération n'était composée que de femelles « bobbed » et de mâles de type sauvage.

Les quatre femelles normales de la  $F_2$  ont donné des descendance composées de femelles bobbed et de mâles de type sauvage. Elles étaient donc de génotype bobbed, mais l'anomalie ne s'exprimait pas.

Cette mutation se comporte donc exactement comme la mutation bobbed de *D. melanogaster*:



Pour vérifier cette hypothèse, quatre croisements ont été effectués, en utilisant des mouches de la troisième génération et d'une culture sauvage pure:

1. Femelle sauvage  $\times$  mâle sauvage (témoin)
2. Femelle bobbed  $\times$  mâle non bobbed
3. Femelle sauvage  $\times$  mâle non bobbed
4. Femelle bobbed  $\times$  mâle sauvage.

1. *Femelle sauvage  $\times$  mâle sauvage.*

Ce croisement témoin donne uniquement des mouches de la race sauvage. Il a donné une sex-ratio (rapport des femelles sur les mâles) de 1,05. La formule chromosomique des parents est  $X_+X_+ \times X_+Y_+$ .

2. *Femelle bobbed  $\times$  mâle non bobbed (de race bobbed).*

Quatre couples parentaux donnent une première génération composée de 119 mâles normaux et 128 femelles bobbed. La deuxième génération comprenait 988 mâles normaux et 908 femelles bobbed. Ces résultats peuvent être représentés de la façon suivante:

P.	$\frac{\text{♀ } Xb \ Xb}{\text{(bobbed)}} \times$	$\frac{\text{♂ } Xb \ Y_+}{\text{(non bobbed)}}$
F <sub>1</sub>	$\frac{128 \ \text{♀ } Xb \ Xb}{\text{(bobbed)}} \times$	$\frac{119 \ \text{♂ } Xb \ Y_+}{\text{(non bobbed)}}$
F <sub>2</sub>	$\frac{908 \ \text{♀ } Xb \ Xb}{\text{(bobbed)}}$	$\frac{988 \ \text{♂ } Xb \ Y_+}{\text{(non bobbed)}}$

Dans ce cas la sex-ratio est de 0,89, ce qui montre un effet *du gène bobbed* affaiblissant la vitalité des femelles.

3. *Femelle sauvage  $\times$  mâle non bobbed (de race bobbed).*

La formule chromosomique des parents est:  $X_+ X_+$  et  $Xb Y_+$ . Le gène bobbed ne se trouve que sur l'unique chromosome X du mâle. Il sera donc masqué dans les deux premières générations par

son allèle sauvage. La seconde génération est donc formée de mouches du type sauvage (1688 mâles et 1915 femelles) dont la moitié doivent porter le gène récessif. La sex-ratio de 1,13 montre que l'effet affaiblissant de bobbed ne s'observe que chez les homozygotes.

#### 4. Femelle bobbed × mâle sauvage.

Ce croisement est le plus intéressant parce que le caractère mutant bobbed doit réapparaître à la deuxième génération dans la moitié des femelles.

P.	♀ Xb Xb (bobbed)	×	♂ X+ Y+	(sauvage)
F <sub>1</sub>	♀ Xb X+	×	♂ Xb Y+	(non bobbed)
F <sub>2</sub>	♀ Xb Xb (bobbed)	♀ X+ Xb (non bobbed)	♂ Xb Y+ (non bobbed)	♂ X+ Y+ (sauvage)

Quatre couples ont été étudiés dans les mêmes conditions que pour les autres croisements, c'est-à-dire que la deuxième génération a été obtenue en repiquant la première génération en entier dans des erlenmeyers.

La première génération est composée de mouches non bobbed (166 mâles et 159 femelles).

Dans la deuxième génération, le caractère bobbed ne réapparaît pas dans la moitié des femelles mais seulement dans un petit nombre d'entre elles (5 à 27%). (Tableau 3)

TABLEAU 3.

Cultures n°	F <sub>1</sub>		F <sub>2</sub>			
	♂ Xb Y+	♀ Xb X+	♂ Xb Y+ X+ Y+	♀ Xb X+	♀ Xb Xb	♀ % bobbed
561	61	55	652	607	34	5%
562	42	37	937	710	272	27%
575	42	38	490	421	24	5%
590	21	29	551	481	59	11%
Total	166	159	2630	2219	389	15%

Il n'y a donc que 15% de femelles bobbed au lieu de 50%. Ce résultat ne peut être attribué à un déficit des femelles de type

double-récessif parce que la sex-ratio est presque normale (0,99). Des pourcentages aussi irréguliers pouvaient provenir d'un retour au génotype sauvage lors de la première génération. Il fallait donc s'assurer que chaque mouche  $F_1$  était bien hétérozygote, non bobbed. Pour cela, ce croisement a été refait deux fois et la première génération séparée par couples.

Culture n° 628:

$F_1$ : 16 ♂ non bobbed et 19 ♀ non bobbed

= 10 fois un couple et un erlenmeyer contenant 6 ♂ et 9 ♀.

Culture n° 631:

$F_1$ : 18 ♂ non bobbed et 17 ♀ non bobbed

= 10 fois un couple et un erlenmeyer contenant 8 ♂ et 7 ♀.

$F_2$  de la culture 628 (résultats des couples):

	♂ Xb Y+ X+ Y+	♀ Xb X+	♀ Xb Xb	Total ♀	♀ Xb Xb
	98	58	47	105	45%
	143	69	58	127	46%
	109	51	58	109	54%
	46	24	11	35	31%
	128	89	53	142	34%
	169	84	44	128	34%
	99	55	38	93	41%
	95	61	36	97	37%
	121	77	51	128	39%
Total:	1016	568	396	964	41%

$F_2$  de la culture 631 (résultats des couples):

	♂ Xb Y+ X+ Y+	♀ Xb X+	♀ Xb Xb	Total ♀	% ♀ Xb Xb
	49	29	19	48	39%
	65	21	27	48	56%
	22	22	10	32	31%
	23	13	21	34	61%
	57	38	26	64	40%
	34	20	23	43	53%
	62	28	28	56	50%
	54	23	30	53	56%
	63	22	19	41	46%
Total:	429	216	203	419	48%
Total des deux cultures:	1445	784	599	1383	43%

*F*<sub>2</sub> des cultures 628 et 631 (résultats des erlenmeyers):

Cultures	♂ $\frac{Xb Y^-}{X+ Y^-}$	♀ Xb X-	♀ Xb Xb	Total ♀	♀ $\frac{\%}{Xb Xb}$
628	360	248	74	322	23%
631	364	224	85	309	27%
Total:	724	472	159	631	25%
Total général:	2169	1256	759	2014	37%

La première génération s'est montrée homogène et composée de mouches non bobbed.

Pour la deuxième génération, les résultats des couples isolés sont concluants: Le caractère bobbed réapparaît bien dans la moitié des femelles. Dans les cultures en vrac le pourcentage tombe presque au même niveau que dans les premiers croisements. La sex-ratio assez basse de ce croisement (0,93) montre qu'il y a un déficit de femelles; surtout dans les erlenmeyers où elle n'est que de 0,87.

Il y aurait dans les élevages en erlenmeyers des conditions permettant le développement normal de l'abdomen malgré le génotype bobbed; comme cela était le cas des quatre femelles trouvées dans la première culture de cette mutation.

*Conclusion.*

La mutation bobbed de *Drosophila repleta* est récessive et suit la distribution du chromosome X. Le chromosome Y contient un allèle sauvage dominant qui empêche les mâles d'extérioriser le caractère. Elle a une action affaiblissante qui agit surtout sur les femelles homozygotes. Son action est assez irrégulière et dans certains cas les femelles bobbed ne peuvent être distinguées du phénotype sauvage.

N<sup>o</sup> 23. **Louis Euzet**, Montpellier. — Divers modes d'attachement des Cestodes Tétraphyllides.

(Avec 12 figures dans le texte.)

(Station biologique de Sète.)

Malgré la diversité des scolex chez les Cestodes Tétraphyllides, bien peu de choses ont été dites sur les moyens de fixation de ces parasites à la muqueuse intestinale de leurs hôtes, les Sélaciens. NYBELIN a donné en 1914 une interprétation, pour les deux allures du scolex des *Dinobothrium*, par la position différente de ce scolex dans la valvule spirale. La forme avec les quatre bothridies globuleuses, s'ouvrant sur un plan antérieur, correspond à un scolex fixé sur une face de l'intestin. La forme du scolex aplati dorso-ventralement correspond à un scolex qui prend appui sur deux faces différentes de la lame spirale.

Par la suite, il nous faut attendre 1942 où J. G. BAER donne diverses coupes de la muqueuse intestinale de Sélaciens montrant les procédés de fixation de *Polypocephalus (Parataenia) medusiae*, *Lecanicephalum peltatum* et *Rhinebothrium*.

Enfin, nous avons récemment étudié, en collaboration avec J. G. BAER, *Prosobothrium armigerum* et donné un aperçu du moyen particulier d'attachement de ce Cestode, et la réaction de l'hôte.

C'est surtout grâce à la technique mise au point par J. G. BAER (injection de la valvule spirale préalablement attachée à ses deux extrémités par du formol à 10% dans l'eau de mer) que nous avons pu récolter du matériel encore en place sur la muqueuse intestinale.

D'autre part, lors de nos dissections, nous avons rencontré divers Tétraphyllides encore attachés à leur hôte. La valvule spirale était alors découpée autour du point de fixation et l'ensemble placé dans du Bouin.

Ces divers matériaux ont été débités en coupes sériées et nous nous sommes rendus compte que chez des espèces qui semblaient voisines les modes d'attachement étaient différents.

En suivant la classification des Tétraphyllides que nous avons proposée, nous étudierons successivement :

chez les formes à 4 bothridies simples: des espèces des genres *Phyllobothrium*, *Orygmatobothrium*, *Calyptrbothrium*;

chez les formes à 4 bothridies pluriloculées: le genre *Rhinebothrium*;

chez les formes à 4 bothridies pluriloculées et à myzorhynque: le genre *Echeneibothrium*;

chez les formes à 4 bothridies avec crochets: les espèces du genre *Acanthobothrium*.

Chez les *Lecanicephalidae* qui possèdent un organe apical et quatre petites ventouses circulaires, nous reprendrons, d'après les travaux de BAER, le cas de *Polypocephalus medusiae* et *Lecanicephalum peltatum* et nous étudierons la fixation de *Tetragonocephalum trygonis* que nous avons retrouvé chez *Dasyatis violacea*.

Nous rappellerons ensuite le cas de *Prosobothrium armigerum* Cohn 1902 et terminerons en disant un mot de la fixation des segments détachés des formes euapolytiques et hyperapolytiques.

## PHYLLOBOTHRIIDES

### PHYLLOBOTHRIIDAE

#### *Phyllobothriinae*.

*Phyllobothrium gracile* Wedl 1855. Ce cestode habite la valvule spirale de *Torpedo marmorata* où nous l'avons récolté à plusieurs reprises. Le scolex est formé de quatre bothrides brièvement pédonculées très polymorphes, bordées d'un bourrelet festonné en une rangée de petits loculi. Le bord antérieur porte une petite ventouse accessoire. Cette ventouse est souvent difficilement visible chez les individus fixés et contractés, mais chez les vers vivants placés dans l'eau de mer, elle est très nette. La partie antérieure de la bothridie s'allonge en une sorte de trompe terminée par cette ventouse. Cet aspect, qui a été vu par de nombreux auteurs, est une phase d'un mouvement qui peut se décomposer ainsi. Le scolex a, dans l'eau, une forme pyramidale quadrangulaire, chaque face étant occupée par une bothridie. Les ventouses accessoires antérieures de deux bothridies opposées sont portées vers l'avant en trompe. Arrivées au terme de leur course, ces trompes se courbent latéralement et les ventouses accessoires, après avoir décrit une

portion de cercle, reviennent à leur position initiale. L'autre paire de bothridies décrit alors le même mouvement.

Nous pensons que cette action d'écartement et de traction (les ventouses accessoires ayant fait prise à la fin de leur course antérieure) permet au scolex de se glisser entre les villosités intestinales. Il est d'ailleurs possible que ces mouvements servent au parasite à se déplacer dans la valvule spirale même, chaque bothridie prenant appui sur une face différente de la lame spirale (la face supérieure d'une spire, et l'inférieure de la spire qui suit).

Sur nos coupes de *Phyllobothrium gracile* en place, les bothridies sont parvenues à coiffer et enserrer musculairement plusieurs villosités intestinales. Nous avons signalé dans nos descriptions que le dos des bothridies de ces Cestodes était couvert de petites épines. Nous pensons que ces épines qui existent chez *Ph. gracile* aident à la fixation en empêchant les bothridies de glisser d'entre deux villosités. Plusieurs de celles-ci pouvant être coiffées par une seule bothridie qui présente alors de profonds replis. Un rôle important semble réservé à la rangée de petits loculi. Agissant chacun comme une petite ventouse indépendante, ils complètent sur le bord la fixation de la bothridie (fig. 1).

Enfin, nous avons récolté des vers attachés sur le bord libre de la lame spirale, dont les villosités étaient recouvertes, sur les deux faces, par le même scolex.

Dans ce genre d'attachement, la ventouse accessoire, qui est le plus souvent entre deux villosités, n'aurait pas un rôle prépondérant dans la fixation, mais servirait surtout au déplacement du parasite.

*Orygmatobothrium musteli* (Van Ben. 1850) (fig. 2). FUHRMANN a donné en 1931 une coupe de ce scolex et signalé dans le centre de la bothridie une ventouse glandulaire, en plus de la ventouse accessoire antérieure. Chez ce parasite des *Mustelus*, les mouvements et la fixation sont d'un type semblable à ceux de *Phyllobothrium*. Mais l'attachement est en outre assuré:

- par la ventouse centrale glandulaire qui colle la bothridie à la villosité enserrée;
- par la face interne de la bothridie qui est, comme le dos, couverte de petites épines.

Sur nos coupes, la différence d'action des deux ventouses est nette, l'antérieure « aspirant » les tissus intestinaux pour les

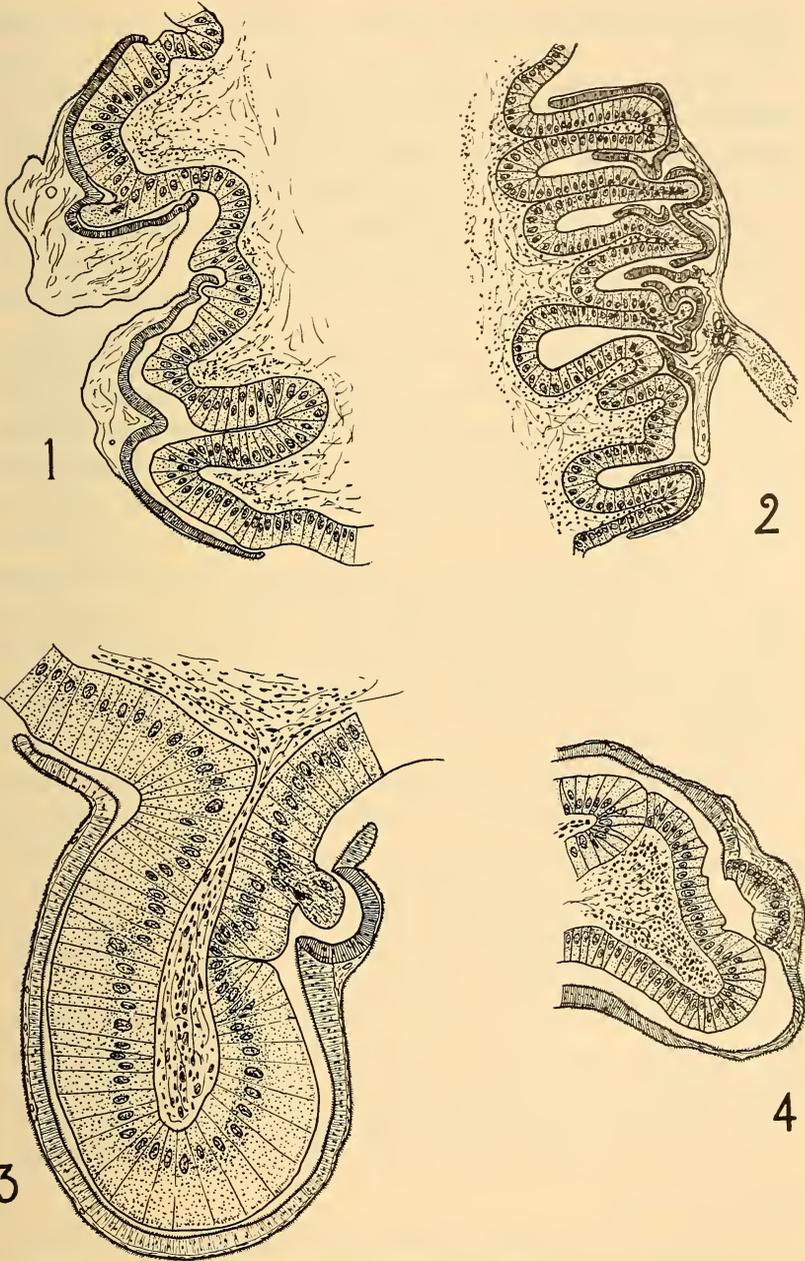


FIG. 1 à 4.

Fig. 1. *Phyllobothrium gracile* Wedl 1855. — Fig. 2. *Orygmatobothrium musteli* (Van Ben. 1850). — Fig. 3. *Orygmatobothrium musteli*. Ventouse accessoire. — Fig. 4. *Orygmatobothrium musteli*. Ventouse centrale.

ensermer musculairement, la centrale se collant au contraire à eux (fig. 3 et 4).

*Calyptrbothrium rigii* Monticelli 1893. Chez ce parasite de *Torpedo nobiliana*, les mouvements sont identiques à ceux des *Phyllobothrium*, mais les ventouses accessoires sont très développées et les bothridies simples et creusées en cuiller.

Ce sont les ventouses antérieures, toujours fonctionnelles, qui semblent les principaux agents de fixation des parasites. Les bothridies moins puissantes entourent simplement quelque villosités intestinales (fig. 9).

Chez *Anthobothrium cornucopia* Van Ben. 1850, les bothridies bien pédonculées, sans ventouses accessoires, se meuvent en tous sens. La fixation est assurée par ces seuls organes qui enserrant plusieurs villosités. Nous avons là un moyen qui se rapproche de celui des espèces de *Rhinebothriinae*.

#### *Rhinebothriinae.*

Chez *Rhinebothrium flexile*, le mode d'attachement a été décrit par BAER. « Les bothridies portent une charnière sur laquelle les deux parties peuvent se rabattre et enserrer la muqueuse intestinale de l'hôte. Chez ces parasites les bothridies sont divisées en loculi qui semblent pouvoir agir chacun séparément comme une petite ventouse. »

Sur le vivant nous avons observé plusieurs *Rhinebothrium* dans l'eau de mer. Les bothridies pédonculées se meuvent en tous sens, cherchant un support. Elles s'aplatissent parfois sur le fond de la cuvette ou le ver est placé, parfois atteignent le strobile et enserrant celui-ci, tantôt en collier en se pliant au niveau du pédoncule et en enroulant leurs deux extrémités, tantôt longitudinalement en se creusant en gouttière.

Nous avons retrouvé sur des coupes de *Rhinebothrium setiensis* Euzet en place ces différents aspects. Les bothridies glissent entre deux villosités et en enserrant une en se pliant en gouttière, ou bien les coiffent presque comme un doigt de gant.

Ici aussi, leur dos, recouvert de petites épines, aide à la fixation.

#### *Echeneibothriinae.*

Le scolex de ces espèces combine deux moyens d'attachement : les bothridies et le myzorhynque. Les bothridies pédonculées et pluriloculées ressemblent à celles des *Rhinebothrium*, le myzo-

rhyngue est une ventouse apicale tantôt globuleuse et tantôt petite et portée par un long pédoncule.

Chez les formes où le myzorhynque est gros, il peut être de nature musculaire et agir de manière mécanique, ou de structure glandulaire et agir selon un phénomène que nous qualifierons de chimique. Malgré ces différences de structure, il prend chez ces formes une part active à la fixation.

Chez les autres espèces, il ne sert que temporairement à l'attachement qui est surtout le fait de bothridies.

Les deux moyens d'action peuvent agir, soit simultanément, soit séparément l'un de l'autre.

Chez *Echeneibothrium variable* Van Ben. 1850 que nous avons recolté chez *Raja batis*, le myzorhynque est musculaire et présente en outre à sa partie antérieure un muscle sphincter bien développé qui peut le fermer. Cet organe agit alors en ventouse de façon mécanique, les villosités intestinales sont aspirées par le muscle, serrées par celui-ci et encerclées par le sphincter (fig. 5).

Chez un autre *Echeneibothrium*, la partie interne du myzorhynque est glandulaire et s'étale en disque à l'avant en se glissant entre les villosités. Un revêtement d'épines et la nature glandulaire de l'organe semblent le coller à l'épithélium intestinal (fig. 7). Cette espèce parasite de *Raja clavata* est différente d'*Echeneibothrium variable*. C'est cependant sous ce nom que FUHRMANN en a donné une coupe sagittale dans le « Handbuch der Zoologie » (fig. 256 p. 214).

Chez ces espèces, outre la fixation par le myzorhynque, il peut exister conjointement ou même seule une fixation par les bothridies. Celles-ci pluriloculées, agissant d'une manière semblable à ce qui se passe chez les *Rhinebothrium*, enserrrent les sommets des villosités intestinales tandis que leur partie antérieure se glisse entre les villosités (fig. 6).

Chez les formes où le myzorhynque est petit et porté par un long pédoncule, cet organe semble avoir une action plus effacée, les bothridies jouant le plus grand rôle (fig. 8).

#### ONCHOBOTHRIDIIDAE

Cette famille est caractérisée par la présence de crochets entre la ventouse accessoire qui s'ouvre antérieurement dans un puissant

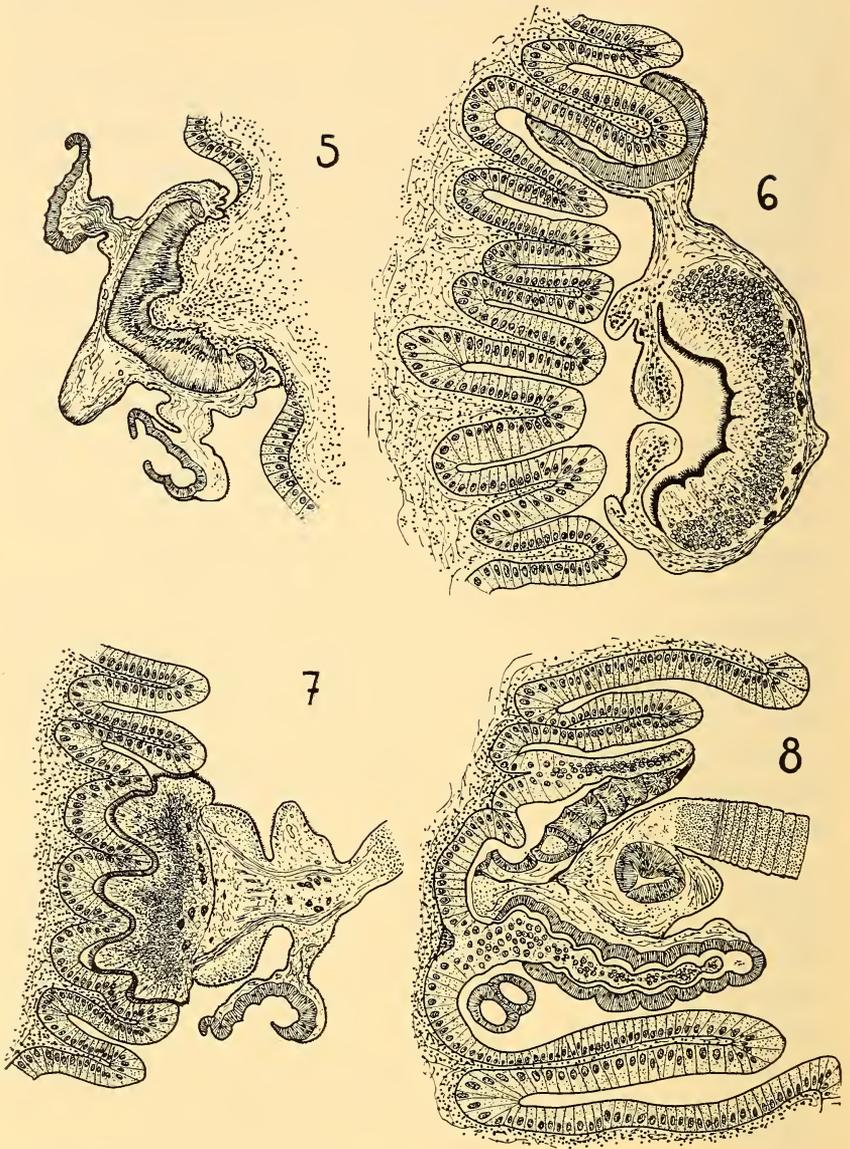


FIG. 5 à 8.

Fig. 5. *Echeneibothrium variable* Van Ben. 1850. — Fig. 6. *Echeneibothrium* sp., myzorhynque rétracté, fixation par bothridie. — Fig. 7. *Echeneibothrium* sp., myzorhynque évaginé. — Fig. 8. *Echeneibothrium* sp. 2, petit myzorhynque rétracté.

coussinet musculaire et la bothridie sessile, généralement trilobulée.

*Acanthobothrium coronatum* (Rud. 1819) a le scolex enfoncé dans la muqueuse intestinale de *Scyllium stellare*. L'hôte a généralement réagi et on note la présence d'un bourrelet autour du point de fixation (fig. 10).

Les moyens de pénétration sont semblables à ceux des *Phyllobothriinae*.

Les 2 bothridies opposées lancent en avant leur ventouse accessoire. Elles entraînent la bothridie et les crochets avec leur pointe dirigée vers l'arrière. Arrivées au bout de leur course, les ventouses s'écartent et les crochets alors perpendiculaires à la surface de la bothridie prennent appui sur les villosités intestinales. Les ventouses reviennent à leur position primitive tandis que les deux autres bothridies effectuent le même mouvement. Dans les coupes de parasites en place, les crochets sont tous perpendiculaires au plan de la bothridie. Comme pour les *Phyllobothriinae* il est possible que cette action serve au déplacement dans la valvule spirale.

Nous avons signalé un cas extrême. Chez *Myliobatis aquila*, un *Acanthobothrium* a traversé l'épithélium et a pénétré dans le chorion entre les 2 faces de la lame spirale.

## LECANICEPHALIDES

### LECANICEPHALIDAE

Nous rappelons ici les observations de BAER chez *Polypocephalus medusiae* (Linton 1889). Ce Cestode possède un scolex globuleux très polymorphe sur les bords duquel on distingue quatre ventouses circulaires. Toute la partie centrale de la tête est creusée d'une cavité s'ouvrant à la partie antérieure et au fond de laquelle s'insèrent un certain nombre de tentacules retractiles. Dans son travail BAER signale que ces tentacules s'enfoncent profondément dans la muqueuse intestinale de l'hôte (épithélium et même chorion).

Chez *Lecanicephalum peltatum* Linton 1890 qui possède aussi de petites ventouses, l'organe apical est une grande ventouse musculaire avec quelques cellules glandulaires, qui possède un

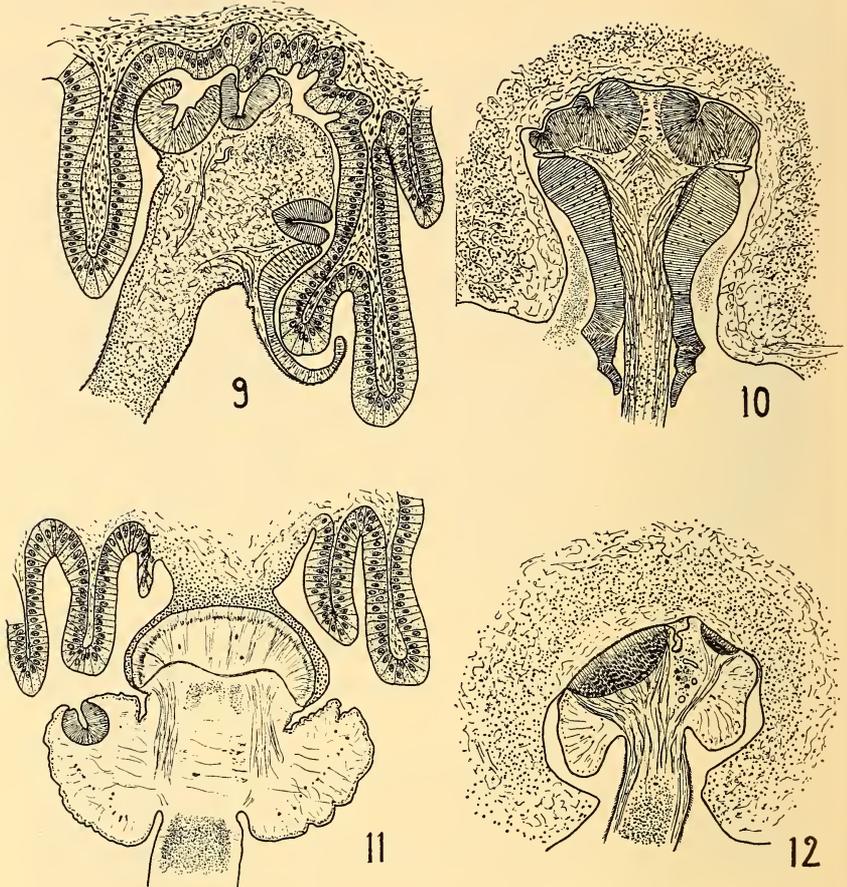


FIG. 9 à 12.

Fig. 9. *Calyptrobothrium riggii* Monticelli 1893. — Fig. 10. *Acanthobothrium coronatum* (Rud. 1819). — Fig. 11. *Tetragonocephalum trygonis* Ship. et Horn 1905. — Fig. 12. *Prosobothrium armigerum* Cohn 1902.

muscle circulaire dans sa partie antérieure. L'attachement ressemble à celui d'*Echeneibothrium variabile*.

Nous avons recueilli chez *Dasyatis violacea*, *Tetragonocephalum trygonis* Shipley et Hornell 1905.

La très grande majorité des parasites récoltés étaient attachés à la muqueuse intestinale. Les effets de traction ou les lavages avec un petit jet d'eau n'étaient pas suffisants pour les libérer. Seul un raclage de la valvule spirale détachait les parasites.

Des coupes sériées nous ont montré que la masse apicale est comme collée à la muqueuse intestinale qui l'entoure. A ce niveau l'épithélium a disparu (fig. 11).

La masse apicale est musculaire et présente une couche de cellules qui paraissent glandulaires. La surface externe est couverte de petite épines.

Nous n'avons jamais trouvé la partie antérieure en creux ou rétractée dans la deuxième partie du scolex. De même, les quatre ventouses circulaires de cette deuxième partie ne sont jamais fonctionnelles.

Chez les vers détachés et placés dans l'eau de mer nous n'avons jamais observé de mouvements ni dans l'organe apical, ni dans les ventouses de ce scolex.

Notre connaissance des *Lecanicephalides* est encore trop incomplète pour pouvoir utilement comparer cette fixation avec celle d'autres espèces de cette famille.

## PROSOBOTHRIIDES

### PROSOBOTHRIIDAE

Nous avons récemment réétudié avec J. G. BAER le *Prosobothrium armigerum* Cohn 1902 et, à ce propos, décrit le mode de fixation de ce Cestode et les réactions de l'hôte.

Le Scolex de ce parasite possède quatre cupules glandulaires qui représentent les bothridies. Une coupe d'un *Prosobothrium* fixé à la valvule spirale nous montre le scolex enfoncé dans les tissus. Ceux-ci, formant un bourrelet inflammatoire, entourent le ver au-delà du scolex (fig. 12).

L'ensemble donne l'impression d'une fixation acquise par un moyen chimique plutôt que strictement mécanique, les cupules glandulaires digérant la muqueuse intestinale pour s'enfoncer dans les tissus. L'aspect en « bouton-pression » en serait le résultat.

Nombreuses sont les espèces de Tétraphyllides qui sont apolytiques, euapolytiques et même hyperapolytiques.

Pour beaucoup de ces proglottis libres, l'attachement à la muqueuse spirale est réalisé par la partie antérieure du segment

qui, gonflée, est recouverte de nombreuses petites épines. Cette zone très mobile se glisse entre les villosités. On a signalé de telles différenciations chez *Phyllobothrium*, *Calyptrbothrium*, *Rhinebothrium*, *Acanthobothrium*.

Nous avons observé chez les proglottis de *Trilocularia acanthiae vulgaris*, que nous avons déjà étudiés un mode particulier de fixation. La partie antérieure est, le plus souvent, comme chez les espèces précédentes, renflée et couverte d'épines, mais parfois cette partie se creuse et forme une sorte de grande ventouse. Cette structure n'est pas un effet de la conservation car nous l'avons observé sur le vivant.

D'après ce qui précède, on peut distinguer chez les Tétraphyllides des moyens de fixation :

- 1<sup>o</sup> purement mécanique: par bothridie, par myzorhynque, par organe apical;
- 2<sup>o</sup> glandulaire: par bothridie, par organe apical;
- 3<sup>o</sup> combiné: musculaire par bothridie et glandulaire par myzorhynque.

#### BIBLIOGRAPHIE

- BAER, J. G. 1948. *Contribution à l'étude des Cestodes de Sélaciens*. I.IV. Bull. Soc. neuchât. Sci. nat. 71: 63-122, 74 fig.
- et L. EUZET. *Prosobothrium armigerum* Cohn 1902 (Cestoda). *Historique, synonymie, description et position systématique*. Bull. Lab. Bot. Géo. Zoo. Montpellier (sous presse).
- EUZET, L. 1952. *Sur Trilocularia acanthiae vulgaris* (Olsson 1867). *Cestoda. Tétraphyllidea*. Bull. Inst. Océan. Monaco. 1010: 1-6, 4 fig.
- *Quelques Cestodes de Myliobatis aquila* L. Bull. Lab. Bot. Géo. Zoo. Montpellier (sous presse).
- FUHRMANN, O. 1931. *Cestodes*. Kuk. Hand. Zool. 2: 141-416, fig. 175-435.
- JOYEUX, Ch. et J. G. BAER. 1936. *Cestodes. Faune de France*. 30: 1-613, 561 fig.
- NYBELIN, O. 1914. *Notizen über Cestoden, II. Noch ein Fall von Dinobothrium septaria* Van Ben. aus *Selache maxima*. Zool. Bidrag. Uppsala. 3: 228-230, 2 fig.

SOUTHWELL, R. 1925. *A monograph on the Tetrphyllidea with notes on related Cestodes*. Mem. Liverpool. School trop. Med. (New. Ser.) 2: 1-368, 243 fig.

VAN BENEDEN, P. J. 1850. *Recherches sur la faune littorale de Belgique (Cestoïdes)*. Mem. Acad. roy. Sci. Belg. 25: 1-200, 24 pl.

---

N<sup>o</sup> 24. **V. Aellen**, Genève. — Description d'un nouvel *Hipposideros* (Chiroptera) de la Côte d'Ivoire.  
(Avec 2 figures dans le texte.)  
(Centre suisse de recherches scientifiques en Côte d'Ivoire.)

Cette première note inaugure une série de publications zoologiques sur les résultats de mon séjour d'études au Centre suisse d'Adiopodoumé (C.S.R.S.), de mars à septembre 1953.

Mon but était de poursuivre des recherches biologiques, biogéographiques et systématiques sur les petits Mammifères, Reptiles et Amphibiens de la zone forestière de la Côte d'Ivoire où cette faune est encore assez mal connue. Comme exemple, je peux citer les Chiroptères dont seulement une seule espèce a été signalée, alors que l'on peut prévoir la présence d'une quarantaine d'espèces par ce que l'on connaît des pays voisins.

Il m'est agréable de remercier ici toutes les personnes qui ont facilité mon travail; la liste en est longue et je n'en mentionnerai que quelques-unes en priant les autres de vouloir bien m'excuser si je ne les cite pas nominalement. Tout d'abord, ma reconnaissance va à la Commission du C.S.R.S. et, en particulier, à son président, le professeur J. G. Baer. Les dirigeants, les chercheurs et les stagiaires de la station française de l'Office de la recherche scientifique d'Outre-Mer (O.R.S.O.M.), dans l'enceinte de laquelle se trouve le laboratoire suisse, ont fait tout leur possible pour rendre mon séjour fructueux et agréable. Il en va de même pour le Centre de l'Institut français d'Afrique Noire (I.F.A.N.) d'Abidjan et pour le Service des Eaux et Forêts. Les ressortissants suisses de la Côte d'Ivoire et, en particulier, le vice-consul M. Wimmer, m'ont réservé le meilleur accueil, ainsi que M. Lepesme, entomologiste

et pharmacien français, à la plantation duquel j'ai séjourné à deux reprises. Les gérants du C.S.R.S. ont fait leur possible pour m'aider et me guider dans le pays. Le séjour a pu se réaliser grâce aux subsides accordés par le Fonds national de la Recherche (par l'intermédiaire de l'université de Neuchâtel) et par la Fondation Goethe pour les Arts et les Sciences (Winterthur) que je remercie sincèrement.

La Chauve-souris qui fait l'objet de la note ci-dessous, est dédiée à ma femme qui m'a accompagné et secondé au cours de ce voyage.

*Hipposideros marisae*, n. sp.

TYPE. — ♂ adulte, collection personnelle; n° original 400; Duékoué (Côte d'Ivoire), rocher de la Panthère Blanche, 13.5.1953.

DIAGNOSE. — *Hipposideros* de petite taille (avant-bras 41 mm.), voisin de *curtus* du Cameroun (avant-bras 44-47 mm.) dont il a les mêmes proportions externes, mais s'en distinguant par la feuille nasale plus petite qui ne possède qu'une seule foliole secondaire très rudimentaire (deux dans *curtus*) et par la forme du crâne dont la largeur zygomatique est subégale à la largeur mastoïde, alors que cette dernière est plus grande chez *curtus*.

DESCRIPTION. — Les oreilles sont grandes, presque aussi larges que longues, bien séparées sur le sommet de la tête, de même forme que chez *curtus*, c'est-à-dire que le bord interne est régulièrement convexe; le sommet à angle droit est arrondi et le bord externe présente une échancrure à 1,5 mm. du sommet; le lobe antitragal est séparé du pavillon par une deuxième échancrure moins importante; à ce niveau, il n'y a pas de pli interne (« internal fold ») comme chez les espèces du groupe *bicolor*, auquel la nouvelle espèce pourrait s'apparenter.

Le sac frontal est très net et s'ouvre transversalement à 1 mm. en arrière du processus postérieur de la feuille nasale.

Celle-ci est du type *curtus* et ne diffère essentiellement que par ses dimensions nettement inférieures: la largeur du processus postérieur représente le 13% de l'avant-bras pour 16-16,5% chez *curtus*. Il n'y a qu'une seule foliole secondaire très petite et peu visible; en réalité, il s'agit plutôt d'une verrue allongée que d'une vraie petite feuille.

Les plis palataux sont au nombre de six; les trois premiers sont nettement courbes et les trois derniers presque droits: le 3<sup>e</sup> est situé entre les dents P<sup>4</sup>-M<sup>1</sup>, le 6<sup>e</sup> au milieu de M<sup>2</sup>.

L'aile présente les mêmes proportions que celle de *curtus*. Les métacarpes III et V sont subégaux, le IV<sup>e</sup> légèrement plus long.

Les tibias sont longs (44% de l'avant-bras), de même que les pieds (env. 18% de l'avant-bras). La queue est remarquablement courte (48% de l'avant-bras) et libre sur les deux derniers millimètres.

Le patagium est inséré à l'extrémité distale du tibia, comme chez *curtus*.

La coloration est très uniforme: gris foncé dessus et dessous; les oreilles et le patagium sont brun-noir; la feuille nasale est noirâtre sur les bords et au processus postérieur, brun clair au processus médian (selle).

La forme générale du crâne est la même que chez *curtus* et *bicolor*. On peut remarquer la petitesse du rostre et la grande largeur zygomatique: le renflement nasal (mesuré au-dessus de l'insertion antérieure des arcades zygomatiques) n'est que le 46% de la largeur zygomatique, alors que chez *curtus*, il représente le 54% et chez *bicolor* le 50%. Ce faible renflement nasal donne au crâne un profil supérieur peu concave, au-dessus des orbites. Les bulles tympaniques sont relativement petites. La largeur mastoïde est légèrement inférieure à la largeur zygomatique. La crête sagittale est faiblement développée.

Les dents ne présentent aucune particularité et sont tout à fait comparables à celles de *curtus*. Les incisives supérieures sont simples, sans trace de lobe postérieur et la couronne est dirigée vers l'intérieur. La canine est nettement séparée de la 2<sup>e</sup> prémolaire (P<sup>4</sup>) par la 1<sup>re</sup> prémolaire (P<sup>2</sup>) qui est très petite et située au bord externe de la rangée dentaire. La dernière molaire (M<sup>3</sup>) est réduite dans les mêmes proportions que chez les espèces du groupe *bicolor* et chez *curtus*. Les incisives inférieures sont tricuspidées, I<sub>1</sub> chevauchant I<sub>2</sub>. La canine est étroite et la 1<sup>re</sup> prémolaire inférieure (P<sub>2</sub>) mesure environ la 1/2 de la hauteur de la 2<sup>e</sup> (P<sub>4</sub>).

REMARQUES SUR LA POSITION SYSTÉMATIQUE DE *H. marisae*. — Cette nouvelle espèce n'entre dans aucun des groupes définis par

Mensurations.

Mesures externes	<i>marisae</i> Type ♂ Coll. pers.	<i>curtus</i> Coll. pers., ♂ N° orig. 2	<i>bicolor</i> Muséum Genève, ♂ N° 874/48	<i>fulvus</i> Muséum Genève, ♂♀ N° 874/31	<i>c. caffer</i> Coll. pers., ♂ N° orig. 73
Envergure max. . . .	255 *	—	—	—	320 *
Tête et corps . . . .	46 *	47 *	—	—	57 *
Avant-bras . . . . .	41	44,5	39,5	36 -38	52
Tibia . . . . .	18	20	(17)	16,5-17	23,5
Pied + griffes . . . .	7,5	7,5	8,3	8 - 8	9,5
Éperon . . . . .	10	10	8	—	—
Oreille, long. . . . .	16	20	17	18 -19	14,5
Oreille, larg. . . . .	14,5	19	15,5	17 -16	15,5
Queue (de l'anus) . .	19,5	19,5	33,5	24 -26	39
Feuille nas., long. . .	7	9	7,1	— - 6,5	6
Fer à cheval, larg. . .	4,8	5,9	4,4	— - 4,1	5,4
Process. post., larg. .	5,4	7,1	5,2	— - 4,6	6
III <sup>e</sup> doigt, long. . . .	58	62,5	64	59,5-61,5	79,5
métacarpe . . . . .	28	30	30	26,5-27,5	40,5
1 <sup>re</sup> phalange . . . . .	14	14,5	16	16 -16,5	17
2 <sup>e</sup> phalange . . . . .	16	18	18	17 -17,5	22
IV <sup>e</sup> doigt, long. . . .	48	51,5	52	47 -49,5	62
métacarpe . . . . .	29,5	32	32	28,5-30	40
1 <sup>re</sup> phalange . . . . .	10	10,5	10,5	10 -10,5	12
2 <sup>e</sup> phalange . . . . .	8,5	9	9,5	8,5- 9	10
V <sup>e</sup> doigt, long. . . . .	49,5	54,5	53	49 -51	62,5
métacarpe . . . . .	28,5	31	31	27 -28	36
1 <sup>re</sup> phalange . . . . .	11	12,5	11,5	11,5-12	14,5
2 <sup>e</sup> phalange . . . . .	10	11	10,5	10,5-11	12

\* Mesures prises sur l'animal frais.

Mesures du crâne	<i>marisae</i> Type ♂ Coll. pers.	<i>curtus</i> Coll. pers., ♂ N° orig. 2	<i>fulvus</i> Muséum Genève, ♂ N° 874/31	<i>c. caffer</i> Coll. pers., ♂ N° orig. 73
Long. tot. (bord ant. 1 <sup>2</sup> ) .	16	17,3	16,4	18,4
Long. tot. (bord ang. C) .	15,7	17	16,1	18,2
Long. condylobas. (C) . .	13,4	14,8	13,6	15,7
Long. naso-occipit. <sup>1</sup> . .	13,6	14,6	14	15,4
Larg. renflem. nas. <sup>2</sup> . . .	4	4,8	4,1	4,4
Larg. interorbitaire . . .	2,5	2,6	2,3	2,7
Larg. zygomatique . . . .	8,7	8,9	8,3	9,3
Larg. mastoïde . . . . .	8,6	9,6	8,7	9,5
Larg. C-C (externe) . . . .	3,4	3,8	3,7	4
Larg. M <sup>3</sup> -M <sup>3</sup> (externe) . .	5,5	5,8	5,4	6,2
Haut. ensellem. interorb. <sup>3</sup>	3,5	3,7	3,9	3,9
Haut. du rostre <sup>4</sup> . . . . .	2,8	3,2	3	3
Rang. dent. maxill. (C) . .	5,1	5,5	5,5	6,1
Long. P <sup>4</sup> -M <sup>3</sup> . . . . .	3,6	4	4,1	4,3
Long. mandibule . . . . .	9,8	10,8	10,1	11,5
Rang. dent. mandib. (I <sub>1</sub> ) .	5,9	6,7	6,4	7,4
Rang. dent. mandib. (C) .	5,3	5,9	5,8	6,6
Long. P <sub>4</sub> -M <sub>3</sub> . . . . .	3,9	4,4	4,5	4,9

<sup>1</sup> De l'émargination nasale à l'occiput.

<sup>2</sup> Au-dessus de l'insertion antérieure des arcades zygomatiques.

<sup>3</sup> Du bord inférieur des arcades zygomatiques.

<sup>4</sup> Du palais au sommet du renflement nasal.

TATE (1941). Elle se rapproche le plus de *curtus* du Cameroun, que son descripteur, G. M. ALLEN (1921) compare à *beatus* et *caffer guineensis*. TATE place *curtus* dans le groupe *caffer* qu'il fait dériver du groupe indo-australien *galeritus*. Cependant, j'ai déjà attiré l'attention sur les affinités possibles de *curtus* avec le groupe indo-australien *bicolor* (ALLEN, 1952).

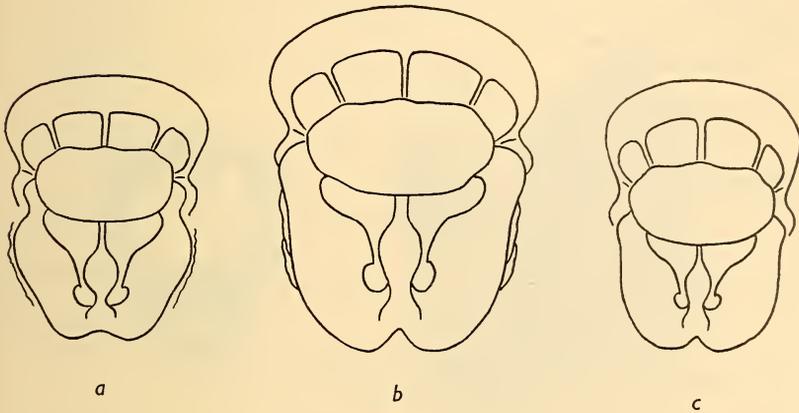


FIG. 1.

Feuille nasale: a) *Hipposideros marisae*, n. sp.; b) *H. curtus* Allen (coll. pers. N° origin. 2); c) *H. bicolor* (Tamm.) (Mus. Hist. nat. Genève, N° 874/48). Gross. 5 fois.

Il semble bien que l'on ne peut pas admettre *curtus* dans le groupe *caffer*. TATE a principalement étudié les rapports entre les formes orientales du genre *Hipposideros*; il dit précisément (1941, p. 353): « African species of *Hipposideros* haven been studied only in order to learn their relationships to Oriental species. No study has been made of sub-relationships within African groups, such as *caffer* and its allies. »

Dans le tableau comparatif suivant, je résume les principaux caractères distinctifs de *marisae*, de *curtus* et des espèces des groupes *bicolor* et *caffer*. Le groupe *galeritus*, duquel le groupe *caffer* semble dérivé, présente généralement les caractères indiqués ci-dessous pour *caffer*.

Avec ces données, on se rend compte que les espèces *marisae* et *curtus* s'écartent notablement du groupe *caffer*; elles se rapprochent beaucoup du groupe *bicolor*, mais les différences me

	<i>marisae</i>	<i>curtus</i>	Groupe <i>caffer</i>	Groupe <i>bicolor</i>
Rapport de longueur: oreille — . . . . . avant-bras	39%	40-45%	25-35%	40-50%
Forme de l'oreille: longueur — . . . . . largeur	> 1	> 1	< 1	> 1
Bord ext. oreille émarginé ou concave . .	oui	oui	oui	non
Pli interne au niveau du lobe antitragal .	non	non	non	oui
Rapport de longueur: feuille nas. (larg. max.) — . . . . . avant-bras	13,1%	16-16,5%	10-13%	12-14%
Nb. folioles secondaires	1 rudim.	2 petites	2 grandes	0
Sac frontal . . . . .	oui, au moins chez le ♂	oui, par- fois abs. chez la ♀	générale- ment oui ( <i>ex fulig.</i> )	oui
Attache du patagium .	extrémité du tibia	extrémité du tibia	extrémité du tibia	tarse
Grandeur décroissante des métacarpes . . .	IV, V, III	IV, V, III	III, IV, V	IV, V, III
Crâne, rapport: larg. zygomatique — . . . . . larg. mastoïde	env. 1	< 1	< 1 — > 1	< 1
Crâne, rapport: rang. dent. C — M <sup>3</sup> — . . . . . larg. M <sup>3</sup> — M <sup>3</sup>	< 1	< 1	< 1—1—> 1	> 1
Crâne, rapport: larg. renfl. nas. — . . . . . larg. zygomat.	46%	54%	45-50%	50%
Indices de vol: ind. de largeur de REVILLIOD (1916) .	20,7	19,1-21,8	28 ( <i>beatus</i> ) à 39,4	27,8-31,9
ind. digital (AELLEN, 1949) . . . . .	1,17	1,15-1,17	1,21 ( <i>braima</i> ) à 1,35	1,2-1,21

Les cases encadrées représentent les caractères considérés comme primitifs.

semblent suffisantes pour justifier la création d'un nouveau groupe qui est ainsi défini:

Groupe *curtus*, n. gr.

Oreilles grandes (40-45% de la longueur de l'avant-bras), plus longues que larges, à bord externe concave sans pli interne à la base. Sac frontal présent chez le mâle, parfois absent chez la

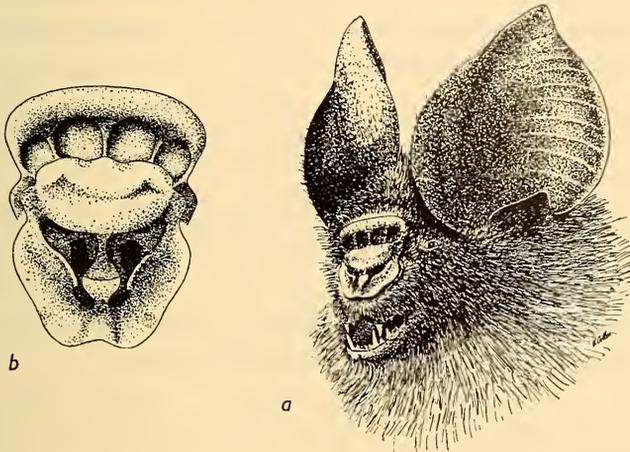


FIG. 2.

*Hipposideros marisae*, n. sp. a) gross. 2 fois; b) feuille nasale, gross. 5 fois.

femelle (type de *curtus*). Feuille nasale de taille variable, mais présentant une cloison internariale élargie, claviforme; 1 ou 2 petites folioles secondaires. IV<sup>e</sup> métacarpe plus long que les III<sup>e</sup> et V<sup>e</sup>. Indice de largeur 19-22, indice digital 1,15-1,17. P<sup>2</sup> petite, située au bord externe de la rangée dentaire, séparant C de P<sup>4</sup>.

Les groupes africains du genre *Hipposideros* peuvent se distinguer comme suit:

1. Oreilles unies par une bande frontale *Syndesmotis megalotis*<sup>1</sup>
  - Oreilles non unies par une bande frontale . . . . . 2

<sup>1</sup> HEUGLIN a décrit cette espèce en 1861 sous le nom de *Phyllorrhina* (= *Hipposideros*) (Nova Acta Acad. Caes. Leop.-Carol., Halle, 29/8: 4,8). PETERS (Monatsber. K. Preuss. Akad. Wiss., Berlin: 379, 1871) propose le sous-genre *Syndesmotis* pour cette espèce, sous-genre qui n'est pas retenu par DOBSON (*Cat. Chiropt. coll. Brit. Mus.*: 151, 1878), ni par les auteurs

2. Sac frontal s'ouvrant longitudinalement . . . . . 3  
 Sac frontal absent, ou si présent s'ouvrant transversale-  
 ment . . . . . 4
3. 3 folioles secondaires sur les côtés du museau  
     groupe *commersoni*  
 2 folioles secondaires. Feuille nasale présentant 2 tuber-  
 cules claviformes au milieu de la selle et du processus  
 postérieur . . . . . groupe *cyclops*
4. 3 folioles secondaires . . . . . groupe *speoris*  
 2 ou 1 folioles secondaires . . . . . 5
5. Fer à cheval présentant une cloison internariale élargie.  
 Oreilles très grandes (40-50% de la longueur de  
 l'avant-bras) . . . . . 6  
 Fer à cheval à cloison internariale étroite et basse.  
 Oreilles moyennes représentant le 25-35% de la lon-  
 gueur de l'avant-bras . . . . . groupe *caffer*
6. Processus postérieur de la feuille nasale très allongé.  
 Cloison internariale plus large que longue  
     groupe *jonesi*<sup>1</sup>  
 Processus postérieur normal. Cloison internariale plus  
 longue que large . . . . . groupe *curtus*

Groupe *commersoni*. — 1 espèce: *commersoni* (incl. *gigas*).

Groupe *cyclops*. — 1 espèce: *cyclops*.

Groupe *speoris*. — 1 espèce: *abae*.

Groupe *caffer*. — 5 ou 6 espèces: *caffer*, *beatus*, *nanus*, *braima*,  
*fuliginosus*, *ruber* (?).

Groupe *jonesi*. — 1 espèce: *jonesi*.

Groupe *curtus*. — 2 espèces: *curtus*, *marisae*.

récents (ALLEN, 1939; TATE, 1941). La feuille nasale de *megalotis* passe gé-  
 néralement pour inconnue; elle a pourtant été décrite et figurée par SENNA (1905)  
 qui a examiné 2 mâles obtenus à Kéren. A mon avis, cette espèce est assez  
 distincte pour être le type d'un genre particulier.

<sup>1</sup> C'est un *lapsu calami* qui m'a fait dire (AELLEN, 1952, p. 69) que HAYMAN  
 avait rattaché sa nouvelle espèce au groupe *bicolor*. En réalité, HAYMAN écrit  
 (1947, p. 73): « Although in size and form of ears and in mastoid breath  
 exceeding zygomatic breadth it approaches the *bicolor* group, in other respects,  
 such as the well-developed single lateral leaflet and absence of frontal sac  
 it differs widely from that and the other groups. »

La tendance évolutive du genre *Hipposideros* a été déterminée de différentes façons. TATE (1941) se base sur des caractères crâniens en particulier :

- a) simplifications progressive des incisives supérieures;
- b) réduction de  $P^2$  qui est exclu peu à peu de la rangée dentaire (réduction parallèle de  $P_2$ ) qui a pour conséquence le raccourcissement de la rangée dentaire par rapport à la largeur maxillaire, mesurée entre  $M^3$ - $M^3$ ;
- c) augmentation du nombre des folioles secondaires;
- d) élargissement de la région rostrale (renflement nasal).

REVILLIOD (1916) a étudié le membre antérieur des Microchiroptères au point de vue de l'adaptation au vol, qui constitue un bon critère du degré d'évolution. Pour *Hipposideros*, la forme la plus primitive possède un indice de largeur de 25,4 (*speoris*) et la forme la plus évoluée 39,4 (*cervina*) (cf. p. 164 et 177).

Le groupe *curtus* semble plus primitif que le groupe *caffer* et pour l'adaptation au vol moins évolué que le groupe *bicolor*. A ce dernier point de vue, il se placerait à la base du phylum des Hipposideridae: *Coelops* — (*Syndesmotis*) — *Hipposideros* — *Asellia* — *Triaenops*, au commencement du genre *Hipposideros*.

On admet généralement que les Rhinolophidae et Hipposideridae ont une origine asiatique; ce serait en particulier le cas pour le genre *Hipposideros* dont le 20% seulement des formes connues (130 actuellement) habite l'Afrique, alors que les autres demeurent en Asie et Océanie. Il reste cependant encore à trouver les souches orientales des espèces africaines, au moins pour le groupe *curtus*. Il faut admettre, dans l'état actuel de nos connaissances, que les espèces du groupe *curtus*, et en particulier *marisae*, ont moins évolué, pour certains caractères, dans leur région d'adoption que leurs cousins restés au pays de leurs ancêtres. Il est vrai que des phénomènes de convergence ou d'évolution régressive peuvent intervenir et brouiller les pistes.

BIOLOGIE. — Le type de *H. marisae* a été capturé dans le système de fissures du rocher de la Panthère Blanche, situé derrière l'hypnoserie de Duékoué. Je l'ai trouvé en compagnie d'une petits colonie d'*Hipposideros caffer guineensis*. Toutes ces Chauve-souris étaient très éveillées. Malgré deux visites, je n'ai pas pu me pro-

curer d'autres exemplaires d'*H. marisae*. La qualité du vol est bien conforme aux très faibles indices alaires. C'est un vol papillonnant très semblable à celui des Rhinolphes.

MATÉRIEL DE COMPARAISON EXAMINÉ :

*Hipposideros curtus* G. M. ALLEN, 1921.

- a) 1 ♀, Akak, S. Cameroun (AELLEN, 1952, n° 266). Mus. Hist. nat. La Chaux-de-Fonds;
- b) 1 ♂ adulte, Foulassi près de Sangmelina, S. Cameroun, 24.1.1953, leg. J. L. Perret. Coll. personnelle (n° original 2);
- c)-e) 1 ♂ adulte, 1 ♂ subadulte, 1 ♀ subadulte, Foulassi près de Sangmelina S. Cameroun, 23.5.1953, leg. J. L. Perret. Coll. personnelle (n° orig. 54, 53, 55).

*H. curtus* n'est encore connu que par un très petit nombre d'exemplaires venant tous du Cameroun: 1° le type ♀ Sakbayème; 2° 1 exempl. (♂ ?) Mamfe (SANDERSON, 1940); 3° 1 ♀ Akak (AELLEN, 1952); 4°-7° 3 ♂♂ et 1 ♀ Foulassi, cités ici pour la première fois<sup>1</sup>.

*Hipposideros bicolor* (TEMMINCK, 1835).

- a) 1 ♂, Djapura, Indragiri, Sumatra. Mus. Hist. nat. Genève, n° 874/48;
- b) 1 ♂, Belgaum, Bombay. Mus. Hist. nat. Bâle, n° 3984.

*Hipposideros fulvus* GRAY, 1838 (groupe *bicolor*).

- a)-b) 1 ♂, 1 ♀, Ceylan, Mus. Hist. nat. Genève, n° 874/31.

*Hipposideros caffer caffer* (SUNDEVALL, 1846).

- a) 1 ♂, Campo, S. Cameroun (AELLEN, 1952, n° 73). Coll. personnelle.

*Hipposideros caffer guineensis* ANDERSEN, 1906.

- a) 1 ♂, Campo, S. Cameroun (AELLEN, 1952, n° 98). Coll. personnelle.

*Hipposideros caffer ruber* (NOACK, 1893).

- a) 1 ♂, Ndikiniméki, Cameroun (AELLEN, 1952, n° 430). Coll. personnelle;
- b) 1 ♂, Karba Manga, Cameroun (AELLEN, 1952, n° 1254). Coll. personnelle.

<sup>1</sup> En outre, M. R. W. HAYMAN m'informe que le British Museum possède un huitième spécimen capturé à Kumba (Cameroun anglais) il y a trois ou quatre ans.

En outre, j'ai tenu compte des descriptions originales de *curtus* (ALLEN, 1921), *beatus* (ANDERSEN, 1906), *nanus* (ALLEN, 1917), *braima* (MONARD, 1939), *jonesi* (HAYMAN, 1947), et des travaux cités dans les références ci-dessous.

## BIBLIOGRAPHIE

- AELLEN, V. 1949. *Les Chauves-souris du Jura neuchâtelois et leurs migrations*. Bull. Soc. neuchâtel. Sci. Sci. nat. 72: 23-90, 22 fig., 9 pl.
- 1952. *Contribution à l'étude des Chiroptères du Cameroun*. Mém. Soc. neuchâtel. Sci. nat. 8: 1-121, 26 fig.
- ALLEN, G. M. 1921. *A new Horseshoe Bat from West Africa*. Rev. Zool. Afr. 9: 193-196.
- 1939. *A Checklist of African Mammals*. Bull. Mus. comp. Zool. Harvard 83: 1-763.
- ALLEN, J. A. 1917. *The American Museum Congo Expedition Collection of Bats*. Bull. Amer. Mus. nat. Hist. 37: 405-563 (systématique), 26 fig., 1 carte, pl. 44-45.
- ANDERSEN, K. 1906. *On Hipposiderus caffer, Sund., and its closest allies; with some Notes on H. fuliginosus. Temm.* Ann. Mag. nat. Hist. (7) 17: 269-283.
- 1918. *Diagnoses of new Bats of the Families Rhinolophidae and Megadermatidae*. Ann. Mag. nat. Hist. (9) 2: 374-384.
- HAYMAN, R. W. 1947. *A new Hipposideros from Sierra Leone*. Ann. Mag. nat. Hist. (11) 14: 71-73, 1 fig.
- MONARD, A. 1939. *Résultats de la Mission Scientifique du Dr Monard en Guinée Portugaise 1937-1938. III. Chiroptères*. Arq. Mus. Bocage Lisboa 10: 49-80, 5 fig.
- REVILLIOD, P. 1916. *A propos de l'adaptation au vol chez les Microchiroptères*. Verh. naturf. Ges. Basel 27: 156-183, 2 fig.
- SANDERSON, I. T. 1940. *The Mammals of the North Cameroons Forest Area. Being the Results of the Percy Sladen Expedition to the Mamfe Division of the British Cameroons*. Trans. Zool. Soc. London 24 (7): 623-725, 1 carte, 22 pl. (La partie systématique des Chiroptères est traitée par R. W. Hayman.)
- SENNA, A. 1905. *Contributo alla conoscenza dei Chiroteri Eritrei*. Arch. zool. Torino 2 (3): 249-308, pl. 16-19.
- TATE, H. H. 1941. *Results of the Archbold Expedition. No. 35. A review of the Genus Hipposideros with special reference to Indo-Australian species*. Bull. Amer. Mus. nat. Hist. 78 (5): 353-393, 5 fig.

N<sup>o</sup> 25. **J. G. Baer**, Neuchâtel. — Mésaventure d'un parasitologiste.

Lors du séjour qu'il a fait au Centre suisse d'Adiopodoumé (Côte d'Ivoire), le D<sup>r</sup> V. AELLEN a recueilli, à deux reprises, sur des Hypsignathes (*Hypsignathus monstrosus* Allen) un curieux Insecte apparemment ectoparasite, dont il a voulu bien nous confier l'étude.

Un examen même sommaire de ces deux individus faisait ressortir qu'ils n'appartenaient à aucun des groupes d'Insectes connus à ce jour comme ayant donné naissance à des formes ectoparasites et qu'au surplus, ils semblaient constituer un type nouveau d'Insectes parasites.

A la suite d'une étude plus approfondie cependant, nous avons soupçonné qu'il s'agissait peut-être d'un Hyménoptère du groupe des Blastophages. Sur le conseil du D<sup>r</sup> A. FERRIÈRE, nous avons soumis nos dessins et photographies au D<sup>r</sup> G. GRANDI, de Bologne, qui les a reconnus comme appartenant à un exemplaire mâle du genre *Ceratosolen* Mayr. Cependant, une détermination spécifique ne pouvait se faire qu'en présence d'exemplaires femelles et connaissant l'espèce du *Ficus* dans les graines desquelles elles se rencontrent.

Les Hypsignathes se nourrissent presque essentiellement des fruits de *Ficus* et l'on comprend donc facilement comment ces mâles de Blastophages ont pu passer du fruit sur le Mammifère. Il s'agit par conséquent d'un pseudo-parasitisme évident mais dont l'intérêt réside dans le fait, qu'étant parasitologiste, nous avons naturellement trouvé à cet Insecte de nombreux caractères que nous interprétons comme des adaptations au parasitisme (aplatissement dorso-ventral du corps, puissantes mandibules, tibias aplatis et élargis, articles munis d'épines et de soies).

Nous signalons ce cas pour montrer à quel point un spécialiste doit se méfier, avant tout, de lui-même !

Nous tenons enfin à remercier nos collègues, les D<sup>rs</sup> A. FERRIÈRE et G. GRANDI, pour leur grande obligeance et leurs conseils avisés.

---

N<sup>o</sup> 26. **S. Bloch, H. Hediger, C. Müller und F. Strauss,**  
Bern. — Probleme der Fortpflanzung des Feldhasen.

Die Untersuchungen werden mit Unterstützung der *Fritz Hoffmann—La Roche—Stiftung zur Förderung wissenschaftlicher Arbeitsgemeinschaften in der Schweiz* durchgeführt.

Da sich der Feldhase (*Lepus europaeus* Pallas) überall einer grossen Popularität erfreut und in der Schweiz jährlich etwa 60 000 Hasen erlegt werden, möchte es fast überflüssig erscheinen, überhaupt an Probleme der Reproduktion bei diesem so häufigen Tier zu denken. Und trotzdem herrschten bis vor kurzem recht unklare Vorstellungen über seine Fortpflanzungsbiologie, die auch heute noch keineswegs geklärt ist. Gerade durch die beim Feldhasen häufig beobachtete Superfetation (HEDIGER, 1948) haben sich die Fragestellungen in gleichem Mass vermindert wie kompliziert. Da bisher weder die morphologischen noch die physiologischen Grundlagen einer solchen Überfruchtung bekannt sind, haben sich die vier Autoren im Herbst 1951 zu einer „Arbeitsgemeinschaft zur Erforschung der Fortpflanzungsbiologie des Feldhasen“ zusammengeschlossen. Sie bearbeiten den Problemkreis vom endocrinologischen (BLOCH), tiergärtnerischen sowie tierpsychologischen (HEDIGER), gynaekologisch-physiologischen (MÜLLER) und embryologisch-morphologischen (STRAUSS) Standpunkt aus. Unser team hat sich damit eine sehr weitschichtige und zeitraubende Aufgabe gestellt, die von einem Einzelforscher nicht innert nützlicher Frist zu lösen ist.

Unter dem Eindruck der an den üblichen Laboratoriumstieren gewonnenen Untersuchungsergebnissen war man in der Praxis wie in der Wissenschaft allzulange der Auffassung, die Fortpflanzung spiele sich bei allen Säugetieren nach einem einheitlichen und unabänderlichen Schema ab. Nun hat man in den letzten Jahren gelernt, dass recht zahlreiche und oft einschneidende Unterschiede in der Fortpflanzungsbiologie der einzelnen und oft nahe verwandten Arten bestehen. Im Zuge der Überprüfung der allgemeinen Ansichten über die Fortpflanzung ist auch ein starkes und vermehrtes Interesse an der Superfetation erwacht.

Seit dem Altertum bis in unsere Zeit wurde immer wieder, und zwar als seltene Erscheinung bei Mensch und Tier, unter oft phantastischen Vermutungen über Fälle von Überfruchtung berichtet. In den letzten Jahren sind allerdings verschiedene, seriöse Mitteilungen zu dem Problem der Superfetation erschienen (vgl. Literatur bei BLOCH, 1952; STIEVE, 1952). Die meisten Veröffentlichungen beschränken sich jedoch darauf, das vereinzelte Vorkommen der Superfetation im betreffenden Fall einlässlich zu schildern. In all diesen Arbeiten suchen wir vergeblich nach einer genauen Zustandsschilderung der einzelnen Genitalabschnitte und anderer endokriner Organe. Das allein kann uns Hinweise auf die inneren Voraussetzungen geben, die überhaupt erst eine Überfruchtung zustandekommen lassen.

Nach den Beobachtungen von HEDIGER kommt, im Gegensatz zu seltenen Ausnahmefällen bei Haus-, Laboratoriums- und Wildtieren, bei *Lepus europaeus* die Superfetation sehr häufig vor; STIEVE hielt sie sogar für die Norm. Um Aufschluss über das Phänomen der Überfruchtung zu gewinnen, ist es unerlässlich, entsprechende Untersuchungen gerade am Feldhasen durchzuführen. Bei anderen Tieren tritt die Überfruchtung zu selten und zu unregelmässig auf, um Einblick in den Mechanismus der Superfetation zu gewähren. So lässt sich der Hase nicht durch eine leichter erhältliche und bequemere zu züchtende Species ersetzen, bei der das zu ergründende Phänomen nur die Ausnahme darstellt.

Bei der genauen Ermittlung der Tragzeit (42 Tage) des Feldhasen konnte HEDIGER die Beobachtung machen, dass die hochträchtigen Häsinnen 1 bis 5 Tage vor dem Setzen recht häufig wieder gedeckt werden, im Frühling und Sommer sogar regelmässig. Damit dürfen wir als gesichert annehmen, dass sich bei *Lepus europaeus* zwei Graviditäten, wenn auch nur kurzfristig, überschneiden können. Ein solches Überlappen zweier Schwangerschaften kann allerdings nur eintreten, wenn mehrere Bedingungen erfüllt sind. So muss, entgegen der bisher als dominierend geltenden Regel, während der Trächtigkeit mindestens ein Reifei ovulieren. Dieses Erfordernis setzt seinerseits — um nur ein Glied der ganzen physiologischen Kettenreaktion zu nennen — voraus, dass der oder die Schwangerschaftsgelbkörper sich rechtzeitig zurückbilden, um Entwicklung und Reifung frischer Follikel zu ermöglichen. Oviduct und Uterus müssen für die Eier und

Spermien durchgängig und das Endometrium überdies noch zur Aufnahme der Blastocysten bereit sein. Diese eher mechanischen Bedingungen sind jedoch nicht gegeben, wenn nicht bestimmte Hormone, die während der Schwangerschaft nur in unterschwelligen Dosen vorhanden sind, Weg und Bett vorbereiten. Es müssen also die inkretorischen Verhältnisse, die sich dem jeweiligen Stand der Gravidität entsprechend verändern, den gleichzeitigen Ablauf verschieden alter Trächtigkeiten in ein- und demselben Fruchtträger erlauben. Bei *Lepus europaeus* mit seinem Uterus bicornis unicollis ist weiterhin die Möglichkeit gegeben (für die STIEVE sehr nachdrücklich eintritt), dass sich während einer Schwangerschaft eventuell nur in einem Horn Früchte entwickeln. Die im Anschluss an einen wenige Tage vor dem Absetzen erfolgten Deckakt entstehenden Keime könnten sich in dem bisher freien Horn implantieren und entwickeln. Aber auch dieses zeitliche und räumliche Nebeneinander setzt einen komplizierten Schaltmechanismus des hormonalen Zustandes voraus, der, entgegen allen bisherigen Erfahrungen, gleichzeitig zwei verschieden alte Trächtigkeiten steuern kann. Dabei könnten sich nach unserer Meinung sowie im Vergleich zu bisherigen Erfahrungen das schwangere und freie Horn physiologisch verschieden verhalten. Im schwangeren Säugeruterus ist zum Zweck der Sicherung der Gravidität die motorische Erregbarkeit gegenüber dem nicht graviden herabgesetzt. Entsprechende Modalitätsdifferenzen sollten sich daher am überlebenden und nur halbseitig trächtigen Haseneruterus aufzeigen lassen. Unsere Aufgabe ist es nun, alle diese besonderen Verhältnisse und vermeintlichen Abweichungen von der „Norm“ beim Feldhasen im einzelnen abzuklären.

Wir sind deshalb bei unserer Forschung auf ein möglichst grosses Material angewiesen. Das Ideal für eine solche Untersuchungsreihe wäre daher die eigene Feldhasenzucht mit ungefähr 25 Wechselkäfigen. Das scheidet jedoch an den finanziellen Mitteln. Dank der Bereitwilligkeit der Burgerlichen Forstverwaltung Bern konnten wir in der Eymatt 5 Wechselkäfige aufstellen und bevölkern. Ausserdem stehen uns durch das Entgegenkommen der Herren H. SCHAEERER und L. SUTER die Beobachtungsergebnisse der Zuchtanlage Eichholz der Forstdirektion des Kantons Bern sowie die von Herrn M. BOSSHARD in Thalwil zur Verfügung; mit beiden Züchtern verbindet uns eine ebenso freundschaftliche wie vorbild-

liche Zusammenarbeit. Dennoch ist uns daran gelegen, diese Zusammenarbeit auf weitere Zuchten auszudehnen, um über ein vielseitiges Beobachtungsgut und einen reichen Erfahrungsaustausch verfügen zu können. Da die eigene Zucht nie ausreichen wird, um die einzelnen Fragen befriedigend lösen zu können, wäre uns behördlicherseits mit der Abschusserlaubnis einiger hochträchtiger Häsinnen sehr geholfen. Just während der jagdrechtlichen Schonzeit müssen unsere Untersuchungen einsetzen! Gerade die Jäger, die auf einen Appell hin unser Bemühen um die Aufklärung der Fortpflanzungsbiologie des Feldhasen durch Einsenden von Untersuchungsmaterial zu unterstützen gewillt sind, haben ein besonderes Interesse an unseren Forschungen, weil fast überall über den Rückgang des Hasenbestandes geklagt wird. So hat die Erforschung der Fortpflanzung bei *Lepus europaeus* sowohl eine biologisch-wissenschaftliche als auch eine praktisch-volkswirtschaftliche Seite.

Nach einem Jahr des Anlaufens sind jetzt unsere Versuche in das Stadium des Sammelns und Auswertens getreten. Die im Winter 1952/53 aus Osteuropa importierten 3 Feldhasenpaare — es war nicht möglich zu Studienzwecken eine entsprechende Anzahl einheimischer Hasen aus der freien Wildbahn zu bekommen — haben sich erst im Spätsommer des vergangenen Jahres durch einen einzigen Wurf mit 4 Früchten vermehrt. Dabei wurde keine Superfetation beobachtet. Dagegen zeigt die Durchsicht der Protokolle der Kolonie Thalwil, dass dort unter 15 Geburten mindestens 3mal eine Überfruchtung stattgefunden hat. Aus den sehr zuverlässigen Beobachtungen der Deckakte während der einrechnungsfähigen Zeit und des dabei eingehaltenen Zeremoniells geht einwandfrei hervor, dass alle trächtigen Häsinnen in den letzten 5 Tagen vor dem Wurf ein- bis mehrere Male begattet wurden. Was dabei weiter für unsere Untersuchungen sehr wesentlich sein dürfte, ist die recht häufig protokollierte Anmerkung, dass die Häsin den Rammler, ganz speziell am letzten Tag vor der Geburt, zur Begattung reize. Das spricht mit hoher Wahrscheinlichkeit dafür, dass die Häsin einige Tage ante partum brünftig wird und der Oestrus am letzten Tag der Trächtigkeit offenbar seinen Höhepunkt erreicht. Wenn diese Vermutung zutrifft, muss es bei *Lepus europaeus* in der letzten Phase der Gravidität zur Follikelreifung und Ovulation kommen.

Eine solche Annahme kann sich vorderhand und theoretisch auf die Ergebnisse von KOLOSOV (1941) stützen; er konnte an 257 untersuchten Häsinnen (*Lepus europaeus* Pallas) beobachten, dass die Ovarien der meisten trächtigen Tiere neben den corpora lutea graviditatis auch einzelne Graaf'sche Follikel enthielten. Es fanden sich jedoch keine Sekundär-, aber wohl Primärfollikel. KOLOSOV zog daraus den Schluss, dass die Tertiärfollikel noch aus der letzten Brunftphase stammen und durch das Gelbkörperhormon nicht beeinflusst würden. Weiter folgerte er aus der Persistenz der Reiffollikel, dass sie durch die Begattung vor der Geburt zum Springen gebracht würden, somit der Feldhase provoziert ovuliere. Auch STIEVE hat zu allen Zeiten der Gravidität reife und fast sprungreife Follikel gesehen; dass auch er an die provozierte Ovulation beim Feldhasen glaubte, bedarf wohl kaum einer besonderen Erwähnung. Dieser Auffassung möchten wir doch entgegenhalten, dass sich in unserer, leider noch nicht sehr grossen Sammlung die Genitalien einer Häsin befinden, die bis zum 19.V.52 mit einem Männchen zusammen war. Sie hat am 29.V.52 2 Junge geboren und wurde anderentags (30.V.) getötet. In ihren Tuben fanden sich frisch ovulierte und nicht befruchtete Eier. Somit darf zumindestens die praepartale Ovulation nicht nur als provoziert angesprochen werden, weil die von uns beobachtete Eiausstossung bestimmt ohne männliches Zutun erfolgte.

Weil es uns nicht nur um die Sammlung nackter morphologischer Tatsachen geht, sondern wir vor allem an einer umfassenden Klärung des Problemes Superfetation mit seinen verschiedenen Aspekten interessiert sind, haben wir an einer schon während längerer Zeit in Gefangenschaft gehaltenen und isolierten Häsin während 3 Monaten (Februar bis April) täglich vaginalabstriche gemacht. Das Resultat dieses ersten Versuches einer cytologischen Zyklusdiagnose ist weder eindeutig negativ noch positiv; immerhin fanden sich in monatlichem Abstand jeweilen vermehrt abgestossene Epithelzellen und Schollen. Um hier endgültig urteilen zu können, bedarf es unbedingt eines umfangreicheren Materials als es uns bisher zur Verfügung steht.

Mit dieser Übersicht haben wir versucht, neben den eng ineinander verflochtenen wissenschaftlichen Problemen auch die mannigfachen Schwierigkeiten aufzuzeigen, die sich, vornehmlich aus Materialgründen, bei der Erforschung der Fortpflanzungsbiologie

des Feldhasen stellen. Obwohl die Fortpflanzung bei *Lepus europaeus* aus dem Rahmen der bei anderen Säugern gewonnenen Erfahrungen zu fallen scheint, finden sich doch immer wieder Anknüpfungspunkte und Verbindungen zu einem prinzipiellen Schema, das Raum genug für spezielle Spielarten lässt.

#### LITERATURVERZEICHNIS

- BLOCH, S. 1952. *Untersuchungen über Superfetation an der Maus*. Schweiz. med. Wschr. 82: 632-637.
- HEDIGER, H. 1948. *Die Zucht des Feldhasen (Lepus europaeus Pallas) in Gefangenschaft*. Physiol. Comp. Oecol. 1: 46-62.
- KOLOSOV, A. M. 1941. *Reproductive Biology of the common hare (Lepus europaeus Pall.)*. (In Russisch.) Zool. Zh. 20: 154-171.
- STIEVE, H. 1952. *Zur Fortpflanzungsbiologie des europäischen Feldhasen (Lepus europaeus Pallas)*. Zool. Anz. 148: 101-114.

---

N<sup>o</sup> 27. **A.-M. Du Bois**, Genève. — Action de l'alloxane sur les cellules de von Kupffer du foie de cobaye. (avec 2 figures dans le texte).

(Institut d'histologie et d'embryologie, Ecole de médecine.)

L'injection d'alloxane déclenche rapidement, dans le foie du Cobaye, des altérations caractéristiques des cellules hépatiques et du système vasculaire (A.-M. Du Bois et J. SCHERER 1953). Ces altérations apparaissent toujours dans la région périportale, mais l'importance des lésions varie beaucoup suivant la dose d'alloxane injectée, suivant l'état physiologique de l'animal et, chez le même animal, suivant les régions du foie.

Nos observations ont été faites sur des foies de 24<sup>1</sup> Cobayes mâles adultes ayant reçu une injection intracardiaque de 200 mg/kg (11 animaux), 300 mg/kg (7 animaux) ou 400 mg/kg (6 animaux) et sacrifiés 4-48 heures après l'injection. 10 autres Cobayes

---

<sup>1</sup> Dix-sept de ces Cobayes ont été injectés par J. SCHERER au cours de ses recherches sur l'effet de l'alloxane sur le pancréas de Cobaye. Nous le remercions d'avoir mis à notre disposition les foies de ces animaux.

ont reçu une injection intracardiaque de 200 mg/kg et 8-48 heures plus tard une injection intracardiaque de 1 cc/kg d'encre de Chine pour permettre de préciser l'activité du système RE dans le foie altéré par l'alloxane.

Les cellules hépatiques présentent un type particulier de dégénérescence, dite « vacuolisation aqueuse »; des vacuoles remplies d'un liquide non colorable par les colorants des graisses et du glycogène apparaissent dans le cytoplasme et confluent en une grosse vésicule qui refoule le noyau à la périphérie de la cellule; celui-ci s'aplatit, devient pycnotique et la cellule qui s'était fortement hypertrophiée disparaît par lyse (A.-M. Du Bois 1954).

Au niveau du système vasculaire, 4-9 heures après l'injection, les premiers signes de l'intoxication alloxanique se manifestent par une très forte congestion, qui distend les parois des veines et des capillaires, accompagnée d'une invasion massive de granulocytes neutrophiles. Les cellules endothéliales ou cellules de von Kupffer des capillaires de la zone périportale présentent rapidement les signes d'une dégénérescence pycnotique et disparaissent, probablement phagocytées sur place par les nombreux polynucléaires en circulation dans le sang. Les capillaires ainsi dénudés de leur revêtement endothélial (fig. 1) conservent encore leur forme, grâce à la présence du réseau argyrophile sous-endothélial; mais celui-ci cède à son tour sous la poussée congestive et le sang extravasé s'insinue entre les cellules hépatiques plus ou moins altérées. 24 heures après l'injection, toute la zone périportale, dans de nombreux lobules, est devenue caverneuse par lyse des cellules hépatiques et rupture des capillaires. Dans les cas extrêmes, les processus nécrotiques affectent les deux tiers périphériques du lobule, formant de vastes lacunes remplies de sang extravasé et de débris cellulaires. L'endothélium des veines périlobulaires et même leur mésoveine finissent aussi par dégénérer et les veines s'ouvrent par des déchirures béantes dans les lacunes périlobulaires (fig. 2).

La destruction des cellules endothéliales des capillaires par l'alloxane altère une des fonctions importantes du foie; les cellules de von Kupffer assurent, en effet, dans le vaste système défensif de l'organisme — système réticulo-endothélial —, la fonction d'arrêter grâce à leurs propriétés phagocytaires et athrocytaires, toutes les particules d'origine exogène (microbes, virus, colloïdes) en suspension dans le sang de la veine porte.

Après injection intracardiaque d'encre de Chine à des Cobayes en pleine intoxication alloxanique, nous avons constaté les faits suivants: dans les zones nécrotiques, où les cellules endothéliales ont totalement disparu comme dans les régions où ces cellules sont en pleine dégénérescence pycnotique, les polynucléaires suppléent à la carence des cellules de von Kupffer et assument la fonction de

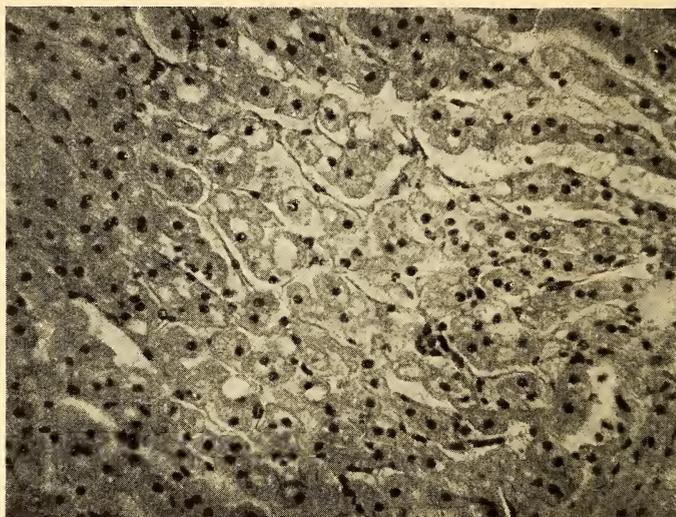


FIG. 1.

Disparition du revêtement endothélial des capillaires et « vacuolisation aqueuse » des cellules hépatiques dans un foie de Cobaye sacrifié 8 heures après une injection intracardiaque de 200 mg/kg d'alloxane, gross.  $\times$  250.

fixer les particules de charbon<sup>1</sup>. Une demi-heure déjà après l'injection d'encre de Chine, il n'y a presque plus d'encre libre dans les lacunes et la plupart des polynucléaires présents dans le sang sont bourrés de granulations noires. A la périphérie de la lésion, les cellules de von Kupffer non altérées par l'alloxane fixent activement l'encre. On obtient par ce procédé expérimental une image beaucoup plus précise de l'amplitude réelle de la lésion alloxanique car, entre la zone nécrotique proprement dite à caractère pathologique nettement identifiable microscopiquement — lacunes,

<sup>1</sup> La taille des particules de charbon étant approximativement de 1000 Å, il s'agit d'un phénomène de phagocytose.

capillaires totalement dénudés ou à endothélium pycnotique — et la zone périphérique dans laquelle les endothéliums fixent activement l'encre, il existe une zone intermédiaire, plus ou moins importante, dans laquelle les cellules endothéliales des capillaires paraissent tout à fait normales; mais le fait que dans cette région les cellules



FIG. 2.

Grandes lacunes périlobulaires résultant de la rupture des capillaires et de la lyse des cellules hépatiques sous l'effet de l'alloxane. Cobaye sacrifié 24 heures après une injection intracardiaque de 300 mg/kg d'alloxane. Gross.  $\times 60$ .

de von Kupffer ne fixent pas d'encre semble indiquer que leurs fonctions physiologiques du moins sont déjà altérées.

Les lésions hépatiques, si importantes soient-elles, consécutives à une seule injection d'alloxane, sont rapidement réparées. Les premiers signes de régénération apparaissent 24 heures déjà après l'injection. Les cellules non altérées en bordure de la zone nécrotique se multiplient rapidement par mitoses. Des bourgeons de régénération, formés de petites cellules à noyau ovoïde très chromatique, se différencient en bordure des espaces périlobulaires de

Kiernan plus ou moins altérés. Ils prolifèrent rapidement par mitoses et de nouveaux espaces de Kiernan se reconstituent à leurs dépens. De la périphérie de ces bourgeons se détachent des cellules à noyaux très allongés, qui s'insinuent en longues files entre les cellules hépatiques néo-formées et qui sont vraisemblablement à l'origine du nouveau réseau capillaire. 48 à 72 heures après l'injection d'alloxane le foie a, dans la majorité des cas, repris sa structure normale.

#### BIBLIOGRAPHIE

- ATERMAN, K. 1952. *Some local factors in the restoration in the rat's liver after partial hepatectomy.* 2) « Watery vacuolisations », its relations to the vacuolisation of anoxia. Arch. Pathology. 53: 208.
- DU BOIS, A.-M. et J. SCHERER. 1953. *Effets d'injections d'alloxane sur le foie de Cobaye.* Acta anat. 19: 392.
- DU BOIS, A.-M. 1954. *Actions de l'intoxication alloxanique sur le foie de Cobaye.* Zeitsch. Zellf. u. Mikr. Anat. 40: 585.
- TROWELL, O. A. 1946. *Experimental production of watery vacuolisation of the liver.* J. of Physiol. 105: 268.

---

N<sup>o</sup> 28. **Fritz Strauss** und **Fritz Bracher**, Bern. — Das Epoophoron des Goldhamsters. (Mit 9 Textabbildungen.)

(Anatomisches Institut Bern.)

Das Epoophoron ist von der zeitgenössischen Forschung bisher recht stiefmütterlich behandelt worden, obwohl es sich beim Nebeneierstock bestimmt nicht um ein rudimentäres oder funktionsloses Organ, sondern eher um ein aktives, in seiner Bedeutung jedoch noch nicht erkanntes Gebilde handelt.

Ältere Veröffentlichungen beschäftigen sich dem Zeitgeist entsprechend mehr mit der Entwicklung und vergleichenden Anatomie des Epoophorons; in ihnen dürfen wir kaum Aufschluss über seine Physiologie erwarten. In neueren Arbeiten dagegen sind gewisse

Ansätze, der Tätigkeit des Epooophorons auf die Spur zu kommen, unverkennbar. Aus den Untersuchungen von WICHMANN (1917) geht hervor, dass am menschlichen Nebeneierstock altersbedingte Unterschiede und so etwas wie zyklische Veränderungen festzustellen sind; es könnte sich darnach vielleicht um eine Art inkretorisches Organ handeln, das in Wechselbeziehungen zu Menstruation und Gravidität steht. Dafür sprechen auch Versuche von BUCURA (1907), der nach Totalexstirpation des Nebeneierstockes bei Kaninchen unter Erhaltung des Ovariums Sterilität beobachtet hat. Ebenso plädiert MATHYS (1932) auf Grund seiner Feststellungen für eine endokrine Funktion des Epooophorons. Bei *Hemicentetes* sah LANDAU (1938) während der Praeimplantationsphase eine gesteigerte sekretorische Tätigkeit, die im Implantationsstadium wieder zurückgeht. Auch FEREMUTSCH (1948) sowie FEREMUTSCH und STRAUSS (1949) haben bei ihren Untersuchungen an madagassischen *Cententinae* dartun können, dass das Epooophoron an den zyklischen Veränderungen ebenso beteiligt ist wie die übrigen Genitalabschnitte. Bei den Borstenigeln erreicht während des Metoestrus eine sekretorische Tätigkeit des Nebeneierstockes ihren Höhepunkt, um im Dioestrus wieder deutlich abzunehmen. Genauere Angaben konnten sie aus Materialgründen jedoch nicht machen. Die Frage nach dem Charakter und der Bedeutung des Epooophoron-Sekretes ist bei allen angeführten Untersuchungen unbeantwortet geblieben. Keine Arbeit konnte die am Epooophoron gewonnenen Befunde einer bestimmten Zyklusphase exakt zuordnen; das Untersuchungsgut war nicht in Hinblick auf Untersuchungen über den Genitalrhythmus gesammelt worden.

Um vorläufig wenigstens für eine Tierart die sichere zeitliche Koordination der Befunde am Nebeneierstock mit dem Genitalzyklus zu erreichen, haben wir den Goldhamster (*Mesocricetus auratus* Waterhouse) gewählt. Sein 4-tägiger Zyklus ist genau bekannt und besonders leicht zu bestimmen. Mit WARD (1946) unterscheiden wir einen Prooestrus, Oestrus sowie Metoestrus A und B. Das Untersuchungsmaterial teilten wir jedoch zeitlich nach dem „Ovulationsalter“ ein. Da der syrische Hamster spontan jeden 4. Tag am Morgen gegen 2 Uhr ovuliert, drängt sich diese Zeiteinteilung hier geradezu auf. Mit ihr lassen sich die zyklischen Veränderungen zeitlich genau fixieren (Abb. 1). Um die Übergänge

von einer Zyklusphase zur anderen morphologisch möglichst gut zu fassen, haben wir in 2-stündlichen Intervallen untersucht, während uns sonst 6- und 12-stündige, bei den trächtigen Tieren sogar 2-tägige Zeitabstände genügten.

In der ersten Hälfte der Brunftphase, also noch vor der Ovulation wie um die Zeit des Follikelsprunges, ist das vorwiegend einschichtige Epithel der Epooophoronkanälchen hochprismatisch, seine sehr grossen und hellen Kerne liegen in der basalen Zell-

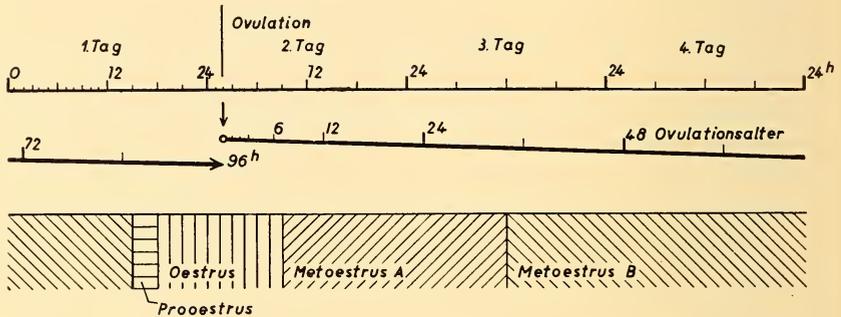


ABB. 1.

Schema des oestrischen Zyklus des Goldhamsters in Relation zu Zeit und Ovulationsalter.

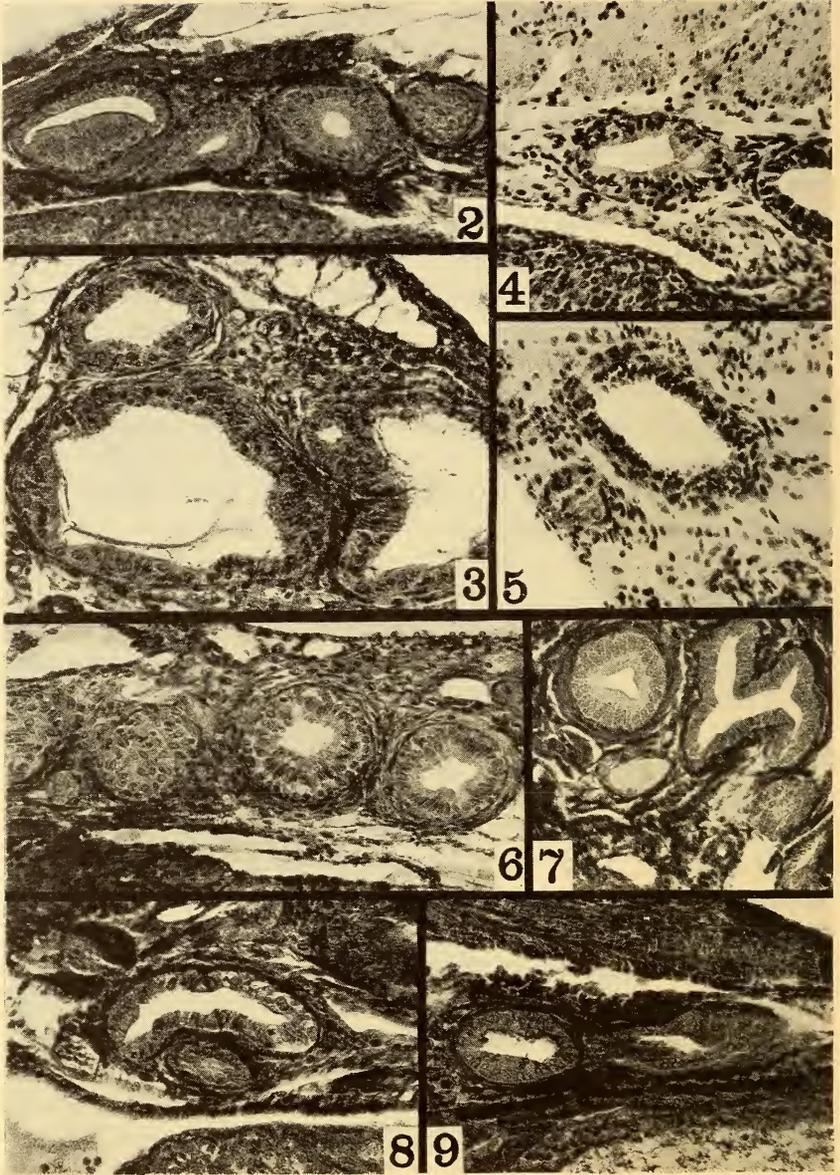
hälfte dicht beisammen. Dazwischen finden sich direkt über der Basalmembran kleinere und entsprechend dichtere sowie meist unregelmässig geformte Kerne. Das Cytoplasma zeigt einen breiten, optisch leeren, apikalen Saum. Anzeichen für eine Sekretion sind nicht vorhanden (Abb. 2). Die Kanälchen-Lumina sind wie der Gartner'sche Gang scharf begrenzt und eng. Das einschichtig-prismatische Epithel des Gartner'schen Ganges ist im Vergleich zu den Kanälchen des Epooophorons niedriger, schmaler und dichter; sein klares Cytoplasma lässt eine apikale Randzone erkennen. Das Bindegewebe und die zirkulären Lagen glatter Muskulatur um die Kanälchen sind relativ dicht. Die Blutgefässe am Epooophoron sind zu dieser Zeit nicht auffällig erweitert.

Etwa gleichzeitig mit der Ausstossung des Eies aus dem Follikel (2. Hälfte des Oestrus) ändert sich auch das Aussehen des Epithels im Nebeneierstock. Die Kanälchen sind grösser geworden, das ganze Gefüge hat sich aufgelockert, die Kerne sind rund und weniger dicht strukturiert als zu Beginn des Oestrus. Der apikale Plasma-

saum ist gegenüber dem Vorstadium breiter und dichter geworden; zwischen ihm und den Kernen liegt jetzt eine helle Zone. Viele Epithelzellen schieben feine Cytoplasmafortsätze ins Lumen vor, so dass die Lichtung der Kanälchen meist unscharf begrenzt ist (Abb. 3). An vielen Stellen findet sich Sekret im Lumen. Das Epithel des Gartner'schen Ganges erscheint gegenüber dem ersten Bild unruhig und nicht mehr so kompakt wie in den ersten Stunden (Abb. 4). Einzelne Zellen haben sich aus dem Epithelverband gelöst und liegen in dem nun weitleumigen und meist sekrethaltigen Gang. Die Blutversorgung ist reichlicher als im frühen Oestrus und auch das umhüllende Bindegewebs- und Muskelgitter hat sich gelockert.

Mit dem Übergang in den Metoestrus A nimmt die Epithelhöhe des Epoophoron weiter zu. Die Zellen erscheinen prall gefüllt und haben sehr grosse, runde sowie helle Kerne. Sie liegen untereinander in lockerer Anordnung. Es finden sich nicht selten Mitosen. Das Lumen der Kanälchen ist sehr uneinheitlich: an einzelnen Stellen scharf begrenzt, an anderen unscharf und verschwommen. Einzelne Zellen wölben sich vor und schieben unscharf begrenzte Cytoplasmakuppen in die Lichtung hinein. Diese Bilder erinnern entfernt an das verschwommene Aussehen der Hauptstücke der Säugerniere. Einzelne Zellen mit pyknotischen Kernen werden ins Lumen abgedrängt. Die meist runden und relativ grossen Kanälchen enthalten Sekret, in dem sich auch freie Zellen finden. Der Gartner'sche Gang trägt in dieser Phase ein hohes, einschichtiges Flimmerepithel mit in dichter Formation stehenden Kernen; sie füllen fast die ganze Zelle aus. Das Ganglumen ist weit und scharf begrenzt. Auch hier werden Zellen in die Lichtung vorgeschoben; in ihr ist reichlich Sekret, vermischt mit abgestossenen Zellen vorhanden.

Gegen das Ende des Metoestrus A, bei einem ungefähren Ovulationsalter von 24 Stunden, nimmt die Epithelhöhe in den Kanälchen deutlich ab. Die Zellen erscheinen nicht mehr so prall gefüllt wie im Oestrus oder zu Beginn des Metoestrus A. Die Kerne liegen wieder mehr basal und in dichter Reihe. Der helle, apikale Zellsaum ist im Vergleich zu den vorhergehenden Phasen wieder schmaler geworden. Die Zahl der Zellen, die Cytoplasmafortsätze ins Lumen ausstrecken, ist zurückgegangen. Damit ist jetzt die Lichtung praktisch überall wieder scharf begrenzt (Abb. 5). Auch



die umgebenden Bindegewebs- und Muskelschichten haben sich wieder verdichtet und bilden eine straff anliegende Hülle. Im Gartner'schen Gang ist das Zylinderepithel nach wie vor unvermindert hoch; die Kerne stehen nicht mehr so dicht wie in den Vorphasen. Der Gang enthält im Vergleich zu den vorhergehenden Stadien viel weniger Sekret und ausgestossene Zellen.

Diese deutlichen Rückbildungserscheinungen am Nebeneierstock setzen sich in den Metoestrus B hinein fort und erreichen etwa in einem Ovulationsalter von 80 Stunden ihren Tiefpunkt. Die Epithelhöhe der Epoophoronkanälchen hat in dieser Zeit stark abgenommen. Entsprechend hat sich auch das Volumen seiner Kerne reduziert, die jetzt ganz basal und dicht zusammengedrängt liegen. Der apikale Plasmasaum ist noch relativ breit. Infolge der Verkleinerung der Zellen und der damit verbundenen Reduktion der Epithelhöhe sind die Kanälchen meist überall scharf begrenzt (Abb. 5). Ausserdem sind sie praktisch sekretleer. Zu Ende des Metoestrus A war auch am Epithel des Gartner'schen Ganges eine gewisse Reduktion seiner noch unbekanntes Leistung erkennbar, indem die Menge des Sekretes und die Zahl der ins Lumen hinein abgestossenen Zellen zurückgingen. Diese Erscheinung dauert auch während des Metoestrus B an. So finden wir jetzt die Kerne in dicht gedrängten Reihen und nur ausnahmsweise eine Lücke im Zellverband. Das Lumen des Ganges ist leer und scharf begrenzt; es ist gegenüber den Vorstadien kleiner geworden. Die Lichtung ist nicht mehr rund oder oval, sondern eher sternförmig. Das spricht dafür, dass sich die ganze Wand in Falten gelegt hat. Das die Kanälchen umgebende Bindegewebe ist straff und die

---

ABB. 2-9.

Abb. 2. Epoophoron-Kanälchen mit einem Ovulationsalter von 88 Stunden. (Tier K 58/53 rt; Schnitt 24/3/19; Färbung Azan.) — Abb. 3. Querschnitt durch das Epoophoron zur Zeit des Föllikelsprunges (O-A: 0 h). (K 19/52 lft; 9/5/17; Azan). — Abb. 4. Gartner'scher Gang gegen das Ende des Oestrus (O-A: 4 h.). (K 28 lft; 4/5/5; Eisenhämatoxylin Weigert). — Abb. 5. Epoophoron während des Metoestrus B (O-A: 36 h). (K 12 lft; 36/5/15; Eisenhämatoxylin Weigert). — Abb. 6. Quergeschnittene Epoophoron-Kanälchen am Ende der dioestrischen Phase (O-A: 84 h). (K 24/52 lft; 13/6/6; Azan). — Abb. 7. Schnitt durch ein Epoophoron vom 6. Schwangerschaftstag. (H 29/52 lft; 2/3/7; Azan). — Abb. 8. Epoophoron vom 10. Schwangerschaftstag. (H 47/53 rt; 90/6/1; Azan). — Abb. 9. Querschnitt durch ein Epoophoron-Kanälchen vom letzten (16.) Schwangerschaftstag. (H 77/53 rt; 68/2/21; Azan). Vergrößerung aller Aufnahmen: 180-fach.

Blutversorgung des Epoophorons in dieser Phase eher spärlich.

Am Ende der dioestrischen Phase (= Metoestrus B), etwa 84 Stunden post ovulationem, werden in den Kanälchen des Nebeneierstockes an verschiedenen und von einander offenbar unabhängigen Stellen die Epithelzellen wieder höher, woran auch die Kerne beteiligt sind; diese werden grösser und ihre Struktur lockerer (Abb. 6). Wir sehen darin den Ausdruck des Wiederbeginnes eines neuen Zyklus. Während der unmittelbar folgenden Stunden (86.—88.<sup>h</sup> post ovulationem), also zur Zeit des Prooestrus, verstärkt sich diese Tendenz der Höhenzunahme und Lockerung des Epithels. Bald ist wiederum der Zustand erreicht, wie wir ihn zu Beginn des Oestrus geschildert haben. Am Gartner'schen Gang sind zu dieser Zeit noch keine Anzeichen festzustellen, die auf das Wiedereinsetzen des Rhythmus hindeuten.

Um einem Verständnis der funktionellen Bedeutung des Nebeneierstockes näher zu kommen, haben wir die Veränderungen des Epoophoron auch während der Schwangerschaft verfolgt. Bis zu einem Ovulationsalter von 84 Stunden, das in unserer Versuchsreihe mit dem Entwicklungsalter der Keime identisch ist, sind morphologisch keine prinzipiellen Abweichungen vom Zyklus des nichtträchtigen Tieres erkennbar. Gewisse Unterschiede stellen sich erst von der 84. Stunde an ein, also zu einer Zeit, wo sich beim nichtschwangeren Goldhamster der Wiederbeginn eines neuen Zyklus anbahnt. Während beim unbegatteten Tier das Organ als Ganzes von den sich entwickelnden Veränderungen, die in der metoestrischen Phase A ihren Höhepunkt erreichen, betroffen wird, sind es beim graviden Tier nur einzelne Abschnitte des Epoophorons. So finden wir während der ersten Tage der Schwangerschaft in den offenbar unveränderten Kanalstrecken des Nebeneierstockes ein hochprismatisches Epithel mit dichten und basal liegenden Kernen. In den Zellen ist ein breiter apikaler Plasma-saum vorhanden, wie wir ihn auch während der Brunftphase beim nichtgraviden Goldhamster sahen. Im Gegensatz dazu ist an einzelnen Stellen das Epithel stark aufgelockert, die zugehörigen Zellkerne haben sich von der Zellbasis abgehoben und sind unregelmässig gelagert. An solchen Stellen ist das Lumen unscharf, verschwommen und sekretleer, während es in den mit gleichmässigem und ruhigem Epithel bedeckten Partien scharf begrenzt ist und ebenfalls kein Sekret enthält (Abb. 7). Am Gartner'schen Gang

sind keine Veränderungen erkennbar, die auf eine besondere Tätigkeit dieses Abschnittes zu Beginn der Gravidität hinweisen.

Vom 6. bis 14. Schwangerschaftstag — die Gravidität dauert 16 Tage — bleiben hierauf die Verhältnisse ziemlich konstant. Auch in den Abschnitten, die während der 1. Woche der Trächtigkeit ein ziemlich unverändertes Epithel hatten, nimmt nun die Epithelhöhe ab, die Kerne werden relativ klein und rücken eng zusammen. Dadurch geht auch das Volumen der Kanälchen im Nebeneierstock noch zurück, ihr scharf begrenztes Lumen ist jetzt sehr eng oder sternförmig und oft kaum mehr zu erkennen (Abb. 8). Das die Kanälchen und den Gartner'schen Gang umgebende Binde- und Muskelgewebe ist während dieser Zeit recht dicht und macht einen eher derben und grobfaserigen Eindruck. Auch die Durchblutung dürfte auf ein Minimum reduziert sein, denn am Epoo-phoron sind kaum Gefässe erkennbar.

Am 16. (letzten) Tag der Gravidität ändert sich das Bild wieder. Wir finden eine allgemeine Auflockerung und eine dadurch bedingte Grössenzunahme des Organes. Das Epithel ist wieder höher geworden und entsprechend haben sich die Kerne vergrössert. Sie liegen immer noch basal, aber nicht mehr so dicht gedrängt wie in der offenbar schwangerschafts-bedingten Ruhephase des Organes. Die Lichtung der Kanälchen ist ebenfalls weiter geworden, aber stellenweise noch unscharf begrenzt (Abb. 9). Im Lumen finden sich gelegentlich Sekret und abgestossene Zellen. Auch der Gartner'sche Gang sieht belebter aus, indem sich jetzt in dem dichten Verband seiner Epithelzellen hellere und etwas grössere Zellen eingestreut finden. In seiner scharf begrenzten Lichtung liegen neben abgestossenen Epithelzellen Zelltrümmer und Sekret.

Auf Grund unserer Feststellungen glauben wir sagen zu können, dass das Epoo-phoron des Goldhamsters am rhythmischen Geschehen des Genitalzyklus teilhat. Zu Ende des Metoestrus B (= Dioestrus) stellen sich nach einer offenbaren dioestrischen Ruhephase etwa 84 Stunden post ovulationem die ersten Anzeichen einer erneuten Aktivität ein, indem das Epithel des Nebeneierstockes allmählich höher wird. Diese Tendenz zur Höhenzunahme und die Lockerung des Epithelgefüges verstärken sich innerhalb der nächsten 24 Stunden während des Prooestrus und Oestrus. In der ersten Hälfte des Metoestrus A (= Postoestrus) erreicht das Epoo-phoron des syrischen Hamsters ungefähr 12 Stunden nach dem Follikelsprung

den Höhepunkt seiner Aktivität, die in einer Sekretion bestehen dürfte. Jedoch schon in der zweiten Hälfte der Nachbrunft geht diese Leistung des Epithels so rasch wieder zurück, dass etwa 36 Stunden nach der Ovulation kaum mehr eine nennenswerte Aktivität im Nebeneierstock erkennbar ist. Das legt die Vermutung nahe, das Epooophon schalte während des Metoestrus B eine ungefähr 2 Tage dauernde Ruhepause ein.

In dieses Bild der einfachen Welle, die während des Zyklus einmal über das Epooophon hinwegläuft, passt sich gut das Geschehen am Nebeneierstock während der Gravidität ein. Es kommt auch nach einer Befruchtung im Anschluss an die metoestrische Aktivitätssteigerung zum charakteristischen Leistungsabfall. Diese Abnahme setzt sich langsam aber stetig während der ganzen Dauer der Trächtigkeit fort und erreicht gegen Ende der Schwangerschaft ein Minimum.

Dieses rhythmische Geschehen am Epooophon mit seinem ausgesprochenen Gipfel in der Zeit der uterinen Proliferation (Oestrus und Postoestrus) sowie dem klaren Tal während der Sekretionsphase und der Gravidität weist daraufhin, dass der Zyklus des Nebeneierstockes in erster Linie von den beiden antagonistisch wirkenden Hormonen (Oestrogen und Lutein) gesteuert wird. Aufgabe und Konstitution des Epooophon-Sekretes konnten auch wir bisher nicht klären. Es sind allerdings Untersuchungen zu seiner histochemischen Analyse im Gang. Bei dem Bau des Epooophorons und seinen Verbindungen zu Bursa ovarica und Rete ovarii möchten wir doch eher an eine exocrine als an eine endocrine Funktion denken.

#### LITERATURVERZEICHNIS

- BUCURA, C. 1907. *Beiträge zur inneren Funktion des weiblichen Genitales*. Zchr. Heilk., Abt. f. Chir. (8), 28: 147-228.
- FEREMUTSCH, K. 1948. *Der praegravide Genitaltrakt und die Praeimplantation*. Rev. suisse Zool. 55: 567-622.
- und F. STRAUSS. 1949. *Beitrag zum weiblichen Genitalzyklus der madagassischen Centetinen*. Rev. suisse Zool. 56, suppl. 1: 1-110.
- LANDAU, R. 1938. *Der ovariale und tubale Anschnitt des Genitaltraktes beim nicht-graviden und beim frühgraviden Hemicentetes-Weibchen*. Bio-Morphosis. 1: 228-264.

- MATHYS, J. 1932. *Das Epoophoron — ein innersekretorisches Organ.* Wien. klin. Wschr. 45: 1284-1285.
- WARD, M. C. 1946. *A study of the estrous cycle and breeding of the golden hamster, Cricetus auratus.* Anat. Rec. 94: 139-162.
- WICHMANN, S. E. 1917. *Das Epoophoron, seine Anatomie und Entwicklung beim Menschen von der Embryonalzeit bis ins Greisenalter.* Ann. Acad. sci. Fenn. A, 9: Nr. 3: 1-224 (1916).
-



	Pages
N° 13. H. EYMANN und H. ROTH. Ueber das Wachstum junger, xenoplastischer Neuralimplantate ( <i>Triton alpestris</i> — <i>Bombinator pachypus</i> ) und den Einfluss des Wirtes. (Mit 4 Textabbildungen.) . . . . .	381
N° 14. W. HENZEN. Homoplastische und xenoplastische Experimente über die Determination der Hornbildungen des Mundbereichs bei der <i>Bombinatorlarve</i> . (Mit 4 Textabbildungen und 1 Tabelle.) . . . . .	388
N° 15. G. WAGNER. Ueber die Zahnbildung in xenoplastischen Neuralleistenchimaeren: Zahnanlagen aus <i>Triton</i> -Schmelzorgan und <i>Bombinator</i> -Mesektoderm in <i>Triton</i> -Wirten. (Mit 5 Textabbildungen) . . . . .	395
N° 16. F. BALTZER, C. HARDING, H. E. LEHMAN und P. BOPP. Ueber die Entwicklungshemmungen der Seeigelbastarde <i>Paracentrotus</i> ♀ × <i>Arbacia</i> ♂ und <i>Psammechinus</i> ♀ × <i>Arbacia</i> ♂. (Mit 15 Textfiguren und 1 Tabelle) . . . . .	402
N° 17. Marguerite NARBEL-HOFSTETTER. La cytologie de la parthénogénèse chez <i>Luffia ferchaultella</i> Stph. (Lépid. Psychide). Communication préliminaire. (Avec une figure.) . . . . .	416
N° 18. H. NUESCH. Segmentierung und Muskelinnervation bei <i>Telea polyphemus</i> (Lep). (Mit 5 Textabbildungen.) . . . . .	420
N° 19. F. E. LEHMANN. Totale Regenerationshemmung am Schwanz der <i>Xenopus</i> larve, bewirkt durch partiell histostatische Substanzpaare. (Mit 3 Textabbildungen und 1 Tabelle.) . . . . .	428
N° 20. P. S. CHEN und E. HADORN. Vergleichende Untersuchungen über die freien Aminosäuren in der larvalen Haemolymphe von <i>Drosophila</i> , <i>Ephestia</i> und <i>Corethra</i> . (Mit 2 Textabbildungen und 3 Tabellen.) . . . . .	437
N° 21. Heinrich MULLER. Zur Fortpflanzungsbiologie des Hermelins ( <i>Mustela erminea</i> L.) . . . . .	451
N° 22. Luc THÉLIN. Etude génétique de deux anomalies abdominales de <i>Drosophila repleta</i> . (Avec 1 figure dans le texte) . . . . .	453
N° 23. Louis EUZET. Divers modes d'attachement des Cestodes Tétraphyllides. (Avec 12 figures dans le texte.) . . . . .	462
N° 24. V. AELLEN. Description d'un nouvel <i>Hipposideros</i> (Chiroptera) de la Côte d'Ivoire. (Avec 2 figures dans le texte.) . . . . .	473
N° 25. J. G. BAER. Méaventure d'un parasitologiste. . . . .	484
N° 26. S. BLOCH, H. HEDIGER, C. MULLER und F. STRAUSS. Probleme der Fortpflanzung des Feldhasen . . . . .	485
N° 27. A.-M. DuBois. Action de l'alloxane sur les cellules de von Kupffer du foie de cobaye. (Avec 2 figures dans le texte.) . . . . .	490
N° 28. Fritz STRAUSS und Fritz BRACHER. Das Epoophoron des Goldhamsters. (Mit 9 Textabbildungen.) . . . . .	494

PUBLICATIONS  
DU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

En vente chez **GEORG & Cie**, libraires à Genève.

CATALOGUE DES INVERTÉBRÉS DE LA SUISSE

Fasc. 1. SARCODINÉS par E. PENARD	Fr. 12.50
Fasc. 2. PHYLLOPODES par Th. STINGELIN	» 12.50
Fasc. 3. ARAIGNÉES par R. DE LESSERT	» 40.—
Fasc. 4. ISOPODES par J. CARL	» 8.—
Fasc. 5. PSEUDOSCORPIONS par R. DE LESSERT	» 5.50
Fasc. 6. INFUSOIRES par E. ANDRÉ	» 18.—
Fasc. 7. OLIGOCHÈTES par E. PIGUET et K. BRETSCHER	» 18.—
Fasc. 8. COPÉPODES par M. THIÉBAUD	» 18.—
Fasc. 9. OPILIONS par R. DE LESSERT	» 11.—
Fasc. 10. SCORPIONS par R. DE LESSERT	» 3.50
Fasc. 11. ROTATEURS par E.-F. WEBER et G. MONTET	» 36.—
Fasc. 12. DÉCAPODES par J. CARL	» 11.—
Fasc. 13. ACANTHOCÉPHALES par E. ANDRÉ	» 11.—
Fasc. 14. GASTÉROTRICHES par G. MONTET	» 18.—
Fasc. 15. AMPHIPODES par J. CARL	» 12.50
Fasc. 16. HIRUDINÉES, BRANCHIOBELLES et POLYCHÈTES par E. ANDRÉ	» 17.50
Fasc. 17. CESTODES par O. FUHRMANN	» 30.—
Fasc. 18. GASTÉROPODES par G. MERMOD	» 55.—

---

LES OISEAUX DU PORT DE GENÈVE EN HIVER

par F. DE SCHAECK

Avec 46 figures dans le texte.

Fr. 7.—

---

En vente au Muséum d'Histoire naturelle de Genève.

CATALOGUE ILLUSTRÉ  
DE LA COLLECTION LAMARCK  
appartenant au  
MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

1<sup>re</sup> partie. — FOSSILES

1 vol. 4<sup>o</sup> avec 117 planches.

Fr. 300.—

IMPRIMÉ EN SUISSE

570.5414  
(S.D.)

Tome 61

Fascicule 4 (Nos 29-33)

Décembre 1954

# REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

MAURICE BEDOT  
fondateur

PIERRE REVILLIOD  
directeur honoraire

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

EMILE DOTRENS  
Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

AVEC LA COLLABORATION DE

GASTON MERMOD  
Conservateur de zoologie et malacologie

et

HERMANN GISIN  
Conservateur des arthropodes



GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG  
1954

# REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 61. En cours de publication.

	Pages
N° 1. E. DOTTRENS. Eugène PENARD, Président d'honneur de la Société Suisse de Zoologie, 1855-1954 . . . . .	1
N° 2. Hans WACKERNAGEL. Der Schnabelwulst des Stars ( <i>Sturnus vulgaris</i> L.) . . . . .	9
N° 3. Peter BOPP. Schwanzfunktionen bei Wirbeltieren. Ein Beitrag zur vergleichenden Biologie und Psychologie der Wirbeltiere	83
N° 4. H. P. HAEFELFINGER. Inkretorische Drüsenkomplexe im Gehirn decapoder Cephalopoden. (Untersuchungen an <i>Illex coindeti</i> ) . . . . .	153
N° 5. P. STEINMANN. Ueber die Wirkung von Substanz F (Demecolcin) aus <i>Colchicum autumnale</i> auf den Regenerationsvorgang bei Planarien . . . . .	163
Fascicule supplémentaire. Hans BURLA. Zur Kenntnis der <i>Drosophiliden</i> . Französisch West-Afrika. (Mit 224 Textabbildungen und 5 Tabellen) . . . . .	1-218
N° 6. P. TSCHUMI. Konkurrenzbedingte Rückbildungen der Hinterextremität von <i>Xenopus</i> nach Behandlung mit einem Chloroethylamin. (Mit 32 Textabbildungen.) . . . . .	177
N° 7. W. WITTMER. Zur Kenntnis der <i>Cantharidae</i> und <i>Malachiidae</i> der Insel Formosa. (Mit 4 Textabbildungen.) . . . . .	271
N° 8. J. DE BEAUMONT. Remarques sur la systématique des <i>Nyssoninae</i> paléarctiques (Hym. Sphecid.) . . . . .	283
N° 9. W. MOSMANN. Systématisation des ramifications du nerf vague dans le plexus solaire chez le Rat blanc. (Avec 3 figures dans le texte.) . . . . .	323
N° 10. R. GEIGY und F. ENGELMANN. Beitrag zur Entwicklung und Metamorphose des Darmes bei <i>Xenopus laevis</i> Daud. . . . .	335
N° 11. L. GALLIEN. Hormones sexuelles et différenciation du sexe chez les Amphibiens. Conséquences génétiques. (Avec 7 figures dans le texte.) . . . . .	349
N° 12. Peter BOPP. Zur Topographie der Murmeltierterritorien. (Mit 9 Textabbildungen.) . . . . .	374
N° 13. H. EYMANN und H. ROTH. Ueber das Wachstum junger, xenoplastischer Neuralimplantate ( <i>Triton alpestris</i> — <i>Bombinator pachypus</i> ) und den Einfluss des Wirtes. (Mit 4 Textabbildungen.) . . . . .	381

(Voir suite page 3 de la couverture)

## Prix de l'abonnement :

Suisse Fr. 60.—

Union postale Fr. 65.—

(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*, Muséum d'Histoire naturelle, Genève

# Das Darmsystem der Hydracarinen

Eine vergleichend-anatomische Untersuchung

von

**C. BADER**

(Naturhistorisches Museum Basel)

Mit 40 Abbildungen

## EINLEITUNG

Als ich vor bald 20 Jahren meine Untersuchungen über die Verdauungsvorgänge bei Hydracarinen begann, stellte sich zuerst die Aufgabe, geeignete Laboratoriumstiere zu finden. Aus diesem Grunde wurde die nähere Umgebung Basels nach Hydracarinen abgesucht, wobei ein reichhaltiges Material zusammenkam. Von den mit Duboscq-Brazil fixierten Tieren wurden vollständige Schnittserien angefertigt, die einen ersten Überblick über die anatomischen Verhältnisse geben sollten. Aus rein informatorischen Gründen wurde zunächst der Darmverlauf rekonstruiert; die einzelnen Arten wurden miteinander verglichen, bis schliesslich *Limnesia koenikei* Piers. und *Hygrobatas longipalpis* (Herm.) als günstige Versuchsobjekte ausgewählt wurden.

Beim Zusammenstellen der anatomischen Ergebnisse zeigten sich immer mehr interessante Einzelheiten, so dass ich mein Material durch Exkursionen in die Alpen, Vogesen und Schwarzwald vergrössern musste. In Banyuls gelang es mir, einen Vertreter der marinen Hygrobatiden zu fangen, und schliesslich vermittelte mir A. HUSIATINSCHI aus Rumänien gut konserviertes Material von *Piersigia intermedia* Will., einer Tierart, die in unseren Gegenden fehlt, aber doch wesentliche Aufschlüsse zu geben hatte.

Mit voller Absicht unterliess ich es, in meiner Publikation von 1938 eine vergleichende Schilderung der Darmverhältnisse zu geben, weil mir damals die systematischen Zusammenhänge noch nicht klar bewusst waren. Inzwischen übernahm ich, nach Aufforderung von Herrn Prof. Dr. E. HANDSCHIN, die Aufgabe, das nachgelassene Werk von Dr. C. WALTER druckfertig zu gestalten. Erst durch diese Arbeit konnte ich mich intensiv in das Gebiet der Systematik einarbeiten, so dass ich es wagen konnte, die vorliegende Arbeit zu ihrem Abschluss zu bringen.

## 1. DER GESCHLOSSENE HYDRACARINENDARM UND SEINE ENTSTEHUNG

Das Darmsystem sämtlicher Hydracarinien besteht nur aus Vorder- und Mitteldarm. Der Enddarm fehlt. Zwei Autoren wollen zwar auf Grund ihrer anatomischen Studien einen Enddarm beobachtet haben: CLAPARÈDE (1868) und v. SCHAUB (1888). Der erste hat aber das auf dem Mitteldarm liegende Exkretionsgefäss als Enddarm gedeutet und vergebens am Vorderende des Exkretionsorgans eine offene Verbindung mit dem Mitteldarm gesucht. Dagegen will v. SCHAUB in *Hydryphantus dispar* (v. Schaub) neben dem Exkretionsorgan, das er richtig erkannt hat, einen besonders ausgebildeten Enddarm gesehen haben. Dieser angebliche Enddarm und das Exkretionsgefäss sollen nach ihm je in einer besonderen Öffnung ausmünden. Es müssten demnach ein Exkretionsporus und ein „praeanalere Porus“ = After unterschieden werden. Der letztere, der auch von KRAMER (1875), HALLER (1881) und BARROIS (1893) erwähnt wird, ist aber, wie dies NORDENSKIÖLD (1898) und POLLOCK (1898) später gezeigt haben, gar keine Öffnung, sondern nur der verdickte Teil einer soliden Chitinplatte, die als Ansatzstelle von Muskeln dient. Ausser den zwei oben genannten Forschern verneinen alle übrigen die Existenz eines Enddarms, und auch ich habe in sämtlichen von mir untersuchten Tieren immer nur einen geschlossenen Mitteldarm gefunden. Ein After existiert also nicht, und wenn auch in den Abbildungen älterer Werke hie und da ein „After“ zu finden ist, so ist dieser Name in Unkenntnis der Anatomie einer anderen Körperöffnung, nämlich dem Exkretionsporus, zugeschrieben worden.

Der Enddarm fehlt aber nicht nur den Hydracarininen, sondern auch sämtlichen Milben, die heute nach VITZTHUM (1931) zu der Unterordnung der *Trombidiformes* gezählt werden. Dagegen besitzen die Milben der übrigen Unterordnungen: *Notostigmata*, *Holothyroidea*, *Parasitiformes*, *Sarcoptiformes* und *Tetrapodili* mit einer Ausnahme einen Enddarm. Da die Grosszahl der Milben ein offenes Darmsystem aufweist, und da auch die übrigen *Arachnoidea* einen durchgehenden Darmtraktus besitzen, darf als sicher angenommen werden, dass das offene Darmsystem als ursprünglicher Typus zu gelten hat, und dass das geschlossene von diesem abzuleiten ist.

Zwei Möglichkeiten sind gegeben, die Entstehung des geschlossenen Darmsystems zu erklären: 1. Durch irgend eine Ursache hat sich der Enddarm selbständig gemacht und bildet heute das Exkretionsorgan, oder 2. Der Enddarm hat sich zurückgebildet, und das schon vorhandene Exkretionsgefäss wird noch stärker betont. Die erste Annahme wird von MICHAEL (1895), POLLOCK (1898) und THON (1906) vertreten, während die zweite von REUTER (1909) aufgestellt worden ist. Nimmt man mit POLLOCK an, dass aus dem Enddarm ein Exkretionsgefäss geworden sei, so kann dies nur durch einen an sich unwahrscheinlichen Funktionswechsel erklärt werden. Mit Hilfe der Hypothese REUTERS kann dagegen die Entstehung des geschlossenen Darmsystems der *Trombidiformes* ohne die Annahme eines Funktionswechsels gedeutet werden.

Bei den meisten Milben treten die Exkretionsorgane als paarige, vorn blind endigende Schläuche auf; sie vereinigen sich mit dem Enddarm zu einer gemeinsamen „Sammelblase“. Da die Exkretions-schläuche mit Ausnahme der unter besonderen Bedingungen lebenden *Tetrapodili* in sämtlichen Unterordnungen der Acarinen vorhanden sind, so darf angenommen werden, dass sie einen ursprünglichen Besitz der Milben darstellen. Sie sind auch bei den Wassermilben gut ausgebildet und fallen wegen ihrer dorsalen Lage als „Rückengefäss“ sofort auf. Wohl erscheint das Exkretionsgefäss in den meisten Fällen als unpaarer Schlauch, doch ist dieser vielfach vorn gegabelt und verrät seine ursprünglich paarige Anlage.

Durch einen Vergleich verschiedener Milbengruppen kann REUTER den Vorgang der Enddarm-Reduktion leicht verständlich

machen. Bei den Gamasiden und Uropodiden setzt sich der Mitteldarm in einen verhältnismässig engen, kurzen Enddarm fort, aus dessen hinteren Teil die Sammelblase durch Ausweitung entsteht. Aus dem vorderen Gebiet der Blase entspringen die zwei langen, nach vorn sich ziehenden Exkretionsschläuche. Bei den Ixodiden lässt sich nach den Untersuchungen verschiedener Autoren (siehe

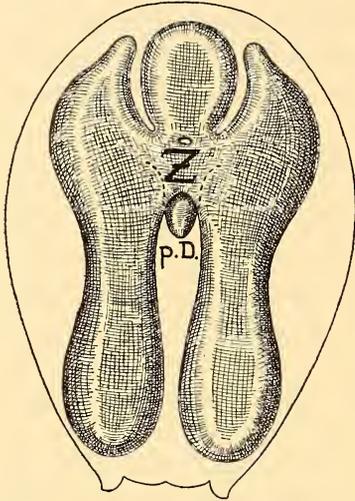


FIG. 1. — *Unionicola crassipes* (Müll.)

Ventralansicht eines typischen Hydracarinendarms.

Z = Zentraler Teil.

p.D. = postdivertikulärer Darm.  
Die Einmündung des Oesophags als schwarzes Oval.

auch REUTER) eine allmähliche Rückbildung des Enddarms nachweisen, und zwar gerade an der Stelle, wo der Enddarm in die Sammelblase einmündet. Bei gewissen Zecken wird der Enddarm vorerst so verkleinert, dass nur ein Strang von Zellen zur Sammelblase führt, bei anderen Zecken soll dieser Strang zu einem soliden Zellhaufen reduziert sein; und schliesslich wird auch dieser letzte Rest des Enddarms unterdrückt. Durch diese Reduktion entsteht so ein Darmsystem, das vor allem für die *Trombidiformes* typisch ist.

Auch ich möchte mich der Hypothese REUTERS anschliessen, und es sei im folgenden versucht, sie durch eine Beobachtung zu stützen. Soll die REUTERSche Ansicht richtig sein, so dürfen

vielleicht bei gewissen Formen der *Trombidiformes* noch Anklänge an einen früheren Zustand mit einem Enddarm zu erwarten sein. Dies trifft denn auch tatsächlich bei den Hydracarininen zu. In den Gattungen *Partnunia*, *Protzia*, *Limnesia*, *Lebertia*, *Teutonia*, *Unionicola* und *Hygrobates* kann eine unpaare, mediane Darmaussackung (z. B. Fig. 1, p. D.) nachgewiesen werden, die vom zentralen Sack des Mitteldarms (Fig. 1, Z) nach hinten führt. Bei mehreren Exemplaren von *Teutonia cometes* (Koch) hat sich dieser unpaare Darmteil als sehr lang erwiesen und tendiert deutlich gegen den Exkretionsporus. Es ist sicher zulässig, wenn diese unpaare Darmaussackung als letzte Andeutung des ehemaligen

Verbindungskanals zwischen dem eigentlichen Mitteldarm und dem „After“ betrachtet wird.

VITZTHUM (1931) und andere Autoren nennen dieses Verbindungsstück „Dünndarm“. Da diese Bezeichnung aber bei den Wirbeltieren einen ganz bestimmten Abschnitt des Mitteldarms mit besonderen Funktionen charakterisiert, so ist es vorsichtiger, wenn dieser Darmteil mit MILLOT (1926) wie bei den Spinnen als „Postdivertikulärer Darm“ bezeichnet wird.

In der Nymphe von *Diplodontus despiciens* (Müll.) (Fig. 5) ist der Rest des postdivertikulären Darms noch zu verfolgen; im Prosopon-Stadium (Imago) ist er dagegen verschwunden. Es zeigt sich demnach, dass in der Ontogenese gewisser Wassermilben ein Reduktionsvorgang stattfindet, der auch den letzten Rest des postdivertikulären Mitteldarms zum Verschwinden bringt.

Ausserordentlich interessant ist ferner auch die Frage, warum bei den Hydracarinen auf den Enddarm verzichtet werden kann. Die Ernährungsweise der Wassermilben spielt hier sicher eine ausschlaggebende Rolle. Bekanntlich findet bei diesen Tieren die Verdauung in ihrer ersten Phase ausserhalb des Körpers statt, d. h. sie ist teilweise extrakorporell. Die Gewebe der Beute (z. B. Insektenlarven) werden durch Sekrete, die in den acinösen Speicheldrüsen gebildet werden, aufgelöst, und die verflüssigte Nahrung wird in das Darmlumen gepumpt. In meiner Arbeit über die Verdauung bei Hydracarinen (1938) konnte ich zeigen, dass der Nahrungsbrei von den Mitteldarmzellen restlos aufgenommen wird, und dass nach der Beendigung der intrazellulären Verdauung keine Kotansammlungen im Darmlumen liegen. Die intrazellulär entstandenen Exkrete werden nicht ins Darmlumen abgestossen, sondern werden in den Zellen angehäuft. Mit zunehmendem Alter werden darum die Zellen immer mehr mit Exkreten angefüllt. Das Tier geht schliesslich ein, wenn die Mitteldarmzellen keine Nahrung mehr aufnehmen können. Das Fehlen von Kotmassen und die Speicherung der Exkrete in den Mitteldarmzellen stehen ohne Zweifel in einem funktionellen Zusammenhang mit dem Fehlen des Enddarms. Da im Darmlumen keine unverwertbare Endprodukte der Verdauung liegen, braucht der Enddarm auch keine solche ins Freie zu befördern, er wird funktionslos und erliegt einem Reduktionsprozess.

Auch bei den Insekten finden sich einige Beispiele mit analogen

Verdauungsverhältnissen. Es ist schon lange bekannt, dass der Ameisenlöwe (*Myrmeleo*-Larve) seine Beute ebenfalls extrakorporell verdaut, und dass er einen geschlossenen Mitteldarm besitzt. Während der ganzen Zeit des Larvenlebens häufen sich die Exkrete an und werden erst beim Ausschlüpfen der Imago in einem grossen Kotballen ausgestossen. Bei den Larven der Bienen, die eine spezialisierte Ernährungsweise haben, ist der Enddarm ebenfalls unterdrückt worden. In beiden Fällen ist die Nahrung sehr konzentriert, d. h. nach der Verdauung bleiben im Darmlumen nur wenige unverwertbare Stoffe zurück. Der Enddarm fehlt zwar in beiden Fällen nur während des Larvenlebens, die Imagines der beiden Tiere ernähren sich anders. Wichtig allein aber ist hier nur die Tatsache, dass in zwei Gruppen der Arthropoden (*Acarina*, *Insecta*) Beispiele vorhanden sind, wo bei spezialisierter Ernährungsweise ein Enddarm nicht unbedingt notwendig zu sein braucht. Es gibt zwar eine weitaus grössere Zahl von Tieren mit extrakorporeller Verdauung, welche nicht auf den Enddarm verzichtet haben. Diese Fälle zeigen nur, dass mit extrakorporeller Verdauung der Verlust des Enddarms nicht ohne weiteres zusammenfällt, und dass bei den Hydracarininen noch mit weiteren Faktoren gerechnet werden muss, die, in Zusammenhang mit dem ersten Faktor, ausschlaggebend sind für die Aufgabe des Enddarms.

Der Vorderdarm sämtlicher Hydracarininen besteht aus zwei Abschnitten: Der muskulöse Pharynx ist als Saug- und Druckpumpe ausgebildet und pumpt den Nahrungsbrei durch den Oesophag in den Mitteldarm. Ich verzichte hier auf eine ausführliche Beschreibung dieser Darmteile und verweise auf die ausführlichen, sorgfältig durchgeführten Untersuchungen von MICHAEL (1895) und SCHMIDT (1935).

Der Übergang des Oesophags in den Mitteldarm soll hier noch kurz beschrieben werden. Der Oesophag verlängert sich als trichterförmiges Gebilde in den Mitteldarm und verhindert durch diese Vorrichtung ein Zurückfliessen des Nahrungsbreis. POLLOCK (1898) hat dieses oesophageale Ventil in *Hydrachna* und *Diplodontus* zum ersten Mal entdeckt, und auch THOR (1903) erwähnt diese Gebilde bei mehreren Arten. Durch das Studium meines Materials bin ich zur Überzeugung gelangt, dass alle Hydracarininen dieses Ventil in mehr oder weniger starker Ausbildung besitzen müssen. Es kann jedoch manchmal so schwach sein, dass es bei einer oberflächlichen

Prüfung von Schnittserien leicht übersehen werden kann. Die Untersuchung zahlreicher Schnittpräparate von *Hygrobates longipalpis* (Herm.) hat denn auch gezeigt, dass das Ventil an Länge sehr verschieden sein kann, und dass gewisse Schnitte einen ventillosen Übergang vortäuschen können.

## 2. DIE GRUNDFORM DES MITTELDARMS MIT DEN VERSCHIEDENEN MODIFIKATIONEN

Bei der Betrachtung lebender Hydracarinen fällt der meist dunkelbraun gefärbte Mitteldarm sofort auf. Es ist noch eine umstrittene Frage, durch welche Umstände diese braune Farbe bedingt ist. Einige Autoren behaupten nämlich, dass sie von der aufgenommenen Nahrung stammen soll, andere hingegen glauben, dass sie eine Eigenfarbe sei. Bekanntlich sind zahlreiche Wassermilben durch Pigmente, die in der Haut liegen, lebhaft gefärbt; der dunkelbraune Mitteldarm schimmert dann nur an einzelnen Stellen in Form brauner Flecke durch. Tiere mit transparenter Haut werden dagegen in ihrer Färbung nur durch die braune Farbe des Darmes bestimmt.

Der Mitteldarm der Hydracarinen hat in der Literatur verschiedene Namen erhalten. So wird er von mehreren Autoren als „Lebermagen“ bezeichnet, von anderen als „Ventriculus“, „Magendarm“ oder „Magen“. Diese Namen schliessen zum Teil falsche Ansichten ein, und darum soll dieser Darmteil mit einem Namen belegt werden, der über seine Entstehung, nicht aber über seine Funktionen Auskunft geben soll.

Durch das histologische Studium verschiedener Forscher konnte gezeigt werden, dass der gesamte Mitteldarm eine gewebliche Einheit bildet. Der Tunica propria sind im ganzen Darmbezirk immer die gleichen Darmzellen aufgelagert. Der zentrale Teil des Mitteldarms entlässt nun nach allen Seiten verschiedene Darmausbuchtungen. Da diese überall den gleichen Bau und die gleiche Funktion besitzen, so ist es nach VITZTHUM (1931) nicht zulässig, den Begriff „Blindsäcke“ anzuwenden. Mit dem Ausdruck „Darmaussackung“ soll darum sowohl auf die funktionelle als auch gewebliche (histologische) Einheit des gesamten Mitteldarms hingewiesen werden.

Im Normalzustand füllt der Darm ungefähr drei Viertel der Leibeshöhle aus. Zur Zeit der Geschlechtsreife wird das Darmsystem durch das Anschwellen der Geschlechtsprodukte an die Körperwandung gedrückt, und es fällt manchmal recht schwer, in einem Weibchen, das mit reifen Eiern prall gefüllt ist, den Darm einwandfrei in seinem Verlaufe zu verfolgen. In Fig. 2 wird bei einem reifen Weibchen von *Piona discrepans* (Koen.) die Lage des

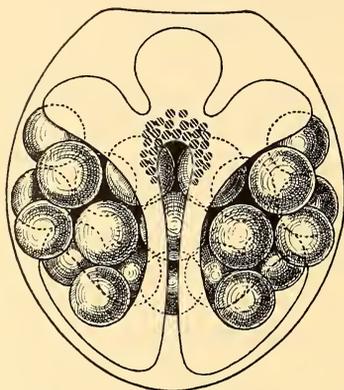


FIG. 2. — *Piona discrepans* (Koen.)

Die Ausdehnung des Mitteldarms bei einem reifen Weibchen. Schwarz-weiss gestrichelt die Lage des Ovars.

Mitteldarms gezeigt. Es ist dabei deutlich zu erkennen, dass die Eier den mittleren Teil des Körpers ganz ausfüllen, und dass der Darm nur im Gebiet des Ganglions seine normale Ausdehnung aufweist (zum Vergleich siehe Fig. 29). Auch in reifen Männchen, deren Vasa efferentia mit der Spermienmasse gefüllt sind, wird der Darm, wenn auch nicht so stark wie beim Weibchen, zusammengedrückt.

Neben den Geschlechtsorganen, die nur zur Zeit der Geschlechtsreife die Darmgestalt beeinflussen, ist es vor allem die dorsoventral verlaufende Körpermuskulatur, die für die Entstehung der meisten Darmaussackungen verantwortlich gemacht werden muss. So entsteht der vorn dreigeteilte Mitteldarm dadurch, dass Muskelbündel, die in der Gegend der Augen ansetzen, schräg nach der Mitte zum Rostralgebiet schräg nach vorn absteigen, dabei in die Darmmasse eindringen und so die Dreiteilung des Mitteldarms hervorrufen. Andere dorsoventrale Muskelbündel, die im ganzen Körpergebiet auftreten können, sind an der Ausbildung weiterer Darmaussackungen ebenfalls beteiligt (Fig. 3).

Grosse Schwankungen der Darmgestalt innerhalb der gleichen Art sind mir nicht aufgefallen, einzig dass bei reifen Weibchen bisweilen kleine und kleinste Darmaussackungen nicht mehr oder nur undeutlich vorhanden sind. Auffallende Verschiedenheiten zwischen den beiden Geschlechtern kommen nach meinen Untersuchungen nicht vor. Auch zwischen Nymphe und Imago sind,

in Bezug auf die Ausgestaltung des Mitteldarms, keine grossen Differenzen beobachtet worden. So ist der Darmverlauf bei *Hygro-bates longipalpis* (Herm.) in beiden Stadien der gleiche, bei *Diplodontus despiciens* (Müll.) ist bei der Imago ein kleines Paar von Darmaussackungen mehr ausgebildet (Fig. 5), dafür fehlt hier der postdivertikuläre Darmrest.

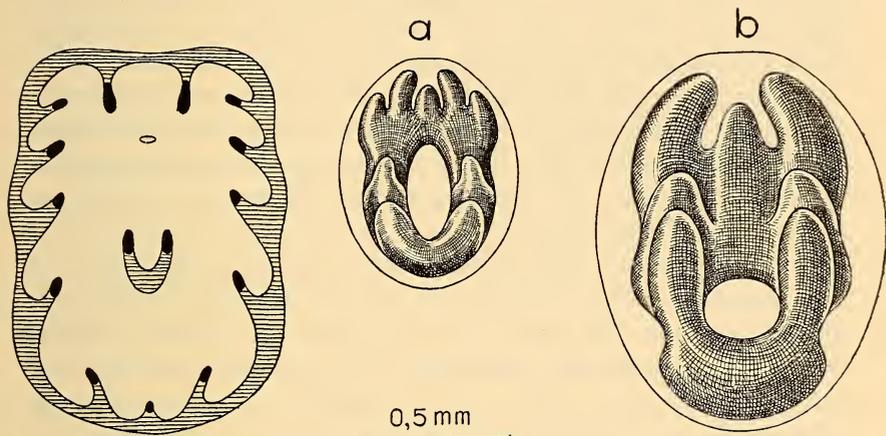


FIG. 3. — *Partnunia steinmanni*  
Walt.

Die Beeinflussung der Darmgestalt durch die dorsoventralen Muskelbündel (schwarz gezeichnet).

FIG. 4. — *Limnesia koenikei*  
Piers.

Ventralansicht des Mitteldarms.

*a* = Nymphe,  
*b* = Imago.

Bei *Limnesia koenikei* Piers. (Fig. 4) ist es dagegen gerade umgekehrt, d. h. im Prosopton-Stadium ist ein Paar unterdrückt. Weitere Untersuchungen an Nymphen werden sicher das Resultat ergeben, dass die Darmgestalt von Nymphe und Imago weitgehend ähnlich ist.

In den weiter hinten beigegeführten Tafeln sind die Darmrekonstruktionen aller von mir untersuchten Hydracarinae zusammengestellt. Wenn auch bei einer ersten Übersicht eine grosse Mannigfaltigkeit erscheint, so versucht man doch unwillkürlich eine Ordnung vorzunehmen und die verschiedenen Darmformen zu gruppieren. Da fällt zunächst auf, dass fast alle Tiere einen vorn dreigeteilten Mitteldarm besitzen, und dass nur die 4 Arten der Gattungen *Hydrovolzia*, *Limnochaeres*, *Eylais* und *Piersigia* eine Sonderstellung einnehmen. Diese 4 Gattungen haben aber auch

im heute gültigen Hydracarinen-System von VIETS (1936) eine besondere Beachtung gefunden, und so sollen diese 4 Tiere in einem späteren Abschnitt getrennt behandelt werden.

Die übrigen Darmformen zeigen in ihrem vorderen Teil immer eine mediane, direkt über dem Ganglion gelegene Darmaussackung, an die sich seitwärts mindestens je eine weitere Aussackung anschliesst. Dieser vorn „dreilappige“ Mitteldarm ist bei meinen Darmrekonstruktionen die vorherrschende Form. Aus den farbigen Bildern älterer Hydracarinenwerke (PIERSIG 1896-1899 und SOAR AND WILLIAMSON 1925-1929) geht ferner hervor, dass diese Darmform auch für die übrigen Gattungen bezeichnend ist, und so kann der Schluss gezogen werden, dass, mit Ausnahme der schon erwähnten 4 Gattungen, der vorn dreilappige Mitteldarm sämtlichen Hydracarinen zu eigen ist.

Für die weiteren Überlegungen ist es ferner wichtig, eine Form des Mitteldarms zu finden, aus der die übrigen Darmformen abgeleitet werden können. Vom formalen Gesichtspunkt aus dürfte dies die einfachste aller vorhandenen Formen sein, wie sie schon in Fig. 1 dargestellt worden ist. Es handelt sich dabei um einen Mitteldarm, der vom Zentralteil nach vorn drei kürzere, nach hinten zwei längere Darmaussackungen entlässt. Diese „Grundform“ dürfte zahlenmässig am stärksten vertreten sein; sie scheint in der Familie der *Hygrobatidae* und *Arrenuridae* sehr häufig vorzukommen. Weiter weist auch die Entwicklung der Hydracarinen auf diese Grundform. Das früheste Stadium in der Ontogenese der Wassermilben, das einen funktionierenden Darm besitzt, ist die sechsbeinige Larve, deren Darmbau aus Fig. 5 b zu ersehen ist. Mit aller Deutlichkeit lassen sich am Mitteldarm von *Diplodontus despiciens* (Müll.) in der vorderen Körperregion drei Darmaussackungen nachweisen, während im hinteren Gebiet nur deren zwei ausgebildet sind. Zahlreiche Abbildungen in der Literatur (z. B. PIERSIG 1896/9) sprechen zwar gegen diese Feststellung. Der mit Dotter gefüllte Mitteldarm der eben geschlüpften Larven ist vorne scheinbar nur zweilappig. Der mediane Blindsack scheint zu fehlen. Auf Grund meiner eigenen Beobachtungen an lebenden Larven von *Diplodontus despiciens* (Müll.), *Piona coccinea* (Koch) und *Hygrobates longipalpis* (Herm.) konnte ich jedoch einwandfrei nachweisen, dass an der Stelle des medianen Sacks das Ganglion beinahe den ganzen Raum beansprucht. Der mediane Mitteldarm-

teil kann sich nur als äusserst flache Aussackung zwischen Körperwandung und Ganglion einschieben und fällt daher beim lebenden Tier nicht ohne weiteres auf. Die Grundform des vorn dreigeteilten Mitteldarms ist also trotzdem vorhanden!

Zusammenfassend kann über das Darmsystem der Hydracarinen folgendes ausgesagt werden: Der Oesophag mündet als dünnes Rohr von der ventralen Seite her in den zentralen Teil des Mitteldarms (Fig. 1, Z). (Dieser wird von den älteren Autoren als „Zentralmagen“ angegeben, doch stimmt diese Bezeichnung sicher nicht, denn der histologische Aufbau ist im ganzen Mitteldarmgebiet derselbe.) Der zentrale Teil des Mitteldarms kann sich je nach der Gattung mehr oder weniger deutlich nach vorne ausweiten und bildet so die unpaare, mediane Aussackung. Auf jeder Seite derselben findet sich noch eine weitere, laterale Ausbuchtung des „Zentralmagens“, so dass im vorderen Körpergebiet die drei typischen Darmaussackungen festgestellt werden können. Diese können zwar (siehe weiter unten) durch eine weitere Aufteilung der beiden lateralen Lappen in ihrer Zahl gesteigert werden, so dass sie in der 3-, 5- oder 7-Zahl vorliegen. Die ungerade Anzahl der Darmaussackungen bringt mit sich, dass über dem Ganglion immer die unpaare, mediane Ausbuchtung liegt.

Während der Zentralteil nach vorne 3 Darmaussackungen entlässt, erstrecken sich nach hinten immer nur zwei Ausbuchtungen, die wiederum verschiedene Abweichungen zeigen können. Die Arachnoideen zeigen in vielen Fällen die Tendenz, die Oberfläche des verdauenden Mitteldarms durch blindsackartige Ausstülpungen zu vergrössern. Es ist darum nicht verwunderlich, wenn diese Erscheinung auch bei den Acarinen, resp. Hydracarinen auftritt. Die Anzahl der Darmaussackungen wird gesteigert und kann schliesslich zu einem Darmbau führen, wie er z. B. in Fig. 5 wiedergegeben worden ist.

Es kann nun im folgenden gezeigt werden, dass eine Reihe steigender, gestaltlicher Komplikationen vom einfachen, die Grundform aufweisenden Mitteldarm zur kompliziertesten Darmform führen kann.

1. Die oben beschriebene Grundform ist im vorliegenden Untersuchungsmaterial bei den folgenden Arten gefunden worden: *Unionicola crassipes* (Müll.), *Neumania limosa* (Koch), *Pionacercus leuckarti* (Piers.), *Aturus crinitus* Thor und *Arrenurus albator* (Müll.).

Ich bin überzeugt, dass diese Gruppe bei weiteren Untersuchungen stark vergrössert werden kann.

2. Der erste Schritt zur Vergrösserung der Darmoberfläche wird in *Feltria armata* Koen. und *Unionicola ypsilophora* (Bonz) vorgenommen. In beiden Fällen werden von den vorderen Aussackungen die beiden lateralen nochmals unterteilt, so dass 5 Ausbuchtungen in der vorderen Körperregion zu erkennen sind. Im hinteren Gebiet hat sich noch nichts verändert.

3. Eine weitere Möglichkeit der Oberflächenvergrösserung wird dadurch erreicht, indem sich die hinteren Darmaussackungen nach hinten verlängern, und da sie hinten keinen Platz mehr finden, werden sie nach unten umgelegt und stossen auf der ventralen Seite mehr oder weniger weit nach vorn. In diese Gruppe gehören: *Litarachna communis* Walt., *Piona discrepans* (Koen.), *Hydrochoreutes krameri* Piers. und *Acercus torris* (Müll.). Auch *Arrenurus cylindratus* Piers. kann hier eingereiht werden.

4. Nur wenige Abweichungen vom vorigen Schema zeigen die beiden Formen *Hygrobates longipalpis* (Herm.) und *Rivobates norvegicus* (Thor).

5. Eine weitere Steigerung ist bei den beiden *Piona*-Arten, *Piona coccinea* (Koch) und *Piona conglobata* (Koch) zu bemerken. Hier werden nicht nur die hinteren Aussackungen ventral umgelegt und zum Teil verzweigt, auch die vorderen Lappen verlängern sich und werden entsprechend, diesmal aber dorsal, nach hinten umgeklappt. Hier nimmt auch der Rest des postdivertikulären Darms an der Oberflächenvergrösserung teil, indem er als Doppelbildung erscheint.

6. Die Ausbildung weiterer Darmaussackungen führt schliesslich zu komplizierten Formen, wie sie in *Teutonia cometes* (Koch) und *Lebertia tuberosa* Thor dargestellt worden sind. Bei beiden Gattungen ist jedoch die Grundform des Mitteldarms immer noch klar zu erkennen.

7. Eine maximale Steigerung der Oberflächenvergrösserung wird durch zahlreiche kleine und kleinste Ausbuchtungen in der Gattung *Hydryphantes* erreicht. Der für alle Hydracarininen typische, vorn dreigeteilte Mitteldarm ist auch hier zu finden, nur mit dem Unterschied, dass die kleinen Aussackungen dem Darm ein eigenes Gepräge geben. In der hinteren Körperhälfte ist die Darmform etwas abgeändert, indem vom zentralen Hohlraum aus seitwärts

und nach hinten je drei Aussackungen entlassen werden. Diese können ihrerseits noch weitere Ausbuchtungen aufweisen. Der letzte und hinterste Sack entspringt als unpaarer Hohlraum dem Zentralteil und gabelt sich erst weit hinten in zwei Aussackungen. Vor dieser Aufteilung wird ventralwärts ein unpaarer Darmteil entlassen, der gegen den Exkretionsporus tendiert und als Rest des postdivertikulären Darms angesehen werden muss. V. SCHAUB (1888) hat diesen Teil als Enddarm gedeutet und will bei *Hydryphantes dispar* (v. Schaub) seine Ausmündung in der präoralen Öffnung gesehen haben. In der von mir untersuchten Art *Hydryphantes ruber* (de Geer) ist diese Öffnung nicht zu finden, und es besteht, wie schon früher erwähnt, kein Zweifel, dass v. SCHAUB sich getäuscht hat. Es kann noch auf die Tatsache hingewiesen werden, dass gerade das *Hydryphantes*-Material grosse Schwierigkeiten für die Herstellung geeigneter Schnittserien bietet, und so ist es sehr leicht möglich, dass v. SCHAUB auf Grund unvollständiger Serien zu seiner Behauptung gekommen ist. Ich gebe die Rekonstruktion des Mitteldarms von *Hydryphantes ruber* (de Geer) nur mit gewissen Vorbehalten wieder, denn es ist sehr wohl möglich, dass auch die hinteren Darmaussackungen zahlreiche weitere kleine Ausbuchtungen gebildet haben. Da in meinem Material gerade an jener Stelle der Darm durch die starke Ausdehnung der Geschlechtsprodukte nicht zu seiner vollen Ausbreitung kommen kann, und ich nur über geschlechtsreife Tiere habe verfügen können, so ist es nicht ausgeschlossen, dass das ganze Darmsystem ein traubenartiges Aussehen erhält, eine Beobachtung, die v. SCHAUB bei *Hydryphantes dispar* (v. Schaub) auch wirklich gemacht hat.

### 3. DER RINGFÖRMIGE MITTELDARM

Bei mehreren Hydracarinengattungen ist der ringförmige Mitteldarm eine überaus interessante Erscheinung. Schon MICHAEL (1895) hat diesen in *Lundbladia petrophila* (Mich.) entdeckt und versucht eine Erklärung zu geben, wie diese so auffällige Form wohl entstanden sein mag. Er nimmt an, dass die beiden hinteren Darmaussackungen weit hinten in der Medianebene zusammengestossen seien, und dass die trennende Darmwand durch einen

ihm unbekanntem Prozess aufgelöst worden sei. Weiter hat auch POLLOCK (1898) in *Hydrachna inermis* Piers. einen Darmring gefunden, nur mit dem Unterschied, dass bei dieser Art die verdauende Oberfläche durch zahlreiche Darmaussackungen vergrößert wird. SIG THOR (1903) erwähnt den ringförmigen Darmkanal ebenfalls, gibt aber eine andere Deutung seiner Entstehung. Nach ihm sollen die Genitalorgane von der ventralen, das Exkretionsorgan von der

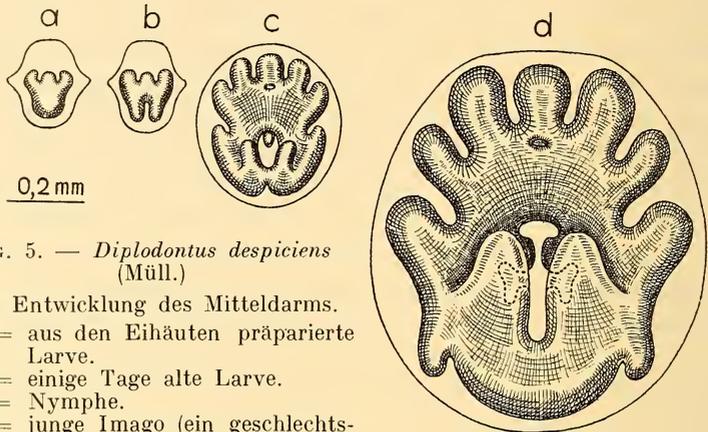


FIG. 5. — *Diplodontus despiciens* (Müll.)

Die Entwicklung des Mitteldarms.

- a = aus den Eihäuten präparierte Larve.
- b = einige Tage alte Larve.
- c = Nymphe.
- d = junge Imago (ein geschlechtsreifes Tier ist doppelt so gross).

dorsalen Seite her in die Darmmasse, wie sie z. B. in Fig. 5 a dargestellt worden ist, eingedrungen sein. Die beiden Organe stossen ungefähr im Zentrum des Körpers zusammen, der vorerst einheitliche Mitteldarm wird auseinandergetrieben, und es entsteht so der ringförmige Mitteldarm.

Auf Grund meiner entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen an *Diplodontus despiciens* (Müll.) ist es mir gelungen, die Ansicht THORS zu widerlegen. Der vollständige Ablauf der Epimorphose dieser Art ist zwar noch nicht in allen Einzelheiten bekannt, doch ist es leicht möglich, die freien Stadien (Larve, Nymphe und Prosopton) zu finden. Wird eine kurz vor dem Schlüpfen stehende Larve aus den Eihäuten gelöst, so kann beim lebenden Tier wegen der transparenten Haut die Form des mit Dotter gefüllten Mitteldarms erkannt werden. Im vorderen Körperabschnitt sind die drei schon erwähnten Darmaussackungen zu verfolgen, während hinten sich noch eine geschlossene Masse ausdehnt (Fig. 5 a). Das Exkre-

tionsorgan liegt in der hinteren Körperregion als runde, stark abgeflachte Blase noch deutlich unterhalb des Mitteldarms und ist beim Schlüpfen prall gefüllt mit zahllosen Guaninkristallen.

Untersuchen wir eine etwas ältere Larve, die sich schon einige Zeit auf der Wasseroberfläche umhergetummelt hat, so zeigt sich im hinteren Teil der zuerst einheitlichen Darmmasse eine mediane Einschnürung, die sowohl im lebenden Tier als auch auf Schnittpräparaten nachzuweisen ist. Die früher ventral abgeflachte Exkretionsblase liegt nicht mehr unter dem Mitteldarm; sie hat sich um 90° gedreht, steht jetzt senkrecht zur Horizontalebene und beginnt von hinten her in den Darmkomplex einzudringen. Es entstehen dabei die beiden hinteren Darmaussackungen (Fig 5 b), und damit ist die Grundform des Mitteldarms erreicht.

Die auf der Wasseroberfläche laufende Larve muss, will sie sich weiter entwickeln, Chironomiden anfallen (WESENBERG-LUND 1918). Sie durchläuft auf diesen Insekten sowohl das Nymphochrysalis-Stadium als auch das Nymphophan-Stadium und verwandelt sich schliesslich zur freilebenden Nympe. Es ist mir leider nicht gelungen, diese Ruhestadien zu finden. Der Nymphendarm besitzt aber eine Gestalt, die uns gestattet, die inzwischen durchgemachten Veränderungen zu rekonstruieren. Die beiden hinteren Darmaussackungen haben sich in der Zwischenzeit verlängert, haben aber für die Ausdehnung nach hinten keinen Platz gefunden und sind darum auf der ventralen Seite nach vorne umgelegt worden, eine Erscheinung wie sie schon im vorangegangenen Kapitel bei *Acercus*, etc. beschrieben worden ist. Das Exkretionsorgan ist etwas nach vorne verlagert worden, steigt vom Exkretionsporus als trichterförmiges Organ senkrecht in die Höhe und verteilt sich auf der dorsalen Fläche des Mitteldarms. Im hinteren Teil des Körpers ist es nun verschwunden und gibt den beiden hinteren Darmaussackungen die Möglichkeit, sich aneinander zu legen. Durch einen uns unbekanntem Prozess werden die trennenden Wände aufgelöst, und damit ist der ringförmige Mitteldarm entstanden. Die Verschmelzung der hinteren Darmaussackungen ist in der Nympe noch nicht beendet, denn in der Medianebene ist eine Einschnürung immer noch deutlich vorhanden. Gegenüber dem Larvendarm ist bei der Nympe die verdauende Oberfläche vergrössert worden, indem zu den drei vorderen Aussackungen auf jeder Seite noch je zwei weitere angegliedert werden, so dass

die 7 nach vorn gerichteten Ausbuchtungen der Imago schon in diesem Stadium vorhanden sind. Zu beachten ist ferner der kleine Rest des postdivertikulären Darms.

Die beiden nächsten Ruhestadien (Teleiochrysalis- und Teleiophan-Stadium) konnten ebenfalls nicht aufgefunden werden, doch erfolgen während dieser Umwandlung nur unwesentliche Veränderungen. Die mediane Einschnürung im hinteren Teil und der Rest des postdivertikulären Darms sind bei der Imago verschwunden; durch einige kleinere Ausbuchtungen wird, abgesehen von der zunehmenden Grösse des Tieres, die Oberfläche des Mitteldarms noch weiter vergrössert.

Dank der eben beschriebenen Vorgänge ist es mir möglich geworden, die Hypothese THORS zu widerlegen. Das Exkretionsorgan wird demnach ventral angelegt und verlagert sich im Laufe der Entwicklung nach oben. Es kann daher nicht von der dorsalen Seite her in die einheitliche Darmmasse eindringen. Die Genitalorgane kommen für den Prozess der Darmdurchdringung nicht in Frage, denn sie liegen in der Nymphe als schwach ausgebildeter Zellhaufen direkt hinter dem Ganglion unter dem Darm, also an einer Stelle, wo der Mitteldarm gar keine Umwandlungen erfährt. In einer Beziehung kann ich zwar THOR Recht geben: das Exkretionsorgan übt tatsächlich auf die Formgestaltung des Darms einen Einfluss aus, aber in einem ganz anderen Ausmasse, als sich THOR vorgestellt hat. Durch die ventro-dorsale Wanderung des Exkretionsorgans entstehen in der Larve die hinteren Darmaussackungen. An der späteren Bildung des ringförmigen Mitteldarms hat das Exkretionssystem jedoch keinen Anteil.

Der ringförmige Mitteldarm ist bei den Hydracarininen keine seltene Erscheinung, er konnte bei den Vertretern von mindestens 6 Familien nachgewiesen werden. Es handelt sich dabei um die folgenden Arten:

- Protzia eximia* (Protz)
- Partnunia steinmanni* Walt.
- Hydrachna inermis* Piers. nach POLLOCK
- Hydrachna globosa* (de Geer)
- Sperchon koenikei* Walt.
- Sperchon denticulatus* Koen.
- Sperchon brevirostris* Koen.
- Thyas rivalis* Koen.
- Lundbladia petrophila* (Mich.) nach MICHAEL

*Paniscus michaeli* Koen.  
*Diplodontus despiciens* (Müll.)  
*Limnesia undulata* (Müll.)  
*Limnesia koenikei* Piers.  
*Limnesia maculata* (Müll.)  
*Lebertia violacea* Viets

Der Vollständigkeit halber müssten hier auch noch die Vertreter von *Limnochares* und *Piersigia* erwähnt werden. Bei beiden Tieren tritt ebenfalls ein ringförmiger Mitteldarm auf, doch ist er vollständig anders gestaltet und fällt darum aus der Reihe der oben zitierten Arten (siehe Kapitel 5!).

Das Auftreten des ringförmigen Mitteldarms kann dem Systematiker wichtige Hinweise über die Stellung der einzelnen Gattungen resp. Familien im heute gültigen System geben. Bevor ich aber auf die Verwertung meiner Untersuchungen näher eintreten kann, müssen in einem nächsten Kapitel die noch nicht ausführlich beschriebenen Vertreter der 4 schon erwähnten Gattungen behandelt werden.

#### 4. SPEZIALFÄLLE

Die Gattungen *Hydrovolzia*, *Limnochares*, *Eylais* und *Piersigia* nehmen in Bezug auf ihre Darmgestalt darum eine Sonderstellung ein, weil sie den vorn dreilappigen Mitteldarm nicht besitzen.

Die drei vorderen Darmaussackungen entstehen, wie schon erwähnt worden ist, dadurch, dass vorne die beiden dorsoventral verlaufenden Muskelbündel in die Darmmasse eindringen, wobei immer eine unpaare, mediane Ausbuchtung entstehen muss. Diese kann als der nach vorn ausgeweitete Zentralteil gedeutet werden. Bei den vier oben genannten Genera fehlt diese mediane Ausbuchtung. An ihrer Stelle liegt ein stark ausgeprägtes Muskelbündel, das von der Dorsalfläche senkrecht zum Rostralgebiet absteigt und so die Darmgestalt entscheidend beeinflusst.

In jedem der vier Fälle erscheint vorn eine gerade Anzahl von Darmaussackungen, eine Tatsache, auf die bis heute noch nie hingewiesen wurde. Die vier Mitteldarm-Rekonstruktionen lassen zwar deutlich erkennen, dass die Darmform bei jeder Gattung verschieden ist, und dennoch können, infolge des Auftretens des medianen Muskelbündels, die vier so grundverschiedenen Gattun-

gen zu einer, wenn auch uneinheitlichen Gruppe zusammengefasst werden.

Die Gattung *Eylais* ist zum ersten Mal von CRONEBERG (1878) anatomisch untersucht worden. Der Verfasser gibt in seinem (russisch geschriebenen) Hauptwerk über *Eylais extendens* (Müll.) drei Abbildungen des Mitteldarms, die zunächst den streng bilateral-symmetrischen Bau charakterisieren. Weder CRONEBERG, noch die übrigen Autoren, die sich später mit dieser Gattung beschäftigt haben, erkannten die Ausnahmestellung des Darms in Bezug auf seine Form. Einzig THON (1906) macht in einer kurzen Bemerkung auf histologische Eigenheiten aufmerksam. Wie bei *Hydryphantes*, so wird auch bei *Eylais* wegen der zahlreichen kleinen Darm-aussackungen der Eindruck eines „maulbeerartigen“ Gebildes hervorgerufen. CRONEBERG hat im gesamten 34 Blindsäcke gefunden. Trotzdem ich dieser Zahl keine grosse Bedeutung zumesse, habe ich in Fig. 6 a doch versucht, ebenfalls auf der einen Körperseite 17 Aussackungen nachzuweisen. Die Abbildung von *Eylais soari* Piers. lässt immerhin erkennen, dass, wenn auch die allerkleinsten Ausbuchtungen mitgezählt werden, diese in einer weitaus grösseren Zahl vorliegen.

Beim Studium der Acarinenliteratur habe ich nun auffallende Zusammenhänge zwischen *Eylais* und der parasitischen Zecke *Argas* entdeckt. In Fig. 6 b ist der Mitteldarm von *Argas persicus* (Wildh.) nach den Ergebnissen von ROBINSON and DAVIDSON (1914) dargestellt worden. Um einen Vergleich vornehmen zu können, ist dabei nur die rechte Körperhälfte berücksichtigt worden. Wenn auch die Zeichnung von *Argas* nur ein Schema sein dürfte, so findet sich doch eine weitgehende Übereinstimmung zwischen dem Darm von *Argas* und dem von *Eylais*. Bei beiden Gattungen dringt die mediane Einbuchtung sowohl von vorn als auch von hinten so stark in die Darmmasse ein, dass die beiden Hälften des Mitteldarms nur auf einer kurzen Strecke miteinander in Verbindung stehen. Durch eine, zwar willkürlich vorgenommene Nummerierung habe ich zu zeigen versucht, dass die Aussackungen in Zahl und Lage miteinander verglichen werden können. Immerhin dürfen die Nummern nicht als feste Einheiten bewertet werden. Die Tatsache, dass zu der einen Nummer je nachdem ein oder zwei Blindsäcke gezählt worden sind, deutet darauf hin, dass auch eine andere Zuordnung vorgenommen werden kann. Auffallend für

den Vergleich der beiden Gattungen sind die tiefen Einschnitte zwischen den Darmaussackungen 3—4, 9—10 und 12—13, und wenn sich auch die Blindsäcke in ihrer Lage nicht ganz genau entsprechen, so ist die Aehnlichkeit der beiden Darmformen doch so gross, dass eine nahe Verwandtschaft der beiden Darmformen nicht bestritten werden kann.

Wohl kann der Einwand gemacht werden, dass in *Argas* der Enddarm ausgebildet ist, in *Eylais* hingegen fehlt. Es ist aber schon früher auf die Reduktionsvorgänge des Enddarms aufmerksam gemacht worden. Gerade bei den Ixodiden sind solche nachgewiesen worden, und da die Argasiden ebenfalls zu dieser Tiergruppe gerechnet werden, ist es nicht ausgeschlossen, dass solche Reduktionserscheinungen auch in einem eventuellen Verwandtschaftskreis der Argasiden vorkommen können. Eine Verwandtschaft

der beiden Genera *Eylais* und *Argas* kann nicht nur durch den gleichen anatomischen Bau des Mitteldarms wahrscheinlich gemacht werden, sondern auch durch eine auffallende Eigenschaft des Vorderdarms. Der Pharynx von *Argas persicus* (Wildh.) hat im Querschnitt eine Y-förmige Gestalt. Von einem Arm des Y zum anderen spannen sich Muskelzüge (die Constrictores), die mit den radiär angeordneten Dilatatores den Pharynx so bewegen können, dass eine Saug- und Druckpumpenwirkung entsteht. Nach VITZTHUM (1931) ist *Argas* die einzige Gattung unter den *Parasitiformes*, deren Pharynx mit den oben beschriebenen Constrictores versehen ist; sie nimmt daher eine Sonderstellung ein. Auffallend ist, dass auch in *Eylais undulosa* Koen. dieselben

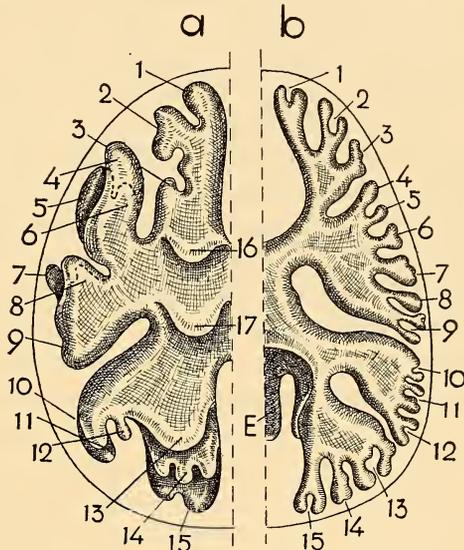


FIG. 6. — a = *Eylais soari* (Piers).  
b = *Argas persicus* Wildh.

Vergleich des Mitteldarms.

1—17 = Darmaussackungen.

E = Enddarm, nur bei Argas.

Muskelzüge vorhanden sind, und dass gerade *Eylais* wegen dieser Eigenschaft unter den *Trombidiformes* eine Ausnahmestellung aufweist. So drängt sich auch aus diesem zweiten Grunde der Schluss auf, dass *Argas* und *Eylais* nahe verwandt sein müssen. Es wäre sicher interessant, den Vergleich der beiden Gattungen auch mit den übrigen Organen durchzuführen. Ich bin schon jetzt davon überzeugt, dass in einer vergleichend-anatomischen Untersuchung der beiden Genera noch weitere verwandtschaftliche Beziehungen aufgedeckt werden können.

Über die Gattung *Piersigia* liegen nur wenige histologische Beobachtungen von THOR (1903) vor; eine anatomische Beschreibung der Darmgestalt fehlt jedoch. Die Darmrekonstruktion von *Piersigia intermedia* Will. lässt auf jeden Fall im vorderen Körpergebiet sechs Darmaussackungen erkennen, also auch hier eine gerade Anzahl. Diese sechs Ausstülpungen vereinigen sich nach hinten zu einem Darmring, der seinerseits nach hinten auf jeder Seite eine Aussackung entlässt, die sich sowohl nach vorn als auch nach hinten erstreckt. Leider fand ich beim Studium der Acarinenliteratur bei den Landmilben keine Darmform, die einen ähnlichen Vergleich wie bei *Eylais* ermöglicht. Immerhin ist es auch hier möglich, dass eine terrestrische Milbe gefunden werden kann, deren Darmform einen Vergleich mit *Piersigia* gestattet, um auch so verwandtschaftliche Beziehungen aufzudecken.

Auf die eigenartige Stellung der Gattung *Limnochaeres* im System der Hydracarinen ist schon mehrmals hingewiesen worden. So hat u. a. THON (1906) histologische Eigenheiten gefunden, die nur dieser Gattung zukommen sollen. Weiter erinnert auch LUNDBLAD (1927) daran, dass die 4 Augen an ein stabförmiges medianes Chitinschild (die sog. Crista) gelagert sind, eine Eigenschaft, die sonst bei Trombidien nachzuweisen ist. Schliesslich möchte VITZTHUM (1931) *Limnochaeres* als eine wasserbewohnende *Trombidium*-Form bezeichnen.

Die Gestalt des Mitteldarms von *Limnochaeres aquatica* (L.) ist bis heute noch nie genau beschrieben worden. Einzig NORDENSKIÖLD (1898) gibt eine etwas unklare Darstellung des „Lebermagens“. Da die Tiere keine feste Gestalt annehmen und im Trockenen als roter Klumpen in sich zusammenfallen, ist die Fixierung sehr erschwert. Im fixierten Zustand nehmen die Tiere in den meisten Fällen eine unregelmässige Form an, und so fällt es schon aus

diesem Grunde sehr schwer, eine genaue Rekonstruktion der Anatomie zu geben. Es konnte zunächst gezeigt werden, dass der Mitteldarm von *Limnochaeres* nicht in allen Exemplaren gleich gebaut ist. Nur schon dadurch unterscheidet er sich von sämtlichen hier untersuchten Hydracarinen. Verschiedene kleinere und grössere Darmaussackungen können bei dem einen oder anderen Tier fehlen. Immerhin ist sämtlichen von mir untersuchten Exemplaren von *Limnochaeres aquatica* (L.) der folgende Grundplan zu eigen. In der vordersten Körperregion ist immer eine gerade Anzahl von Aussackungen vorhanden (2 oder 4). Dann folgt ein doppeltes, nebeneinander liegendes Ringsystem. Diesem schliesst sich, ebenfalls in offener Verbindung, nach hinten ein weiterer Darmring an. In der hier vorliegenden Darmrekonstruktion ist noch eine weitere Komplikation zu entdecken, denn an den hinteren Darmring ist noch ein weiterer Darmring zugefügt. Ich habe den letzteren nur in einem Falle auffinden können. Einige kleinere Darmaussackungen (höchstens 8) treten je nach den Tieren an verschiedenen Stellen auf, in ihrer Lage sind sie jedoch nie streng fixiert. Da die Vermutung nahe liegt, *Limnochaeres* als nächste Verwandte der *Trombidiidae* zu betrachten, so wäre es interessant, den Darmbau dieser Tiere ebenfalls kennen zu lernen. Es liegen aber noch keine vergleichende Untersuchungen vor. Ich habe zwar einige Vertreter dieser Gruppe näher untersucht und im vordersten Körpergebiet tatsächlich eine gerade Anzahl von Darmaussackungen (2 oder 4) aufgefunden. Dagegen fehlt das Ringsystem, wie es oben beschrieben worden ist. Immerhin ist es durchaus möglich, dass eine „*Trombidium*-Form“ gefunden werden kann, deren Darmbau dem von *Limnochaeres* entspricht.

Die letzte in diesem Kapitel zu besprechende Gattung ist *Hydrovolzia*. Diese Wassermilbe nimmt schon wegen verschiedener morphologischer Einzelheiten im heutigen System eine Sonderstellung ein. Verschiedene Autoren (z. B. WALTER 1922 und LUNDBLAD 1927) haben auf weitgehende Aehnlichkeiten zwischen dieser Gattung und den Halacariden aufmerksam gemacht. In der im Jahre 1925 erschienenen Arbeit von H. THOMAE fehlt leider eine genaue Beschreibung der Darmgestalt bei Halacariden, so dass ich mich hier mit der Publikation von H. LOHMANN (1888) begnügen muss. In dieser findet sich in Fig. 21 Taf. I eine, wahrscheinlich nach einem lebenden Tier gezeichnete Abbildung der

Nymphe von *Halacarus fabricii* Lohm. Diese Nymphe besitzt eine transparente Haut, durch die der orange gefärbte Mitteldarm deutlich durchschimmert. In Fig. 7 a habe ich versucht, die LOHMANN'sche Zeichnung möglichst wahrheitsgetreu zu übernehmen, um sie mit der Darmrekonstruktion von *Hydrovolzia placophora* (Monti) zu vergleichen. Der Vergleich zeigt auch hier eine weit-

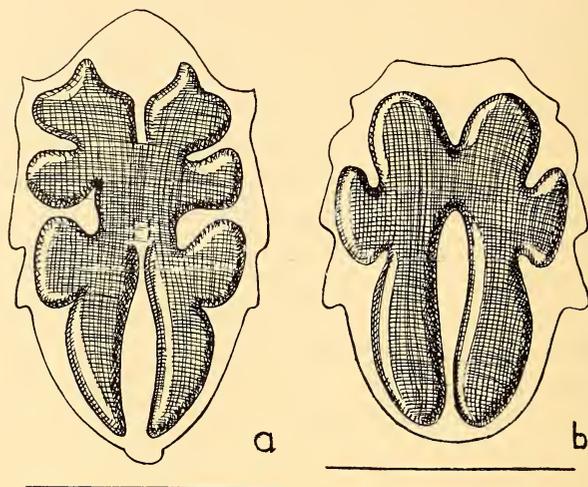


FIG. 7. — a = *Halacarus fabricii* Lohm.  
b = *Hydrovolzia placophora* (Monti)  
Vergleich des Mitteldarms.

gehende Übereinstimmung! Beide Tiere sind in ihrer Anatomie bilateral-symmetrisch aufgebaut. Der Mitteldarm ist vorn zweigeteilt, und nur die Anzahl der seitlichen Aussackungen ist etwas verschieden. Wie schon bei *Limnochares*, so bin ich auch in diesem Falle davon überzeugt, dass sich eine Halacaride finden lässt, deren Darmbau mit dem von *Hydrovolzia* übereinstimmen wird, und so die nahe Verwandtschaft der Halacariden mit den Hydrovolziden endgültig beweisen dürfte.

##### 5. KRITISCHE BETRACHTUNG DES ZUR ZEIT GÜLTIGEN HYDRACARINEN-SYSTEMS

Eine vergleichend-anatomische Untersuchung an Hydracarinen ist bis jetzt noch nie durchgeführt worden. Neben THON (1906)

ist es vor allem NORDENSKIÖLD (1898), der auf die grosse Bedeutung einer solchen Untersuchung hingewiesen hat. Die Systematiker berücksichtigen nach seinen Ausführungen die anatomischen Eigenschaften viel zu wenig; sie bauen ihr System nur auf Grund äusserer Charaktere (Palpenbau, Genitalplatten etc.) auf. Die wenigen anatomischen Untersuchungen, die bis heute vorliegen, beschäftigen sich meistens nur mit einer Art, und nur THOR (1903) verfügte über ein grosses Material an prostigmatischen Milben, unterliess es aber, seine wertvollen Beobachtungen für das System auszuwerten.

Das mir zur Verfügung stehende Material ist nun so reichhaltig, dass ich es wagen kann, eine solche vergleichend-anatomische Studie durchzuführen. Ich hoffe zeigen zu können, dass auch die inneren Organe den Systematikern wertvolle Fingerzeige liefern können. Wenn hier vorerst nur der Mitteldarm berücksichtigt worden ist, so nur darum, weil er das auffälligste Organ ist, das sich wegen seiner Grösse sehr gut verfolgen lässt. Erst wenn die anderen Organe (Speicheldrüsen, Hautdrüsen, Geschlechtsorgane, Zentralorgan etc.) entsprechend behandelt worden sind, und wenn auch mehr entwicklungsgeschichtliche Beobachtungen vorliegen, kann versucht werden, das heute gültige System nötigen Falles abzuändern. Es liegt mir ferne, heute schon ein neues System aufzustellen. Meine Studie soll zunächst dazu dienen, sichere Verwandtschaftsbeziehungen durch anatomische Belege zu festigen, vermutete Beziehungen wahrscheinlicher zu machen oder zu widerlegen. Ich bin mir vollständig darüber im klaren, dass meinen Ergebnissen grosse Mängel anhaften müssen, weil nicht sämtliche Hydracarin-Genera in den Kreis der Untersuchung einbezogen werden konnten.

Das heutige System der Hydracarin hat den grossen Nachteil, dass die „Gruppe“ der Wassermilben nur auf Grund einer biologischen Eigenschaft aufgestellt worden ist. Sämtliche Milben, die ihren Aufenthalt dauernd im Wasser haben, werden zu dieser Gruppe, zu der übrigens auch die Meeremilben gehören, gerechnet. Die Lebensweise hat auf den Bau der Tiere entscheidend eingewirkt, und so ist eine, wenn auch nur äussere Einheitlichkeit entstanden. Diese ist also nicht durch die Einheit in der Abstammung bedingt, sie stellt ein Konvergenzphänomen dar! Es gilt heute als sicher erwiesen, dass die Hydracarin polyphyletischen Ursprungs sind,

d. h. mehrere terrestrische Milbengruppen haben ihre Vertreter ins Wasser geschickt.

Für die folgenden Betrachtungen halte ich mich an das zur Zeit gültige System, wie es von VIETS im Jahre 1936 aufgestellt worden ist. Die grosse Zahl aller bekannten Wassermilben wird zunächst in 2 Gruppen untergebracht, den Süsswassermilben = *Hydrachnellae* und den Meeresmilben = *Halacaridae*. Da die letzteren auch im Süsswasser zu finden sind, muss die zweite Gruppe zerlegt werden, neben den *Halacaridae* s. str. müssen die *Poro-halacaridae* berücksichtigt werden. Auch die erste Gruppe muss aus verschiedenen Gründen zerlegt werden; VIETS stellt darum 9 Superfamilien auf.

An den Anfang sämtlicher Hydracarinen-Systeme werden immer die 4 Gattungen gestellt, die in Kapitel 4 als Spezialfälle schon behandelt worden sind. Aus allen Bemerkungen geht immer wieder hervor, dass gerade diese 4 Gattungen den Systematikern in der Klassifizierung gewisse Schwierigkeiten bieten. Es darf darum nicht verwundern, wenn sie je nach dem Autor verschieden eingereiht worden sind.

1. In der ersten Superfamilie der *Hydrovolziae* findet sich die hier untersuchte Gattung *Hydrovolzia*. Dass *Hydrovolzia placophora* (Monti) durch ihren Darmbau auffällt, ist schon erwähnt worden. Nach LUNDBLAD (1927) weicht diese Gattung nicht nur durch den morphologischen Bau der Imago von den „echten Süsswassermilben“ ab, sondern auch wegen des Baues der Larve, des Schadonophanstadiums und des Teleiophanstadiums. Darum glaubt LUNDBLAD, dass *Hydrovolzia* im System der *Hydrachnellae* keinen Platz finden kann. Er möchte diese Gattung als Verbindungsglied zwischen *Hydrachnellae* und *Halacaridae* betrachten. Nach meiner Ansicht muss sogar eine energische Abtrennung von den *Hydrachnellae* vorgenommen werden und *Hydrovolzia* endgültig zu den Halacariden gerechnet werden. Die Entdeckung der Süsswasserhalacariden hat schon gezeigt, dass der Aufenthalt im Meereswasser für das System nicht mehr entscheidend sein kann, und da wir umgekehrt *Hydrachnellae* aus dem Meere kennen, muss mit aller Deutlichkeit auf die Problematik der oben erwähnten Zweiteilung hingewiesen werden. Die Aufstellung der Halacariden ist ohne Zweifel berechtigt, und so zwingt sich zunächst die folgende Klassifizierung auf:

## A. HALACARIDAE

1. Familie: *Halacaridae* s. str.
2. » *Porohalacaridae*
3. » *Hydrovolziidae*

Möglicherweise müssen die ersten zwei Familien weiter unterteilt werden; vielleicht können sie aber auch zusammengefasst werden, so dass wir dann zur Einteilung nach OUDEMANS (siehe VITZTHUM 1931) gelangen, der die 3. Kohorte der *Prostigmata* als *Pleuromerengona* bezeichnet, und diese weiter in die 2 Familien der *Halacaridae* und *Hydrovolziidae* einteilt.

2. Auch die VIETS'sche Superfamilie der *Limnocharae* nimmt eine Sonderstellung ein, denn die 3 Familien der *Limnocharidae*, *Eylaidae* und *Protziidae* dürften kaum als eine einheitliche Gruppe betrachtet werden.

Die Familie der *Limnocharidae* (mit ihrem Vertreter *Limnochares aquatica* (L.)) nimmt schon in Bezug auf ihre Darmgestalt eine Sonderstellung ein. Auch die morphologischen Merkmale deuten darauf hin: Die Verlagerung der Augen in die Medianlinie des Körpers und die Verschmelzung mit der Crista erinnern stark an die *Trombidiidae*. Die scherenförmigen Palpen der Larven, der eigenartige Bau des Maxillarorgans und die Beschaffenheit des Schadonodermas weisen nach LUNDBLAD (1927) „der Gattung *Limnochares* eine isolierte Stellung zu und rechtfertigen die Aufstellung einer besonderen Familie.“ Diese „isolierte Stellung“ ist tatsächlich vorhanden, und darum bin ich der Auffassung, dass *Limnochares* im System der *Hydrachnellae* nichts zu suchen hat. Die Gattung muss herausgenommen werden und im System der *Prostigmata* einen neuen Platz einnehmen. Die nahe Verwandtschaft mit den landbewohnenden Trombididen ist unbestritten, und so erscheint es mir als selbstverständlich, *Limnochares* als eine der vielen Gattungen der *Trombidiidae* zu betrachten.

Die Familie der *Eylaidae* zerfällt nach VIETS in die beiden Subfamilien der *Eylainae* und *Piersigiinae*.

Zu den *Eylainae* gehören die zahlreichen mehr oder weniger berechtigten Arten und Varietäten der Gattung *Eylais*. Diese ist gekennzeichnet durch den Besitz einer medianen Augenbrille, welche einzig und allein nur dieser Gattung zukommt. Es ist mir gelungen die beiden Arten *Eylais degenerata* Koen. und *Eylais*

*soari* Piers. näher zu untersuchen, wobei sich u. a. eine vollständige Übereinstimmung des Darmbaus gezeigt hat. Diese Feststellung bestätigt die Ansicht der Systematiker, welche die Gattung als eine sehr einheitliche Gruppe betrachten.

Die *Piersigiinae* dürften kaum sehr nahe verwandt mit den *Eylainae* sein. Die Augenstellung von *Piersigia* ist die normale. Schon LUNDBLAD (1927) macht auf die verschiedene Augenstellung der beiden Genera aufmerksam und sagt aus, „dass die beiden Gattungen unmöglich näher miteinander verwandt sein können“. Er schlägt darum vor, *Piersigia* in einer besonderen Familie unterzubringen. Der Darmbau von *Piersigia intermedia* Will. ist, wie schon erwähnt, bilateral-symmetrisch aufgebaut. Immerhin ist es denkbar, diese Darmgestalt durch Zufügung kleinster Darmaussackungen zu einer gewissen Aehnlichkeit mit *Eylais* zu bringen („maulbeerartiges“ Aussehen), so dass es auch im Hinblick auf den Darmbau verständlich erscheint, wenn VIETS den beiden Gattungen einen gewissen Verwandtschaftsgrad zuweist.

Auf jeden Fall müssen nach meiner Ansicht die beiden Gattungen aus der „Gruppe“ der *Hydrachnellae* herausgenommen werden und im Acarinen-system einen neuen Platz erhalten. Ob nun die *Eylaidae* direkt an die Argasiden angeschlossen werden können (siehe Kapitel 4), ist zunächst mehr als fraglich, denn sonst müsste das OUDEMANS'sche Acarinen-System von Grund aus geändert werden. Eines der wichtigsten Kriterien ist nämlich nach OUDEMANS die Lage der Stigmenöffnungen. Nun aber liegen bei *Eylais* und den übrigen Wassermilben „die Stigmen grundsätzlich median vor den Mandibulae“; bei den Argasiden jedoch sind die „Stigmen hinter oder fast neben den Coxae III“. Es ist klar, dass auf Grund meiner nicht einwandfrei nachgewiesenen Einzelbeobachtung das heutige Acarinen-System noch nicht geändert werden muss. Wichtig erscheint mir zunächst nur, die Ergebnisse von Beobachtungen bekannt zu geben, die später für eine inzwischen nötig gewordene Diskussion verwendet werden können.

Die dritte Familie der VIETS'schen Superfamilie der *Limnocharae* sind die *Protziidae*. Von diesen sind *Protzia eximia* (Protz) und *Partnunia steinmanni* Walt. auf ihren Darmbau hin untersucht worden. Hier erscheint nun zum ersten Male der vorn dreigeteilte Mitteldarm. Dieser ist sämtlichen übrigen, noch zu besprechenden Wassermilben zu eigen. Es ist sicher statthaft, diese restlichen,

in ihrer Zahl weitaus überragenden Wassermilben in eine „Gruppe“ höherer Ordnung zusammenzufassen. Um nicht einen neuen Ausdruck für diese Gruppe zu schaffen übernehme ich die VIETS'sche Nomenklatur und bezeichne diese Gruppe von nun an als

#### HYDRACHNELLAE S. STR.

Was nun die *Protziidae* anbetrifft, so müssen diese im Hinblick auf ihre Darmgestalt von den *Limnocharae* herausgenommen werden. Auch die morphologischen Eigenschaften sind nicht derart, dass *Limnocharaes*, *Eylais* oder *Piersigia* als nahe Verwandte von *Protzia* betrachtet werden könnten. Die Superfamilie der *Limnocharae* ist zu unhomogen, sie hat keine Berechtigung und muss daher aufgelöst werden.

*Protzia eximia* (Protz) und *Partnunia steinmanni* Walt. besitzen einen deutlich entwickelten postdivertikulären Darm. Die Ausbildung von 7 Darmaussackungen im vorderen Darmgebiet lässt auf eine gegenseitige nahe Verwandtschaft schliessen, was auch durch morphologische Eigenheiten gezeigt werden kann. Die Verschmelzung der beiden hinteren medianen Darmblindsäcke hat bei beiden Arten stattgefunden, doch ist sie noch nicht vollständig; die hintere mediane Einschnürung ist noch deutlich erkennbar.

3. Die dritte Superfamilie ist nach VIETS diejenige der *Hydrachnae*. Sie besteht aus einer einzigen Gattung, nämlich *Hydrachna* mit 5 Subgenera. Die von KÆNIKE (1893) aufgestellte *Bargena*-Form ist, wie dies WALTER und BADER (1952) gezeigt haben, keine eigene Gattung, sie dürfte höchstens als 6. Untergattung betrachtet werden. *Hydrachna globosa* (de Geer) nimmt wegen ihrer eigenartigen Darmgestalt eine Sonderstellung ein. Wohl ist hier, wie POLLOCK (1898) zum ersten Mal gezeigt hat, ein Darmring vorhanden, die Darmaussackungen haben aber einen ganz anderen Verlauf als bei den übrigen Gattungen mit dem typischen Darmring. NORDENSKIÖLD (1898) hat ferner auf das merkwürdige Verhalten der Organisation der Mundteile hingewiesen (eingliedrige Mandibeln etc.) und findet eine „grössere Übereinstimmung“ zwischen *Hydrachna* und *Rhyncholophus*, einer prostigmatischen Landmilbe. Es wäre sicher interessant, diese Milbe auf ihren Darmbau hin zu untersuchen, um eine eventuelle Übereinstimmung der Darmgestalt zu finden. Es liesse sich dann

über das Einwandern der Landmilben ins Wasser vielleicht mehr aussagen, als dies heute getan werden kann.

Eines ist sicher, die *Hydrachnae* nehmen im System der *Hydrachnellae* s. str. eine Sonderstellung ein, und ich bin mit VIETS durchaus einverstanden, wenn *Hydrachna* als Vertreter einer besonderen Superfamilie betrachtet werden muss.

4. In der vierten Superfamilie der *Hydryphantae* finden wir die Vertreter von 4 Familien, von denen zunächst die *Hydryphantidae* besprochen werden sollen.

Am Darmbau von *Hydryphantes ruber* (de Geer) fällt sofort auf, dass ein Darmring, wie er bei den nächsten Familien vorkommt, fehlt. Zahlreiche kleine und kleinste Darmaussackungen sind hier zu bemerken. Sie geben dem Darm ein „maulbeerartiges“ Gepräge, wie es sonst nirgends bei den *Hydrachnellae* s. str. zu finden ist. Darum bin ich der Ansicht, dass *Hydryphantes*, entsprechend wie *Hydrachna*, einer eigenen Superfamilie zugewiesen werden sollte, aus der dann die nächsten Familien entschieden herausgenommen werden müssen.

Die hier untersuchten *Thyasidae* besitzen nämlich den schon früher beschriebenen ringförmigen Mitteldarm. Auch die von MICHAEL (1895) beschriebene *Lundbladia petrophila* (Mich.) hat einen solchen Darmring. Aus der Zeichnung MICHAELS kann entnommen werden, dass diesem je 4 Darmaussackungen entspringen. Da die Abbildung auf Grund einer Microsektion ausgeführt worden ist, so dürften die einzelnen Blindsäcke nicht in ihrer richtigen Lage eingezeichnet worden sein. Ein strenger Vergleich mit meinen Darmrekonstruktionen ist daher nicht möglich. Bei *Thyas rivalis* Koen. sind u. a. in der hintersten Körperregion 3 deutliche Aussackungen zu entdecken, diese sind bei *Paninus torrenticolus* Piers. nur noch schwach angedeutet und verschwinden bei *Paninus michaeli* Koen. vollständig (die beiden *Paninus*-Arten stimmen sonst in ihrem Darmbau vollständig überein). Auf ein merkwürdiges Verhalten muss hier noch aufmerksam gemacht werden. In einem einzigen, von mehreren untersuchten Exemplaren von *Paninus torrenticolus* Piers. entspringt vom hinteren Teil des Darmrings nach vorn eine unpaare Aussackung. Ich habe diese in Fig. 18 dargestellt, möchte aber betonen, dass es sich hier um einen Einzelfall handelt, der eventuell als abnormales Verhalten gewertet werden muss.

Vergleicht man die Darmform von *Panisus* mit *Protzia* oder *Partnunia*, so fällt es nicht schwer, eine weitgehende Aehnlichkeit zu entdecken. Diese wird ferner durch weitere anatomische Eigenheiten (auf die ich hier leider nicht eintreten kann) bekräftigt, so dass ich darum den Schluss ziehen muss, dass die *Protziidae*, trotz ihres verschiedenartigen Baus von Genitalgebiet etc. allernächste Verwandte der *Thyasideae* sein müssen!

Die Familie der *Diplodontidae* ist hier in ihrem kosmopolitischen Vertreter *Diplodontus despiciens* (Müll.) untersucht worden, dessen Mitteldarm eine Gestalt besitzt, die als eine etwas vereinfachte *Panisus*-Form angesehen werden kann. Die von den Systematikern angenommene nahe Verwandtschaft dürfte mit dieser Beobachtung bekräftigt werden.

5. In der 5. Superfamilie der *Lebertiae* hat VIETS 8 Familien untergebracht, von denen hier leider nur 3 besprochen werden können.

Von den mir zur Verfügung stehenden *Sperchonidae*: *Sperchon denticulatus* Koen., *Sperchon koenikei* Walt. und *Sperchon brevirostris* Koen. kann zunächst ausgesagt werden, dass sie unter sich in ihrem Darmbau vollständig übereinstimmen. Der ringförmige Mitteldarm hat eine auffallende Aehnlichkeit mit dem von *Diplodontus*. Bei beiden Gattungen sind im vorderen Körpergebiet 7 Darmaussackungen zu entdecken, die bei *Diplodontus* nebeneinander, bei *Sperchon* z. T. übereinander angeordnet sind. Das hintere Darmgebiet ist hingegen etwas verschieden, indem bei *Sperchon* je eine ventrale Verbindungsbrücke (siehe auch Fig. 8 f) zu beobachten ist. Nun aber ist die systematische Stellung der *Sperchoniden* immer noch umstritten, denn die einen Autoren sehen in *Sperchon* einen Vertreter der ehemaligen „*Limnocharae*“, einer früher weiter gefassten Superfamilie (siehe VIETS 1926), die anderen einen solchen der „*Hygrobatae*“. LUNDBLAD (1927) hat die *Limnochariden*-Merkmale den *Hygrobatiden*-Merkmalen gegenübergestellt und kommt zum Schluss, dass die *Sperchon*-Arten den „*Limnochariden*“ am nächsten stehen. Ich möchte diese Ansicht in abgeänderter Form unterstützen, indem ich *Sperchon* zunächst als nahe Verwandte von *Diplodontus* ansehen möchte.

Die aus zahlreichen Arten bestehende Familie der *Lebertiidae* ist schon früh in Untergattungen aufgeteilt worden, was auf Grund meiner Studien berechtigt erscheint. *Pilolebertia violacea*

Viets unterscheidet sich mit ihrem ringförmigen Mitteldarm deutlich von *Pseudolebertia tuberosa* Thor einer *Lebertia*-Art, die keinen Darmring besitzt. Wohl stossen im zentralen Teil des Tieres die Darmwandungen aufeinander; diese sind aber auf allen Rekonstruktionsschnitten deutlich vorhanden, so dass keine offene Verbindung des Darmlumens vorhanden ist. Innerhalb der *Lebertiidae* findet also ein Übergang vom Darmring in die zunächst noch stark modifizierte Grundform des Hydracarinendarms statt! Über die Bedeutung dieser Erscheinung soll in einem letzten Kapitel diskutiert werden.

Die *Teutoniidae* weisen mit *Teutonia cometes* (Koch) auf eine gewisse Verwandtschaft mit der oben erwähnten *Pseudolebertia*, und ich gehe mit VIETS einig, der *Teutonia* und *Lebertia* als nahe Verwandte betrachtet. LUNDBLAD (1927) glaubt indessen nicht, dass die beiden Gattungen näher verwandt sein können, denn die auffallende Drüse der 4. Epimere bei *Teutonia* soll bei *Lebertia* fehlen. Eine solche Drüse ist zwar vorhanden, es ist nach THOR (1902) die *Glandula globosa*, die aber weiter vorn, in der Nähe der Mundöffnung mündet. Ich habe die beiden Drüsen ebenfalls verfolgt. Da ihr histologischer Bau identisch ist, so scheint es mir berechtigt, diese Drüsen als homologe Gebilde zu betrachten. Dass die Drüsenmündungen an verschiedenen Orten, aber immerhin innerhalb des Epimeralgebiets, liegen, spricht nicht gegen eine mögliche Verwandtschaft.

6. Die 6. Superfamilie der *Pionae* hat unter ihren 9 Familien, wenigstens im Hinblick auf die Darmgestalt, eine Ausnahmeform:

Die *Limnesiidae* nehmen mit ihrem ringförmigen Mitteldarm eine Sonderstellung ein! Die 3 Arten: *Limnesia koenikei* Piers., *Limnesia undulata* (Müll.) und *Limnesia maculata* (Müll.) ergeben in ihrem Darmbau ein einheitliches Bild und bestätigen erneut die Beobachtung, dass innerhalb einer Gattung keine grossen Schwankungen auftreten. Die einzige Verschiedenheit zeigt das Prosopon-Stadium von *Limnesia koenikei* Piers.; denn hier sind im vorderen Gebiet nur 3, an Stelle der 5 Darmaussackungen der beiden anderen Arten zu finden. Indessen sind in der Nymphe der ersten Art (siehe Fig. 4) die 5 vorderen Blindsäcke noch ausgebildet. Da sämtliche Vertreter der noch zu besprechenden Familien den Darmring nicht mehr besitzen, fällt *Limnesia* aus der Reihe. Sie muss anderswo eingereiht werden, und es drängt sich eine

Angliederung an die „Gruppe“ mit dem ringförmigen Mitteldarm auf. Die Bedeutung dieser Erkenntnis muss ebenfalls noch diskutiert werden.

Überblickt man die restlichen Darmrekonstruktionen, so fällt eine gewisse Einheitlichkeit auf. Es ist darum für mich verständlich, wenn all diese Formen im früheren VIETS'schen System (1926) in 2 grosse Superfamilien zusammengefasst worden sind, den „*Hygrobatae*“ und den „*Arrhenurac*“. Erst später hat VIETS (1936) diese 2 Superfamilien in 4 aufgelöst. In wie weit diese Auflösung berechtigt ist, möchte ich schon darum nicht entscheiden, weil mein Material in dieser Gruppe doch zu wenig reichhaltig ist.

Immerhin scheint mir eine Zusammenfassung aller, hier noch zu besprechenden Arten in eine einzige Superfamilie eher möglich. Ich möchte darum in den *Hygrobatae* alle Formen zusammenfassen, welche die Grundform des Hydracarinen-Darms in mehr oder weniger starker Differenzierung besitzen. Es sind dies die folgenden Familien, resp. Subfamilien:

Die Subfamilie der *Hygrobatinae* ist schon seit einiger Zeit in 6 Untergattungen aufgelöst worden, von denen hier *Hygrobates* s. str. und *Rivobates* näher untersucht worden sind. *Hygrobates longipalpis* (Herm.), *Hygrobates calliger* Piers. und *Hygrobates foreli* (Lebert) stimmen in ihrem Darmbau vollständig überein. *Rivobates norvegicus* (Thor) verhält sich zwar im Prinzip gleich, hat aber durch 2 mediane Aussackungen und durch die starke Verlängerung der nach unten umgelegten Blindsäcke eine bedeutend grössere Oberfläche. Die Aufstellung dieser Subgenera dürfte demnach berechtigt erscheinen. Dasselbe gilt auch für die Subfamilie der *Unionicolinae*, von der die Vertreter von 2 Subgenera gefunden werden konnten. *Unionicola* (s. str.) *ypsilophora* (Bonz) hat vorn 5 Darmaussackungen, *Unionicola* (*Hexatax*) *crassipes* (Müll.) hingegen nur deren 3. Also auch hier kleine Verschiebungen in Bezug auf die Darmgestalt.

In der Subfamilie der *Pioninae* unterscheidet VIETS (1936) je nach dem Bau des Genitalorgans 3 Untergattungen. Die Rekonstruktion des Mitteldarms bestätigt die Richtigkeit dieser Auffassung. Vom 1. Subgenus konnte *Piona* (*Dispersipiona*) *conglobata* (Koch), vom 2. *Piona* (s. str.) *coccinea* (Koch) und vom 3. *Piona* (*Tetrapiona*) *discrepans* (Koen.) untersucht werden. Auch hier kann, wie oben, die entsprechende Feststellung gemacht

werden. Weiter fällt noch auf, dass innerhalb der Gattung eine Verminderung der Darmoberfläche vor sich geht, denn mit *Tetrapiona* nähern wir uns schon sehr der Grundform des Hydracarinens-Darms.

Überhaupt kann in der Familie der *Pionidae* die Vereinfachung der Darmgestalt bis zur Grundform verfolgt werden. An die *Tetrapiona* — Art können nämlich ohne weiteres *Hydrochoreutes krameri* Piers. und *Acercus torris* (Müll.) angeschlossen werden, und mit *Pionacercus leuckarti* (Piers.) ist endlich die Grundform des Hydracarinendarms erreicht.

Es bleibt noch nachzuholen, dass, immer noch in der 6. Superfamilie der *Pionae*, die Familien der *Pontarachnidae* mit *Litarachna communis* Walt. (aus Banyuls), der *Feltriidae* mit *Feltria armata* Koen. und der *Unionicolidae* mit *Unionicola ypsilophora* (Bonz), *Unionicola crassipes* (Müll.) und *Neumania limosa* (Koch) ganz in den Rahmen unserer Betrachtungen passen.

7. Die 7. Superfamilie der *Axonopsae* ist hier nur mit *Aturus cinitus* Thor vertreten, einer Hydracarine mit der Grundform des Mitteldarms.

8. Von der 8. Superfamilie der *Mideopsae* ist leider kein Tier gefunden worden.

9. Die letzte Superfamilie der *Arrhenurae* ist hier mit 2 Arten in den Kreis unserer Studie gezogen worden. Die Gattung *Arrenurus* wird heute in 4 Subgenera aufgelöst. In *Arrenurus* (s. str.) *albatator* (Müll.) existiert hinter dem Genitalfeld kein „Anhang“. Der Mitteldarm ist gleich gebaut wie bei den zuletzt beschriebenen Arten, d. h. es ist auch hier die Grundform erreicht. *Arrenurus* (*Megaluracarus*) *cylindratus* Piers. besitzt hingegen den langgestreckten Anhang, in den auch der Mitteldarm einzudringen vermag. Der vorn dreigeteilte Darm entlässt nach hinten die beiden bekannten Darmaussackungen, die kurz vor Beginn des Anhangs ventral nach vorn umbiegen, nach hinten aber sich in den Anhang verlängern.

Abschliessend möchte ich die Ergebnisse meiner Darmstudien in einer Tabelle zusammenfassen. Diese erscheint in Form eines „Systems“. Von diesem muss gesagt werden, dass es auf keinen Fall als „das neue Hydracarinens-System“ betrachtet werden darf! Es soll zunächst nur als Diskussionsgrundlage dienen.

Wie schon festgestellt worden ist, sind die Hydracarinens polyphyletischen Ursprungs; sie werden einzig und allein nur wegen

eines biologischen Merkmals (Aufenthalt im Wasser) zu einer Einheit zusammengefasst, die niemals als systematische Einheit bewertet werden darf. Um diese Uneinheitlichkeit zu dokumentieren, habe ich die von mir untersuchten Wassermilben in 4 „Gruppen“ untergebracht, von denen noch nicht gesagt werden kann, ob sie als gleichwertig anzusehen sind. Es ist zwar nach meiner Meinung durchaus möglich, sie als gleichwertige Kohorten des OUDEMANS'schen Systems zu betrachten. Weiter muss noch darauf hingewiesen werden, dass die nun folgenden Benennungen der Kohorten, Superfamilien etc. vollständig unverbindlich sind und nicht als definitiv betrachtet werden dürfen. Nach all diesen einschränkenden Bemerkungen erst kann die folgende Tabelle aufgestellt werden.

## HYDRACARINA

## A. HALACARIDA

1. Familie: *Halacaridae* s. str.
2. » *Porohalacaridae*
3. » *Hydrovolziidae*

## B. HYDRACHNELLA S. STR.

1. Superfamilie: *Hydrachnae*
2. » *Hydryphantae* s. str.
3. » *Thyasinae*
  1. Familie: *Protziidae*
  2. » *Thyasidae*
  3. » *Diplodontidae*
  4. » *Sperchonidae*
  5. » *Limnesiidae*
4. Superfamilie: *Lebertiae*
  1. Familie: *Lebertiidae*
  2. » *Teutoniidae*
5. Superfamilie: *Hygrobatae*
  1. Familie: *Pionidae*
  2. » *Hygrobatidae*
  3. » *Unionicolidae*
  4. » *Pontarachnidae*
  5. » *Feltriidae*
  6. » *Axonopsidae*
  7. » *Arrenuridae*

## C. LIMNOCHARIDA

1. Familie: *Limnocharidae*

## D. EYLAIDA

1. Familie: *Eylaidae*2. » *Piersigiidae*

## 6. SCHLUSSBETRACHTUNGEN

Wie eingangs schon erwähnt worden ist, zweifelt heute niemand mehr daran, die Wassermilben von den Landmilben abzuleiten. Und doch möchte ich auch über dieses Problem einige ergänzende Bemerkungen machen.

Innerhalb der *Hydrachnellae* s. str. können 2 verschiedene Gruppen unterschieden werden. Die einen hat schon WALTER (1922) als „Thyas-artige Formen“ bezeichnet, denen ich die „Hygrobat es - artigen Formen“ entgegenstellen möchte, um einige Eigenschaften vergleichen zu können.

1. Biologie der Imagines: Unter den Thyas-artigen Formen gibt es mehrere Arten, die als quellbewohnende Wassermilben längere Zeit in feuchtem Moos gehalten werden können (*Partnunia*, *Panisus*, *Protzia* etc.). Nach VIETS (1936) soll es *Thyas*-Arten geben, „die sogar eine gewisse Neigung haben, das Wasser zu verlassen. Diese, gewissen Landmilben ähnlichen Wassermilben bestätigen durch ihr noch konservatives Verhalten gegenüber dem Milieu ihr phylogenetisch jüngeres Alter“. Ganz anders verhalten sich hingegen die *Hygrobat es*-artigen Formen, die in ihrer Lebensweise streng an das Wasserleben gebunden sind.

2. Morphologische Eigenschaften: Gleich wie bei den Landmilben ist die Haut beinahe aller Thyas-artigen Formen mit Papillen oder Stacheln besetzt. Die Extremitäten sind typische Landextremitäten mit normal ausgebildeten Haaren und Borsten. Die Endkrallen sind „dick“, d. h. sie sind noch eine Laufkrallen. Im Gegensatz dazu haben die *Hygrobat es*-artigen Formen eine glatte Haut, die Extremitäten sind häufig mit Schwimmhaaren versehen, und die Endkrallen sind äusserst zart gebaut, d. h. sie sind keine Laufkrallen mehr. Die gestaltliche Anpassung an das Wasserleben ist also bei der zweiten Gruppe viel weiter fortgeschritten.

3. **Geschlechtsdimorphismus:** Die beiden Geschlechter der Thyas-artigen Formen können nur schwer voneinander unterschieden werden, während bei den Hygrobatess-artigen Formen der Geschlechtsdimorphismus sehr stark ausgeprägt sein kann.

4. **Biologie der Larven:** Bei den Thyas-artigen Formen sind, mit Ausnahmen wie bei den Sperchoniden, die Larven nicht an das Wasserleben angepasst. Sie steigen nach dem Ausschlüpfen an die Wasseroberfläche empor und versuchen von dort für ihre weitere Entwicklung ein geeignetes Insekt zu finden. Ganz anders verhalten sich dagegen die Larven der zweiten Gruppe. Diese vermögen nie aus eigenem Antrieb das Wasser zu verlassen. Für ihre Weiterentwicklung setzen sie sich entweder auf eine im Wasser lebende Insektenlarve fest und können beim Schlüpfen derselben auch auf die Imago gelangen, oder aber sie machen ihre Entwicklung bis zur Nymphe in der Eihaut durch und brauchen das Wasser also nie zu verlassen. Es zeigt sich demnach bei den Hygrobatess-artigen Formen eine strengere Bindung an das Wasserleben.

5. **Larvenextremitäten:** Die Extremitäten der Thyas-artigen Larven sind sechsgliedrig, die der Hygrobatess-artigen Formen dagegen nur fünfgliedrig. Diese Erscheinung ist nach WALTER (1922) als eine Reduktionserscheinung, bedingt durch das Wasserleben, aufzufassen.

6. **Apodermale Organe:** Die Metamorphose der Hydracarinen ist für unseren Vergleich ebenfalls von grosser Bedeutung. Bekanntlich unterscheiden wir zwischen der Larve und der Imago (auch Prosopon genannt) 3 weitere Stadien, wovon 2 Ruhestadien und ein freilebendes Stadium, Nymphe genannt. Die Entwicklung geht in der folgenden Reihenfolge vor sich:

1. Larve
2. 1. Ruhestadium = Nymphophanstadium
3. Nymphe
4. 2. Ruhestadium — Teleiophanstadium
5. Imago

Die Apodermata der Ruhestadien besitzen Organe, die WALTER (1920) als Nymphophan- resp. Teleiophanorgan, pharyngeales Organ, Maxillarfeld und Epimeralfeld bezeichnet hat. „Diese Organe müssen früher besser entwickelt gewesen sein. Sie üben

heute keinerlei Funktionen mehr aus, und ihr Auftreten kann nur noch dadurch erklärt werden, dass die Ruhestadien nichts anderes als rückgebildete Nymphenstadien darstellen. Einst lebten sie als freie, bewegliche Geschöpfe, waren also auch mit den zur Bewegung notwendigen Organen ausgerüstet. Zwischen Larve und Imago waren nicht nur eine Nympe, es waren ihrer drei eingeschaltet“. Nun aber sind bei Landmilben, wie z. B. bei den Oribatiden in der Tat drei freie Nymphenstadien vorhanden, so dass die Theorie WALTERS sehr viel für sich hat. Nach dem Einwandern bestimmter Landmilben ins Wasser sind zwei von den freien Nymphenstadien zu Ruhestadien umgewandelt worden. Die apodermalen Organe erinnern noch an das ursprüngliche Verhalten. Sie sind bei den Thyas-artigen Formen noch recht deutlich ausgebildet, bei den Hygrobatas-artigen Formen hingegen sind sie mehr oder weniger stark reduziert.

Fassen wir nun alle erwähnten Punkte zusammen (WALTER gibt übrigens noch weitere an, wie Eiablage, Sprengung der Kitt-hülle etc.), so darf sicher die berechtigte Folgerung gezogen werden, dass unter den *Hydrachnellae* s. str. die Thyas-artigen Formen mehr Eigenschaften besitzen, die an das frühere Landleben erinnern. Die Hygrobatas-artigen Formen sind besser an das neue Medium angepasst, die Einwanderung ins Wasser muss früher erfolgt sein als bei der ersten Gruppe.

In der folgenden Tabelle sind die einzelnen Punkte nochmals einander gegenübergestellt. Ich möchte nur noch darauf hinweisen, dass Punkt 4 und 6 mir nicht unbedingt beweiskräftig genug erscheinen, um das späte Einwandern der Thyas-artigen Formen ins Wasser zu beweisen.

<i>Thyas-artige Formen</i>	<i>Hygrobatas-artige Formen</i>
1. Mehrere Vertreter können längere Zeit ausserhalb des Wassers leben.	Streng an das Medium gebundenes Wasserleben.
2. Haut papillös oder stachelig.	Haut glatt.
3. „Landextremitäten“ mit Borsten oder Haaren und Laufkrallen.	„Wasserextremitäten“ mit Schwimmhaaren (fakultativ) und zarten Krallen.
4. Kein Sexualdimorphismus.	Ausgeprägter Sexualdimorphismus.
5. Larve verlässt das Wasser aus eigenem Antrieb.	Larve verlässt das Wasser nicht aus eigenem Antrieb.

- |  |  |
|--|--|
| 6. Sechsgliedrige Larven-<br>extremitäten. | Fünfgliedrige Larven-<br>extremitäten.     |
| 7. Apodermale Organe gut ent-<br>wickelt.  | Apodermale Organe schwach ent-<br>wickelt. |

Auf Grund meiner anatomischen Untersuchungen ist ein wei-  
terer Punkt anzufügen, der den Darmbau berücksichtigt, nämlich:

- |  |  |
|--|--|
| 8. Komplizierter Darmbau und<br>ringförmiger Mitteldarm. | Vereinfachter Darmbau und<br>Grundform des Hydracarinен-<br>darms. |
|--|--|

Damit kommen wir nochmals auf den ringförmigen Darmkanal  
zu sprechen. Lassen wir *Hydrachna* unberücksichtigt, und verglei-  
chen wir die übrigen vorliegenden Arten mit einem Darmring.

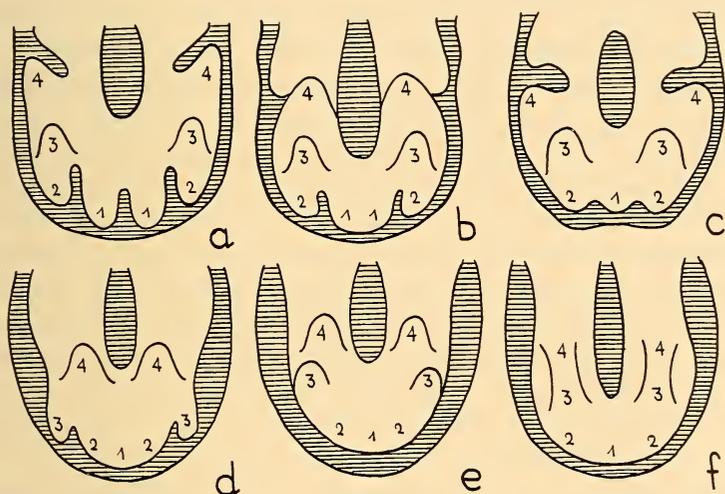


Fig. 8. — Entwicklungsreihe des ringförmigen Mitteldarms  
in der Thyas-Gruppe.

- a = *Protzia eximia* (Protz)  
b = *Thyas rivalis* Koen.  
c = *Paniscus torrenticulus* Piers.  
d = *Diplodontus despiciens* (Müll.)  
e = *Limnesia koenikei* Piers.  
f = *Sperchon koenikei* Walt.

In Fig. 8 ist das Darmgebiet der hinteren Körperhälfte der  
Thyas-artigen Formen dargestellt worden. Die vordere Körper-  
hälfte eignet sich nicht für unseren Vergleich, da im Prinzip

bei allen Arten 7 vordere Darmaussackungen festgestellt werden können. Ziehen wir in Betracht, dass kleinere Verschiedenheiten das Bild nicht wesentlich stören, so erscheint in unserer Figur eine Entwicklungsreihe. Es ist ein allmählicher Übergang von komplizierten Verhältnissen in eine einfachere Darmgestalt vorhanden. Es ist versucht worden, diesen Übergang mit Hilfe geeigneter Nummerierung der Darmaussackungen deutlicher zu machen. Die Entwicklungsreihe dürfte kaum bezweifelt werden, fraglich ist zunächst nur, in welcher Richtung diese Reihe gelesen werden muss. Die Entwicklungsgeschichte gibt uns u. a. die Lösung dieser Frage (ich verweise auf die obenstehende Tabelle). Von den ersten Arten (*Protzia* etc.) wissen wir, dass die Larven aus eigenem Antrieb das Wasser verlassen, von *Sperchon* und *Limnesia* kennen wir hingegen das gegenteilige Verhalten. Also sind die ersten Arten spät ins Wasser eingewandert, bei den letzten ist dies dagegen zu einem früheren Zeitpunkt geschehen. Damit gelangen wir zur bedeutungsvollen Erkenntnis, dass durch das Einwandern ins Wasser die Gestalt des Mitteldarms beeinflusst wird. Je länger eine Form im Wasser gelebt hat, umso einfacher wird der Darmring und nimmt schliesslich eine Gestalt an, wie wir sie in *Sperchon* antreffen. Die Gattung *Limnesia* ist hier ebenfalls im Schema aufgenommen worden, weil die Darmform ganz gut in die Entwicklungsreihe passt. Es scheint damit *Limnesia* ein Vertreter der Thyas-artigen Formen zu sein. Vom Standpunkt des Systematikers ist diese Einreihung kaum zulässig, denn es sind keine auffallende morphologische Eigenschaften vorhanden, die auf eine nahe Verwandtschaft von *Limnesia* mit den übrigen Thyas-artigen Formen weisen. Überhaupt kann die Gruppe der Thyas-artigen Formen vorerst noch gar nicht scharf begrenzt werden (auch WALTER schweigt sich in dieser Beziehung aus!). Es ist möglich, die Thyas-artigen Formen der Familie der *Thyasidae* gleichzustellen, oder der Superfamilie der *Hydryphantae*, oder gar den ehemaligen „*Limnocharidae*“ unter Weglassung der 4 Spezialformen. Es ist aber auch nicht ausgeschlossen, die Thyas-artigen mit meiner vorläufigen Superfamilie der *Thyasinae* zu identifizieren. Auf jeden Fall muss ein bedeutend reichhaltigeres Material erschöpfend ausgewertet werden, bis diese Frage entschieden werden kann. Es ist schliesslich auch denkbar, dass der Begriff „Thyas-artige Formen“ wieder verschwinden muss, nachdem er vorerst nur dazu

dienen soll, eine Diskussion über das Problem eines neuen Systems zu ermöglichen.

WALTER (1922) stellt übrigens der soeben besprochenen Gruppe die „Lebertia-artigen Formen“ entgegen. Damit will er sicher die eigenartige Stellung von *Lebertia* dokumentieren. Die Vertreter dieser Gattung müssen noch nicht so lange im Wasser gelebt haben wie die übrigen (ehemaligen) *Hygrobatae*. Die Haut gewisser *Lebertia*-Arten besitzt noch schwach angedeutete Papillen, die anderer Arten ist dagegen glatt und höchstens liniert, d. h. dem Wasserleben besser angepasst. Eine entsprechende Beobachtung kann hier zugefügt werden. Bei gewissen *Lebertia*-Arten ist noch ein deutlicher Darmring vorhanden, bei anderen löst sich dieser auf. Innerhalb dieser Gattung ist damit die fortschreitende Entwicklung zur Vereinfachung der Darmgestalt, die noch weiter zu *Teutonia* führt, augenfällig demonstriert.

Was WALTER nur vermutet hat, wird durch anatomische Eigenheiten stärker unterstützt. Die „Lebertia-artigen Formen“ nehmen eine Sonderstellung ein, es dürfte nicht möglich sein, sie direkt an die „Thyas-artigen Formen“ anzuschliessen, was in meinem Entwurf eines neuen Systems gebührend berücksichtigt worden ist. Der weitere Anschluss an die „Hygrobates-artigen Formen“ ist von *Teutonia* aus gedanklich leicht vorzunehmen. Diese Gruppe bildet in Bezug auf ihre Darmgestalt eine Einheit, die auch durch die *Arrhenuræ* nicht gestört wird.

Die Entwicklungsreihe, die durch eine abnehmende Zahl von Darmaussackungen charakterisiert wird, kann nicht bezweifelt werden. Diese Reduktionserscheinung tritt sowohl beim ringförmigen Mitteldarm auf, als auch bei der Grundform. Diese Reduktion steht in einem Zusammenhang mit der Dauer des Wasserlebens. Je länger der Aufenthalt im Wasser gedauert hat, desto kleiner ist die Zahl der Darmaussackungen, d. h. die verdauende Darmoberfläche wird verkleinert!

In der Ontogenese von *Diplodontus despiciens* (Müll.) (Fig. 5) kann nun eine Steigerung der Zahl der Darmaussackungen verfolgt werden, d. h. die Darmoberfläche wird vergrößert. Da die Ontogenese, wenigstens in einzelnen Zügen, als Wiederholung der Stammesgeschichte anzusehen ist, so besteht hier ein Widerspruch: Ontogenie und Phylogenie scheinen sich in diesem Falle nicht zu decken.

Auf Grund meines Literaturstudiums an Landmilben kann ich die Feststellung machen, dass innerhalb der Landmilben die Vergrößerung der Darmoberfläche zu höher stehenden Formen führt. Diese besitzen durchwegs einen komplizierten Darmbau, also z. B. den ringförmigen Mitteldarm. Diese hochstehenden Formen schicken ihre Vertreter ins Wasser. Die erst kürzlich eingewanderten Milben besitzen den mit vielen Aussackungen versehenen Mitteldarm. Die etwas früher eingewanderten Milben zeigen eine zunehmende Vereinfachung, und in den am frühesten eingewanderten Acarinen wird die Grundform des Mitteldarms erreicht. Es sind darum innerhalb der *Acarina* zwei Reihen zu verfolgen:

1. Die progressive Reihe: Diese führt innerhalb der Landmilben vom einfachen Mitteldarm, also von der Grundform, zum komplizierten Darmgebilde.
2. Die regressive Reihe: Diese führt nach dem Einwandern ins Wasser vom komplizierten Mitteldarm zurück zum einfachen. Im Laufe der Stammesgeschichte wird also die Rückkehr zum ursprünglichen Verhalten angebahnt.

#### LITERATURVERZEICHNIS

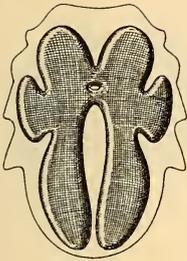
- BADER, C. 1938. *Beitrag zur Kenntnis der Verdauungsvorgänge bei Hydracarin*. Rev. Suisse d. Zool. Bd. 45.
- CLAPARÈDE, E. 1868. *Studien an Acariden*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 18.
- CRONEBERG, A. 1878. *Über den Bau von Eylais extendens*. Nachr. d. Ges. d. Freunde d. Naturk. Moskau. Bd. 29.
- HALLER, G. 1881. *Die Hydrachniden der Schweiz*. Mitt. d. Bern. Naturf. Ges. Heft 2.
- KRAMER, P. 1875. *Grundzüge zur Systematik der Milben*. Arch. f. Naturges. Bd. 43.
- LOHMANN, H. 1888. *Die Unterfamilie der Halacaridae*. Murr. Diss. Jena.
- LUNDBLAD, O. 1927. *Die Hydracarin* Schwedens. Zool. Bidrag Uppsala. Bd. 11.
- MICHAEL, A. D. 1895. *A Study of the Internal Anatomy of Thyas petrophilus*. Proc. Zool. Soc. London.
- MILLOT, J. 1926. *Contribution à l'histophysiologie des aranéides*. Bull. biol. d. France et d. Belg. Suppl. Bd. 8.

- NORDENSKIÖLD, E. 1898. *Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und Systematik der Hydrachniden*. Acta Soc. Scient. Fenn. Bd. 24.
- PIERSIG, R. 1896/9. *Deutschlands Hydrachniden*. Zoologica. Bd. 9.
- POLLOCK, H. M. 1898. *The Anatomy of Hydrachna inermis*. Diss. Leipzig.
- REUTER, E. 1909. *Zur Morphologie und Ontogenie der Acariden*. Acta Soc. Scient. Fenn. Bd. 36.
- ROBINSON & DAVIDSON. 1914. *The Anatomy of Argas persicus*. Parasitol. Bd. 6.
- V. SCHAUB, R. 1888. *Über die Anatomie von Hydrodroma*. Sitz. Ber. K. Akad. Wiss. Wien. Bd. 97.
- SCHMIDT, U. 1935. *Beiträge zur Anatomie und Histologie der Hydracarin*. Zeitschr. f. Morph. u. Oek. d. Tiere. Bd. 30.
- SOAR & WILLIAMSON. 1925/9. *The British Hydracarina*. Roy. Soc. Bd. 110/111/115.
- THOMAE, H. 1925. *Beiträge zur Anatomie der Halacariden*. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 47.
- THON, K. 1906. *Monographie der Hydrachniden Böhmens*. Arch. f. d. nat. wiss. Landesdurchf. Böhmens. Bd. 12.
- THOR, S. 1902. *Eigenartige, bisher unbekannte Drüsen bei einzelnen Hydrachniden-Formen*. Zool. Anz. Bd. 25.
- THOR, S. 1903. *Recherches sur l'anatomie comparée des Acariens Prostigmatiques*. Ann. Sci. Nat. Zool. Bd. 19.
- VIETS, K. 1926. *Versuch eines Systems der Hydracarin*. Zool. Anz. Bd. 69.
- 1936. *Wassermilben oder Hydracarina*. Die Tierwelt Deutschlands. 31./32. Teil.
- VITZTHUM, H. 1931. *Acari-Milben*. Handbuch d. Zool. Bd. 3.
- WALTER, C. 1920. *Die Bedeutung der Apodermata in der Epimorphose der Hydracarina*. Festschr. f. Zschokke. Basel.
- 1922. *Die Hydracarin* der Alpengewässer. Denkschr. d. Schweiz. Naturf. Ges. Bd. 58.
- & BADER. 1952. *Hydracarina*. Mém. d. Mus. nat. d'hist. nat. Zool. Bd. 4.
- WESENBERG-LUND. 1918. *Contribution to the knowledge of the post-embryonal development of the Hydracarina*. Vid. Medd. f. Dansk nat. hist. Foren. Bd. 70.
-

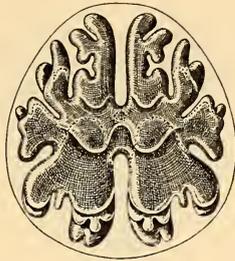
## DER MITTELDARM DER HYDRACARINEN

Die hier abgebildeten Darmgestalten wurden auf Grund vollständiger Schnittserien rekonstruiert und z.T. am lebenden Objekt nachkontrolliert. Die unter den einzelnen Figuren angebrachte Strecke misst in Wirklichkeit 0,5 mm. Die Oesophag-Oeffnung lässt erkennen, ob eine Ventral- oder Dorsalansicht vorliegt. Die Namen der untersuchten Tiere wurden dem Standartwerk von VIETS (1936) entnommen.

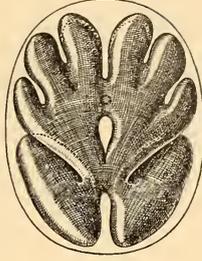
- FIG. 9. — *Hydrovolzia placophora* (Monti)  
 10. — *Eylais degenerata* Koen.  
 11. — *Piersigia intermedia* Will.  
 12. — *Limnochares aquatica* (L.)  
 13. — *Protzia eximia* (Protz)  
 14. — *Partnunia steinmanni* Walt.  
 15. — *Hydrachna globosa* (de Geer)  
 16. — *Hydryphantes ruber* (de Geer)  
 17. — *Thyas rivalis* Koen.  
 18. — *Paniscus torrenticulus* Piers.  
 19. — *Diplodontus despiciens* (O. F. Müll.)  
 20. — *Sperchon koenikei* Walt.  
 21. — *Lebertia (Pilo) violacea* Viets  
 22. — *Lebertia (Pseudo) tuberosa* Thor  
 23. — *Teutonia cometes* (Koch)  
 24. — *Limnesia undulata* (O. F. Müll.)  
 25. — *Hygrobates longipalpis* (Herm.)  
 26. — *Rivobates norvegicus* (Thor)  
 27. — *Piona (Dispersi) conglobata* (Koch)  
 28. — *Piona (s. str.) coccinea* (Koch)  
 29. — *Piona (Tetra) discrepans* (Koen.)  
 30. — *Hydrochoreutes krameri* Piers.  
 31. — *Acercus torris* (O. F. Müll.)  
 32. — *Pionacercus leuckarti* (Piers.)  
 33. — *Litarachna communis* Walt.  
 34. — *Feltria armata* Koen.  
 35. — *Unionicola ypsilophora* (Bonz)  
 36. — *Unionicola crassipes* (O. F. Müll.)  
 37. — *Neumania limosa* (Koch)  
 38. — *Aturus crinitus* Thor  
 39. — *Arrenurus albator* (O. F. Müll.)  
 40. — *Arrenurus cylindratus* Piers.



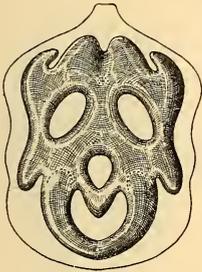
9



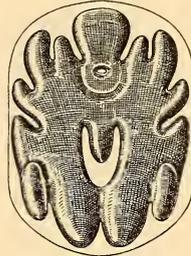
10



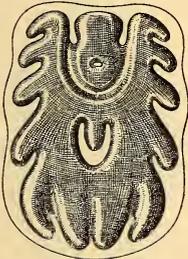
11



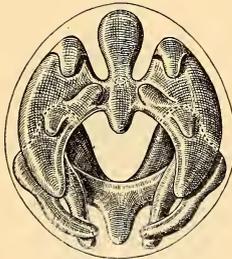
12



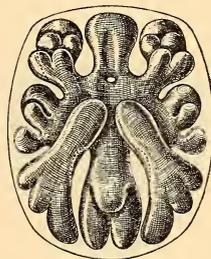
13



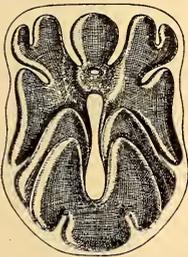
14



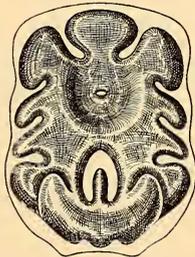
15



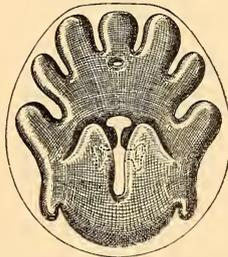
16



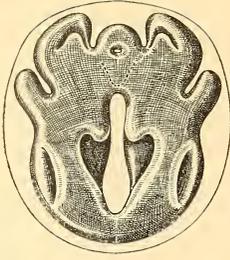
17



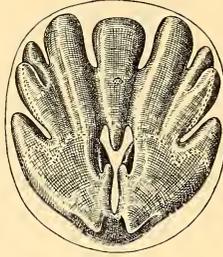
18



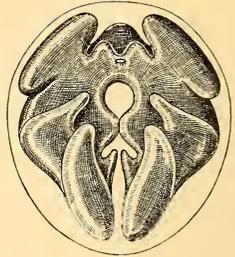
19



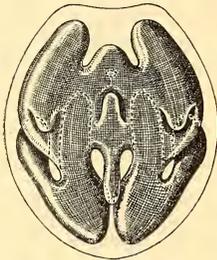
20



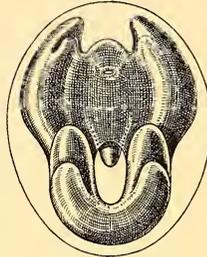
21



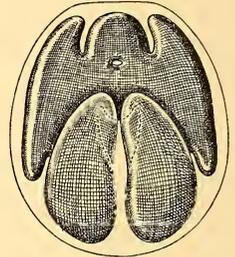
22



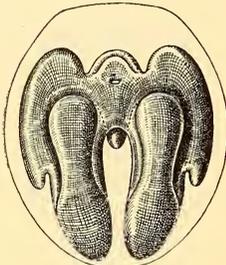
23



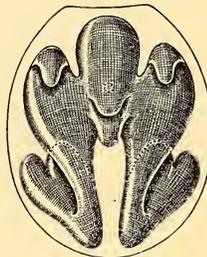
24



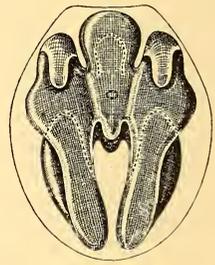
25



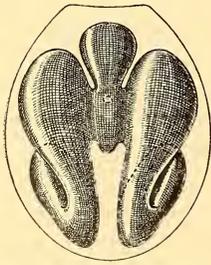
26



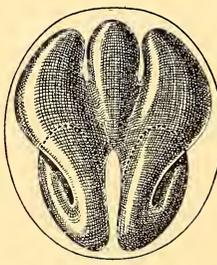
27



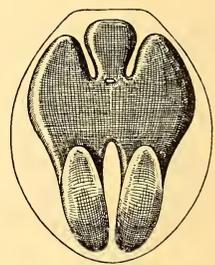
28



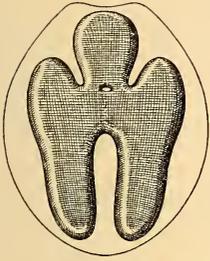
29



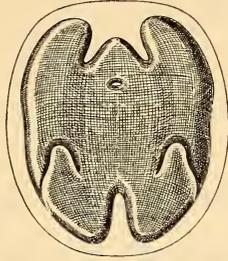
30



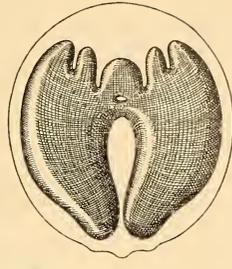
31



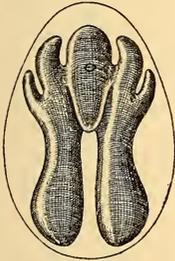
32



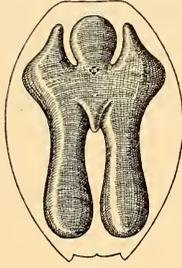
33



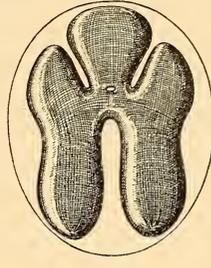
34



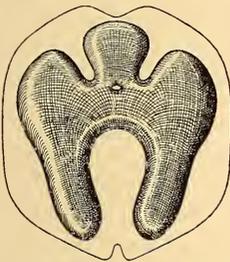
35



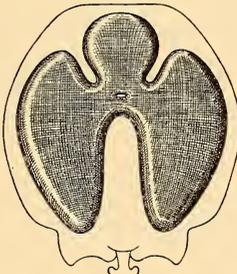
36



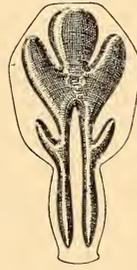
37



38



39



40



# Beitrag zur embryonalen Pterylose einiger Nesthocker

von

**Dieter BURCKHARDT**

von Basel.

Mit 46 Textabbildungen und 16 Tabellen.

## INHALTSVERZEICHNIS

Einleitung . . . . .	552
Material und Technik . . . . .	554
Abgrenzung der wichtigsten verwendeten Begriffe . . . . .	555

## DESKRIPTIV-MORPHOLOGISCHER TEIL.

A. Die embryonale Pterylose von Lachtaube, Eisvogel, Alpensegler, Bachstelze, Rauchschwalbe und Elster . . . . .	559
1. Allgemeines . . . . .	559
2. Auftreten der ersten Federanlagen . . . . .	560
3. Entwicklung bis zur vollen Zahl der ersten Federfolge . . . . .	566
a) Lachtaube . . . . .	569
b) Eisvogel . . . . .	574
c) Alpensegler . . . . .	579
d) Rauchschwalbe . . . . .	579
e) Bachstelze . . . . .	584
f) Elster . . . . .	587
4. Entwicklung bis zum Schlüpfmoment . . . . .	589
B. Vergleich mit andern Arten . . . . .	597
1. Eigene Untersuchungen . . . . .	597
a) Die Embryonalpterylose . . . . .	597
b) Das Federkleid im Schlüpfmoment . . . . .	601

2. Angaben aus der Literatur . . . . .	604
a) Embryonale Pterylose . . . . .	604
b) Der frischgeschlüpfte Jungvogel . . . . .	606
c) Wachstumsgeschwindigkeit . . . . .	617

#### MORPHOLOGISCHE AUSWERTUNG DER RESULTATE.

A. Einleitung . . . . .	619
B. Diskussion der morphologischen Ergebnisse . . . . .	620
1. Die morphologische Wertigkeit der Pterylose, bezogen auf die embryonale Entwicklung einer Flur . . . . .	620
2. Die morphologische Wertigkeit des in Fluren unterteilten Gefieders . . . . .	621
3. Die morphologische Wertigkeit des Entwicklungsweges der Einzelfelder . . . . .	625
Zusammenfassung . . . . .	626
Verzeichnis der Abkürzungen und verwendeten Formeln . . .	628
Literatur . . . . .	629

### EINLEITUNG

Im Rahmen der an der Zoologischen Anstalt der Universität Basel entstehenden „Studien zur vergleichenden Morphologie der Vögel“ wird hier versucht, die embryonale Pterylose verschiedener Vogelarten darzustellen, deren Junge als sogenannte Nesthocker ihre postembryonale Entwicklung in einem Nest durchlaufen. Die unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. A. PORTMANN stehenden Arbeiten sollen vor allem die Kenntnis der embryonalen und postembryonalen Entwicklung der Vögel vertiefen helfen, um dadurch zu einem befriedigenderen Aufbau des Vogel-Systems zu kommen. Das Problem der Ranghöhe der einzelnen Formen steht im Vordergrund der Betrachtung. So stellt sich auch meine Arbeit zur Aufgabe, die morphologische Wertigkeit (PORTMANN 1942, 1948, WEBER 1950) der embryonalen Ausbildung des Federkleides verschiedener Vogelarten zu bestimmen.

Bei jedem morphologischen Vergleich besteht die Gefahr, dass Resultate, die an einer Art gewonnen worden sind, als typisch für eine grössere Gruppe angesehen werden. Die untersuchte Art wird zum Repräsentanten der Familie oder Ordnung. Ich habe darum

neben einzelnen Vertretern aus drei verschiedenen Ordnungen eine grössere Zahl von Singvogelarten untersucht.

Einen breiten Raum nimmt im ersten Teil meiner Darstellung die genaue Beschreibung der Genese des Gefieders und der Pterylose ein. Seit dem grundlegenden Atlas von NITZSCH 1840 sind meines Wissens keine neuen Zusammenfassungen über die Pterylose der Adultformen erschienen. Vor allem fehlt bis heute noch vollständig eine umfassende Darstellung der embryonalen Pterylose. Leider haben sich nur wenige Autoren mit diesem Problem auseinandergesetzt. Umso merkwürdiger mutet es an, wieviele Theorien und weitreichenden Schlüsse vor allem im Hinblick auf die Abstammung der Vögel auf diesem unsichern Boden gewachsen sind. Es ist ein wichtiges Ziel meiner Arbeit, auf das Fehlen solider deskriptiver Grundlagen hinzuweisen. Das Fehlen solcher Grundlagen wird einem recht deutlich bewusst, wenn man sieht, wie kurz in den beiden Handbüchern von KÜKENTHAL 1927—33 und GRASSE 1950 die Schilderung der embryonalen Pterylose behandelt wird.

Die vorliegende Dissertation ist unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. A. PORTMANN in der Zoologischen Anstalt der Universität Basel entstanden. Ich möchte meinem verehrten Lehrer für seine entscheidenden Anregungen, seine wertvolle Kritik und sein Interesse an meiner Arbeit herzlich danken. Ausserdem bin ich Herrn Prof. PORTMANN Dank schuldig, dass ich für die Betrachtung gewisser Arten auf die reiche Sammlung der Zoologischen Anstalt greifen durfte. Ebenso bin ich vielen befreundeten Ornithologen für die Hilfe beim Sammeln oder für die Beschaffung von Material zu Dank verpflichtet. Ich erwähne hier die Herren J. BUSSMANN, Hitzkirch; Dr. L. HOFFMANN, Pratteln; M. MÜLLER, Le Sambuc; H. WACKERNAGEL, Basel; Dr. R. WEBER, Birsfelden. Grossen Dank schulde ich Herrn Dr. D. LACK, Direktor des Edward Grey Institutes of Field Ornithology, Oxford, und Herrn J. GIBB, Oxford, für die Möglichkeit, Meisennestlinge im Versuchswald des Institutes untersuchen zu dürfen, Herrn Gibb speziell für die Hilfe bei den Arbeiten im Walde. Auch konnte ich die reiche Bibliothek des Edward Grey Institutes benutzen, wofür ich vor allem Herrn W. B. ALEXANDER danken möchte. Durch die Liebenswürdigkeit von Herrn Prof. Dr. ED. HANDSCHIN, Vorsteher des Basler Naturhistorischen Museums, war es mir möglich, Bälge von Elstern für meine Zwecke zu bearbeiten. Ihm sowie Herrn Dr. E. SUTTER

möchte ich herzlich dafür danken. In den Dank möchte ich aber vor allem auch meine Eltern und meine Frau einschliessen, die mit so viel Geduld und Verständnis auf den sich immer wieder hinauszögernden Abschluss der Arbeit gewartet haben.

## MATERIAL UND TECHNIK

Die meisten von mir gesammelten Embryonen oder Nestlinge stammen aus der Umgebung von Basel (1946) oder aus der Camargue (Dep. Bouches du Rhône, France) (1947). Ausserdem konnte ich bei Oxford und Ullapool, Ross and Cromarty (1951) Angaben über die Dunenzahl von weitem Nestlingen sammeln. Wie schon erwähnt, stand mir die reiche Sammlung der Zoologischen Anstalt der Universität Basel zur Verfügung. Aus der Zucht dieses Institutes konnte ich Embryonen von Wellensittich und Lachtaube entnehmen.

Die Altersangaben bei der Lachtaube und beim Wellensittich sind relativ genau. Sie schwanken nur wenige Stunden um den wirklichen Wert, da die Nester dreimal täglich kontrolliert werden konnten. Bei den im Freien gesammelten Eiern sind die Altersangaben zwangsläufig ungenau. Auch bei datierten Eiern schwankt die Angabe um  $\pm 24$  Stunden. Durch grössere Serien sollte diesem Mangel abgeholfen werden. Ich muss aber davor warnen, die Altersangaben der „genau“ datierten Embryonen zu überschätzen. Weit besser als Altersangaben würden sich für Vergleiche innerhalb einer Art Angaben von Massen oder morphologischen Kriterien eignen. Doch können leider Massangaben für den Vergleich verschiedener Arten, wie sie meine Arbeit zum Ziele hat, nicht gebraucht werden, falls sie sich nicht auf relative Grössenangaben, wie z. B. Wirbeleinheiten, beziehen.

So gebe ich doch jeweils Altersangaben an, obwohl ich weiss, dass das gleiche Lachtaubenpaar zur Zeitigung seines Geleges in den Wintermonaten einige Stunden mehr braucht als im Sommer. KENDEIGH (1940), NICE (1937) und SWANBERG (1950) haben die Faktoren, die die Brutdauer beeinflussen, diskutiert. Die drei Arbeiten weisen eindringlich darauf hin, welche Vorsicht bei vergleichenden embryologischen Studien auch genauen Altersangaben entgegengebracht werden muss.

Alle fixierten Vögel sind gemessen und in Altersreihen geordnet worden. Ausserdem sind alle Lachtauben, Elstern und Rauchschwalben gewogen worden.

Als Fixierungsflüssigkeit habe ich Susa Heidenhain und Bouin nach ROMEIS 1948 verwendet. Die gesammelten Eier sind entweder sofort fixiert oder bis zum Zeitpunkt der Fixierung im Brutschrank weitergebrütet worden.

Die fixierten Embryonen sind unter einer Binocularlupe bei schwacher Vergrösserung gezeichnet und die Federanlagen ausgezählt worden. Durch das schräg auffallende Licht einer Punkt-lampe konnten schon erste Anlagenspuren deutlich gemacht und erkannt werden. Die Zeichnungen stellen einen wesentlichen Teil meiner Arbeit dar, da Beschreibungen mit Worten den komplizierten Stellungsverhältnissen der Federn nie gerecht werden können.

In England und Schottland habe ich die Dunen von 1—6 tägigen lebenden Nestlingen mit Hilfe einer Uhrmacherlupe im Felde ausgezählt.

Tabelle 1 gibt Aufschluss über die Zahl und Herkunft der untersuchten Vogelarten und ihre Individuenzahl. In der Tabelle finden sich auch die wissenschaftlichen Namen der untersuchten Vögel. In der Reihenfolge der Aufzählung habe ich mich an MAYR and AMADON 1951 und HALLER 1951 gehalten.

Im Gegensatz zu GERBER 1939 beschränke ich mich vor allem auf das Studium der ersten Federfolge, der späteren Konturfedern. Nur wo es mir nötig erscheint, werde ich auf die Pterylose der Plumae und Filo-Plumae oder der Adultform zu sprechen kommen. Zum Vergleich mit der Pterylose der Altform habe ich 14 frischtote Elstern der Schweizerischen Vogelwarte Sempach und 8 Elsternbälge aus der Sammlung des Naturhistorischen Museum Basel untersucht.

#### ABGRENZUNG DER WICHTIGSTEN VERWENDETEN BEGRIFFE

PORTMANN und GERBER 1935 und später GERBER 1939 haben die von NITZSCH 1840 eingeführten klassischen Bezeichnungen von *Flur* (Pteryla) und *Rain* (Apterium) zur Beschreibung der

embryonalen Pterylose fallen gelassen und neue Begriffe eingeführt, nachdem schon SCHAUB 1907 auf die Schwierigkeit einer Ab-

TABELLE 1. — *Materialliste.*

C = Camargue E = England S = Schweiz Z = Material der Zoologischen Anstatt

Lachtaube <i>Streptopelia roseogrisea</i> (Sund.) . . . . .	42	(Z)
Wellensittich <i>Melopsittacus undulatus</i> (Sharpe) . . . . .	29	(Z)
Alpensgler <i>Apus melba</i> L. . . . .	69	(Z)
Eisvogel <i>Alcedo atthis</i> L. . . . .	7	(S)
Wiedehopf <i>Upupa epops</i> L. . . . .	2	(Z)
Uferschwalbe <i>Riparia riparia</i> (L.) . . . . .	11	(S)
Rauchschwalbe <i>Hirundo rustica</i> L. . . . .	74	(C)
Pirol <i>Oriolus oriolus</i> (L.) . . . . .	1	(C)
Rabenkrähe <i>Corvus corone</i> L. . . . .	13	(S)
Dohle <i>Coloeus monedula</i> L. . . . .	9	(C)
Elster <i>Pica pica</i> (L.) . . . . .	148	(C)
Eichelhäher <i>Garrulus glandarius</i> (L.) . . . . .	2	(S)
Kohlmeise <i>Parus major major</i> L. . . . .	44	(S)
<i>P. m. newtoni</i> Prazak . . . . .	60	(E)
Blaumeise <i>Parus caeruleus caeruleus</i> L. . . . .	21	(S)
<i>P. c. obscurus</i> Prazak . . . . .	90	(E)
Tannenmeise <i>Parus ater britannicus</i> Sharpe & Dresser. . . . .	19	(E)
Haubenmeise <i>Parus cristatus</i> L. . . . .	1	(S)
Nonnenmeise <i>Parus palustris communis</i> Conrad . . . . .	3	(S)
<i>Parus p. dresseri</i> Stejn . . . . .	7	(E)
Beutelmeise <i>Remiz pendulinus</i> (L.) . . . . .	1	(C)
Mauerläufer <i>Tichodroma muraria</i> (L.) . . . . .	2	(Z)
Zaunkönig <i>Troglodytes troglodytes</i> (L.) . . . . .	10	(S)
Steinschmätzer <i>Oenanthe oenanthe</i> (L.) . . . . .	6	(E)
Gartenrotschwanz <i>Phoenicurus phoenicurus</i> (L.) . . . . .	15	(S)
Hausrotschwanz <i>Phoenicurus ochruros</i> (Gmelin) . . . . .	8	(S)
Rotkehlchen <i>Erithacus rubecula</i> (L.) . . . . .	20	(S)
Singdrossel <i>Turdus ericetorum</i> Turton . . . . .	48	(S)
Amsel <i>Turdus merula</i> L. . . . .	75	(S)
Drosselrohrsänger <i>Acrocephalus arundinaceus</i> (L.) . . . . .	18	(S)
Teichrohrsänger <i>Acrocephalus scirpaeus</i> (Hermann) . . . . .	22	(S)
Gartenspötter <i>Hippolais icterina</i> (Vieill.) . . . . .	4	(S)
Sängerlaubvogel <i>Hippolais polyglotta</i> (Vieill.) . . . . .	5	(C)
Gartengrasmücke <i>Sylvia borin</i> (Boddaert) . . . . .	12	(S)
Mönchsgrasmücke <i>Sylvia atricapilla</i> (L.) . . . . .	18	(S)
Dorngrasmücke <i>Sylvia communis</i> Latham . . . . .	4	(S)
Zilpzalp <i>Phylloscopus collybita</i> Vieill. . . . .	19	(S)
Grauschnäpper <i>Muscicapa striata</i> (Pallas) . . . . .	6	(S)
Trauerschnäpper <i>Muscicapa hypoleuca</i> Pallas . . . . .	7	(S)
Wiesenpieper <i>Anthus pratensis</i> (L.) . . . . .	5	(E)
Baumpieper <i>Anthus trivialis</i> (L.) . . . . .	5	(S)
Schafstelze <i>Motacilla flava</i> (L.) . . . . .	11	(C)
Bachstelze <i>Motacilla alba</i> L. . . . .	15	(S)
Neuntöter <i>Lanius collurio</i> L. . . . .	11	(S)
Star <i>Sturnus vulgaris</i> L. . . . .	38	(S)
Hausspatz <i>Passer domesticus</i> (L.) . . . . .	8	(S)
Feldspatz <i>Passer montanus</i> (L.) . . . . .	24	(S)
Buchfink <i>Fringilla coelebs</i> L. . . . .	7	(S)
Goldammer <i>Emberiza citrinella</i> L. . . . .	5	(S)
Rohrhammer <i>Emberiza schoeniclus</i> (L.) . . . . .	2	(Z)

grenzung der Fluren bei der Untersuchung einer Anzahl von Ardeiden-Nestlingen hingewiesen hat. Sie unterscheiden zwischen einem *Federzentrum* und einem *Federfeld*. „Die erste Bezeichnung umfasst einen Hautbereich, der in der Anlagenentwicklung vorausseilt, der auch im Mittelpunkt der Anlagenausbreitung liegt; die zweite dagegen bezieht sich auf einen Hautbezirk, in dem sich die Anlagen gleichmässig entwickeln und auch ziemlich gleichmässig auftreten“ (GERBER 1939).

Die Einführung der beiden Begriffe von *Federfeld* und *Federzentrum* kommt vor allem dem Bedürfnis entgegen, nicht schon grundsätzlich die embryonale Entwicklung der verschiedenen Gefiederpartien dem adulten Zustand gleichzusetzen. Die beiden Ausdrücke möchten wohl vor allem der Dynamik der Pterylose gerecht werden. Da ich nicht im Stande gewesen bin, bei den von mir untersuchten Arten klar und definitionsgemäss zwischen einem *Federfeld* und einem *Federzentrum* zu unterscheiden, so greife ich in dieser Studie auf die von NITZSCH 1840 für die Adultform geprägte Benennung zurück, die ich meinen speziellen Ansprüchen etwas anpasse. Ich verstehe unter einer *Federflur* (*Pteryla*) einen von *Konturfedern* (*Pennae*) bestehenden *Hautbezirk*. Als *Rain* (*Aptorium*) bezeichne ich einen *federfreien* oder nur mit *Dunen* (*Plumae*) bedeckten *Hautbezirk*.

Wie wir im Laufe der Arbeit sehen werden, bewähren sich die NITZSCH'schen Begriffe zur topographischen Festlegung der einzelnen Federbezirke. Doch ergibt sich das Bedürfnis, die ersten embryonal auftretenden Anlagen innerhalb einer Flur nomenklatorisch hervorzuheben. Ich nenne diesen Bezirk *primordiale Anlagenreihe*. Nun lassen sich zwei Typen von primordialen Anlagenreihen beobachten. Im einen Falle handelt es sich um eine klar erkennbare Reihe mit einer mehr oder weniger grossen Zahl von serial angeordneten Einzelanlagen. Im andern Falle stellen wir fest, dass das zuerst in der Flur erkennbare Gebiet mit mehrreihigen, orthogonal angeordneten Anlagen bedeckt ist. In Anklang an die in einem weitern Sinne gefassten Begriffe von PORTMANN und GERBER spreche ich im ersten Falle von einer *zentrenartigen primordialen Anlagenreihe*, im zweiten Falle von einer *feldartigen primordialen Anlagenreihe*.

Die auf den abgeschlossenen Zustand der Pterylose bezogenen Bezeichnungen von NITZSCH lassen aber ein Faktum ausser acht. Die „Kopfflur“ und die „Flügelflur“ nehmen ihre Entstehung nicht aus einer primordialen Anlagenreihe, sondern kommen durch die Verschmelzung einer mehr oder weniger grossen Zahl von primordialen Anlagenreihen zustande. Ich unterscheide darum zwischen

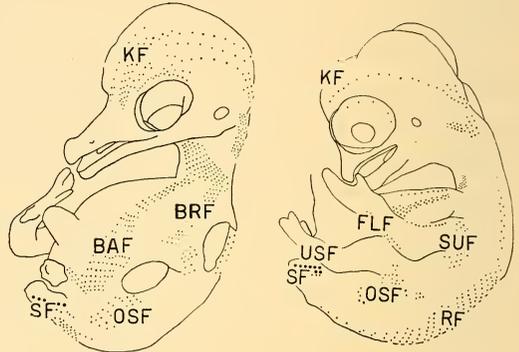
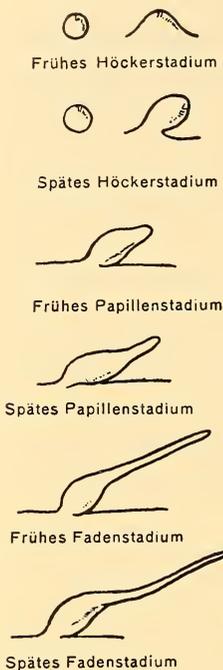


ABB. 1. — Topographische Übersicht über die verwendeten Flurbezeichnungen.

RF Rückenflur, SF Schwanzflur, FLF Flügelflur, SUF Schulterflur, OSF Oberschenkelflur, USF Unterschenkelflur, BRF Brustflur, BAF Bauchflur, KF Kopfflur.

ABB. 2.

Bezeichnung der einzelnen Stadien der wachsenden embryonalen Federanlage (Nach GERBER 1939).

einer *monotopen* Flur, die aus einer primordialen Anlagenreihe hervorgegangen ist, und einer *polytopen* Flur, die aus mehreren, im Laufe der Embryonalperiode verschmelzenden primordialen Anlagenreihen besteht.

Mit GERBER 1939 spreche ich von einer *ersten*, einer *zweiten* und einer *dritten* Federfolge, um das zeitlich gestaffelte Auftreten von *Konturfedern* (Pennae), *Dunen* (Plumae) und *Fadenfedern* (Filo-Plumae) zu charakterisieren. Bekanntlich geht NITZSCH 1840 in der Gliederung der Federformen noch weiter. Er unterscheidet zwischen *Kontur- oder Lichtfedern* (Pennae), *Dunen* (Plumulae), *Fadenfedern* (Filo-

plumae) und Halbdunen (Pseudoplumae). Der vierte Typus von NITZSCH 1840 umfasst Zwischenformen zwischen Dunen und Konturfedern. Auch beim Erscheinen der Anlagen sind erste und zweite Federfolge nicht immer klar trennbar. Als *Federgeneration* bezeichne ich, wie allgemein üblich, die nacheinander von einem Federfollikel gebildeten Federn.

Abbildung 1 gibt eine topographische Übersicht über die verwendeten Flurbezeichnungen. In Tabelle 2 sind die gebrauchten Ausdrücke mit den Synonyma anderer Autoren zusammengestellt. Der Hauptunterschied gegenüber NITZSCH 1840 besteht darin, dass ich die Unterflur *Pteryla gastraei* in eine *Brustflur Pteryla pectoralis* und eine *Bauchflur Pteryla ventralis* aufspalte.

In der Benennung der einzelnen Stadien der wachsenden embryonalen Federanlage folge ich GERBER 1939 und unterscheide je ein *frühes* und ein *spätes* *Höcker-*, *Papillen-* und *Fadenstadium* (Abb. 2). Auch hier sind die im Schema klaren Unterschiede im konkreten Falle durch Übergänge verwischt.

## Deskriptiv-morphologischer Teil

### A. DIE EMBRYONALE PTERYLOSE VON LACHTAUBE, EISVOGEL, ALPENSEGLER, BACHSTELZE, RAUCHSCHWALBE UND ELSTER

#### 1. Allgemeines

Eine eingehende Betrachtung der embryonalen Federentwicklung der in Tabelle 3 aufgeführten Arten soll uns die nötige Grundlage für einen Vergleich mit den andern untersuchten Arten vermitteln.

Die Wahl der ausführlich dargestellten Arten beruht auf folgenden Überlegungen: 5 rangniedrige Formen und eine ranghohe sollen miteinander verglichen werden. Als Kriterium der Ranghöhe dient der nach der Methode von PORTMANN 1947 bestimmte Hemisphärenindex. 3 Formen (Eisvogel, Alpensegler, Elster) verlassen das Ei nackt, zwei Formen sind schwach bedunt (Bachstelze, Rauchschwalbe) und eine Form trägt ein relativ dichtes Dunenkleid während der Nestlingszeit (Lachtaube). Ausserdem

TABELLE 2. — Übersicht über die von andern

NITZSCH 1840	GERBER 1939	MAILLARD 1948	NEWTON 1893-1896
Rückgratflur <i>pteryla spinalis</i>	Vorderes und Hinteres Rückenzentrum	centre dorsal postérieur centre dorsal antérieur	Spinal tract
Schulterflur <i>pteryla humeralis</i>	Schulterzentrum	centre scapulaire	Shoulder-tract
Oberschenkel- oder Lendenflur <i>pteryla femoralis s. lumbalis</i>	Beckenzentrum	centre du bassin	Femoral or lumbar tract
Unterflur <i>pteryla gastraei</i> A. Kehlteil B. Rumpfteil C. Astteil	Brustzentrum Bauchzentrum	centre pectoral centre abdominal	Ventral tract
Halsseitenflur <i>pteryla colli lateralis</i>			Neck tract <i>Pteryla colli</i>
Kopfflur <i>pteryla capitis</i>	Scheitelzentrum (+ Schnabelwinkelteil und Unter- augenteil)	centre du vertex	Head tract
Flügelflur <i>pteryla alaris</i>	Flügelzentrum	centre alaïre	Wing tract
Unterschenkelflur <i>pteryla cruralis</i>	Schenkelzentrum	centre tibio-fémoral	Crural tract
Schwanzflur <i>pteryla caudae</i>	Schwanzzentrum	centre caudal ou coccygien	Tail tract

sind die 6 Arten Vertreter von 4 verschiedenen Ordnungen, nämlich der *Columbae*, *Coraciae*, *Macrochires* und *Passeres*.

Die uns hier interessierende Periode der embryonalen Entwicklung gliedere ich zur Besprechung der Arten in drei Abschnitte.

## 2. Auftreten der ersten Federanlagen

In Tabelle 4 habe ich den Ort des ersten Auftretens von Federanlagen mit Angaben über Grösse, Alter und übrige Ausgestaltung

*Autoren und mir verwendeten Flurbezeichnungen.*

WITHERBY et al. 1945	MAYAUD 1950	STRESEMANN 1927-1934	BURCKHARDT
Spinal tract	Ptérylie spinale	Rückgratsflur	Vordere und Hintere Rückenflur
Humeral tract	Ptérylie humérale scapulaire	Schulterflur	Schulterflur
Femoral tract	Ptérylie fémorale	Oberschenkelflur	Oberschenkelflur
Ventral tract	Ptérylie ventrale	Unterflur	Brustflur Bauchflur
Orbital tract Occipital tract	Ptérylie céphalique	Kopfflur	Kopfflur
Ulnar tract	Ptérylie alaire	Flügelflur	Flügelflur
Crural tract	Ptérylie crurale	Unterschenkelflur	Unterschenkelflur
	Ptérylie caudale	Schwanzflur	Schwanzflur

des Embryo zusammengestellt. Es fehlt leider der Eisvogel, da ich keine so jungen Stadien zur Verfügung habe.

Beim Betrachten der Tabelle fällt einem Folgendes auf:

Der Alpensegler und sehr wahrscheinlich auch der Eisvogel fallen in mehreren Punkten aus dem Rahmen der andern Arten. Andererseits stimmen nicht nur die Vertreter der Singvögel, sondern auch die Lachtaube hochgradig miteinander überein. Bei den zuletzt genannten Arten lassen sich zuerst in der (oder den) Rückenflur(en) und in der Schwanzflur klar erkennbare Feder-

anlagen feststellen. Diese Anlagen werden etwa am 6. embryonalen Tag (e. Tg.) als einzelne Federindividuen deutlich. Das scheint mir darum besonders bemerkenswert, weil die Brutdauer (HEINROTH 1922, MOREAU 1950 = Bebrütungszeit von NOLL (1939) bei den einzelnen Arten recht verschieden lang ist (Tab. 3). Auch Grösse und Gewicht der Embryonen sind im Moment des Auftretens der ersten Federanlagen bei allen Arten erstaunlich ähnlich, wenn man die Verschiedenheit von Eigewicht, Gewicht des frischgeschlüpften Jungvogels und Gewicht des Altvogels berücksichtigt (Tab. 3). Auf diese Tatsache hat auch STAMPFLI 1950 hingewiesen. Ebenso

TABELLE 3. — Angaben über die Brutbiologie und Grösse der eingehend behandelten Arten.

Art	Brutdauer	Nestlingsdauer	Hemisphären-Index	Eigewicht	Nestlingsgewicht	Adultgewicht
Lachtaube . .	15 Tage	16 Tage	3.22	6.7 g	6 g	160 g
Alpensegler . .	18—22	56	3.67	6.5	6	90
Eisvogel . . .	19—21	23—27	4.86	4.5	3.5	35
Rauchschwalbe	13—16	20—22	4.62	1.8	1.5	19
Bachstelze . .	12—14	14—15	4.51	2.8	1.65	23
Elster . . . .	17—18	22—24	15.81	10	8	220

ist die Ausbildung der Körperform bei den 4 Arten weitgehend ähnlich. Die Extremitäten befinden sich auf dem späten Palettenstadium; die Finger und Zehen sind schon angedeutet, aber noch nicht frei. Im nasalen Augenwinkel erkennt man die Nickhautanlage, Skleralpapillen fehlen noch. Ober- und Unterschnabel sind schon deutlich erkennbar. Die Nasenrinne ist seitlich offen. Die caudale Visceralspalte ist gut sichtbar, die Somiten nur noch undeutlich. Der Schwanzfaden tritt klar hervor. Alpensegler und wahrscheinlich auch der Eisvogel weichen von diesen Verhältnissen ab. So treten bei den beiden Arten die ersten deutlich erkennbaren Anlagen erst etwa am 10. e. Tg. auf. Dieser Unterschied steht sicher nicht nur in Korrelation zur längeren Brutdauer, sondern ist Ausdruck einer andern Entwicklungsgeschwindigkeit während der embryonalen Frühzeit. Besondere Beachtung verdient der Umstand, dass die Federanlagen auf einem nach dem Ausbildungsgrad des Embryos jüngern Stadium und in andern Fluren zuerst auftreten.

Je kürzer die Brutdauer ist, umso rascher folgen sich die Federanlagen in den einzelnen Fluren. So lassen sich beim unter-

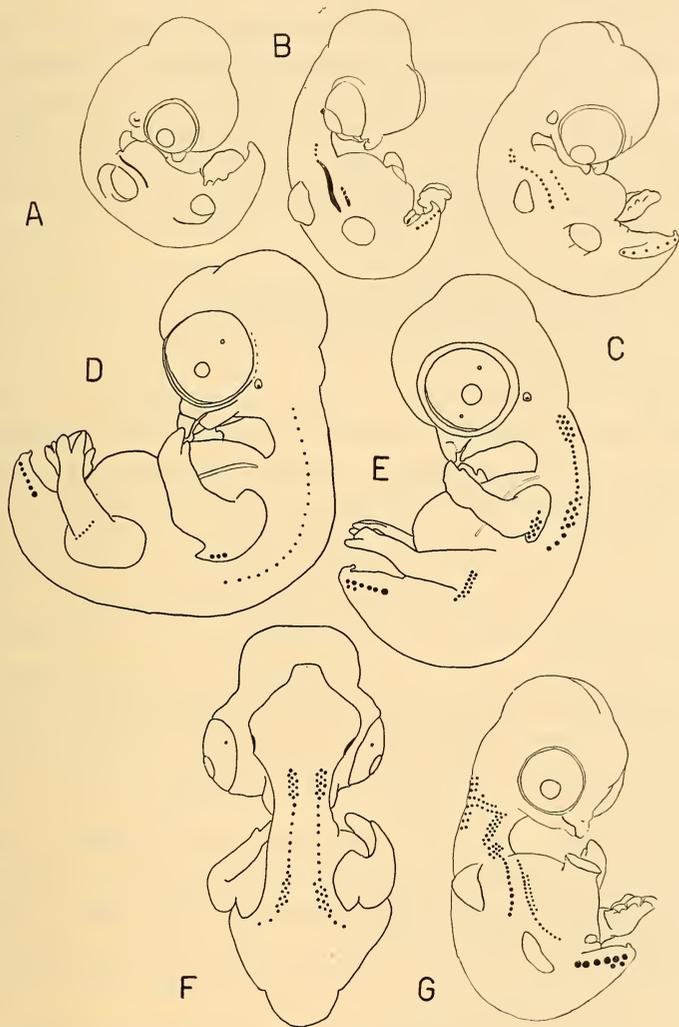


ABB. 3. — Lachtaube.

*a* Später 5. e.Tg., *b* früher 6. e.Tg., *c*, *d*, *e*, *f*, *g* später 6. e.Tg.

suchten 6 tägigen Bachstelzenembryo schon Federanlagen in der Rücken-, Oberschenkel-, Unterschenkel-, Schwanz-, Schulter-, Brust-, Bauch- und Kopfflur erkennen (Abb. 26), während an

einem 24 Stunden jüngern Nestgeschwister noch keine Federanlagen, ja nicht einmal die den Anlagen vorausgehenden Federleisten zu finden sind.

So ähnlich sich auf diesem Stadium die verschiedenen Embryonen sehen, so verschieden kann die Anordnung der ersten Federanlagen in den einzelnen Fluren sein (Abb. 3*f*, 11*b*, 15*a*, 17*a*, 34*a*). Diese Tatsache verdient unsere volle Aufmerksamkeit. Anhand der Verteilung der Anlagen vor allem auf der Rückenflur können die 6 Arten schon in diesem frühen Alter sicher unterschieden werden. Bei funktionell strenger angepassten Federbezirken wie z. B. der Schwanzflur und der Flügelflur sind Artunterschiede nicht so stark ausgeprägt. Ohne die für den Eisvogel typische Hintere Rückenflur könnte Abbildung 11*d* ebensogut die Verhältnisse einer der andern Arten illustrieren.

In den in Abbildungen 3*f*, 11*b*, 15*a*, 17*a*, 34*a* dargestellten Fällen treten die ersten Federanlagen in einer oder zwei parallelen Linien auf, an die sich rasch andere Anlagenreihen anschliessen. Die erste Anlagenreihe sticht oft längere Zeit während des Wachstums durch ihre grössern Federindividuen hervor. Daneben kommt es auch vor, — besonders in der Brust-, Bauch- und Schulterflur, — dass sich aus der zuerst sichtbaren Federleiste nicht eine, sondern mehrere Anlagenreihen mit gleichwertigen Federindividuen ausdifferenzieren (z. B. Brust- und Bauchflur der Rauchschwalbe).

Es ist aber nicht so, dass sich die einzelnen Fluren bei den verschiedenen Arten immer gleich verhalten. Bei der Lachtaube z. B. entsteht in der Brustflur aus einer Federleiste nur eine Anlagenreihe.

Wenn wir versuchen, konsequent die Trennung zwischen Zentren und Feldern bei den von mir untersuchten Arten durchzuführen, so zeigt es sich bald, dass beide Typen durch Übergänge verbunden sind. Dadurch wird die Gefahr gross, dass subjektiv Grenzfälle im Sinne einer Arbeitshypothese mit dem einen oder andern Namen belegt werden.

Wie wenig bekannt andererseits dieser Vorgang ist, zeigt folgende Darstellung von MAYAUD 1950:

„Dans l'embryon, un léger bourrelet constitué par une condensation de cellules sous-épidermiques est le premier signe d'une ptérylie; puis ce bourrelet se divise en autant de petits monticules qu'il y a de papilles.“

Diese Schilderung wird aber nur dem als feldartige primordiale Anlagenreihe bezeichneten Formzustand gerecht.

Zusammenfassend lässt sich sagen: Die ersten Anlagen treten bei den behandelten Passeres und bei der Lachtaube etwa am 6. e. Tg. auf, beim Alpensegler und Eisvogel erst etwa am 10. e. Tg. Der Unterschied ist wohl auf eine spezifische Verschiedenheit im Entwicklungstempo während der frühen Embryonalperiode zurückzuführen. Auch die Fluren, in denen die ersten Anlagen zuerst sichtbar werden, sind bei beiden Gruppen verschieden (Tabelle 4).

TABELLE 4. — *Auftreten der ersten Anlagen, Alter, Grösse und Aussehen des Embryos.*

Art	Flur mit 1. Anlagen	Alter	Grösse	Ausbildung
Lachtaube	VRF, SF, (OSF, SUF BRF)	6.e.Tg.	12—15 mm 154—286 mg	Lid, Palettenstadium mit schwacher Kerbung, Ober- u. Unterschnabel, of. Nasenkanal, Ohranlage
Alpensegler	VRF, OSF	früher 10.e.Tg.	9—9.5 mm 180—255 mg	Palettenstadium, Nickhautanlage, offene Nasenrinne
Rauchschwalbe	RF, SF (OSF, SUF BRF)	6.e.Tg.	9.5—10.5 mm 89—98 mg	Palettenstadium, Nickhautanlage
Bachstelze	RF, OSF, SF, SUF, BRF, BAF, Kopf	6.e.Tg.	11 mm 120 mg	Palettenstadium, Nickhaut, 3 Skleralpapillen
Elster	VSF, HRF	6.e.Tg.	12.3—12.7 mm 169—214 mg	Palettenstadium, undeutliche Nickhautanlage

Eine genaue Betrachtung der Anordnung der ersten Federanlagen vor allem in jenen Fluren, in denen die Anordnung der Federn nicht so stark durch flugmechanische Korrelationen festgelegt sind, offenbart eine erstaunliche Verschiedenheit zwischen den einzelnen Arten. Schon auf dieser Frühstufe können die behandelten Formen an diesem Merkmal sicher angesprochen werden.

### 3. Entwicklung bis zur vollen Zahl der ersten Federfolge

Wieder vermittelt eine tabellarische Zusammenstellung den besten Überblick über die Federentwicklung bis zur vollen Zahl der ersten Federfolge (Tab. 5). Während jedoch im Moment des Auftretens der Federanlagen die behandelten Arten in zwei in sich ähnliche Gruppen getrennt werden konnten, so fällt jetzt eine stärkere Differenzierung auf. Nur die drei Vertreter der *Passeres* zeigen eine gewisse Ähnlichkeit. Die primordialen Anlagenreihen erscheinen in den verschiedenen Fluren bei allen 6 Arten in zwei bis drei Tagen. Beim Alpensegler geht es am längsten. Ungefähr innerhalb von 24 Stunden treten bei den andern Arten die ersten Anlagen in allen Fluren auf. Nur auf dem Flügel und auf dem Unterschenkel erscheinen die Anlagen etwas später. Wahrscheinlich geht es bei der Elster länger als bei den andern *Passeres*. Ich muss allerdings vor einem zu grossen Gewicht der Altersangaben in Tabelle 5 warnen. Die Gründe dazu sind schon dargelegt worden.

Die volle Zahl der ersten Federfolge ist am raschesten bei der Lachtaube, etwa am späten 9. e. Tg., d. h. etwa 94 Stunden nach dem ersten Auftreten von Federanlagen erreicht. Das bedeutet, dass schon am 9. e. Tg. die volle Anlagenzahl der später beim Altvogel auftretenden Konturfedern vorhanden ist. Diese Behauptung setzt voraus, dass die Zahl der Federfollikel sowohl des Embryos als auch des Altvogels ausgezählt worden sind. Ich habe das nur stichprobenhaft für die Elster nachgeprüft. Schon DAVIES 1889 hat auf diese Tatsache hingewiesen und durch Nachzählen für die Haustaube den Beweis erbracht. Sie ist aber nicht selbstverständlich, da, wie wir noch später sehen werden, Anlagen sich wieder unter die Haut einsenken und so in spätern Embryonalstadien einwandfrei nur im histologischen Schnittbild nachweisbar sind. So schreibt denn auch HEINROTH 1931 in seiner Arbeit über die Mauser: „Es ist ja klar, dass auf der Haut eines unerwachsenen Jungvogels noch nicht so viele Federn nebeneinander Platz haben wie später; der Junge hat also weniger Federn als der Alte.“ HEINROTHS Beobachtung bezieht sich auf die Federzahl des flüggen Jungvogels, nicht aber auf die Follikelzahl. Nach meinen Beobachtungen werden alle Follikel schon im Laufe der Embryonalzeit angelegt.

TABELLE 5. — Das Auftreten der Anlagen und die Ausbreitung über den Körper.

Art	7.	8.	9.	10.	11.	12.	13. e.Tg.
Lochtaube	VRF, HRF, OSF, SF, SUF, BRF, BAF, Kopf, Flügel	USF 2. FF.	3. FF. 4. FF. vollständig	VRF, HRF	SF, BAF, OSF, SUF, BRF, BAF, Flügel	Kopf, USF, 2. FF.	3. FF. 1. FF. vollständig
Alpensiegler							
Eisvogel				RF, OSF, SF, SUF, BRF, BAF, Flügel, Kopf			
Rauchschwalbe	VRF, HRF, OSF, SF, SUF, BRF, BAF, Kopf, Flügel		USF	1. FF. vollständig, 2. FF., 3. FF.			
Bachstelze	RF, OSF, SF, SUF, BRF, BAF, Kopf, Flügel		USF, 2. FF., 3. FF.	1. FF. vollständig			
Elster	RF, OSF, SUF, SF, BRF, Kopf	BAF, Flügel	USF 2. FF.	3. FF. 1. FF. vollständig			

Bei den drei Singvogelarten dauert es etwa 4 Bruttage, bis die volle Anlagenzahl der Konturfedern erreicht ist. Ebensolange geht es beim Alpensegler, obwohl bei ihm das erste Auftreten der Anlagen in den einzelnen Fluren länger gedauert hat als bei den andern Arten. 4—5 Tage verstreichen beim Eisvogel.

In Tabelle 5 ist auch das Auftreten der 2. und 3. Federfolge also der spätern Plumae und Filoplumae vermerkt. Wir werden uns hier nicht weiter damit beschäftigen. Doch ist das Auftreten einer scheinbaren 2. Federfolge bei der Lachtaube bemerkenswert.

Im Gegensatz zum Zustand im Moment des Auftretens der ersten Federanlagen finden wir jetzt beim Abschluss der Ausbreitung der Konturfederanlagen grosse Unterschiede im Aussehen und der Entwicklung der Embryonen der einzelnen Arten (Tab. 6). Uns interessiert vor allem der verschiedene Ausbildungsgrad der Einzelfeder. Während bei der Elster, beim Alpensegler und

TABELLE 6. — *Aussehen und Grösse im Moment des Abschlusses der Ausbreitung der ersten FF.*

VE = Vorderextremität HE = Hinterextremität

Art	Federn	Aussehen		Schnabel	Gewicht	Auge o	VEHE	Mundspalt
		Auge	Fuss					
Lachtaube	Fadenst.	Keine Skleralp. sichtbar	Schilder	Eizahn	mg 800	mm 6.2	mm 8.5	mm 4.8
Alpensegler	fr. Höckerst.	„	„	„		5.3	7.4	5.4
Eisvogel	fr. Höckerst.	„ „	Schuppen und Schilder	„	760	4.7	8.4	6.5
Rauchschwalbe	fr. Höckerst.	„	—	„	258	3.7	5.7	2.6
Bachstelze	fr. Höckerst.	„	Schilder und Schuppen	„				
Elster	fr. Höckerst.	„	Schilder	„	888	6.5	8.7	4.8

beim Eisvogel alle Anlagen auf dem frühen Höckerstadium stehen geblieben sind, wachsen bei der Lachtaube die Anlagen nach dem Schema in Abbildung 2 weiter. Die ältesten Anlagen haben bereits das Fadenstadium erreicht. Rauchschwalbe und Bachstelze nehmen eine Mittelstellung ein. Der Hauptteil der Anlagen hat sich nicht über das Höckerstadium hinaus entwickelt. Einige wenige Anlagen aber sind ähnlich wie die Federn der Lachtaube weitergewachsen.

Tabelle 6 gibt ausserdem Aufschluss über die sonstige Ausgestaltung der Embryonen im Moment des Erreichens der endgültigen Zahl der Konturfederkeime. Die Differenzierung in die einzelnen Arten ist schon weit fortgeschritten, was sich vor allem in Unterschieden von Mass und Gewicht dokumentiert. Überraschend sind die Unterschiede in der Entwicklung des Integumentes der Hinterextremität. Während die Bachstelze am 10. e. Tg. schon Schilder und Schuppen besitzt, lassen sich am Fuss der gleichalten Rauchschwalbe noch nicht einmal Schilder erkennen. Die Federausbreitung weist also einen eigenen Entwicklungsrhythmus auf, der mit der übrigen Ausdifferenzierung der Hautderivate nicht übereinstimmt.

Nach diesem allgemeinen Überblick wollen wir bei den einzelnen Arten die Ausbreitung der Anlagen über den Körper verfolgen.

#### a) *Die Lachtaube.*

Besser als lange Beschreibungen geben die Zeichnungen (Abb. 3—10) die Entwicklung der Pterylose wieder. Wenn wir die Ausbreitung der Federanlagen in der Hinterrückenflur verfolgen, so erkennen wir deutlich, dass nicht immer Reihe um Reihe an eine erste Anlagenreihe angegliedert wird, sondern dass Anlagen eher unerwartet an gewissen Stellen der Flur vorseilen (Abb. 4c, 4f und 5c als Beispiele). Am späten 9. e.Tg. ist der Körper der Lachtaube mehr oder weniger gleichförmig von Federanlagen besetzt.

Versuchen wir, einzelne Fluren voneinander abzugrenzen, so ist das anhand der Stellung und geometrischen Anordnung der Einzelanlagen nicht möglich. Abb. 7 zeigt, wie kompliziert die Ausbreitungsgesetze an der Grenze z. B. von Hinterer Rückenflur und Oberschenkelflur sind. Auch wenn wir annehmen, dass gewisse Verzerrungen der Hautoberfläche infolge der Fixierung aufgetreten

sind, so können sie doch sicher nicht für die in diesem Falle beobachteten Verhältnisse verantwortlich gemacht werden.

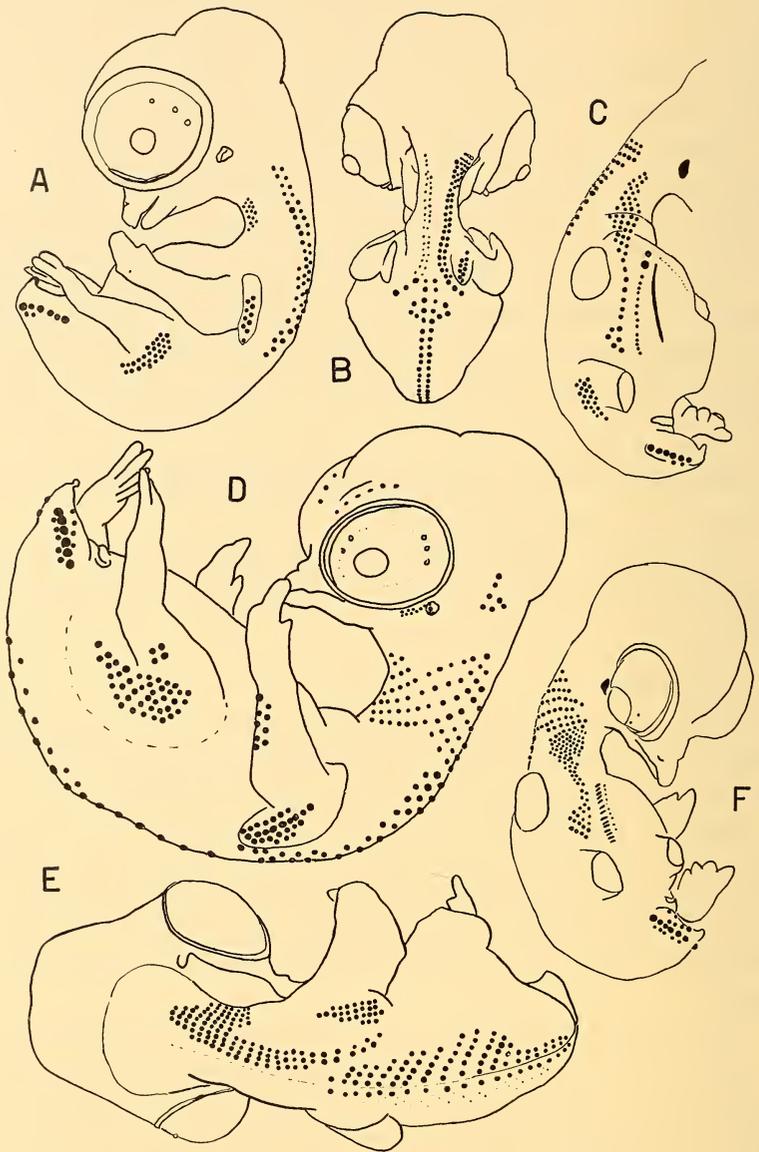


ABB. 4. — Lachtaube.

*a, b, c* früher 7. e.Tg., *d, e, f* später 7. e.Tg.

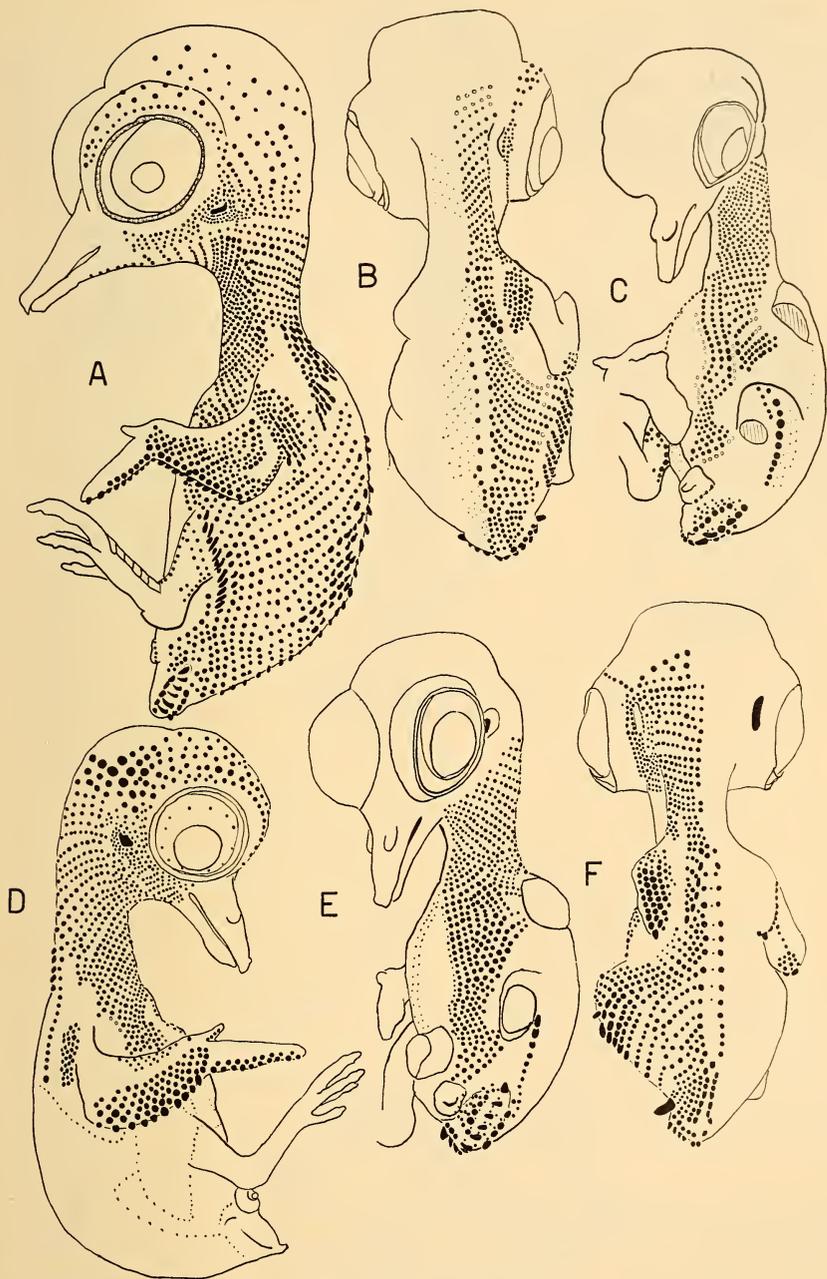


ABB. 5. — Lachtaube.  
*a, b, c* früher 8. e.Tg., *d, e, f* 8. e.Tg.

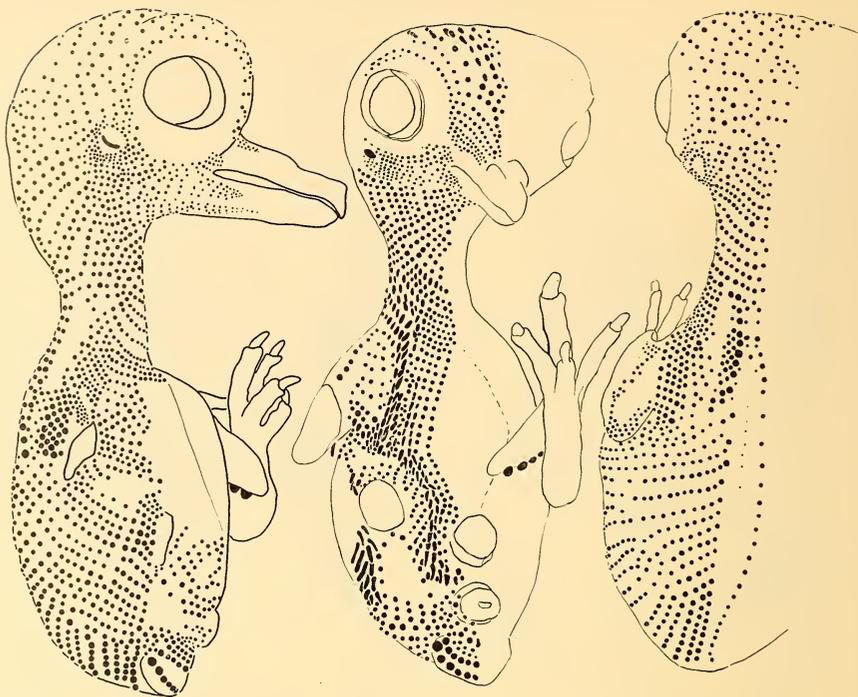


ABB. 6. — Lachtaube.  
9. e.Tg.

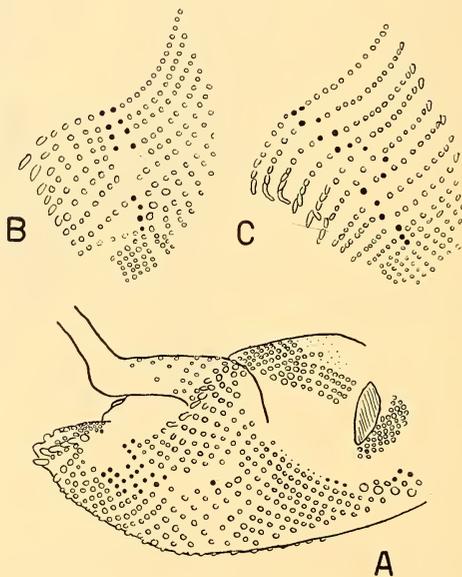


ABB. 7. — Lachtaube.  
Detailzeichnung der Berührungsflächen von HRF und OSF. *a* früher 8. e.Tg.,  
*b* 9. e.Tg., *c* später 9. e.Tg.

Die Anlagen auf den Extremitäten erscheinen wie auch auf dem Kopf erst relativ spät. Am 7. e.Tg. zeigen sich 4 Anlagen auf der Schenkelaussenseite (Abb. 9a). Etwa 24 Stunden später hat sich zwar die Zahl der Anlagen vermehrt, aber die Schenkelunterseite ist noch immer anlagenfrei. Die Erfahrung, dass „verdeckte“

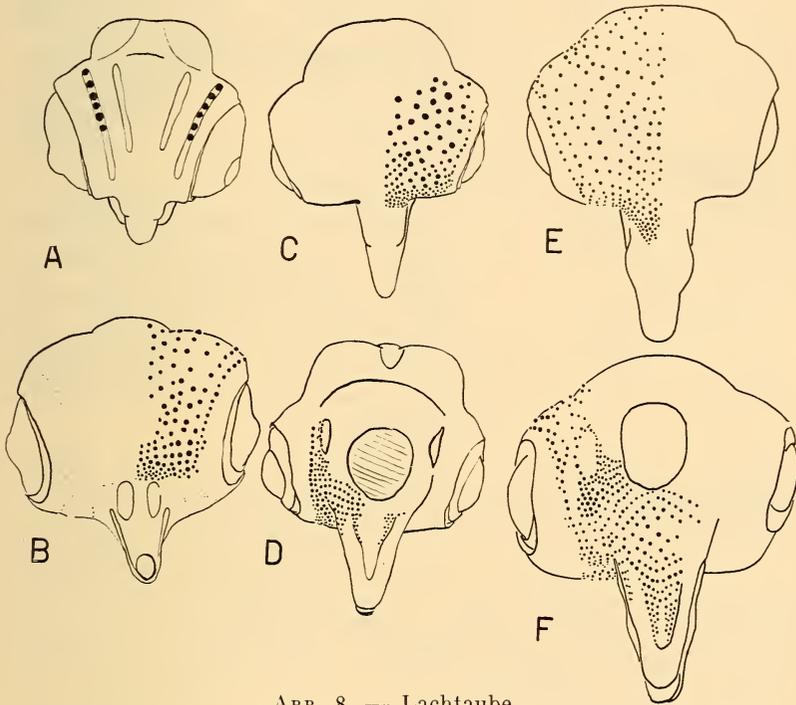


ABB. 8. — Lachtaube.

Kopf. a 7. e.Tg., b 8. e.Tg., c, d später 8. e.Tg., e, f 9. e.Tg.

Anlagen später entstehen, werden wir bei der Betrachtung des Flügels machen. Auch bei Teilen der Oberschenkel- und der Rückenflur, die vom Flügel bedeckt werden, erscheinen die Anlagen später als an den „sichtbaren“ Stellen der Flur (vgl. Abb. 4, 5 und 6). Endlich, am 9. e.Tg., ist die endgültige Zahl der Federkeime auch auf der Schenkelunterseite erreicht.

Gleichzeitig wie die Anlagen in der Unterschenkelflur treten die Federn im Flügel auf. Am späten 7. e.Tg. finden sich zuerst einige Armschwingen und grosse Armdecken (Abb. 4d). Am späten 8. e.Tg. wirkt die Flügeloberseite stark mit Anlagen besetzt

(Abb. 10a), während auf der Flügelunterseite erst eine Anlagenreihe erschienen ist (Abb. 10b). Schon auf diesem Stadium zeigt sich schön, dass die Lachtaube einen diastataxischen Flügeltypus besitzt (STEINER 1917), d. h. die 5. Armschwinge befindet sich nicht

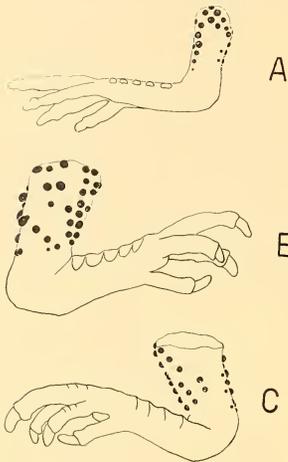


ABB. 9. — Lachtaube.  
Unterschenkelflügel. *a* später 8.  
e.Tg., *b*, *c* 9. e.Tg., *a*, *b*  
Aussenseite, *c* Innenseite.

auf der Höhe der andern Schwingen, sondern gegen die Decken erster Ordnung zu verschoben. Bekanntlich treten bei den Tauben eutaxische und diastataxische Flügel auf. Die Randdecken fehlen. Die Tectrices aversae sind noch immer an ihrem Entstehungsort, der Flügeloberseite, sichtbar. Am 9./10. e.Tg. ist zwar die endgültige Federzahl erreicht, noch nicht aber die definitive Stellung. Während bei Abbildungen 10b und 10d die Tectrices aversae noch auf der Flügelkante stehen, befinden sie sich auf Abbildung 10h an ihrem endgültigen Ort.

Kopfflügel und Flügel Flügel sind die beiden einzigen polytopen Fluren. Auch bei den andern untersuchten Arten verhält es sich so. Die Frage ist daher naheliegend, ob diese beiden „Fluren“ Einheiten im Sinne der andern Fluren sind oder ob man nicht besser z. B. die Kopfflügel in eine Scheitelflügel, Schnabelwinkel Flügel usw. aufteilen würde.

#### b) Der Eisevogel.

Wie schon bemerkt, fehlt mir ein Eisevogelembryo vom 10. Bruttag. Der etwa 11-tägige Embryo besitzt schon in mehreren Fluren Federkeime (Abb. 11a—d). Die Anlagen erscheinen im grossen und ganzen an den gleichen Körperstellen wie bei der Lachtaube. Trotzdem sind die Unterschiede zwischen den beiden Arten im einzelnen gross. Besonders deutlich wird das beim Betrachten der Rückenflur. Während die Lachtaube zwei deutlich getrennte Fluren besitzt, tritt beim Eisevogel nur eine Rückenflur auf (Abb. 3f, 11b). Der Unterschied geht noch tiefer. Bei der Lachtaube entsteht die Rückenflur paarig, beim Eisevogel zeichnet sich zuerst eine unpaare primordiale Anlagenreihe ab (Abb. 11b, 11d).

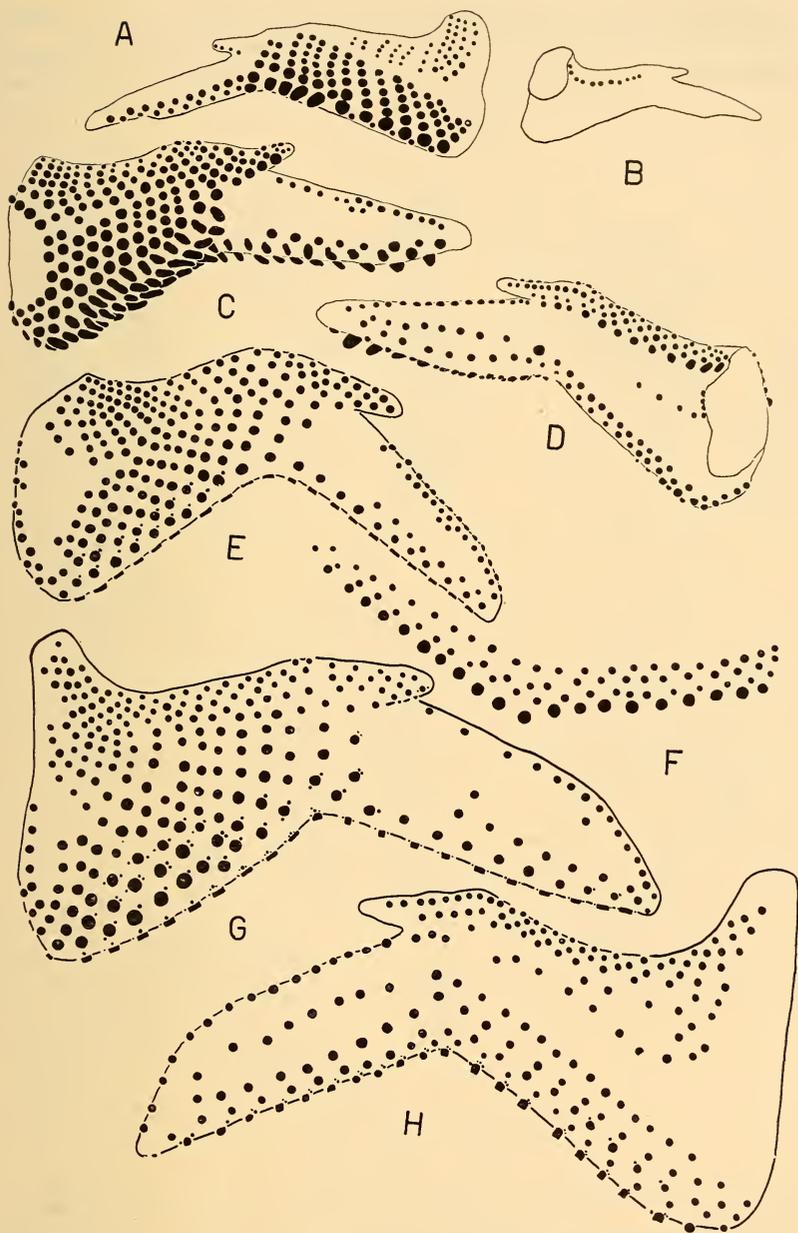


ABB. 10. — Lachtaube.

Flügel. *a, c, e, g* Oberseite, *b, d, f, h* Unterseite, *a, b* später 8. e.Tg., *c, d* 9. e.Tg.,  
*e, f* früher 10. e.Tg., *g, h* später 10. e.Tg.

Am 12-tägigen Embryo haben sich die Anlagen weiter ausbreitet. Bemerkenswert ist die Tatsache, dass auf dem Flügel zwei Reihen von Anlagen mit je 4 Einzelfedern auftreten. Anscheinend

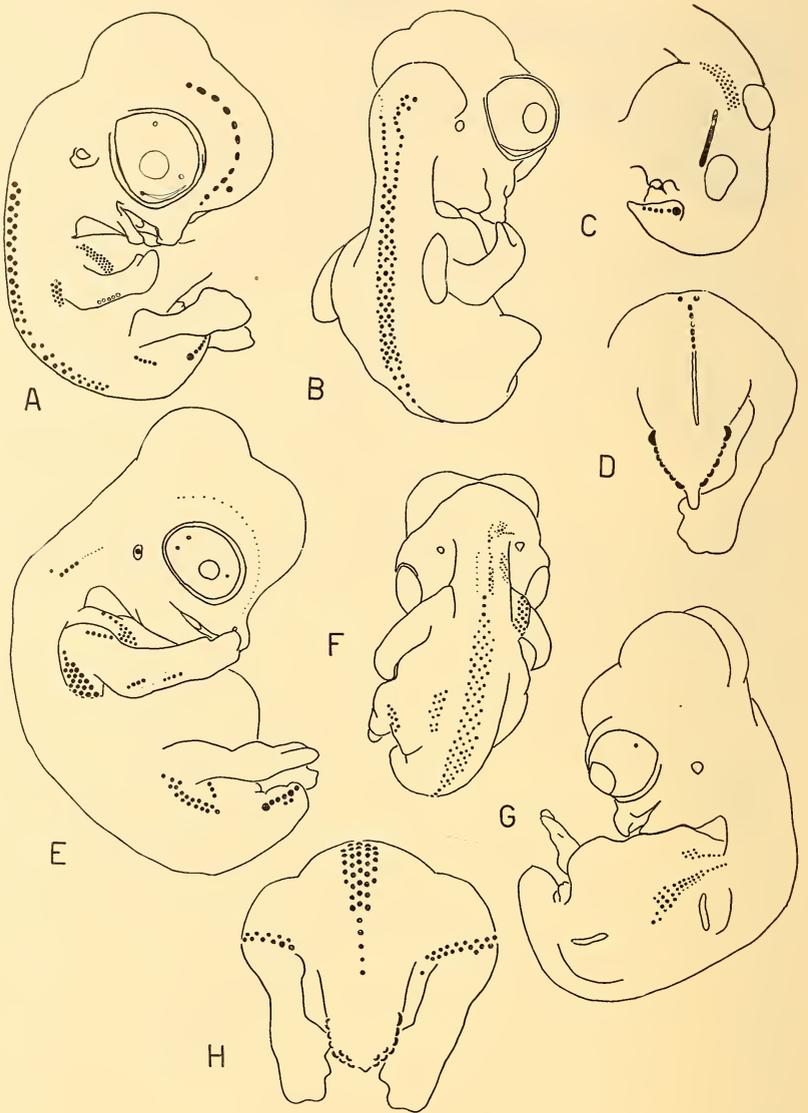


ABB. 11. — Eisvogel.

*a, b, c, d* 11. e.Tg., *e, f, g, h* 12. e.Tg.

handelt es sich distal um 4 Armschwingen, proximal um 4 grosse Armdecken (Abb. 11 *e—h*).

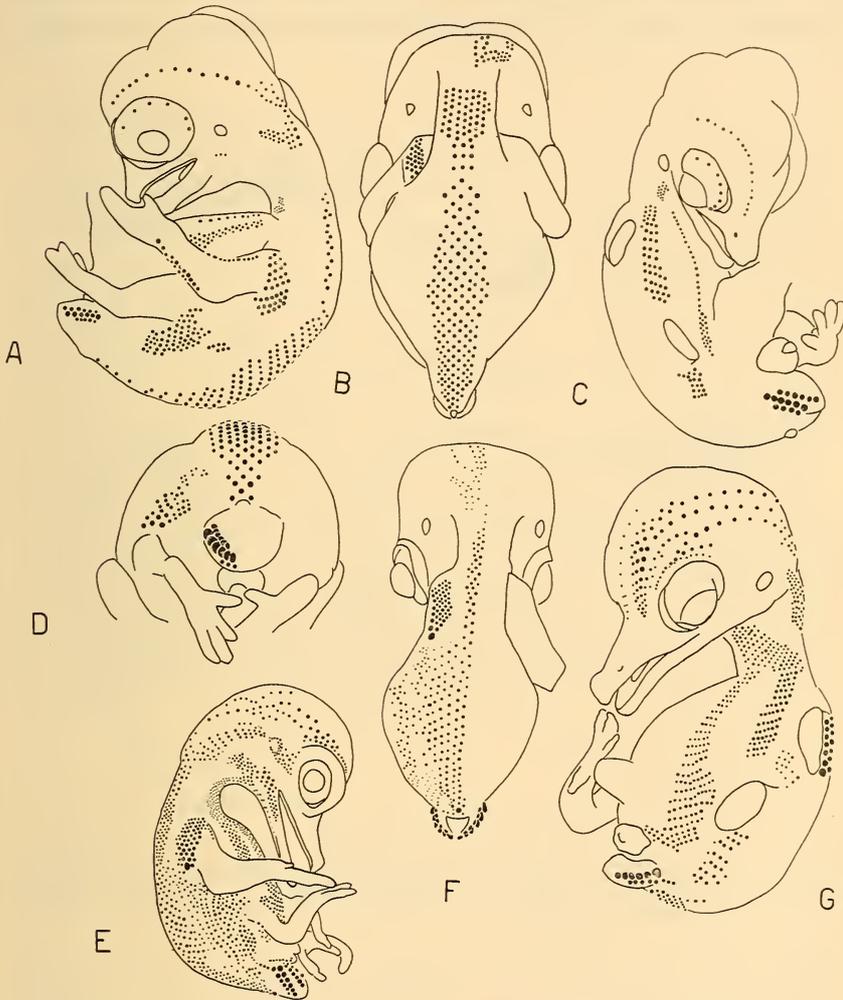


ABB. 12. — Eisvogel.

*a, b, c, d* 13. e.Tg., *e, f, g* 14. e.Tg.

Am Embryo vom 13. Bruttag sieht man deutlich, wie plötzlich ausserhalb jeder Ordnung in einer Flur neue Anlagen erscheinen. Das deutet darauf hin, dass nicht nur eine von einem Entwicklungszentrum gesteuerte Ausbreitung statthat, sondern dass die

gesamte Haut innerhalb der Flur in einem gewissen Alter die Bereitschaft zur Federbildung besitzt (Abb. 12a—d).

Abbildung 12e—g illustriert die fast abgeschlossene Ausbreitung der ersten Federfolge. Klar kommt gegenüber der Lach-

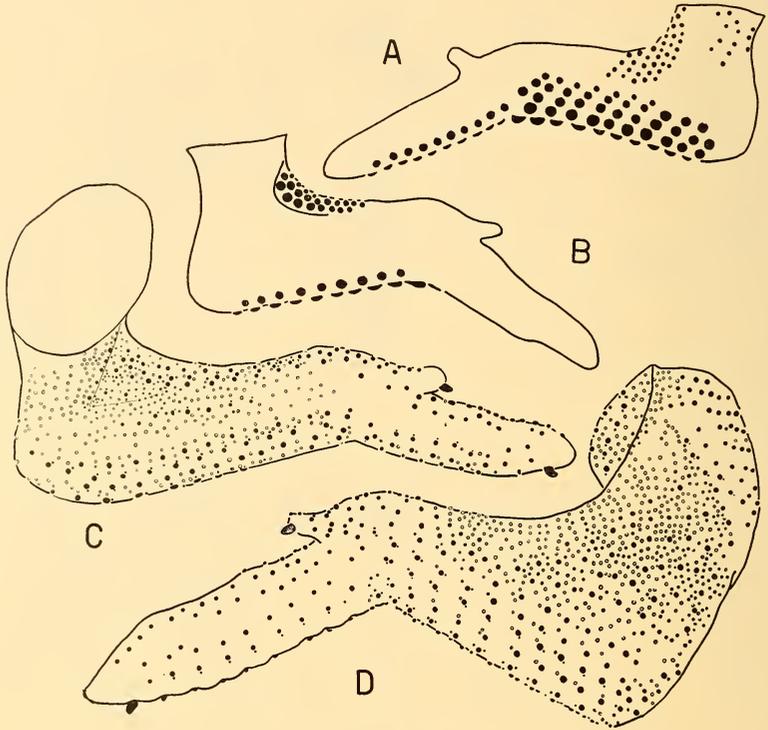


ABB. 13. — Eisvogel.

Flügel. *a, b* 14. e.Tg., *c, d* 18. e.Tg., abgeschlossene Ausbreitung der Federanlage. Grosse schwarze Punkte 1. Federfolge, Kreise 2. Federfolge, kleine Punkte 3. Federfolge. *a, c* Oberseite, *b, d* Unterseite.

taube zum Ausdruck, dass die Konturfedern nicht mehr oder weniger diffus über den ganzen Körper zerstreut stehen, sondern deutlich getrennt auf einzelne Körperstellen, die Fluren, beschränkt bleiben. Weiter wird offenbar, dass die in den Frühstadien anscheinend einfache geometrische Ausbreitung der Federn, sich am Ende der Vermehrungsphase der ersten Federfolge recht kompliziert abwickelt. Wie bei der Lachtaube erscheinen die Anlagen auf den Extremitäten erst spät (Abb. 12e—g, 13). Im

Gegensatz zur Lachtaube besitzt der Eisvogel eine eutaxische Anordnung der Armschwingen, d. h. alle Schwingen stehen auf der gleichen Höhe. Über die Ausbreitung der Federn auf den Extremitäten geben die Abbildungen 13 und 14 Aufschluss.

c) *Der Alpensegler.*

Der Alpensegler zeichnet sich durch ein zeitlich auffallend gestaffeltes Erscheinen der Anlagen in den verschiedenen Fluren aus. Besser als Beschreibungen geben die Abbildungen 15—16 die Ausbreitung der Anlagen über den Alpenseglerkörper wieder. Betrachten wir die Rückenflur, so finden wir zwar wie bei der Lachtaube eine paarige Anlagenreihe, hingegen tritt wie beim Eisvogel nur eine Rückenflur auf. Diese Rückenflur ist in der Mitte durch einen dorsalen Rain aufgeteilt. Die Unterschiede in der Anordnung der Federanlagen zwischen dem Alpensegler und den andern beiden Arten sind in allen Fluren genau so ausgeprägt. Der Gedanke von NITZSCH 1840, anhand der Pterylose ein Vogelsystem aufbauen zu wollen, lässt sich beim Betrachten der Bilder verstehen.

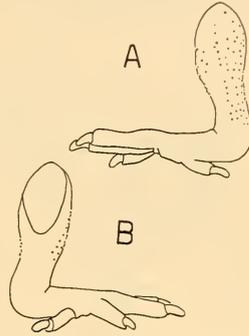


ABB. 14. — Eisvogel.  
Unterschenkelflur. 18.  
e.Tg., a Aussenseite,  
b Innenseite.

d) *Die Rauchschnalbe.*

Um die Ausbreitung der Anlagen in den einzelnen Fluren möglichst genau verfolgen zu können, wähle ich in diesem Falle eine andere Art der Darstellung. Die Flur wird nicht mehr im Verbands der andern Fluren auf dem Körper eingetragen. Wir können das gerade bei den Passeres gut durchführen, da die Fluren alle deutlich voneinander getrennt sind. Die interessanten Berührungstellen, wie wir sie bei der Lachtaube beobachtet haben, fehlen ganz.

Die Rauchschnalbe besitzt eine vordere und eine hintere Rückenflur. Am 6. e.Tg. zeigen sich in der vordern Rückenflur 20 paarige Anlagen (Abb. 17a), im Gebiet des Hinterrückens erkennen wir 5 undeutliche unpaare Anlagen (Abb. 17b). Am späten 6. e.Tg. hat die vordere Rückenflur in der Länge um einige

Anlagen zugenommen, ausserdem hat sich zwischen die paarige Reihe eine unpaare Reihe mit 8 Anlagen eingeschoben (Abb. 17c). Am 7. e.Tg. ist es zu einer Vereinigung der beiden Fluren gekommen. Die Anlagen der unpaaren Reihe der VRF haben sich stark vermehrt (Abb. 17d). Am späten 7. e.Tg. sind beide Fluren durch

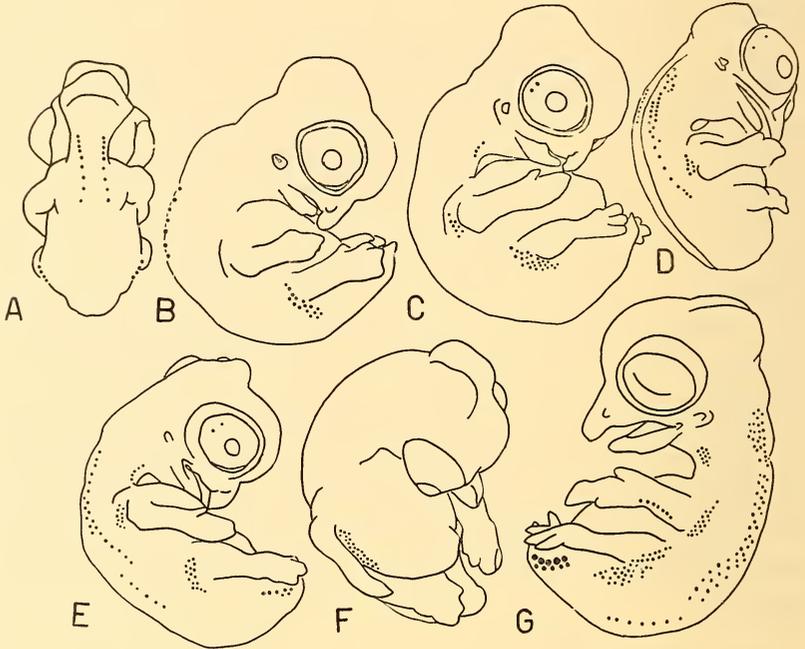


ABB. 15. — Alpengsegler.

*a, b* später 10. e.Tg., *c, d, e, f* früher 11. e.Tg., *g* 11. e.Tg.

seitliche Anlagerung von Anlagenreihen in die Breite gewachsen (Abb. 17e). Der Embryo vom frühen 8. e.Tg. zeigt eine weitere starke Zunahme der Anlagen vor allem im Nackengebiet. Es fällt auf, dass einige Anlagen sich durch ihre Grösse und weitere Entwicklung auszeichnen. In der Abbildung sind die Verhältnisse absichtlich etwas übertrieben dargestellt. Bei diesen Anlagen handelt es sich um Federkeime, die sich bis zum Schlüpfmoment zu Nestlingsdunen entwickeln werden. Der Unterschied dieser Anlagen in ihrer Massigkeit wird schon sehr früh deutlich und zwar lange bevor ein Unterschied im Entwicklungsgrad festgestellt werden kann (Abb. 17f). Bei älteren Embryonen ist der Abstand

von der HRF und VRF grösser (Abb. 17*g*, 17*h*). Auch wenn die endgültige Zahl der Konturfederanlagen erreicht ist, bleiben die beiden Fluren getrennt (Abb. 17*i*).

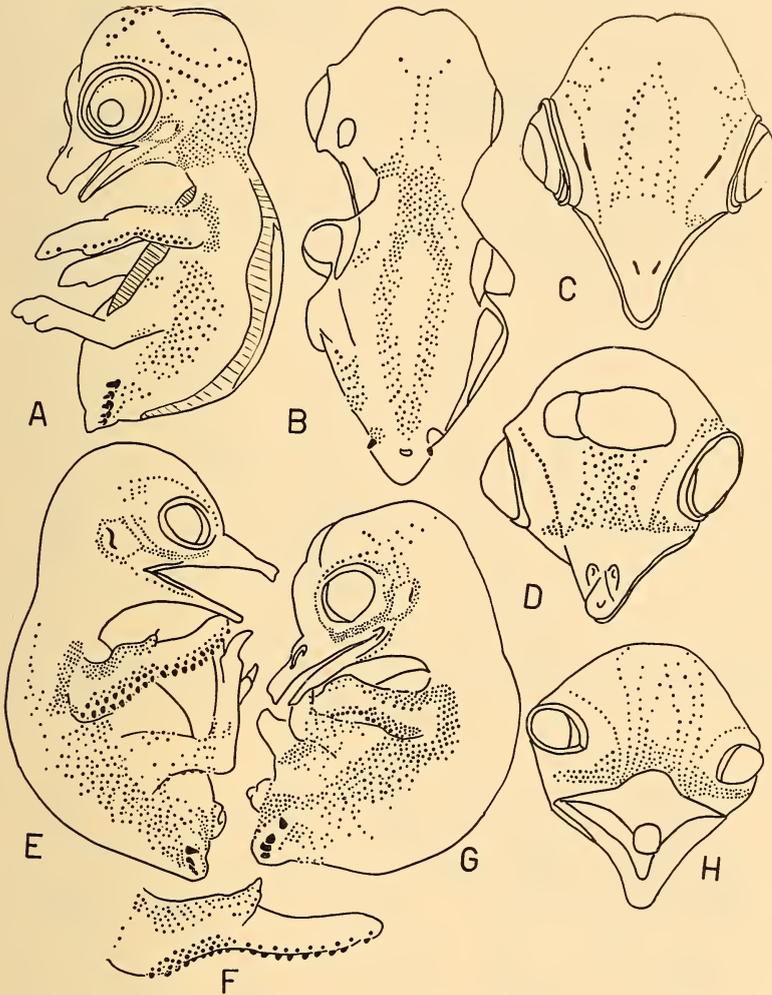


ABB. 16. — Alpensegler.

*a* 12. e.Tg., *b*, *c*, *d* später 12. e.Tg., *e*, *f* 13. e.Tg.

Am späten 7. e.Tg. treten die ersten Anlagen in der Oberschenkelflur (OSF) auf. Etwas später haben sich diese Anlagen um eine dorsale Reihe vermehrt (Abb. 18*a*). Im Laufe des 8. e.Tg.

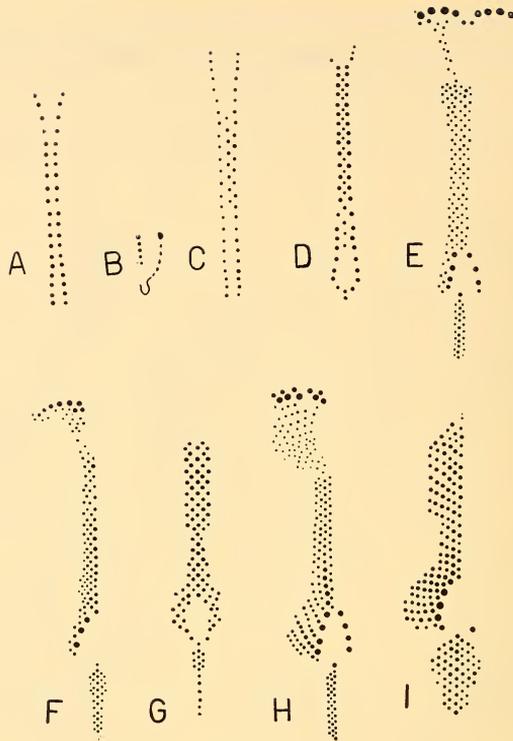


ABB. 17. — Rauchschnalbe.

Rückenflur. *a* früher 6. e.Tg., *b* 6. e.Tg., *c* später 6. e.Tg., *d* früher 7. e.Tg.,  
*e* später 7. e.Tg., *f* später 8. e.Tg., *g* später 8. e.Tg., *h* früher 9. e.Tg.,  
*i* später 9. e.Tg.

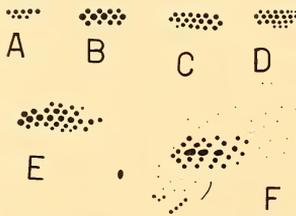


ABB. 18. — Rauchschnalbe.

Oberschenkelflur. *a* früher 7. e.Tg., *b* später 7. e.Tg., *c* früher 8. e.Tg.,  
*d* später 8. e.Tg., *e* früher 9. e.Tg., *f* 10. e.Tg.

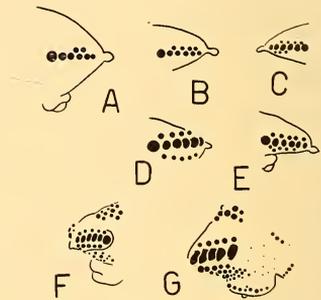


ABB. 19. — Rauchschnalbe.

Schwanzflur. *a* später 6. e.Tg., *b* früher 7. e.Tg., *c* später 7. e.Tg.,  
*d* früher 8. e.Tg., *f* 9. e.Tg., *g* 10. e.Tg.

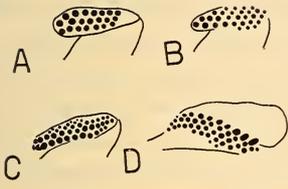


ABB. 20. — Rauchschnalbe.  
 Schulterflur. *a* früher 7. e.Tg.,  
*b* später 7. e.Tg., *c* später 8.  
 e.Tg., *d* 9. e.Tg.

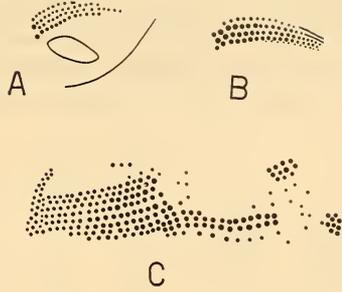


ABB. 21. — Rauchschnalbe.  
 Brust- und Bauchflur. *a* 7. e.Tg.,  
*b* 8. e.Tg., *c* 10. e.Tg.

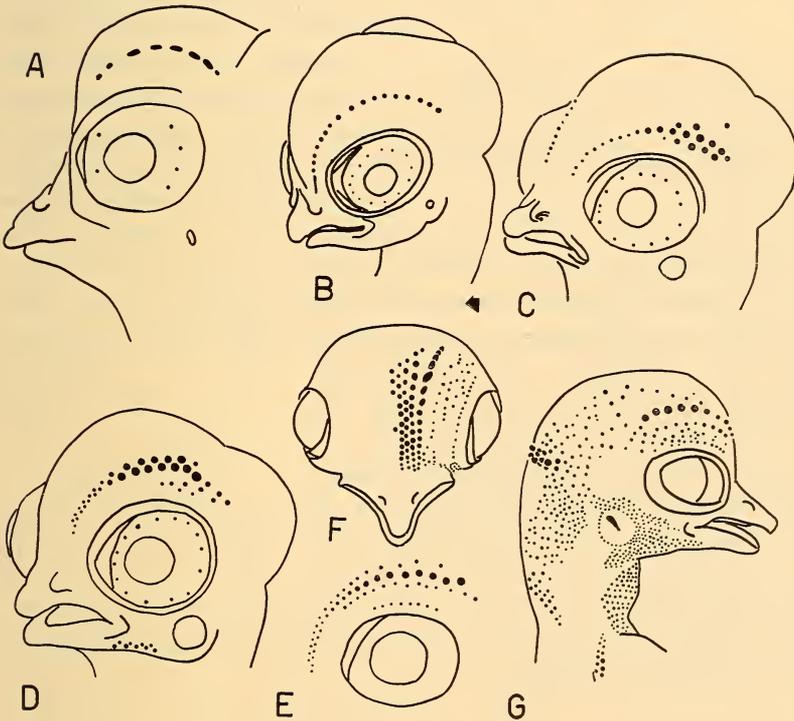


ABB. 22. — Rauchschnalbe.  
 Kopf. *a* früher 7. e.Tg., *b* später 7. e.Tg., *c* früher 8. e.Tg., *d*. später 8. e.Tg.,  
*e* früher 9. e.Tg., *f*, *g* 10. e.Tg.

wird die volle Anlagenzahl erreicht (Abb. 18b—18e). Nach 48 Stunden hat sich das Bild nur insofern verändert, als dass 3 Anlagen bis zum frühen Papillenstadium gewachsen sind während, der Rest noch immer auf dem frühen Höckerstadium verharret (Abb. 18f).

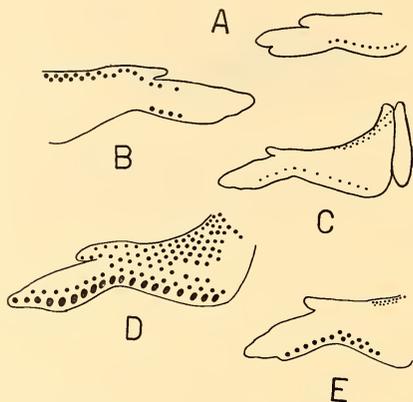


ABB. 23. — Rauchschalbe.  
Flügel. *a, b, c, d* Oberseite, *e* Unterseite.  
*a* später 7. e.Tg., *b* früher 8. e.Tg.,  
*c* später 8. e.Tg., *d, e* 9. e.Tg.

Ausbreitung der Konturfederanlagen abgeschlossen. Auf diesem Stadium erkennt man deutlich Grössenunterschiede zwischen den auswachsenden Nestlingsdunen und den restlichen „stehenbleibenden“ Anlagen der ersten Federfolge (Abb. 22f).

Die Anlagen auf den Extremitäten erscheinen erst spät. Die Entwicklung bis zur vollen Zahl der Konturfedern zieht sich bis über den 10. e.Tg. hin (Abb. 23, Abb. 24).

Gegenüber den andern drei behandelten Arten fällt eine noch stärkere Konzentration der Konturfedern auf einzelne Körperstellen auf. Die Fluren sind klar abgegrenzt und voneinander getrennt.

#### e) Die Bachstelze.

Wenn wir mit der Betrachtung der Rückenflur beginnen, so sehen wir, dass, wie schon ausgeführt, jede Art ihr typisches

Die Abbildungen 19, 20 und 21 orientieren über die Ausbreitung der ersten Federfolge in der Schwanz (SF)-, Schulter (SUF)-, Brust (BRF)- und Bauchflur (BAF).

Auf der Stirn zeigt sich zuerst je eine Anlagenreihe am späten 7. e.Tg. (Abb. 22a). Am Anfang wächst die Reihe in die Länge (Abb. 22b), dann gliedern sich seitlich neue Anlagen ein (Abb. 22c, 22d). Am späten 8. e.Tg. erscheinen die ersten Anlagen im Gebiet des Augenbulbus (Abb. 22e). Erst am 10. e.Tg. ist die

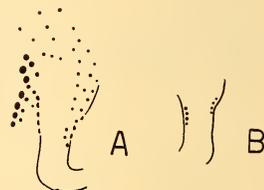


ABB. 24.  
Rauchschalbe.  
Unterschenkel. *a* später 8. e.Tg., *b* früher 10. e.Tg.

Anlagemuster hat. Rauchschwalbe und Bachstelze, die beiden Vertreter der Passeres, sehen sich nicht ähnlicher als Bachstelze und Eisvogel usw. Leider besitze ich zu wenig Embryonen, um die Frage entscheiden zu können, ob die Anlagen der Rückenflur an einem oder an zwei Orten ihre Entstehung nehmen. Zwar lassen sich unschwer ein vorderer und ein hinterer Teil der Rückenflur erkennen, aber getrennt sind diese Anlagenbezirke bei den mir zur Verfügung stehenden Embryonen nicht (Abb. 25a—d).

Als Ausgangspunkt zur Verfolgung der Federn in den andern Fluren nehmen wir die Abbildung 26. Die OSF zeigt in diesem Alter drei voneinander merkwürdig unabhängige Reihen. Diese Reihen ordnen sich später zusammen (Abb. 27a). Durch Anlagerung von mehreren seitlichen Reihen wird etwa am 8. e.Tg. die endgültige Konturfederzahl erreicht (Abb. 27b, c).

Gerade bei der SUF wird es deutlich, dass die ersten Anlagenreihen nicht im Zentrum der Flur zu liegen brauchen. Dabei ist es aus Raumgründen nicht klar, warum in diesem Falle die Anlagen-

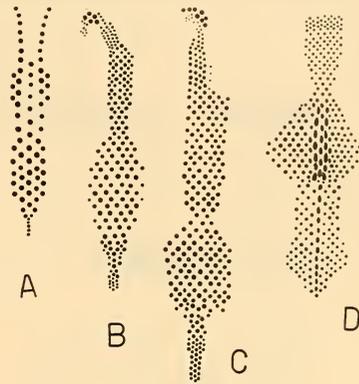


ABB. 25. — Bachstelze.  
Rückenflur. a früher 6. e.Tg., b später 6. e.Tg., c 7. e.Tg., d 8. e.Tg.

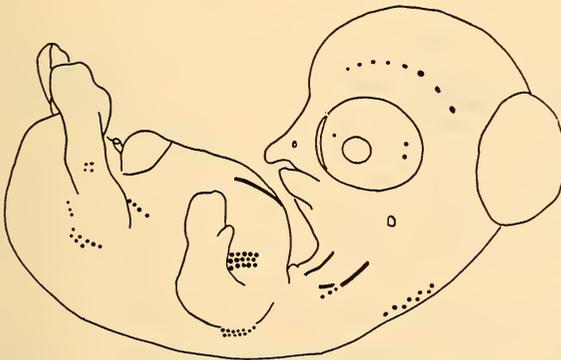


ABB. 26. — Bachstelze.  
6. e.Tg.

reihen sich nur nach einer Richtung, nämlich dorsalwärts, entwickeln (Abb. 28*a, b, c*).

Auch in der SF entstehen neben den ersten dominierenden Anlagen der Steuerfedern nur eine Reihe von Oberschwanzdecken

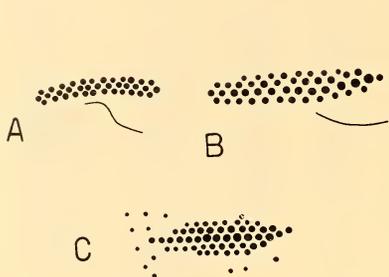


ABB. 27. — Bachstelze.  
Oberschenkelflügel. *a* 6. e.Tg.,  
*b* 7. e.Tg., *c* 8. e.Tg.

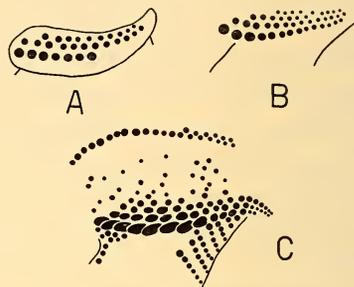


ABB. 28. — Bachstelze.  
Schulterflügel. *a* 6. e.Tg., *b*  
*c* 7. e.Tg., *c* 8. e.Tg.

gegenüber von etwa 4 Reihen von Unterschwanzdecken (Abb. 29*a—d*).

Interessant ist es, das Zusammentreffen von BRF und BAF zu beobachten. Man erhält den Eindruck von zwei sich berührenden Kraftfeldern (Abb. 30*a, b*).

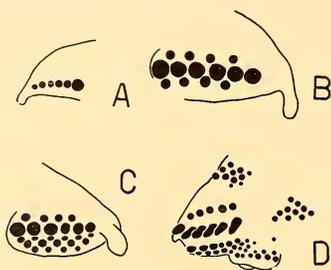


ABB. 29. — Bachstelze.  
Schwanzflügel. *a* früher 6. e.Tg.,  
*b* später 6. e.Tg., *c* 7. e.Tg.,  
*d* 8. e.Tg.



ABB. 30. — Bachstelze  
Brust- und Bauchflügel.  
*a* 7. e.Tg., *b* 8. e.Tg.

Einmal mehr stoßen wir bei der Ausbreitung der Anlagen auf dem Kopfe auf die von mir oft betonte Tatsache, dass diese Ausbreitung schon auf frühesten Stadien nach arttypischen Gesetzmässigkeiten vor sich geht. Man vergleiche Abbildung 31 *a—f* mit

den entsprechenden Zeichnungen der Rauchschnalbe (Abb. 22). Diese Verschiedenheit ist umso schwerer verständlich, als ja die endgültige Verteilung der Konturfedern auf dem Kopf bei beiden Arten eine oberflächliche Ähnlichkeit besitzt.

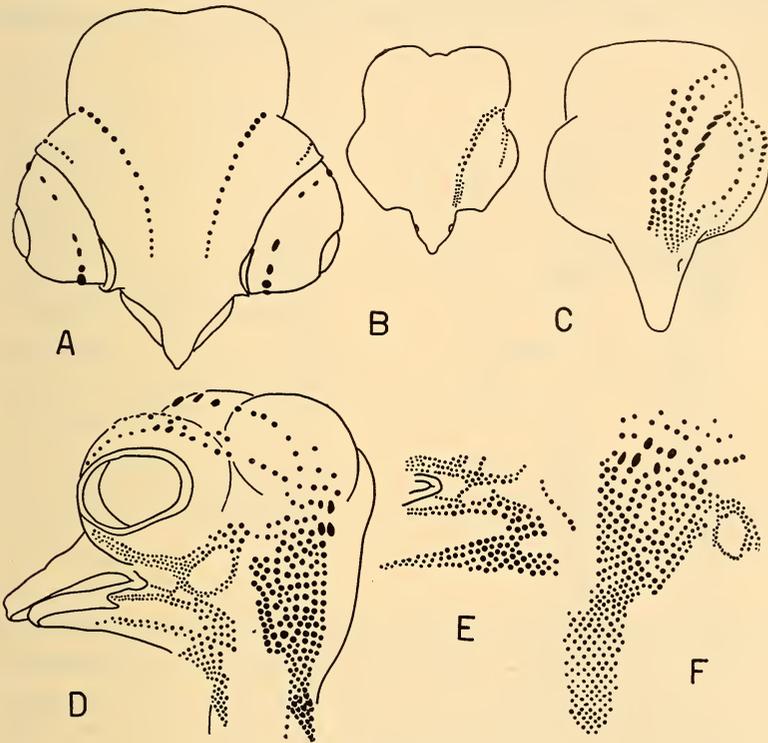


ABB. 31. — Bachstelze.

Kopf. *a* 6. e.Tg., *b* 7. e.Tg., *c*, *d*, *e*, *f* 8. e.Tg., *e* Schnabelwinkel, *f* Hinterkopf.

Auch die ersten Anlagen der Schwingen weichen etwas von dem ab, was wir bereits bei den andern Formen gefunden haben (Abb. 32).

Die Abbildungen 26 und 33 stellen die Ausbreitung der Anlagen auf dem Unterschenkel dar.

#### f) Die Elster.

Am frühen 6. e.Tg. erscheint auf dem Rücken eine paarige primordiale Anlagenreihe mit etwa je 10 Einzelanlagen. In den

andern Fluren lassen sich am gleichen Embryo erst Federleisten erkennen. Vor allem im cranialen Teil nimmt die Reihe rasch an Anlagen zu (Abb. 34*a, b*). Am 7. e.Tg. hat sich die Flur durch seitliche Anlagen erweitert. Zwei Anschwellungen im zentralen Teil der Flur machen das Anlagemuster recht ähnlich wie das der Bachstelze. Man beachte schon jetzt die Entstehung eines kleinen

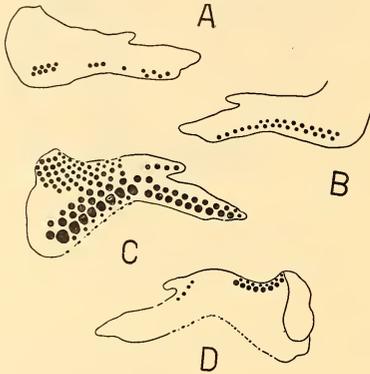


ABB. 32. — Bachstelze.

Flügel. *a, b, c* Oberseite, *d* Unterseite. *a* später 6. e.Tg., *b* 7. e.Tg., *c, d* 8. e.Tg.

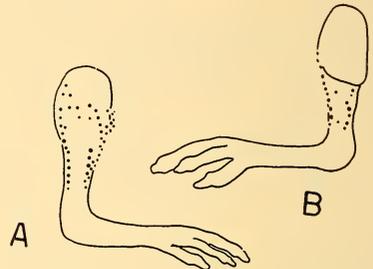


ABB. 33. — Bachstelze.

Unterschenkelflur. 8. e.Tg. *a* Aussenseite, *b* Innenseite.

Raines im dorsalen Teil der Flur (Abb. 34*c, d*). Am 8. e.Tg. ist die volle Federzahl erreicht. Durch die sattelähnliche Ausweitung der Flur ist jede Ähnlichkeit mit der Bachstelze verloren gegangen. Die Abbildungen 35, 36 und 37 zeigen die Entwicklung der Federanlagen in der OSF, SUF und SF.

Bei der Entwicklung der BRF und BAF treffen wir auf eine bemerkenswert regelmässige und geometrische Ausbreitung der ersten Federfolge (Abb. 38). Diese regelmässige Ausbreitung fällt umsomehr auf, weil dies bei den von mir untersuchten Arten den Ausnahmefall darstellt.

Die Entwicklung der Anlagen auf dem Kopf geht von mehreren primordialen Anlagenreihen aus (Abb. 39). Wir haben darüber schon bei der Lachtaube gesprochen.

Die Entwicklung der ersten Federfolge auf den Extremitäten bringt im Prinzip nichts anderes als bei den andern behandelten Arten (Abb. 40, 41).

4. Entwicklung bis zum Schlüpfmoment

Mit dem Älterwerden kommt die Eigenart in der Ausbildung des Federkleides der sechs Arten immer stärker zum Ausdruck. Auf der einen Seite steht die Lachtaube. Ihre Federanlagen wachsen zu langen fadenförmigen Gebilden aus. Kurz nach dem Schlüpfen platzen die Federscheiden auf und geben eine Anzahl von haarähnlichen Dunen frei. Obwohl nach meiner Beobachtung alle Anlagen der ersten Federfolge zu Nestlingsdunen auswachsen — die Ausnahmen werden wir noch besprechen — erwecken die haarähnlichen Neoptile den Eindruck einer nur schüttern Bedeckung des Nestlings: „born blind and without real down“ (WITHERBY et al. 1945). „Rahmgelbe haarartige Dunen bedecken die . . . Haut nur sehr spärlich“ (NIETHAMMER 1942). Eine kleine Gruppe von Feder-

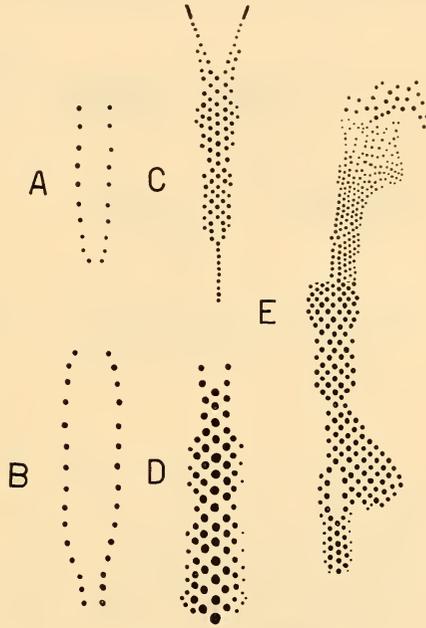


Abb. 34. — Elster.  
Rückenflur. a Früher 6. e.Tg., b später 6. e.Tg., c 7 e.Tg., d 8. e.Tg., e 9. e.Tg.

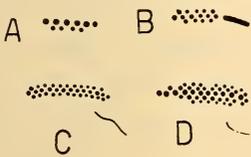


Abb. 35. — Elster.  
Oberschenkelstur. a früher 6. e.Tg., b später 6. e.Tg., c früher 7. e.Tg., d später 7. e.Tg.

anlagen macht dieses Auswachsen nicht mit. Am 11. e.Tg. ist der Unterschied zwischen den zukünftigen Nestlingsdunen und den Anlagen am Schnabelgrund schon recht deutlich (Abb. 42a, b). Diese Zone zieht sich bis fast zur Ohröffnung, und vom Schnabelwinkel sind etwa 9 Reihen von Kehlfedern nicht ausgewachsen. Auch diese Anlagen haben sich zu Beginn der Entwicklungszeit wie alle andern Feder-

keime entwickelt (Abb. 5 *a, b*). Doch um den 10./11. e.Tg. stellen die Anlagen ihr weiteres Wachstum ein und werden mit der Zeit unter die Haut versenkt. Die eine Anlage umgebende Epidermis wölbt sich zuerst wallartig auf, dann wird der Federkeim im Laufe der nächsten Bruttage unter die Haut eingesenkt. Beim Schlüpfen sind sie unter der Haut verschwunden und nur noch im histologischen Schnittpräparat nachweisbar (Abb. 42*c*).

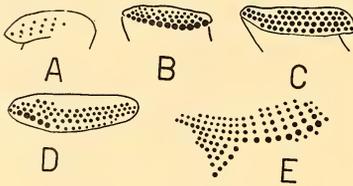


ABB. 36. — Elster.

Schulterflur. *a* früher 6. e.Tg.,  
*b* später 6. e.Tg., *c* früher 7.  
e.Tg., *d* später 7. e.Tg., *e* früher  
8. e.Tg.

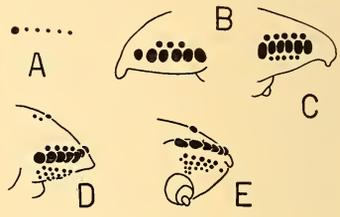


ABB. 37. — Elster.

Schwanzflur. *a* früher 6. e.Tg.,  
*b* später 6. e.Tg., *c* früher  
7. e.Tg., *d, e* später 7. e.Tg.

Den Gegensatz zur Lachtaube bilden Eisvogel, Alpensegler und Elster. Bei diesen drei Arten sind alle Federanlagen im Schlüpfmoment unter der Haut versenkt. Der Jungvogel verlässt völlig „nackt“ das Ei. Anders als bei den eingesenkten Anlagen der „Gesichtsmaske“ der Taube entwickeln sich die Federanlagen der drei Arten nicht über das Höckerstadium hinaus. Die zuerst entstandenen Anlagen „warten“ in ihrer Entwicklung, bis die volle Federzahl erreicht ist. Kurz nach diesem Moment setzt der Einsenkungsprozess ein. Dieser Prozess findet vor dem Schlüpfen seinen Abschluss. Die Einsenkung beginnt bei Eisvogel und Alpensegler etwa am 14. e.Tg., also ungefähr im Zeitpunkt, wo die Ausbreitung der Konturfedern eben erst vollendet ist. Bei der Elster setzt der Einsenkungsprozess stadienmässig (nicht zeitlich) später ein, nämlich erst am 12. e.Tg., ungefähr 2 Tage nach dem Erreichen der vollen Zahl der ersten Federfolge. Der Einsenkungsprozess spielt sich äusserlich gleich ab wie bei der Lachtaube. Zuerst wölbt sich die Epidermis wallartig um die Anlage hoch, dann senkt sich die Anlage immer tiefer ein, bis sie etwa zwei Tage vor dem Schlüpfen ganz unter der Haut verschwunden ist

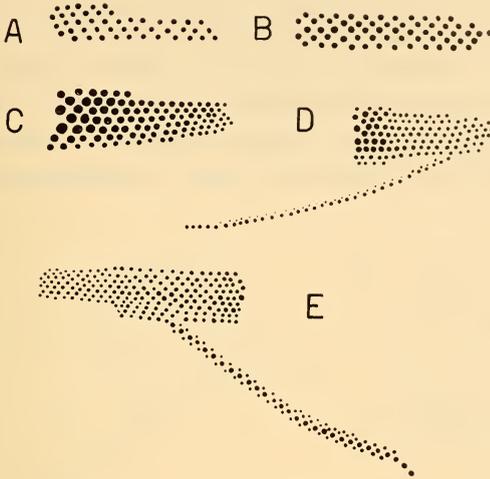


ABB. 38. — Elster.

Brust- und Bauchflur. *a* später 6. e.Tg., *b* früher 7. e.Tg., *c* später 7. e.Tg.  
*d* früher 8. e.Tg., *e* später 8. e.Tg.

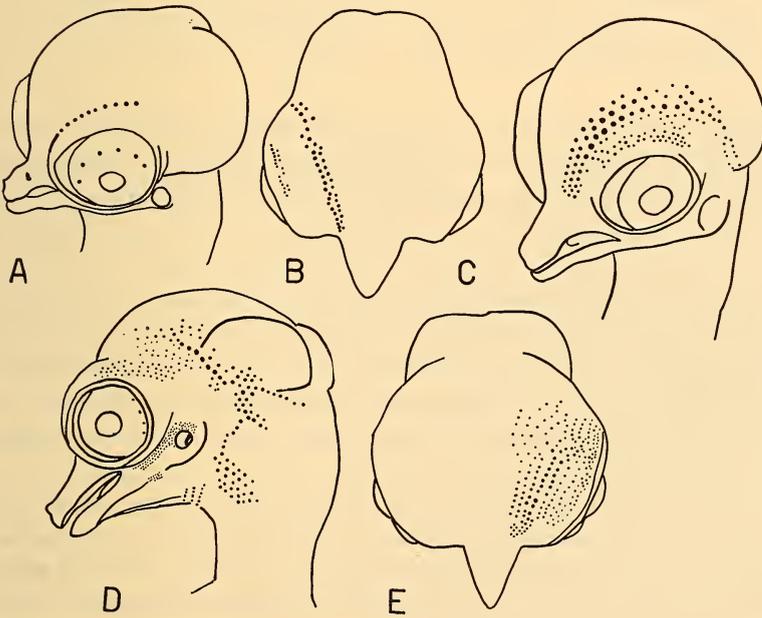


ABB. 39. — Elster.

Kopf. *a* später 6. e.Tg., *b* früher 7. e.Tg., *c* später 7. e.Tg., *d*, *e* 8. e.Tg.

(Abb. 43). Meines Wissens ist diese Einsenkungsprozess histologisch noch nie eingehend beschrieben worden. Wohl geben z. B. BROMANN 1941, DAVIES 1889, MAILLARD 1948 und WEBER 1950 einige Bilder des Vorgangs, aber ein Vergleich verschiedener Arten und vor allem auch ein Vergleich zwischen der auswachsenden und sich einsenkenden Feder fehlt. Eine solche Untersuchung wäre darum

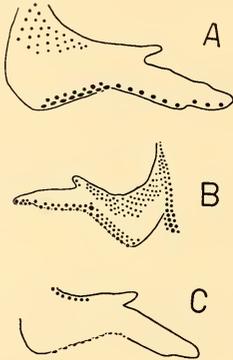


ABB. 40. — Elster.

Flügel. *a*, *b* Oberseite, *c* Unterseite. *a* später 7. e.Tg., *b*, *c* 8. e.Tg.

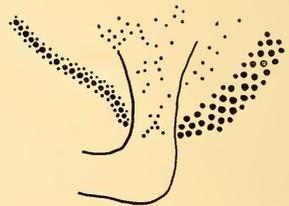


ABB. 41. — Elster.

Unterschenkelflur 9. e.Tg.

wichtig, weil die normal auswachsende Anlage ebenfalls in einem bestimmten Stadium eine wallartige Aufwölbung der umgebenden Epidermis aufweist. Anschliessend an diese Wallbildung können wir auch eine Einsenkung des Federkeimes in eine Epidermistasche in das Cutisgewebe beobachten. Dieser Prozess führt zur Bildung des sogenannten Federfollikels. Kommt die Versenkung der Federn beim Eisvogel usw. nur dadurch zustande, dass die nicht an Grösse zunehmende Anlage bei der für jede Feder charakteristischen Follikelbildung in das Cutisgewebe eingesenkt wird. Oder sind das zwei verschiedene Prozesse? Es ist klar, dass dieser Frage grosse phylogenetische Bedeutung zukommt.

Bei der Elster ist die Einsenkung der Steuerfedern nicht vollständig. Die Steuerfedern bleiben im Gegensatz zu den andern Anlagen der ersten Federfolge im Wachstum nicht auf dem Höckerstadium stehen. Am 12. e.Tg. ist die äusserste Steuerfeder 1 mm lang und befindet sich auf dem Papillenstadium. Ihre maximale Grösse erreichen die Steuerfedern mit 1,6 mm etwa am 15. e.Tg.

Dann werden sie auch vom Einsenkungsprozess erfasst. Beim Schlüpfen misst die längste Steuerfeder nur noch 1,4 mm. Die Steuerfedern werden nicht nur eingesenkt, sondern auch rückgebildet. Schon vom 15. e.Tg. an schrumpft die Anlage zusammen. Anscheinend wird Federmaterial wieder abgebaut, denn im Schlüpfmoment sind nur noch die leeren Federscheiden sichtbar. BROMANN

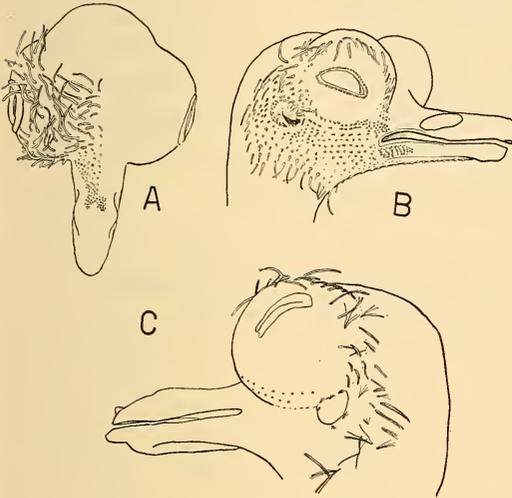


ABB. 42. — Lachtaube.

Kopf. *a, b* 11. e.Tg. Beginn des Einsenkungsprozesses, *c* Schlüpftag. Die Federanlagen der „Gesichtsmaske“ sind unter der Haut eingesenkt.

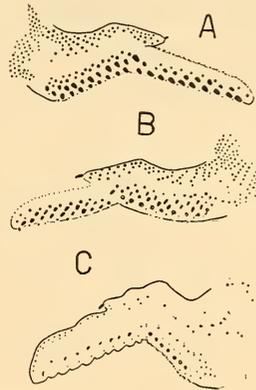


ABB. 43. — Alpensegler.

Einsenkungsprozess der Federanlagen auf der Flügeloberseite. *a* 14. e.Tg., *b* 15. e.Tg., *c* 17. e.Tg.

1941 gibt in einem Schnittbild eine gute Abbildung solcher leerer Peridermscheiden. Er nennt diese Gebilde falsche Nestlingsdunen.

Nachdem wir kurz die beiden Extremtypen der Ausgestaltung des Federkleides betrachtet haben, wollen wir uns mit der Bachstelze und der Rauchschwalbe beschäftigen. Wie wir schon gehört haben, wachsen bei beiden Arten nur einige wenige Anlagen aus. Bei der Bachstelze setzt der Einsenkungsprozess am 10. e.Tg. ein, nachdem die endgültige Zahl der Konturfedern am 9. e.Tg. erreicht worden ist. Sie verhält sich also in dieser Beziehung gleich wie die Elster. In folgenden Fluren lassen sich am 10. e.Tg. auswachsende Federn feststellen: 29 Anlagen in der RF, je 6 in der OSF und USF, 12 in der SUF, 22 auf dem Flügel, 28 auf dem Kopf und alle Steuer-

federn. Aber aus diesen 219 Anlagen werden nicht gleichviele Nestlingsdunen entstehen. Ganz gleich wie die Steuerfedern der Elster wird eine Anzahl der am 10. e.Tg. sichtbaren grossen Anlagen entweder zurückgebildet und eingesenkt oder doch so weit zurückgebildet, dass die Anlage beim Schlüpfen nicht die volle Grösse der andern Neoptile erreicht. Gegenüber den vorher gezählten Dunen finden wir an einem Embryo vom Schlüpfstag in der RF nur 27 Anlagen, OSF 6, USF 6, SUF 8, auf dem Kopfe 30, auf dem Flügel 20 und nur noch die beiden distalen Steuerfedern. So kommen wir im ganzen auf 171 gegenüber 219 Neoptilen. Die Zahl der Nestlingsdunen ist aber keineswegs arttypisch konstant. Zwei gleichalte Nestgeschwister der vorhin ausgezählten Bachstelze besitzen nur 161, resp. 155 Nestlingsdunen.

TABELLE 7. — Die Neoptilzahl der Rauchschnalbe, geordnet nach der zunehmenden Dunenzahl.

Flur	Seite	n	M	$\sigma$	V
OSF	links	34	1.6764	$\pm 1.211$	64.05
	rechts	34	1.7646	1.030	
HRF	links	34	3.9116	0.752	19.98
	rechts	34	3.9706	0.793	
Nacken	rechts	34	4.7352	1.232	26.07
	links	34	4.7941	1.634	
Kopf	rechts	34	7.2058	2.101	29.16
	links	34	7.3529	1.430	
SUF	rechts	34	9.0588	0.484	5.35
	links	34	9.0882	0.512	

Ein viel grösseres Material erlaubt uns, die Variabilität der Nestlingsdunenzahl bei der Rauchschnalbe genauer zu analysieren. In Abbildung 44 finden sich 18 Schemabilder, die das verschiedene Ausmass der Bedunung auf dem Scheitel darstellen. Die Zahl der Dunen schwankt von 4 bis 12 auf einer Kopfseite. Oft ist die Zahl links und rechts ungleich. Abbildung 44 zeigt vor allem auch, dass nicht nur die Zahl der Nestlingsdunen variiert, sondern auch ihre Stellung. Bei der mathematischen Auswertung der Variation habe

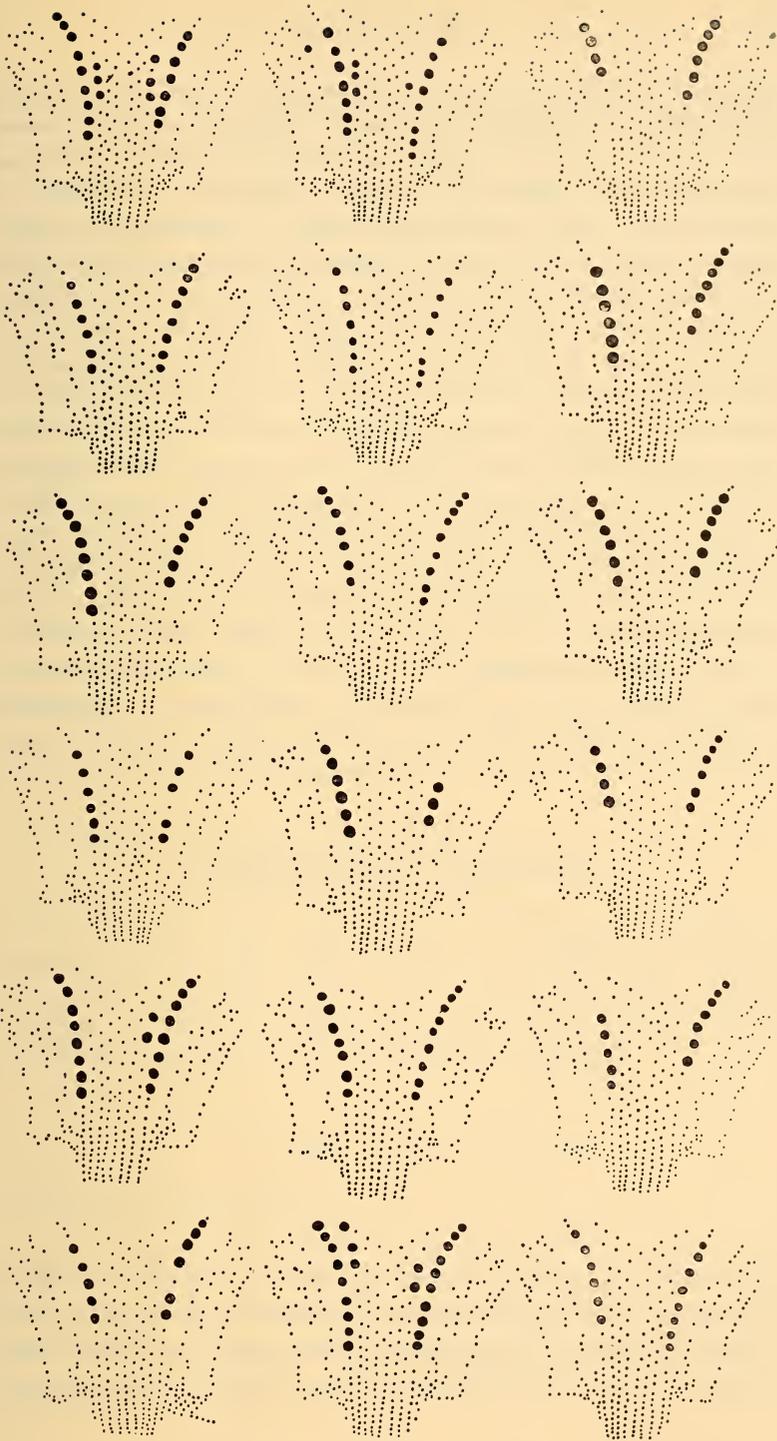


ABB. 44. — Rauchschnalbe.

Schlüpftag. Kopfoberseite. Grosse Punkte ausgewachsene Neoptile.

ich der Einfachheit halber die Unterschiede in der Stellung nicht berücksichtigt. Es stellt sich die Frage, ob die Variation in gleichem Masse alle Fluren betrifft und ob die aus Abbildung 44 ersichtlichen Unterschiede von linker und rechter Körperseite auch bei der Untersuchung eines grössern Materials in Erscheinung treten. Tabelle 7 gibt Mittelwert und mittlere Abweichung (WEBER 1948) der Nestlingsdunen in den verschiedenen Fluren. Die Unterschiede der Neoptilzahl in einer Flur auf beiden Körperseiten sind nach der t-Verteilung von STUDENT statistisch nicht signifikant. Der Variabilitätskoeffizient (WEBER 1948) in Tabelle 8 zeigt, dass die Variabilität in den einzelnen Fluren verschieden gross ist. Die mittlere Abweichung vom Mittelwert ist also nicht abhängig von der Zahl der Nestlingsdunen. Die Oberschenkelflur mit dem kleinsten Mittelwert zeichnet sich durch den weitaus grössten Variabilitätskoeffizienten aus, während die SUF mit der grössten Neoptilzahl die kleinste Variabilität aufweist. Jede Flur ist in ihrem Variationsverhalten unabhängig von den andern Fluren, wenn sich auch bei einem Individuum eine gewisse Tendenz zeigt für eine kleine, mittlere oder hohe Dunenzahl in allen Fluren. Der Gedanke, dass die Variabilität möglicherweise in der Nähe einer Achse, z. B. der Körpermitte, kleiner ist, trifft offensichtlich nicht zu.

TABELLE 8. — *Die Neoptilzahl der Rauchschnalbe, geordnet nach zunehmendem Variabilitätskoeffizient.*

Flur	Seite	n	M	$\sigma$	V
SUF	rechts	34	9.0588	$\pm 0.484$	5.35
HRF	rechts	34	3.9706	0.793	19.98
Nacken	rechts	34	4.7352	1.232	26.07
Kopf	rechts	34	7.2058	2.101	29.16
OSF	rechts	34	1.7646	1.030	64.05

Der Einsenkungsprozess setzt bei der Rauchschnalbe etwa am 11. e.Tg. ein, die auswachsenden Anlagen lassen sich am 9./10. e.Tg. von den restlichen Konturfederkeimen schon deutlich unterscheiden. Wie bei der Bachstelze und der Elster werden einzelne

Anlagen, die am 10. e.Tg. den Anschein erwecken, zu Nestlingsdunen heranzuwachsen, reduziert und schliesslich versenkt. Dieses Schicksal betrifft z. B. die Steuerfedern.

Rückblickend können wir diesen letzten Abschnitt der embryonalen Entwicklung wie folgt zusammenfassen. Bei der Lachtaube wachsen Konturfedern zu langen haarähnlichen Dunen aus, abgesehen von einer beschränkten Anlagenzahl um den Schnabelgrund. Diese letzteren Anlagen werden unter die Haut versenkt. Eisvogel, Alpensegler und Elster schlüpfen nackt. Die im zweiten Drittel der Embryonalperiode erschienenen Federkeime werden später wieder unter der Haut eingesenkt. Bei Bachstelze und Rauchschnalbe sind ebenfalls die Grosszahl der Federanlagen beim Schlüpfen unter der Haut versenkt. Eine Anzahl von Konturfedern ist aber in verschiedenen Fluren zu Nestlingsdunen ausgewachsen. Auffallend ist die Tatsache, dass Zahl und Stellung dieser Neoptile starken individuellen Schwankungen unterworfen sind.

Tabelle 9 fasst diese Resultate zusammen. Man findet dort auch einige Angaben über die Biologie des Nestlings und den Grad der Ausbildung verschiedener typischer transitorischer Nestlingsorgane. Auge und Ohr sind bei allen Arten beim Schlüpfen geschlossen, die Nasenöffnung offen.

## B. VERGLEICH MIT ANDERN ARTEN

Im Folgenden sollen einige Fragen an weiterem eigenen und fremden Material behandelt werden. Es interessiert vor allem, wann und wo bei den andern Nesthockern die ersten Anlagen auftreten, wie lange die Ausbreitung der ersten Federfolge dauert und wie das Federkleid im Schlüpfmoment aussieht.

### 1. *Eigene Untersuchungen.*

#### a) *Embryonale Pterylose.*

Leider ist es nicht möglich, alle untersuchten Arten in der gleichen ausführlichen Weise darzustellen wie bisher. Andererseits fehlen uns heute noch konkrete Anschauungen über die embryonale Entstehung des Federkleides. Ich hoffe, dass meine Darstellung wenigstens diese Lücke deutlich macht.

TABELLE 9. — *Das Aussehen der Nestlinge im Schlüpfmoment.*

Art	Ausbildung des Federkleides	Schnabelwulst	Fersenhöcker	Ernährung	Nesthygiene
Lachtaube	Alle Federn ausgewachsen (Gesichtsmaske eingesenkt)	—	—	Jungtaube steckt Schnabel in Schlund von Altvogel (Kropfmilch)	Kot in Ballen auf Nestrand
Alpensegler	Alle Federn eingesenkt	Häutige Schnabelwinkelappen	Schwache Fersenhöcker	Schnappendes Ergreifen des Altvogelschnabels	Kot am Anfang von ad verschluckt, dann auf Nestrand. Dünmflüssiger Kot an Höhleneingang.
Rauchschwalbe	HRF, OSF, SUF, Scheitel, Nacken Neoptile, Rest der Anlagen eingesenkt	Schnabelwulst	—	Sperren	Kot in Hülle, von ad entfernt.
Bachstelze	RF, OSF, USF, SUF, Kopf, Flügel Neoptile, Rest der Anlagen eingesenkt	Schnabelwulst	—	Sperren	Kot in Hülle, von ad entfernt
Elster	Alle Anlagen versenkt, mit Ausnahme der stark reduzierten Steuerfedern	Schwacher Schnabelwulst	—	Sperren	Kot in Hülle, von ad entfernt

In Tabelle 10 finden sich alle Arten aufgeführt, von denen ich genug Embryonen besitze, um über die ganze embryonale Federentwicklung etwas aussagen zu können.

Auch wenn die Altersangaben mit einer gewissen Vorsicht aufzunehmen sind, so wird doch deutlich, dass der Zeitpunkt des ersten Auftretens der Federanlagen und die Ausbreitungsgeschwindigkeit der Konturfederanlagen bei den Singvögeln erstaunlich ähnlich sind. Allerdings stellen die untersuchten Formen auch nicht Extremtypen innerhalb der *Oscines* weder im Hinblick auf die Körpergrösse noch nach der Brutdauer dar.

Bei allen betrachteten Singvogelarten treten zwischen dem späten 5. e.Tg. und dem frühen 6. e.Tg. die ersten Anlagen der Konturfedern auf (Tabelle 10). Auch die Ausbreitung über den Körper geht bei allen behandelten *Oscines* recht ähnlich vor sich. Zwischen dem 7. und 9. e.Tg. erscheinen in allen Fluren die ersten Anlagen. Nach einem weiteren Bruttag ist die endgültige Zahl der Konturfederkeime erreicht. Die in der Tabelle sich zeigenden Unterschiede, die sich auf die Ausbreitungsgeschwindigkeit der ersten Federfolge über den Körper des Embryos beziehen, sind möglicherweise nicht signifikant, sondern beruhen auf der ungenauen Datierung und der zu kleinen Zahl von untersuchten Embryonen. Immerhin fällt es auf, dass der Star am raschesten die endgültige Federzahl erreicht hat. Da PORTMANN 1938 anhand von andern Star-Embryonen zum gleichen Schluss kommt, so hat wohl dieser Unterschied einen gewissen Wert. Vielleicht dass der Zufall der Artauswahl die Einheitlichkeit unter den Singvögeln vortäuscht und dass es verfrüht ist, entweder den Star oder die 20 andern Arten als die Repräsentanten der *Oscines* schlechthin zu nehmen.

Bei allen untersuchten Singvogelarten treten die ersten Anlagen in der (oder den) RF auf. Doch unterscheiden sich die einzelnen Arten recht beträchtlich im Tempo, in dem die andern Fluren folgen. Bei Mönch, Gartengrasmücke, Schafstelze und Star finden sich ähnlich wie bei der Bachstelze innert kürzester Zeit in allen Fluren Federkeime mit Ausnahme der Anlagen auf den Extremitäten. Ja beim Star bleibt nur die USF am 6. e.Tg. federlos. Bei beiden Rotschwanzarten dagegen finden sich zuerst nur Anlagen in der VRF. Wie im Entwicklungstempo so unterscheiden sich die Arten auch recht beträchtlich im Auftreten der ersten

TABELLE 10. — Auftreten und Ausbreitung der ersten Federfolge bei den von mir untersuchten Arten.

Art	Alter beim Erscheinen der ersten Anlagen	Ort	Federn in allen Fluren	Abschl. der 1. FF.
Wellensittich . . . . .	6. e.Tg.	SF	10. e.Tg. USF, Flügel, Kopf	11. e.Tg.
Rotkehlchen . . . . .	6.	RF, OSF, SF	8.—9., USF, Flügel	9.
Gartenrötel . . . . .	5.	VRF	8., USF, Kopf	9.
Hausrötel . . . . .	5.—6.	VRF	8., USF, Flügel	9.
Ansel . . . . .	6.	RF, SUF, SF	8., USF, Flügel	9.
Singdrossel . . . . .	6.	RF, SF	8., USF, Flügel	9.
Mönch . . . . .	6.	VRF, HRF, OSF, SUF, SF, BAF, BRF	Kopf	8.—9.
Gartengrasmücke . . . . .	6.	VRF, HRF, OSF, SUF, SF, BAF, BRF	7.—8., USF	8.—9.
Sängerlaubvogel . . . . .	5.—6.	VRF, OSF, SF	7.—8., USF	8.—9.
Teichrohrsänger . . . . .	5.—6.	HRF, VRF, SF, OSF	7.—8., USF	8.—9.
Drosselrohrsänger . . . . .	6.	VRF, SUF	7.—8., USF	8.—9.
Zilpzalp . . . . .	6.	VRF, HRF, SF	8., USF, Flügel	9.
Grauschnäpper . . . . .	5.—6.	SUF, RF, OSF, SF	7.—8., USF, Flügel	8.—9.
Neuntöter . . . . .	6.	VRF, HRF, OSF, SUF, SF	8., USF, Flügel	9.
Blaumeise . . . . .	5.—6.	VRF, HRF, SUF, SF	8., USF, Flügel	9.
Kohlmeise . . . . .	6.	VRF, HRF, SUF, SF	8., USF, Flügel	9.
Schatstelze . . . . .	6.	VRF, HRV, OSF, SUF, SF, BRF, Kopf	7.—8., USF, Flügel	8.—9.
Hauspatz . . . . .	5.—6.	VRF, SF, BRF	7.—8., USF, Kopf, Flügel	8.—9.
Feldspatz . . . . .	6.	VRF, SF, BRF	7.—8., USF, Flügel, Kopf	8.—9.
Buchfink . . . . .	5.—6.	VRF, SF	7.—8., USF, Flügel	9.
Star . . . . .	6.	VRF, HRF, SF, SUF, OSF BRF, BAF, Kopf, Flügel	7., USF	8.

Anlagen in den Fluren, die mit oder nach der RF befiedert werden. Ebenso sind die Fluren, in denen die Anlagen zuletzt erscheinen, nicht bei allen Arten gleich. Sehr oft treten die Anlagen zuletzt in der USF auf, manchmal erscheinen aber auch die Anlagen auf dem Kopf und Flügel später. Wie man aus der Tabelle 11 entnehmen kann, verhalten sich die untersuchten Rohrsänger, Drosseln, Meisen und Sperlinge gleich. Der Regel folgen nicht die Rotschwänze. Leider ist das Material zu klein, um den verwischenden Einfluss der individuellen Variation und der ungenauen Datierung auszuschliessen. Trotzdem zeichnet sich als recht sicher ab, dass auch innerhalb der Singvögel im Rahmen einer gewissen Ähnlichkeit Unterschiede in der Ausbreitungsgeschwindigkeit der Federanlagen zwischen den einzelnen Arten oder höhern Einheiten bestehen.

Beim Wellensittich erscheinen auch am 6. e.Tg. die ersten Anlagen, aber die Ausbreitung dauert bedeutend länger, nämlich 4 Tage verglichen mit den 2—3 bei den in Tabelle 10 aufgeführten Singvögeln. Bis die volle Zahl der Konturfedern erreicht ist, verstreicht wie bei den Singvögeln ein weiterer Tag. Während bei den untersuchten Singvogelarten die ersten Anlagen in der RF auftreten, so erscheinen sie beim Wellensittich in der SF. Interessant ist die Tatsache, dass Bienenfresser und Blaurake im zeitlichen Auftreten der Anlagen den Singvögeln gleichen und nicht dem Eisvogel. Aus dieser Schau ergibt sich die wichtige Tatsache, dass wir vom ersten Auftreten der Federanlagen eine erstaunliche Vielfältigkeit sogar innerhalb einer relativ geschlossenen Gruppe wie der *Oscines* finden. Diese Tatsache muss darum so betont werden, weil man allzu leicht annehmen möchte, dass eine Differenzierung erst später im Laufe der Embryonalentwicklung auftreten und sich nicht schon in den ersten Spuren der Federanlagen zeigen würde.

#### b) *Das Federkleid im Schlüpfmoment.*

Wenden wir uns nun zur Ausgestaltung des Federkleides im Schlüpfmoment zu. Tabelle 11 offenbart uns eine grosse Mannigfaltigkeit. Vom nackten Jungvogel bis zum Nestling mit Dunen in jeder Flur finden sich alle Übergänge. Stark bedunt sind die in der Tabelle aufgeführten Vertreter der *Motacillidae*, *Fringillidae*, *Oriolidae* und *Sturnidae*. Eine geringe Neoptilzahl in wenig Fluren charakterisiert die untersuchten *Hirundinidae*, *Troglodytidae*, *Tur-*

TABELLE 11. — Zahl und Ort der Neoptile bei den von mir untersuchten Arten.

Art	VRF	IRF	SF	OSF	USF	SUF	Kopf	Flügel	BAF
Wellensittich	3—4	20—26	—	40	—	—	—	—	—
Bienenfresser	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Blaurake	—	—	6	10—13	—	6—7	4—6+2	—	—
Wiedehopf	19—21	—	—	—	6—12	0—7	2—11+2—5	—	—
Uferschwalbe	3—6	0—2	—	—	—	0—7	6—10+3—5	—	—
Zaunkönig	1—6	—	—	—	—	6	17	—	—
Rothkehlchen	5	—	6	—	2	5	16	—	—
Gartenrötel	40	—	—	—	—	6	10	—	—
Hausrötel	12	—	—	—	—	9	7—10+4—5	—	—
Stenschnätzer	15—20	—	—	5—10	—	7—9	5—14+0—5	0—9	—
Amsel	2—32	—	—	—	—	0—12	6—15+3—6	0—7	—
Singdrossel	0—22	—	—	—	—	8—10	—	—	—
Dorngrasmücke	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Mönch	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Gartengrasmücke	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Sängerkrautvogel	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Gelbspötter	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Teichrohrsänger	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Drosselrohrsänger	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Zilpzalp	—	—	—	—	—	2—5	4—5+1—5	—	—
Trauerschnäpper	4—6	—	—	—	—	1—3	4—11+4	—	—
Grauschmäpper	1—9	—	—	4	—	7	23	—	—
Neuntöter	—	—	—	—	—	—	—	8	—
Haubenmeise	4	—	—	—	—	0—1	6—7+3	—	—
Sumpfmeise	4	—	—	—	—	6	10+4—5	—	—
Blaumeise	—	—	—	—	—	0—2	5—7+1—4	—	—
Tannenmeise	0—3	—	—	—	—	0—4	4—7+3—5	—	—
Kohlmeise	2—5	—	—	—	—	4—7	4—7+2—4	—	—
Mauerläufer	4	—	—	—	—	7	13+2—6	—	—
Baumflegler	10—14	—	6—9	7—10	8—15	7—10	10—23+4—6	—	1—7
Wiesenschleier	18—26	3—16	10—13	—	11—12	10—17	29—34+5—6	—	12—15
Rohrhammer	10—12	6	6	7—8	1—3	4—6	9—11+2—3	—	—
Goldammer	24—27	—	6	7—11	6	8—9	11—15+4—7	—	9—13
Hauspatz	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Feldspatz	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Buchdink	8—14	9—13	6	8—13	9—14	9	21—27+5—6	—	5—8
Prol	41	—	6	26	—	13	32	—	13
Star	49—72	—	6	12—25	2—13	7—16	2—22+6—12	—	8—26
Eichelhäher	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Dohle	49—52	—	—	14—17	—	4—8	—	—	0—1
Rabenkrähe	59—82	—	6—10	26—33	—	20—24	12—41+5—21	—	—

*didae* und *Muscicapidae*. Nackte und bedunte Vertreter treffen wir bei den *Sylviidae*, *Paridae* und *Corvidae*.

Nicht nur innerhalb der *Passeres* finden sich solche Unterschiede zwischen den einzelnen Genera und Familien, sondern auch die *Coraciae* zeigen ähnliche Verschiedenheiten. *Meropidae*, *Alcedinidae* und *Coracidae* sind nackt, während *Upupa epops* L., der einzige untersuchte Vertreter der *Upupidae*, beinahe in allen Fluren eine grosse Zahl von Neoptilen besitzt.

Wie wir schon bei der Betrachtung der Rauchschwalbe und der Bachstelze gesehen haben, ist die Neoptilzahl innerhalb einer Art grossen individuellen Schwankungen unterworfen. In Tabelle 11 ist jeweils die beobachtete Variationsbreite aufgeführt. In jedem Falle unterscheiden sich nahe verwandte Arten des gleichen Genus in der Nestlingsdunenzahl. Allerdings wäre die Untersuchung einer grösseren Zahl von Fringilliden-Arten erwünscht. Es ist durchaus denkbar, dass in dieser Familie oder wenigstens innerhalb der *Fringillinae* die Dunenzahl nicht immer arttypisch verschieden ist.

Bemerkenswert scheint mir auch die Verteilung der Neoptile auf die einzelnen Fluren. Bei den meisten untersuchten Arten finden sich Dunen vor allem in der RF und der OSF und auf dem Kopf (Scheitel und Nacken). Doch ist das durchaus keine starre Regel. Tabelle 11 könnte den Eindruck erwecken, dass die Pterylose z. B. bei allen Singvögeln gleich oder ähnlich ist und nur aus dem Muster der Anlagen eine verschiedene Zahl von Nestlingsdunen auswächst. Dies ist aber keineswegs der Fall. Nicht nur zwischen verschiedenen Familien treten Unterschiede auf, wie wir das schon beim Vergleich von Bachstelze, Rauchschwalbe und Elster gesehen haben. Auch nahe verwandte Arten des gleichen Genus können gerade anhand der Pterylose schon auf embryonaler Stufe einwandfrei angesprochen werden. Natürlich ist das bei Formen, bei denen die Anlagen alle unter der Haut versenkt werden, im Schlüpfmoment nicht mehr möglich, da infolge der Auffaltung der Haut und der Einsenkung das Verteilungsmuster der Federn nicht mehr erkannt werden kann. Nehmen wir z. B. Mönch, Garten-  
grasmücke und Dorngrasmücke, als drei Vertreter der Gattung *Sylvia*, so ist zwar die Pterylose in den Körperfluren hochgradig ähnlich. An der Verteilung der Federn auf dem Oberkopf können alle drei Arten sofort richtig bestimmt werden. Der Mönch besitzt eine Zwischenreihe mehr als die Dorngrasmücke. Beide Arten haben

im Gegensatz zur Gartengrasmücke 3 mittlere Federreihen (Abb. 45). Es ist klar, dass nur eine Zeichnung solche Unterschiede sauber wiedergeben kann und dass die Verschiedenheiten leicht übersehen werden.

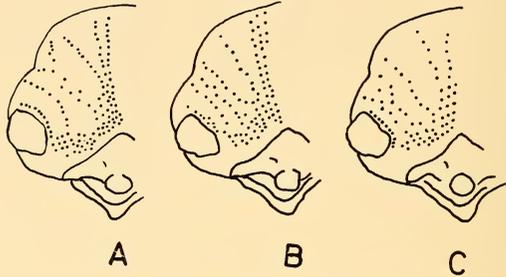


ABB. 45. — Verteilung der Anlagen auf dem Vorderkopf.  
a Dorngrasmücke, b Mönchsgrasmücke, c Gartengrasmücke.

## 2. Angaben aus der Literatur.

### a) Embryonale Pterylose.

Wie schon bemerkt sind Arbeiten über die embryonale Entstehung des Gefieders selten. Systematische Untersuchungen sind meines Wissens erst in neuerer Zeit durch GERBER 1939 und MAILLARD 1948 unternommen worden. Weitere Beiträge, die ich habe einsehen können, haben BROMAN 1941, HOLMES 1935, LAMONT 1925, PORTMANN und GERBER 1935 und WOHLAUER 1901 geliefert. Doch stehen in den meisten Fällen andere Fragen als die, mit denen wir uns beschäftigen, im Vordergrund. Erst recht gilt das von den in Bezug auf die Pterylose stark schematisierten Tafeln von KEIBEL und ABRAHAM 1900, GROSSER und TANDLER 1909. Von BROMAN 1941 stammen, soviel ich gesehen habe, die einzigen Angaben über die embryonale Pterylose von höhern Nesthockern. In der Arbeit von BROMAN finden sich vor allem sehr gute photographische Aufnahmen, die allerdings weder alle Stadien noch alle Fluren wiedergeben. So bleiben uns nur die beiden zuerst genannten Arbeiten übrig, die sich für einen Vergleich mit meinen Resultaten eignen. Ich habe in Tabelle 12 die Angaben über Ort und Zeit des ersten Auftretens von Federanlagen und die Ausbreitungsgeschwindigkeit zusammengestellt. Es geht klar aus dieser Tabelle hervor, dass keine Korrelation zwischen der Brut-

TABELLE 12. — Das Auftreten der Federn nach GERBER, LAMONT und MAILLARD.

Art	Brutdauer	1. Auftreten von Federanlagen		Anlagen in allen Fluren		Volle Zahl der 1. Federfolge	Einsenkung
		Alter	Flur	Alter	Flur		
Hausente . . . . .	28 Tage	9½ e.Tg.	RF OSF SF	12—14 e.Tg.	USF Flügel	?	?
Haushuhn . . . . .	21	6½	VRF HRF	9	USF	13	3. FF.
Blässhuhn . . . . .	21—24	8	RF OSF SF	10	USF	14	z.T. 2. FF. 3. FF.
Kiebitz . . . . .	24—29	11	RF SUF OSF SF BRF Flügel	13	USF Kopf	16	3. FF.
Grosse Raubmöve . . . . .	28—30	12—13	RF SF OSF	14—15	USF BRF BAF Flügel Kopf	?	z.T. 2. FF.
Lachmöve . . . . .	21—24	8½	SF OSF	10	USF	14 ?	z.T. 2. und 3. FF
Flusseechwalbe . . . . .	21—30	8½	SF OSF	10	USF	14 ?	z.T. 2. FF. 3. FF.

dauer und dem Zeitpunkt des ersten Erscheinens von Federanlagen besteht. Vielmehr scheint jede Art oder jede höhere systematische Gruppe ihr typisches Entwicklungsmuster zu haben. Die Unterschiede kommen sehr deutlich in der graphischen Darstellung von MAILLARD zum Ausdruck, der die Brutdauer aller Arten auf die gleiche Länge reduziert, um so die relative Verschiedenheit besser hervorheben zu können.

Wie wir schon bei den eigenen Untersuchungen gesehen haben, ist der Ort des Auftretens der primordialen Anlagenreihe keineswegs bei allen Arten der selbe. Immerhin scheinen gewisse Fluren bevorzugt zu sein. Vor allem erscheinen die primordialen Anlagenreihen in der RF, SF, SUF und OSF. Anscheinend treten nie zuerst Anlagen in der USF auf. Die bis jetzt untersuchten Arten sind natürlich zu wenig zahlreich, um schon jetzt zu entscheiden, ob sich Gattungen, Familien oder sogar Ordnungen in dieser Beziehung gleich verhalten. Ebenso mannigfaltig wie bei der ersten Federfolge sind die Verhältnisse bei der zweiten und dritten Federfolge. MAILLARD 1948 weist überzeugend nach, dass die Ausbreitung der 2. Federfolge nicht unbedingt den gleichen Ausbreitungsgesetzen folgt wie die Konturfedern. Im Gegensatz zu den vor mir untersuchten Arten beschränkt sich ja das Auftreten der zweiten Federfolge bei den in Tabelle 12 zusammengestellten Vögeln nicht nur auf die Raine, sondern es treten auch Praeplumae in mehr oder weniger grosser Zahl zwischen den Praepennae in den Fluren auf. Leider existieren aber über die Ausbreitung der zweiten Federfolge noch weniger Abbildungen, als das schon für die Anlagen der Konturfedern der Fall ist.

Was die Pterylose anbelangt, so dehnen sich bei allen in Tabelle 12 aufgeführten Arten die Fluren über fast den ganzen Körper aus, sodass Raine fehlen oder nur schmal sind. Alle Arten folgen in dieser Beziehung der Lachtaube und stellen sich so in Gegensatz zu den behandelten Passeres und Coraciae mit den schmalen, scharf ausgeprägten Fluren. Im Detail unterscheiden sich aber diese Arten untereinander ebenso stark wie die von mir ausführlich dargestellten Vogelformen der Nesthocker.

b) *Der frischgeschlüpfte Jungvogel.*

Etwas besser steht es mit Angaben über die Ausbildung des Federkleides im Schlüpfmoment. Trotzdem sind schon summarische

Angaben über das Aussehen des frischgeschlüpften Jungvogels in der ornithologischen Literatur selten. So suchen wir z. B. in Handbüchern wie CAYLEY 1948, CORTI 1935, GEROUDET 1951, HARTERT 1910-22, MORBACH 1939-43, NIETHAMMER 1937-38, REICHENOW 1900-05, VERHEYEN 1946-47 umsonst nach Notizen über das Aussehen der frischgeschlüpften Nestlinge. Aber auch monographische Bearbeitungen einzelner Arten wie HILSTEAD 1945, LACK 1946, 1947, LINDSDALE 1928, NICE 1937, 1943, OLIVIER 1944, STONER 1936 u. a. erwähnen das Aussehen des Nestlings überhaupt nicht oder tun diese Frage mit einem nichtssagenden Satz wie „chicks are born almost naked“ (BUXTON 1950) ab.

Es scheint mir sehr bezeichnend, dass der Grossteil der mir zur Verfügung stehenden Literaturstellen Veröffentlichungen von englischen Ornithologen entnommen sind. Die Anregung zum Sammeln und Veröffentlichlichen der Daten geht wahrscheinlich auf die in englischen Zeitschriften erschienenen Arbeiten von PYCRAFT 1907-08, TICEHURST 1908 und WITHERBY and TICEHURST 1909-10 zurück.

Verschaffen wir uns zuerst einen summarischen Überblick über die Ausbildung des Federkleides und den Zustand des Jungvogels im Schlüpfmoment anhand von Tabelle 13.

Die Daten basieren auf GADOW 1893 und STRESEMANN 1927-33 mit Korrekturen durch MILLER 1924 und SKUTCH 1949, 1951. Es kann sich natürlich nicht darum handeln, dass alle in Tabelle 14 aufgeführten Nesthocker besprochen werden. Ich beschränke mich auf die Macrochires, Psittaci und Passeres. In diesen Ordnungen sind sowohl nackte wie auch spärlich mit Neoptilen bedeckte Jungvögel zusammengefasst.

Andere Abweichungen vom Gruppentypus der Ordnung sind schon in Tabelle 13 enthalten.

Die mir zur Verfügung stehenden Quellenangaben sind recht verschiedenwertig. Neben vereinzeltten Arbeiten mit genauen topographischen Darstellungen der Nestlingsdunen (BOULTON 1927, SMITH 1950) beschränkt sich die Mehrzahl der Autoren auf die kurze Angabe, ob der Jungvogel bedunt oder nackt ist (BEEBE et al. 1917, BEHLE 1942, BENT 1940, 1942, 1946, 1948, 1949, 1950, BLANCHARD 1941, BROMAN 1941, BROWN 1949, BUXTON 1950, GROSS 1949, HAMPE 1937, LANG 1946, MILLER 1924, NICE 1937, SCHIFFERLI und LANG 1940, SKUTCH 1949, STRESEMANN 1927-33,

TABELLE 13. — Übersicht über die Ausbildung des Integumentes im Schlüpfmoment.

Ordnung	Verhalten des Jungvogels	Nestlingskleid
<i>Struthion</i> . . . . .	Nestflüchter	Bedunt
<i>Apteryges</i> . . . . .	Nestflüchter	Bedunt
<i>Rheae</i> . . . . .	Nestflüchter	Bedunt
<i>Crypturi</i> . . . . .	Nestflüchter	Bedunt
<i>Sphenisci</i> . . . . .	Nesthocker	2 Dunenkleider
<i>Tubinares</i> . . . . .	Nesthocker	2 Dunenkleider
<i>Podicipedes</i> . . . . .	Nestflüchter	Dunenkleid
<i>Gaviae</i> . . . . .	Nestflüchter	2 Dunenkleider
<i>Steganopodes</i> . . . . .	Nesthocker	Nackt. Phaethontidae bedunt
<i>Accipitres</i> . . . . .	Nesthocker	2 Dunenkleider
<i>Gressores</i> . . . . .	Nesthocker	2 Dunenkleider. Ardeidae 1 schütteres Dunenkleid
<i>Phoenicopter</i> . . . . .	Nesthocker (4 Tage)	2 Dunenkleider
<i>Anseres</i> . . . . .	Nestflüchter	Dunenkleid
<i>Galli</i> . . . . .	Nestflüchter (Opisthocomidae Nesthocker)	Dunenkleid
<i>Cuculi Musophagidae</i> . . . . .	Nesthocker	Dunenkleid
<i>Cuculidae</i> . . . . .	Nesthocker	Nackt. <i>Centropus</i> , <i>Coccyzus</i> mit Dunenkleid
<i>Grues</i> . . . . .	Nestflüchter ( <i>Cariamidae</i> Nesthocker)	Dunenkleid (Reiherartige Dunen)
<i>Laro-Limicolae</i>		
<i>Jacanidae</i> . . . . .	Nestflüchter	Dunenkleid
<i>Thinocoridae</i> . . . . .	?	?
<i>Chionididae</i> . . . . .	?	Dunenkleid
<i>Dromadidae</i> . . . . .	Nesthocker	Dunenkleid
<i>Burhinidae</i> . . . . .	Nestflüchter	Dunenkleid
<i>Haematopodidae</i> . . . . .	Nestflüchter	Dunenkleid
<i>Charadriidae</i> . . . . .	Nestflüchter	Dunenkleid
<i>Glareolidae</i> . . . . .	Nestflüchter	Dunenkleid
<i>Laridae</i> . . . . .	Nestflüchter	Dunenkleid
<i>Alcidae</i> . . . . .	Nesthocker	2 Dunenkleider
<i>Columbae Pteroclididae</i> . . . . .	Nestflüchter	Dunenkleid
<i>Columbidae</i> . . . . .	Nesthocker	red. Dunenkleid
<i>Psittaci</i> . . . . .	Nesthocker	Meist nackt, sonst red. Dunenkleid
<i>Striges</i> . . . . .	Nesthocker	2 Dunenkleider
<i>Caprimulgi</i>	Nesthocker	Dunenkleid. Steathornithidae nackt
<i>Trogones</i> . . . . .	Nesthocker	Nackt
<i>Coraciae Coracidae</i> . . . . .	Nesthocker	Nackt
<i>Alcedinidae</i> . . . . .	Nesthocker	Nackt
<i>Meropidae</i> . . . . .	Nesthocker	Nackt
<i>Momotidae</i> . . . . .	Nesthocker	?
<i>Todidae</i> . . . . .	Nesthocker	?
<i>Upupidae</i> . . . . .	Nesthocker	red. Dunenkleid
<i>Bucerotidae</i> . . . . .	Nesthocker	Nackt
<i>Colii</i> . . . . .	Nesthocker	red. Dunenkleid
<i>Macrochires Apodidae</i> . . . . .	Nesthocker	Nackt. <i>Hemiprogne</i> , <i>Cypsiurus</i> red. Dunenkleid
<i>Trochilidae</i>	Nesthocker	red. Dunenkleid
<i>Pici</i> . . . . .	Nesthocker	nackt. <i>Centurus aurifrons</i> red. Dunenkleid

TICEHURST 1926). Wohl als Resultat der Anregung von PYCRAFT, TICEHURST und WITHERBY finden sich eine Zahl von Arbeiten, die, wenn auch nicht die genaue Dunenzahl, so doch wenigstens die Verteilung auf die einzelnen Fluren bekanntgeben (ARMITAGE 1935-36, BROMAN 1941, GROSS 1921, MILLER 1931, SKEAD 1950, SKUTCH 1951, TICEHURST 1908, 1910-11, WELTER 1936, WITHERBY 1917, 1927, WITHERBY and TICEHURST 1909-10, WITHERBY et al. 1945). Diesen drei verschiedenen Genauigkeitsgraden muss auch in meiner Übersicht Rechnung getragen werden. Ich beschränke mich absichtlich nicht auf die Wiedergabe der genauern Daten, die in Tabelle 15 zusammengetragen sind, sondern möchte gerade durch die Tabelle 14 auf die grosse Lücke unserer Kenntnis hinweisen. Wie wenig wir über das Aussehen des frischgeschlüpften Jungvogels wissen, können wir erst richtig ermessen, wenn wir uns klarmachen, dass die Passeres 5000-6000 Arten, d. h. Zweidrittel aller bekannten Vogelformen umfassen (MAYR 1933-34, MAYR and AMADON 1951, STRESEMANN 1927-33). Aus dieser grossen Zahl habe ich nur Angaben von etwas über 130 Arten gefunden. Wahrscheinlich enthält die Tabelle 14 zudem noch einige Fehler. So finden sich vor allem bei BENT häufig widersprechende Angaben. Zum Beispiel möchte ich die Angabe von BENT 1946 über das Aussehen des frischgeschlüpften Jungvogels der Gattung *Corvus*: „Nestlings are like other young ravens or crows, n a k e d at first but soon scantily covered with brownish-grey down“ mit grösster Vorsicht aufnehmen. Alle drei europäischen Vertreter der Gattung *Corvus* kommen mit einem recht ausgedehnten Dunenkleid zur Welt. Doch steht sogar bei STRESEMANN 1927-33 die irrtümliche Angabe, dass die Jungen von *Sturnus* und *Coloeus* nackt sind.

Ein erster Überblick über die Verteilung von nackten und bedunten Nestlingen in den beiden Gruppen der *Psittaci* und *Passeres* entspricht nicht ganz der Vorstellung, die wir bei der Lektüre von STRESEMANN'S Werk mitnehmen. Die jungen Psittaci scheinen nicht „meist nackt“ zu sein. Denn nur eine konkrete Angabe bestätigt diese Aussage, während die Vertreter der 10 andern Gattungen, die in der Tabelle genannt sind, das Ei mehr oder weniger bedunt verlassen. Bei den *Passeres* besitzt fast ein Viertel der in Tabelle 14 aufgeführten Genera nackte Nestlinge. Allerdings ist es durchaus denkbar, dass einige Fälle (*Myiarchus*, *Vireo*,

TABELLE 14. — Übersicht über die Ausbildung des Integumentes im Schlüpfmoment bei den Psittaci und Passeres.

Familie	bedeut	nackt
Psittaci <i>Psittacidae</i>	<i>Trichoglossus</i> <i>Myopsitta</i> <i>Agapornis</i> <i>Neophema</i> <i>Psephotus</i> <i>Platycercus</i> <i>Leptolophus</i> <i>Forpus</i> <i>Melopsittacus</i>	<i>Psittacula</i>
Passeres <i>Eurylaimi</i> <i>Eurylaimidae</i>		
Tyranni <i>Furnarioidea</i> <i>Rhinocryptidae</i> <i>Conopophagidae</i> <i>Formicariidae</i> <i>Furnariidae</i> <i>Tyrannoidea</i> <i>Pittidae</i> <i>Philippitidae</i> <i>Xenicidae</i> <i>Tyrannidae</i>	<i>Cinclodes</i>	
<i>Pipridae</i> <i>Cotingidae</i>	<i>Sayornis</i> <i>Empidonax</i> <i>Myiochanes</i> <i>Pyrocephalus</i> <i>Pipra</i> <i>Rupicola</i> <i>Ptilochloris</i>	<i>Myiarchus</i>
<i>Phytotomidae</i>		
Menuræ <i>Menuridae</i> <i>Atrichornithidae</i>	<i>Menura</i> <i>Scytalopus</i>	
Oscines <i>Alaudidae</i>	<i>Calandrella</i> <i>Galerida</i> <i>Alauda</i> <i>Lullula</i> <i>Eremophila</i>	
<i>Hirundinidae</i>	<i>Hirundo</i> <i>Delichon</i> <i>Riparia</i>	<i>Progne</i>

Familie	bedunt	nackt
<i>Pycnonotidae</i>	<i>Pycnonotus</i>	
<i>Irenidae</i>		
<i>Campephagidae</i>		
<i>Muscicapidae</i>	<i>Muscicapa</i>	<i>Pyctorhis</i>
<i>Muscicapinae</i>	<i>Argya</i>	<i>Stachyridopsis</i>
<i>Timaliinae</i>		<i>Chamaea</i>
	<i>Trochalopteron</i>	<i>Panurus</i>
	<i>Garrulax</i>	
	<i>Regulus</i>	<i>Acrocephalus</i>
<i>Sylviinae</i>		<i>Hippolais</i>
	<i>Phylloscopus</i>	<i>Sylvia</i>
		<i>Agrobates</i>
		<i>Cisticola</i>
		<i>Prinia</i>
		<i>Polioptila</i>
	<i>Cettia</i>	
	<i>Locustella</i>	
<i>Malurinae</i>		
<i>Turdinae</i>	<i>Turdus</i>	<i>Copsychus</i>
	<i>Ixoreus</i>	<i>Thamnobia</i>
	<i>Hylocichla</i>	
	<i>Syialia</i>	
	<i>Oenanthe</i>	
	<i>Saxicola</i>	
	<i>Phoenicurus</i>	
	<i>Monticola</i>	
	<i>Luscinia</i>	
	<i>Erethacus</i>	
<i>Miminae</i>	<i>Mimus</i>	
	<i>Toxostoma</i>	
	<i>Oreoscoptes</i>	
<i>Troglodytinae</i>	<i>Troglodytes</i>	
	<i>Thryothorus</i>	
	<i>Telmatodytes</i>	
	<i>Cinclus</i>	
<i>Cinclinae</i>	<i>Prunella</i>	
<i>Prunellidae</i>	<i>Anthus</i>	
<i>Motacillidae</i>	<i>Motacilla</i>	
	<i>Lanius</i>	<i>Lanius</i>
<i>Laniidae</i>		
<i>Prionopidae</i>		
<i>Vangidae</i>		
<i>Artamidae</i>		
<i>Bombycillidae</i>	<i>Phainopepla</i>	
<i>Hypocoliinae</i>		
<i>Dulinae</i>		
<i>Ptilogonatinae</i>		
<i>Bombycillinae</i>		<i>Bombycilla</i>
<i>Certhiidae</i>	<i>Certhia</i>	
<i>Sittidae</i>	<i>Sitta</i>	
<i>Paridae</i>		
<i>Parinae</i>	<i>Parus</i>	

Familie	bedunt	nackt
<i>Remizinae</i>		<i>Remiz</i>
<i>Aegithalinae</i>		<i>Auriparus</i>
		<i>Aegithalos</i>
		<i>Psaltriparus</i>
<i>Dicaeidae</i>		
<i>Nectariniidae</i>		
<i>Meliphagidae</i>		
<i>Zosteropidae</i>		
<i>Vireonidae</i>	<i>Vireo</i>	<i>Vireo</i>
<i>Thraupidae</i>		
<i>Parulinae</i>	<i>Seiurus</i>	
<i>Coerebinae</i>		
<i>Catablyrhynchinae</i>		
<i>Pyrrhuloxiinae</i>		
<i>Tersinidae</i>		
<i>Fringillidae</i>		
<i>Emberizinae</i>	<i>Emberiza</i>	
	<i>Spiza</i>	
	<i>Plectrophenax</i>	
	<i>Zonotrichia</i>	
	<i>Melospiza</i>	
<i>Fringillinae</i>	<i>Coccothraustes</i>	
	<i>Chloris</i>	
	<i>Carduelis</i>	
	<i>Serinus</i>	
	<i>Pyrrhula</i>	
	<i>Loxia</i>	
	<i>Fringilla</i>	
<i>Icteridae</i>		<i>Gymnostinops</i>
<i>Ploceidae</i>		
<i>Bubalornithinae</i>		
<i>Passerinae</i>	<i>Montifringilla</i>	<i>Passer</i>
		<i>Gymnorhis</i>
<i>Ploceinae</i>		
<i>Estrildinae</i>	<i>Uroloncha</i>	<i>Munia</i>
<i>Viduinae</i>		
<i>Sturnidae</i>	<i>Sturnus</i>	
<i>Oriolidae</i>	<i>Oriolus</i>	
<i>Dicruridae</i>		
<i>Corvidae</i>	<i>Corvus</i>	<i>Pica</i>
	<i>Coloeus</i>	<i>Garrulus</i>
	<i>Nucifraga</i>	<i>Cyanocitta</i>
	<i>Pyrrhocorax</i>	<i>Calocitta</i>
		<i>Aphelocoma</i>
		<i>Cyanocephalus</i>
		<i>Corvus ?</i>
<i>Cracticidae</i>		
<i>Grallinidae</i>		
<i>Ptilinorhynchidae</i>	<i>Ptilonorhynchus</i>	
<i>Paradisaeidae</i>		

*Corvus*) bei genauer Nachprüfung irrtümlich als nackt bezeichnet werden. Ausserdem ist es möglich, dass die Arten mit nackten Nestlingen eher genannt werden, weil der Beobachter darin etwas besonderes sieht.

Es fällt auf, dass relativ wenig Familien, von denen eine grössere Zahl von Gattungen in Tabelle 14 aufgeführt sind, nur Vertreter mit nackten oder bedunten Jungen aufweisen. Bei den Würgern scheinen sogar im gleichen Genus *Lanius* nackte und spärlich bedunte Nestlinge aufzutreten. Durch grosse Geschlossenheit treten vor allem die *Fringillidae* hervor.

Es fragt sich, wie das Bild aussieht, wenn wir uns nicht nur mit der Frage, ob bedunt oder nackt, auseinandersetzen, sondern dazu noch die Verteilung der Nestlingsdunen auf die verschiedenen Fluren berücksichtigen. Die *Fringillidae* zeichnen sich auch in diesem Falle durch grosse Einheitlichkeit aus. Alle in Tabelle 15 angegebenen Vertreter aus 7 Genera der *Fringillinae* besitzen Nestlingsdunen in der RF, SUF, OSF, USF, BAF, sowie auf dem Flügel, im Nacken und auf der Stirn. Eine solche gleichartige Verteilung der Neoptile in einer Familie oder Unterfamilie ist aber nicht die Regel. Schon eine einheitliche Verteilung der Dunen innerhalb einer Gattung ist selten (*Phœnicurus*, *Prunella*). Meistens unterscheiden sich die einzelnen Arten einer Gattung recht erheblich (*Corvus*, *Motacilla*, *Parus* usw.). Ja sogar zwischen verschiedenen Unterarten finden sich Unterschiede in der Verteilung der Neoptile auf die verschiedenen Fluren (*Corvus c. corone* L. und *C. c. cornix* L., *Troglodytes t. troglodytes* (L.) und *T. t. hirtensis* Seeb.).

Beide Tabellen zeigen deutlich, dass sich auch innerhalb einer in andern morphologischen Merkmalen relative einheitlichen Gruppe kein sicher gültiges Verhalten des Nestlingskleides feststellen lässt. Vielmehr ist gerade der Grad der Variabilität in den einzelnen Familien ausserordentlich verschieden.

Von besonders grossem Interesse wäre es, etwas über die genaue Zahl der Neoptile in den einzelnen Fluren zu erfahren. Ich habe aber nur drei Arbeiten mit entsprechenden Angaben gefunden (BOULTON 1927, BROMAN 1941, SMITH 1950). BOULTON 1927 zeigt, dass bei 15 Nestlingen von *Troglodytes aedon* sich zwar die Neoptile immer in den gleichen Fluren finden, dass aber die Zahl beträchtlichen individuellen Schwankungen unterworfen ist.

TABELLE 15. — Verteilung der Neoptile beim frischgeschlüpften Jungvogel.

	RF	SUF	SF	OSF	USF	BF	Flü- gel	Stirn	Nak- ken
<b>Caprimulgi</b>									
CAPRIMULGIDAE									
<i>Caprimulgus e. europaeus</i> L. . . . .	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<b>Coraciae</b>									
CORACIIDAE									
<i>Coracias g. garrulus</i> L. . . . .					nackt				
ALCEDINIDAE									
<i>Alcedo atthis ispida</i> L. . . . .					nackt				
MEROPIDAE									
<i>Merops apiaster</i> L. . . . .					nackt				
UPUDIDAE									
<i>Upupa e. epops</i> L. . . . .	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<b>Macrochires</b>									
APODIDAE									
<i>Nephoecetes niger borealis</i> Sainson . . . .					nackt				
<i>Chaetura pelagica</i> (L.) . . . . .					nackt				
<i>Apus m. melba</i> (L.) . . . . .					nackt				
<i>Apus a. apus</i> (L.) . . . . .					nackt				
TROCHILIDAE									
<i>Archilochus colubris</i> (L.) . . . . .					nackt				
<i>Archilochus alesyndri</i> (Bourcier et Mulsant)					nackt				
<i>Calypte costae</i> (Bourcier) . . . . .	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Selasphorus rufus</i> (Gmelin) . . . . .	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Amazilla t. tzacatl</i> (de la Llave) . . . . .	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Hylacharis l. leucotis</i> (Vieillot) . . . . .	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Phaethornis longuemareus</i> . . . . .	+	—	—	—	—	—	—	—	—
P A S S E R E S									
<b>Oscines</b>									
ALAUDIDAE									
<i>Calandrella b. brachydactyla</i> (Leisler) . .	+	+	—	+	—	—	+	+	+
<i>Galerida c. cristata</i> (L.) . . . . .	+	+	—	+	—	+	+	+	+
<i>Lullula a. arborea</i> (L.) . . . . .	+	+	—	+	—	+	+	+	+
<i>Aldaia a. arvensis</i> L. . . . .	+	+	—	+	—	+	+	+	+
<i>Eremophila alpestris flava</i> (Gm.) . . . .	(?)	+	—	+	—	—	+	+	+
HIRUNDINIDAE									
<i>Hirundo r. rustica</i> L. . . . .	+	+	—	—	—	—	—	+	+
<i>Hirundo h. erythrogaster</i> . . . . .	+	+	—	—	—	—	—	+	+
<i>Progne chalybea</i> (Gmelin) . . . . .					nackt				
<i>Delichon u. urbica</i> (L.) . . . . .	+	+	—	+	—	—	—	+	+
<i>Riparia r. riparia</i> (L.) . . . . .	+	+	—	—	—	—	—	+	+
MUSCICAPIDAE									
<i>Muscicapinae</i>									
<i>Muscicapini</i>									
<i>Muscicapa s. striata</i> (Pall.) . . . . .	+	+	+	—	—	+	+	+	—
<i>Muscicapa h. hypoleuca</i> (Pall.) . . . . .	+	+	—	—	—	—	+	+	—
<i>Timaliinae</i>									
<i>Chamaeini</i>									
<i>Chamaea f. fasciata</i> (Gambel) . . . . .					nackt				
<i>Panurus b. biarmicus</i> (L.) . . . . .					nackt				
<i>Sylviinae</i>									
<i>Sylviini</i>									

	RF	SUF	SF	OSF	USF	BF	Flü- gel	Stirn	Nak- ken
<i>Phylloscopus c. collybita</i> (Vieill.) . . . . .	—	+	—	—	—	—	+	+	—
<i>Phylloscopus t. trochilus</i> (L.) . . . . .	—	+	—	—	—	—	+	+	—
<i>Phylloscopus sibilatrix</i> (Bechst.) . . . . .	—	+	—	—	—	—	+	+	+
<i>Cettia c. cetti</i> (Temm.) . . . . .	+	+	—	—	—	—	+	+	—
<i>Locustella l. luscinioides</i> (Savi) . . . . .	+	+	—	—	—	—	+	+	—
<i>Locustella n. naevia</i> (Bodd.) . . . . .	+	+	—	—	—	—	+	+	—
<i>Acrocephalus a. arundinaceus</i> (L.) . . . . .					nackt				
<i>Acrocephalus s. scirpaceus</i> (Herm.) . . . . .					nackt				
<i>Acrocephalus palustris</i> (Bechst.) . . . . .					nackt				
<i>Acrocephalus schoenobaenus</i> (L.) . . . . .					nackt				
<i>Hippolais icterina</i> (Vieill.) . . . . .					nackt				
<i>Hippolais polyglotta</i> (Vieill.) . . . . .					nackt				
<i>Sylvia h. hortensis</i> (Gm.) . . . . .					nackt				
<i>Sylvia borin</i> (Bodd.) . . . . .					nackt				
<i>Sylvia a. atricapilla</i> (L.) . . . . .					nackt				
<i>Sylvia c. communis</i> Lath. . . . .					nackt				
<i>Sylvia c. curruca</i> (L.) . . . . .					nackt				
<i>Sylvia rüppelli</i> Temm. . . . .					nackt				
<i>Sylvia m. melanocephala</i> (Gm.) . . . . .					nackt				
<i>Sylvia c. cantillans</i> (Pall.) . . . . .					nackt				
<i>Sylvia undata dartfordienses</i> Lath. . . . .					nackt				
<i>Agrobates g. galactotes</i> (Temm.) . . . . .					nackt				
<i>Regulus r. anglorum</i> Hart . . . . .	—	—	—	—	—	—	+	+	—
<i>Poliophtili</i>									
<i>Poliophtila melamura californica</i> Brewster					nackt				
<i>Turdinae</i>									
<i>Turdini</i>									
<i>Ixoreus n. naevius</i> (Gmelin) . . . . .	+	—	—	—	—	—	+	+	+
<i>Hylodichla minima bicknelli</i> Ridgw. . . . .	+	+	—	—	—	—	+	+	—
<i>Turdus pilaris</i> L. . . . .	+	+	—	—	—	+	+	+	—
<i>Turdus e. ericetorum</i> Turton . . . . .	+	+	—	—	—	+	+	+	—
<i>Turdus m. musicus</i> L. . . . .	+	+	—	—	—	+	+	+	—
<i>Turdus eunomus</i> Temm. . . . .	+	+	—	—	—	+	+	+	—
<i>Turdus t. torquatus</i> L. . . . .	+	+	—	—	+	+	+	+	—
<i>Turdus m. merula</i> L. . . . .	+	+	—	—	—	+	+	+	—
<i>Turdus v. viscivorus</i> L. . . . .	+	+	—	—	—	+	+	+	—
<i>Oenanthe o. oenanthe</i> (L.) . . . . .	+	+	+	—	—	+	+	+	+
<i>Oenanthe h. hispanica</i> (L.) . . . . .	+	+	+	—	—	+	+	+	—
<i>Oenanthe l. leucura</i> (Gm.) . . . . .	+	+	+	—	—	+	+	+	—
<i>Saxicola rubetra</i> (L.) . . . . .	+	+	—	—	—	+	+	+	—
<i>Saxicola torquata hibernans</i> (Hart.) . . . . .	+	+	—	—	—	+	+	+	—
<i>Phoenicurus p. phoenicurus</i> (L.) . . . . .	+	+	—	—	—	+	+	+	—
<i>Phoenicurus ochurus gibrallariensis</i> (Gm.) . . . . .	+	+	—	—	—	+	+	+	—
<i>Luscinia m. megarhynchos</i> Brehm . . . . .	+	+	—	+	—	—	+	+	+
<i>Luscinia svecica cyaneula</i> (Meisner) . . . . .	+	+	—	—	—	—	+	+	+
<i>Erithacus rubecula melophilus</i> Hart. . . . .	+	+	—	—	—	—	(+)	+	+
<i>Troglodytinae</i>									
<i>Troglodytes a. aedon</i> Vieillot . . . . .	+	—	—	—	—	—	—	+	+
<i>Troglodytes t. troglodytes</i> (L.) . . . . .	+	—	—	—	—	—	—	+	+
<i>Troglodytes t. hirtensis</i> Seeb. . . . .	—	—	—	—	—	—	—	+	+
<i>Telmatodytes palustris dissaepus</i> . . . . .	+	—	—	—	—	—	—	+	+
<b>CINCLIDAE</b>									
<i>Cinclus c. gularis</i> (Latham) . . . . .	+	+	—	—	—	—	—	+	+
<b>PRUNELLIDAE</b>									
<i>Prunella c. collaris</i> (Scop.) . . . . .	+	+	—	+	—	—	+	+	+
<i>Prunella modularis occidentalis</i> (Hart.) . . . . .	+	+	—	+	—	—	+	+	+
<b>MOTACILLIDAE</b>									
<i>Anthus c. campestris</i> (L.) . . . . .	+	+	—	+	—	+	+	+	+
<i>Anthus t. trivialis</i> (L.) . . . . .	+	+	—	+	+	+	+	+	+
<i>Anthus cervinus</i> (Pall.) . . . . .	+	+	—	+	+	+	+	+	+
<i>Anthus spinoletta petrosus</i> (Mont.) . . . . .	+	+	—	+	+	+	+	+	+
<i>Anthus sparguei</i> (Audubon) . . . . .	+	+	+	+	—	—	+	+	+
<i>Motacilla f. flava</i> L. . . . .	+	+	—	—	—	—	—	+	+
<i>Motacilla f. flavissima</i> (Blyth.) . . . . .	+	+	—	—	—	—	—	+	+
<i>Motacilla c. cinerea</i> Tunst. . . . .	+	+	+	—	+	—	+	+	+
<i>Motacilla alba yarrellii</i> Gould . . . . .	+	+	—	+	+	+	+	+	+

	RF	SUF	SF	OSF	USF	BF	Flü- gel	Stirn	Nak- ken
LANIIDAE									
<i>Lanius s. senator</i> L. . . . .	—	—	—	—	+	+	—	—	—
<i>Lanius s. collurio</i> L. . . . .					nackt				
<i>Lanius ludovicianus gambeli</i> Ridgw. . . . .	(+)	—	—	—	—	+	+	—	—
BOMBYCILLIDAE									
<i>Ptilionotidae</i>									
<i>Phainopepla nitens lepida</i> V. Tyne . . . . .	+	+	—	—	—	—	+	+	+
<i>Bombycillinae</i>									
<i>Bombycilla cedrorum</i> Vieillot . . . . .					nackt				
<i>Bombycilla g. garrulus</i> (L.) . . . . .					nackt				
CERTHIIDAE									
<i>Certhia familiaris britannica</i> Ridgw. . . . .	—	—	—	—	—	—	+	+	—
SITTIDAE									
<i>Sitta europaea affinis</i> Blyth. . . . .	+	+	—	—	—	—	+	+	—
PARIDAE									
<i>Parinae</i>									
<i>Parus major newtoni</i> Prazak . . . . .	+	+	—	—	—	—	+	+	—
<i>Parus caeruleus obscurus</i> Prazak . . . . .	—	+	—	—	—	—	+	+	—
<i>Parus ater britannicus</i> Sharpe et Dresser . . . . .	+	+	—	—	—	—	+	+	—
<i>Parus cristatus mitratus</i> Brehm . . . . .	+	—	—	—	—	—	+	+	—
<i>Parus palustris dresseri</i> Stejn . . . . .	+	+	—	—	—	—	+	+	—
<i>Parus atricapillus kleinschmidti</i> Hellm. . . . .	+	+	—	—	—	—	+	+	—
<i>Parus a. atricristatus</i> Cassin . . . . .	+	—	—	—	—	—	—	+	+
<i>Remizinae</i>									
<i>Remiz pendulinus</i> L. . . . .					nackt				
<i>Auriparus flavipes ornatus</i> (Lawrence) . . . . .					nackt				
<i>Aegithalinae</i>									
<i>Aegithalos caudatus rosaceus</i> Methews . . . . .					nackt				
<i>Aegithalos concinna</i> . . . . .					nackt				
<i>Psaltriparus m. minimus</i> (Towsend) . . . . .					nackt				
FRINGILLIDAE									
<i>Emberizinae</i>									
<i>Emberiza calandra</i> L. . . . .	+	+	—	+	+	+	+	+	+
<i>Emberiza c. citrinella</i> L. . . . .	+	+	—	+	+	+	+	+	+
<i>Emberiza cirtus</i> L. . . . .	+	+	—	+	+	+	+	+	+
<i>Emberiza hortulana</i> L. . . . .	+	+	—	+	+	+	+	+	+
<i>Emberiza c. cia</i> L. . . . .	+	+	—	+	+	+	+	+	+
<i>Emberiza s. schoeniclus</i> (L.) . . . . .	+	+	—	+	+	+	+	+	+
<i>Plectrophenax n. nivalis</i> (L.) . . . . .	+	+	—	+	+	—	+	+	+
<i>Spiza americana</i> . . . . .	+	+	—	+	—	—	—	+	+
<i>Fringillinae</i>									
<i>Coccothraustes c. coccothraustes</i> (L.) . . . . .	+	+	—	+	+	+	+	+	+
<i>Chloris c. chloris</i> (L.) . . . . .	+	+	—	+	+	+	+	+	+
<i>Carduelis c. britannica</i> (Hart.) . . . . .	+	+	—	+	+	+	+	+	+
<i>Carduelis c. citrinella</i> (Pall.) . . . . .	+	+	—	+	+	+	+	+	+
<i>Carduelis flammea cabaret</i> (P. L. S. Müller) . . . . .	+	+	—	+	+	+	+	+	+
<i>Carduelis flavirostris pipilans</i> (Latham) . . . . .	+	+	—	+	+	+	+	+	+
<i>Carduelis c. cannabina</i> (L.) . . . . .	+	+	—	+	+	+	+	+	+
<i>Serinus canarius serinus</i> (L.) . . . . .	+	+	—	+	+	+	+	+	+
<i>Pyrrhula p. nesa</i> Math. and Ired. . . . .	+	+	—	+	+	+	+	+	+
<i>Loxia c. curvirostra</i> L. . . . .	+	+	—	+	+	+	+	+	+
<i>Fringilla coelebs gengleri</i> Kleinschmidt . . . . .	+	+	—	+	+	+	+	+	+
<i>Fringilla montifringilla</i> L. . . . .	+	+	—	+	+	+	+	+	+
ICTERIDAE									
<i>Gymnostinops montezuma</i> . . . . .					nackt				
PLOCEIDAE									
<i>Passerinae</i>									
<i>Passer d. domesticus</i> (L.) . . . . .					nackt				
<i>Passer m. montanus</i> (L.) . . . . .					nackt				
<i>Estridinae</i>									
<i>Munia oryzivora</i> . . . . .					nackt				
STURNIDAE									
<i>Sturnus v. vulgaris</i> L. . . . .	+	+		+	+	(+)	+	+	+

	RF	SUF	SF	OSF	USF	BF	Flü- gel	Stirn	Na- ken
ORIOLOIDAE									
<i>Oriolus o. oriolus</i> (L.) . . . . .	+	+	—	+	—	+	+	+	+
CORVIDAE									
<i>Corvus corax</i> L. . . . .	+	+	—	+	—	—	+	+	+
<i>Corvus cornix</i> L. . . . .	+	+	—	+	—	—	—	+	+
<i>Corvus corone</i> L. . . . .	+	+	—	+	—	+	—	+	+
<i>Corvus frugilegus</i> L. . . . .	+	+	—	+	—	—	—	—	—
<i>Corvus monedula spermologus</i> Vieill. . . . .	+	+	—	+	—	(+)	+	+	—
<i>Pica pica pica</i> (L.) . . . . .					nackt				
<i>Garrulus glandarius rufitergum</i> Hart. . . . .					nackt				
<i>Cyanocitta cristata bromia</i> Oberholser . . . . .					nackt				
<i>Calocitta formosa</i> . . . . .					nackt				
<i>Aphelocoma coerulescens californica</i> (Vigors) . . . . .					nackt				
<i>Aphelocoma sordina arizonae</i> (Ridgway) . . . . .					nackt				
<i>Pica p. hudsonia</i> (Sabine) . . . . .					nackt				
<i>Cyanocephalus cyanocephalus</i> (Wied) . . . . .					nackt				
<i>Pyrrhocorax p. pyrrhocorax</i> (L.) . . . . .	+	+	—	+	—	—	+	+	+

Auch KONLUS 1947 stellt fest, dass beim Bluthänfling „the number (of downs) varies even among the young of the same nest“.

### c) Wachstumsgeschwindigkeit.

Bemerkenswert ist die Beobachtung von BOULTON 1927, dass die Neoptile bei *Troglodytes aedon* postembryonal nicht mehr wachsen, wenn auch vielleicht das Wachstum der Teleoptile, auf deren Spitzen ja die Neoptile sitzen, ein Wachsen vortäuscht. Bei *Troglodytes aedon* setzt das Federwachstum erst wieder am 4./5. pe.Tg. ein. Der Stillstand im Wachstum des Integumentes steht im Gegensatz zum Verhalten der andern Organe. Leider ist aber unsere Kenntnis über das quantitative Wachstum während der Embryonalzeit bei Vögeln noch beschränkt (PORTMANN 1938, SCHMALHAUSEN 1926, 1927, SUTTER 1943 u. a.). Wir wollen festhalten, dass das Federwachstum bei vielen Arten am Ende der Embryonalperiode einen Stillstand erfährt. GERBER 1939 zeigt allerdings für *Gallus*, dass die Schwungfedern schon am Ende der Embryonalzeit zu wachsen anfangen. Der Wachstumsstillstand, sofern überhaupt einer auftritt, muss auf einer frühern Stufe liegen. Sonst können wir aber recht generell feststellen, dass die Neoptile kurz vor dem Schlüpfmoment ihr Wachstum abgeschlossen haben und dass das Wachstum der Meso- oder Teleoptile erst nach einigen Tagen einsetzt. Vergleichen wir das Wachstum der verschiedenen Federfolgen, so stellen wir bei *Gallus* fest, dass die Anlagen der Fadenfedern auf dem späten Höckerstadium stehen-

geblieben sind und vom 16. e.Tg. unter die Haut versenkt werden, ähnlich wie wir das beim Alpengler oder den andern nackten Nesthockern für alle Anlagen gesehen haben. Die Praepennae der von GERBER untersuchten Vogelarten zeigen alle, abgesehen von den Schwingen bei *Gallus*, einen mehr oder weniger langen Unterbruch im Wachstum zwischen dem Erscheinen des Neoptil und des Teleoptils.

Von besonderem Interesse für uns ist das Verhalten der ersten Federfolge bei *Fulica atra*. Dort bleiben um den 12./13. e.Tg. ein Teil der Neoptile in der RF auf dem frühen Höckerstadium stehen. Das ist darum so bemerkenswert, weil andere Konturfederanlagen in der gleichen Flur sich normal weiterentwickeln und in diesem Zeitpunkt schon das späte Höckerstadium erreicht haben. Der Entwicklungsstillstand dieser Anlagen dauert nicht lange. Am 19. e.Tg. sind nur noch in der OSF und in der RF Unterschiede zwischen den beiden Typen der Neoptile zu erkennen. Im Gegensatz zu den *Passeres* und andern Nesthockern ist also der Stillstand im Wachstum nur temporär und wird bis zum Schlüpfmoment wieder aufgeholt. Die schwarzen Dunen (Praepennae) des Blässhuhns wachsen auch noch kurze Zeit nach dem Schlüpfen weiter. Dann stellen sie ihre Entwicklung ein. Erst gegen das Ende der zweiten postembryonalen Woche beginnen die Pennae hervorzuspriessen. Auch bei *Vanellus* verstreicht ein Wachstumsstillstand von etwa 9—10 Tagen, bis die Spitzen der Teleoptile aus der Haut hervortreten. Im Gegensatz zu den Anlagen der ersten Federfolge scheinen die Praeplumae schon sehr rasch durch Plumae ersetzt zu werden. Vielleicht dass hier das Wachstum beinahe ohne Pause weitergeht.

Wie wir schon in Tabelle 12 gesehen haben, werden die Praefiloplumae bei *Stercorarius*, *Larus* und *Sterna* und auch eine mehr oder weniger grosse Zahl von Praeplumae bis zum Schlüpfmoment wieder unter die Haut versenkt, wie das für die behandelten Nesthocker die Regel ist. Die kurze Übersicht über den Wachstumsmodus lässt eine grosse artliche Mannigfaltigkeit erwarten. Genaue Messungen an möglichst vielen Arten werden möglicherweise wesentliche Resultate von grosser theoretischer Bedeutung bringen. Wahrscheinlich wird es sich dann ergeben, dass der Einsenkungsprozess und auch Verschiedenheiten im Wachstum zwischen den Federn einer Flur, wie wir es als Charakteristika

vieler *Passeres* kennengelernt haben, Vorläufer auf allen Stufen der Jugendentwicklung haben.

GERBER 1939 und vor allem MAILLARD 1948 haben den Versuch unternommen, das Wachstum der Haut und die Ausbreitung der Federanlagen miteinander zu vergleichen. Die wertvollen Untersuchungen zeigen, dass anscheinend die zweite Federfolge sich erst entwickelt, wenn die Haut ein gewisses Wachstum zurückgelegt hat, sodass die Anlagen der ersten Federfolge einen bestimmten Abstand voneinander haben. Die bis heute vorliegenden Resultate der vergleichenden Messungen des Integumentwachstums sind aber so bescheiden, dass noch nicht entschieden werden kann, ob ihnen generelle Bedeutung für die Vögel zukommt.

## Morphologische Auswertung der Resultate

### A. EINLEITUNG.

Ihre Resultate gewinnt die vergleichende Morphologie vor allem durch die *F o r m e n r e i h e* (PORTMANN 1948, SEWERTZOW 1931, ZANGERL 1948). Organe oder Organismen werden in Reihen formaler Umwandlung geordnet. Dazu muss eine Masseinheit bestimmt werden. Wir bezeichnen sie als den *M o r p h o t y p u s* (KAELIN 1941). Indem wir ein Mass festlegen, haben wir die Möglichkeit, den Abstand vom Morphotyp objektiv zu messen. Je nach dem Grad der Abweichung sprechen wir von *p r i m ä r*, einfach, morphotypnahe, oder *s e k u n d ä r*, abgeleitet, morphotypfern.

Nun noch zur Festlegung einiger Begriffe. Unter der *m o r p h o l o g i s c h e n* Wertigkeit verstehe ich den Grad des Abstandes homologer Strukturen vom *M o r p h o t y p u s* (PORTMANN 1942, 1948, WEBER 1950). Der Ausdruck Morphotypus ist schon weiter oben eingeführt worden. Homologie definiert KAELIN 1935 folgendermassen: Homologie besteht darin, dass Formteile verschiedener Organismen im gemeinsamen Typus-Bauplan einer bestimmten Kategorie sich entsprechen. In diesem Sinne soll das Wort hier gebraucht werden. Unter Homonomie verstehe ich mit KAELIN 1941 die Beziehung

von Teilen, die am gleichen Individuum sich gegenseitig entsprechen und in einer bestimmten geometrischen Beziehung zueinander stehen.

## B. DISKUSSION DER MORPHOLOGISCHEN ERGEBNISSE.

### 1. *Die morphologische Wertigkeit der Pterylose, bezogen auf die embryonale Entwicklung einer Flur.*

Wir haben gesehen, dass die primordialen Anlagenreihen entweder zentrenartig oder feldartig entstehen können. Feldartige primordiale Anlagenreihen finden sich bei den untersuchten Arten vor allem in der Bauch- und in der Brustflur. In diesen beiden Fluren zeichnen sich beim Altvogel die Federn durch grosse Einheitlichkeit in Bezug auf Ausgestaltung und Grösse aus. Anscheinend entsteht in Fluren mit wenig ausdifferenziertem Gefieder die primordiale Anlagenreihe fast stets feldartig. Diese Annahme findet sich bestätigt durch die Verhältnisse beim Haubentaucher. Das Gefieder dieses hochspezialisierten Wasservogels fällt durch seinen pelzartigen, in Bezug auf die Einzelfeder wenig differenzierten Charakter auf. Der grösste Teil der Fluren zeigt auch tatsächlich feldartige primordiale Anlagenreihen. Anscheinend finden sich diese Verhältnisse besonders häufig bei Wasservögeln und stehen wohl in Beziehung zum Wasserleben.

Bei allen von mir untersuchten Arten verwischen sich im Laufe der embryonalen Entwicklung die Unterschiede zwischen der feldartigen und zentrenartigen Ausgestaltung der Flur, indem die feldartige Entwicklung in eine zentrenartige übergeht. Die Frage der morphologischen Wertigkeit der beiden Erscheinungsformen der primordialen Anlagenreihen kann meiner Ansicht nach nicht befriedigend entschieden werden. Noch sind unsere Kenntnisse über diesen Sachverhalt zu beschränkt.

Immerhin scheint mir bemerkenswert, dass im jetzigen Augenblick unserer Kenntnis die verschiedene Ausbildung der primordialen Anlagenreihen noch am besten rückblickend vom Anpassungszustand des Gefieders der Adultform her verstanden werden kann.

Unter dieser Voraussetzung müssen wir wohl die formale Einfachheit der feldartigen Entstehung als eine sekundär eingetretene „Vereinfachung“ auffassen. Sie findet sich anscheinend

dort, wo von der Einzelfeder im Rahmen der Flur keine bestimmte Leistung erfordert wird. Spezialisierung in der Leistung führt zu einer Betonung einer bestimmten Anlagenreihe.

Bei der zentrenartigen Entstehung der primordialen Anlagenreihen tritt zuerst eine Federreihe in Erscheinung. Sie liegt nicht im Mittelpunkt der Flur, wie die Abbildungen im ersten Teil meiner Arbeit deutlich zeigen.

Die primordiale Anlagenreihe kann in Bezug auf die Konturfedern nicht als Symmetrieachse der Flur bezeichnet werden. Das gilt in besonderem Grade, wenn man die Stellung der Einzelglieder zueinander beachtet. Die bei vielen Arten auf den ersten Blick in die Augen stechende orthogonale Anordnung der Anlagen findet sich beim genauen Studium der Verhältnisse immer wieder durch unregelmässig stehende Follikel oder durch eingeschaltete Reihen gestört. Bei den relativ schmalen Fluren der Passeres erstaunt das weniger als bei Formen mit anscheinend regelmässig über den Körper verteilten Anlagen wie *Gallus*, *Streptopelia*, *Podiceps* usw.

Ich habe bis jetzt immer von einer primordialen Anlagenreihe gesprochen. Das trifft für alle Fluren mit zentrenartiger Entstehung zu, mit Ausnahme der sich abweichend verhaltenden Rückenfluren. Bei dieser oder diesen Fluren liegt die sagittale Symmetrieebene im Zentrum der Flur und schafft dadurch ganz besondere Verhältnisse. Hier gilt tatsächlich, dass die primordiale Anlagenreihe Symmetrieachse ist. Im Gegensatz zu den andern Fluren finden wir auch häufig zwei primordiale Anlagenreihen, die links und rechts von der Körperachse liegen. Eine Zuordnung der beiden Typen zu einer bestimmten systematischen Gruppe lässt sich nicht durchführen. Man könnte sich die Aufspaltung der primordialen Anlagenreihe aus einer einzigen entstanden denken. Doch muss auch die andere Annahme in Betracht gezogen werden, dass die primäre Anlage des Gefieders völlig paarig ist und dass daher die Rückenflur sekundär durch die Verschmelzung zweier lateraler symmetrischer Fluren entstanden ist. Je nach dem Grad der Verschmelzung finden wir noch zwei oder nur noch eine primordiale Anlagenreihe.

## 2. Die morphologische Wertigkeit des in Fluren unterteilten Gefieders.

Meine Untersuchungen haben, gleich wie die Arbeiten von GERBER 1939 und MAILLARD 1948, ergeben, dass die primordiale

Anlagenreihe einer Flur auch tatsächlich das Entstehungszentrum dieser Flur ist. Merkwürdigerweise ist das in den genannten Arbeiten nie ausdrücklich erwähnt worden. Im Gegenteil sollen die von PORTMANN und GERBER eingeführten Begriffe von Federfeld und Federzentrum gerade den Unterschied zwischen den embryonalen Federbezirken und den Fluren der Altvögel betonen. Wenn SCHAUB 1907 feststellt, dass die Abgrenzung der Raine und Fluren schwierig und dass diese Begriffe darum zur Charakterisierung der Genese der Pterylose ungünstig sind, so hängt das wohl weniger mit den speziellen Verhältnissen der von ihm untersuchten Arten als mit der von ihm angewandten Untersuchungstechnik zusammen. SCHAUB wandte folgendes Verfahren an: Er enthäutete den zu untersuchenden Nestling und färbte das Hautstück mit Alaunkarmin. Auf grosse Objektträger gebracht, konnte die Pterylose mittels einer starken Lichtquelle direkt auf ein Zeichenblatt oder ein photoempfindliches Papier projiziert werden. Diese elegante Methode hat aber den Nachteil, dass, wie SCHAUB feststellt, Flur und Raine nicht sicher unterschieden werden können. Bekanntlich sind die Raine ja in den meisten Fällen nicht federlos, sondern mit einer mehr oder weniger grossen Zahl von Dunen bedeckt. Auf dem Präparat kann aber der Unterschied zwischen den Anlagen der ersten und zweiten Federfolge kaum durchgeführt werden. Sicher haben GERBER und MAILLARD darum auf diese einfache und einleuchtende Methode verzichtet. Eine weitere Schwierigkeit ergibt sich beim Studium der postembryonalen Pterylose dadurch, dass anscheinend das definitive Federkleid nicht unbedingt in der primordialen Anlagenreihe zuerst spriest. Leider sind gerade die Unterschiede zwischen der embryonalen und der postembryonalen Ausgestaltung der Pterylose wenig beachtet und meines Wissens nirgends eingehend dargestellt worden. Es ist zu erwarten, dass von einer solchen Untersuchung neues Licht auf das Problem der morphologischen Wertigkeit der embryonalen Pterylose erwartet werden darf.

Halten wir noch einmal fest, dass gerade das Studium der embryonalen Pterylose zeigt, wie die als Fluren zusammengefassten Federgruppen auf dem Körper des Altvogels auch ihrer Entstehung nach als Einheiten gewertet werden müssen. Das ist nicht selbstverständlich, da rein theoretisch dieser Entwicklungsweg nur eine von verschiedenen Möglichkeiten darstellt. Einmal könnte man

sich vorstellen, dass sich aus einem zuerst homogen über den ganzen Körper verteilten Anlagenkomplex erst später die einzelnen Fluren herausgliedern. Noch naheliegender wäre eine Entstehung der Flur aus mehreren embryonalen Anlagenzentren. Das beobachten wir ja tatsächlich auch in den polytop bezeichneten Fluren. Diese Verhältnisse treten in den von mir untersuchten Fällen nur in der Kopfflur und auf dem Flügel auf. Es fragt sich aber, ob wir bei der Beschreibung der Pterylose des Kopfgebietes bei einem adulten Vogel wirklich mit Recht von einer Kopfflur sprechen. Im Gegensatz zu den andern Fluren liess sich wohl NITZSCH bei der Prägung dieses Ausdrucks vor allem von der anatomischen Einheit des Kopfgebietes und weniger von den beobachteten Federbezirken leiten. Diese Frage verdient besondere Beachtung bei späteren Untersuchungen.

Eine weitere Erscheinung verdient unsere Aufmerksamkeit. Das Auftreten der primordialen Anlagenreihen hält sich nicht an das sonst bei der embryonalen Entwicklung beobachtete cranio-caudale Gefälle. Die embryonale Pterylose offenbart in dieser Beziehung eine deutliche Eigengesetzlichkeit. Dazu kommt, dass das Erscheinen der primordialen Anlagenreihen der einzelnen Fluren arttypische Unterschiede aufweist. Solche Unterschiede konnten wir innerhalb der behandelten *Oscines* mehrmals beobachten. Noch merkwürdiger ist die schon erwähnte Tatsache, dass die für die embryonale Entwicklung beobachtete Reihenfolge im Auftreten der primordialen Anlagenreihen nicht auch für die postembryonale Federentwicklung gilt. Diese verschiedenen Wachstumsgesetze sind schwer zu verstehen. Eine Eigengesetzlichkeit der embryonalen Federentwicklung gegenüber dem Wachstum anderer Hautderivate haben wir schon bei der Betrachtung von Rauchschwalbe und Bachstelze festgestellt. Die Versuchung liegt nahe, in der Besonderheit der embryonalen Verhältnisse Andeutungen von phylogenetischen Schritten zu sehen, während die postembryonalen Verhältnisse sekundäre Anpassungen an das Leben des Jungvogels aufweisen. Und doch stimmen uns die festgestellten artlichen Unterschiede gegenüber einer solchen Deutung skeptisch. Vielleicht ist es richtiger, bei der Darstellung der embryonalen Pterylose vorerst überhaupt von phylogenetischen Deutungsversuchen abzusehen und das Anlagenmuster lediglich im Hinblick auf seine unmittelbar nachweisbare Bedeutung, nämlich als

Anlage des fertigen Federkleides zu beurteilen. Es handelt sich dabei nicht um den so verpönten Rückgriff auf eine teleologische Naturdeutung, sondern um jene undiskutierte „Teleologie“, die aller Morphologie und Physiologie zu grundeliegt und die den Ontogeneseprozess zunächst als notwendigen Weg zu Gestalt und Funktion der Reifegestalt auffasst. Beachtenswert ist in diesem Zusammenhang auch die Tatsache, dass die endgültige Federzahl anscheinend im Verlaufe der embryonalen Pterylose erreicht wird. Wir haben schon die Bemerkung von HEINROTH 1931 zitiert.

Auch SCHAUB 1907 bezweifelt, dass die endgültige Federzahl auf der embryonalen Haut Platz fände. Wahrscheinlich hat er sich aber wie HEINROTH von dem Umstand täuschen lassen, dass am Ende der Embryonalperiode eine mehr oder weniger grosse Zahl von Federanlagen unter der Haut eingesenkt werden kann. Leider habe ich nur bei einer Art und in einer Flur durch Zählungen meine Behauptung genau nachgeprüft. Unglücklicherweise sind meine Zahlen darum etwas problematisch, weil die Embryonen aus einem andern Gebiet stammen als die geprüften Altvögel. Die Embryonen, die in einem geographisch engen Raum gesammelt worden sind, gehören der Rasse *Pica pica galliae* KLEINSCHMIDT an, während die im ganzen Gebiet der Schweiz gesammelten Altvögel der Nominatform oder einer Mischpopulation angehören (HALLER 1951). Ausserdem konnten nur an den Embryonen mit Sicherheit alle Anlagen gezählt werden, während ich mich vor allem bei den Bälgen auf das Zählen der vorhandenen Federn beschränken musste. Follikelzahl und Federzahl fallen ja nur im Idealfall unmittelbar nach der Mauser zusammen. Später gehen immer einzelne Federn vor allem durch mechanische Gründe verloren. Immerhin zeigt Tabelle 16 eindeutig, dass die Federn dieser Flur bei der Elster schon embryonal angelegt worden sind.

TABELLE 16. — Die Zahl der Konturfedern in der Oberschenkelflur der Elster.

	n	M	$\sigma$	V
Embryo . . . .	62	66.15	$\pm 1.63$	2.46
Altvogel . . . .	40	55.18	$\pm 5.81$	10.53

Wenn wir die abgeschlossene Pterylose betrachten, so finden wir zwei Extremtypen der Ausgestaltung. Im einen Falle stehen die Federn relativ nahe zusammen. Die einzelnen Fluren sind klar und scharf voneinander abgegrenzt. Diesen Typus verkörpern die von mir untersuchten Arten (*Coraciae*, *Passeres*), wenn man von der Lachtaube absieht. Auf der andern Seite treffen wir locker stehende Anlagen. Die Fluren berühren sich teilweise wie bei den Hühnern, Tauben, Tauchern usw. Welche Form wir primär oder sekundär bezeichnen müssen, kann meiner Meinung nach erst befriedigend entschieden werden, wenn der Zusammenhang zwischen den Schuppen der Stammformen der Vögel und den Federn klarer gesehen wird.

### 3. *Die morphologische Wertigkeit des Entwicklungsweges der Einzelfeder.*

Es besteht kein Zweifel, dass wir im direkten Entwicklungsweg von der embryonalen Anlage zur funktionsfähigen Adultfeder den einfachsten Entwicklungsweg zu sehen haben. Wir bezeichnen diesen Weg als den Morphotypus. Der Morphotypus findet sich bei den Grossfusshühnern verwirklicht. Falsche phylogenetische Vorurteile haben STUDER 1876 zur Überzeugung gebracht, dass auch die Megapodiden zuerst dunige Neoptile ausbilden, die aber schon im Ei abgeworfen würden. STUDERS Annahme hat sich aber als irrig erwiesen. Tatsächlich entwickelt sich aus der Federanlage im Laufe der Embryonalperiode in einem Schritt eine Konturfeder. In der nächsten Stufe findet sich zwischen Konturfeder und erster Anlage ein duniges Zwischenstadium eingeschaltet. Diese Stufe hat sich in mannigfacher Weise bei vielen Nestflüchtern verwirklicht (vgl. Tab. 13). Gewisse Nesthocker (*Striges*, *Falcones*, *Tubinares* usw.) tragen nacheinander sogar zwei Dunenkleider vor dem Erscheinen der Konturfedern. Viele der höhern Nesthocker zeigen die letzte Stufe des Schemas (Abb. 46). Statt der fortlaufenden direkten Entwicklung von der Anlage bis zur endgültigen Form der Feder, konstatieren wir einen Wachstumsstillstand der jungen Anlage, dann eine Einsenkung unter die Haut, oft noch begleitet von Abbauprozessen. Im Gegensatz zu den frühern Formenreihen können wir jetzt sogleich eine klare Korrelation von morphologischer Wertigkeit und Umwelt feststellen. Je stärker sich der

Wachstumsstillstand in der Frühstufe auswirkt, je höher also die morphologische Wertigkeit des Nestlingskleides ist, umso grösser erweist sich die Intensität der elterlichen Fürsorge und der Nestbauinstinkte beim Altvogel. Man darf sich aber nicht mit dem sehr groben Schema von Abb. 46 zufrieden geben. Bei dem Über-

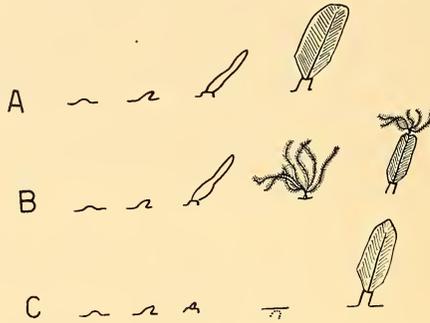


ABB. 46. — Schema der Entwicklung der Einzelfeder.

*a* Direkte Entwicklung von der Anlage zur Konturfeder beim extremen Nestflüchter (Megapodidae), *b* Einschaltung von einem oder zwei dunigen Zwischenstadien (Neoptil, Mesoptil) bei verschiedenen Nestflüchern und Nesthockern, *c* Einsenkung der Anlage unter die Haut im Verlauf der Embryonalperiode (Passeres, Pici, Coraciae u.s.w.).

blick über den Wachstumsmodus des embryonalen Integumentes sind wir schon auf interessante Unterschiede zwischen den Formen gestossen (z. B. *Fulica*). Erst eine genaue Analyse kann uns die Daten für eine umfassendere Formenreihe liefern.

Diese Betrachtungen führen einem recht deutlich vor Augen, wie stark das Problem der Pterylose vernachlässigt worden ist. Dabei besteht kein Zweifel, welche entscheidende Rolle das Federkleid in der Evolution der Vögel gespielt hat und dass gerade die Entstehung des Federkleides untrennbar mit dem Ursprung der Vögel überhaupt verknüpft ist.

## ZUSAMMENFASSUNG

1. Die vorliegende Arbeit setzt sich die Darstellung der embryonalen Pterylose einiger Nesthocker zur Aufgabe. Die Begriffe feldartige bzw. zentrenartige primordiale Anlagenreihen und monotope bzw. polytope Flur werden eingeführt und definiert.

2. Die embryonale Pterylose der ersten Federfolge von Lachtaube, Eisvogel, Alpensegler, Rauchschwalbe, Bachstelze und Elster wird ausführlich anhand von Zeichnungen dargestellt. Weitere 43 Arten (vor allem *Oscines*) werden mit den eingehend dargestellten Arten verglichen. Der Versuch einer Übersicht über die in der Literatur bekannten Angaben der embryonalen Pterylose wird gegeben.

3. Das Auftreten der primordialen Anlagenreihen fällt in ein Stadium, das durch das Erscheinen der Nickhaut, das Verschwinden der Viszeralspalten und des Schwanzfadens, sowie durch das späte Palettenstadium der Extremitäten charakterisiert ist. Altersmässig fällt dieses Stadium bei den untersuchten *Oscines*, bei einigen andern *Coraciomorphae* und bei der Lachtaube auf den späten 5. oder frühen 6. Bruttag, beim Alpensegler und beim Eisvogel auf den 10. Bruttag. Sonst können die einzelnen Arten schon auf dieser Frühstufe der Pterylose anhand des Anlagemusters der Einzelfedern innerhalb der Flur unterschieden werden.

4. Das Tempo und die Reihenfolge des Auftretens der primordialen Reihen ist bei den einzelnen Arten verschieden. Das Auftreten der primordialen Anlagenreihen steht anscheinend weder in einer Korrelation zur Brutdauer noch zum craniocaudalen Entwicklungsgefälle des Körpers. Überhaupt lässt sich eine grosse Selbständigkeit der Entwicklung des Federkleides beobachten auch gegenüber der Ausgestaltung anderer Hautderivate (Schuppen, Schilder).

5. Die Zahl der Federfollikel wird schon embryonal vollzählig angelegt.

6. In etwa 3 bis 5 Bruttagen wird die volle Zahl der Anlagen der ersten Federfolge angelegt.

7. Auch nach Abschluss der Entwicklung der Pterylose zeigen die Konturfedern ein arttypisches Anlagemuster.

8. Im Schlüpfmoment zeigen sich verschiedene Typen der Ausbildung der Federn:

- a) Die Federn wachsen zu Neoptilen aus (Lachtaube).
- b) Alle Federn werden im Laufe der Embryonalperiode unter die Haut eingesenkt (z. B. Eisvogel, Alpensegler, Elster).
- c) Eine kleine Zahl von Praepennae wächst in einzelnen Fluren zu Neoptilen aus (Rauchschwalbe, Bachstelze u. a.).

9. Zahl und Ort der Neoptile variiert nicht nur von Art zu Art, sondern wir finden auch innerhalb einer Art individuelle Unterschiede. Der Variabilitätskoeffizient ist für die einzelnen Fluren verschieden gross.

10. Die Tendenz zur Einsenkung der Einzelfeder findet sich auf allen Stufen der Ontogenese und nicht nur beim extremen Nesthocker.

11. Die Frage der morphologischen Wertigkeit der feldartigen oder der zentrenartigen Entwicklung der Fluren, sowie das Problem der verschiedenen Ausgestaltung der Flur muss noch offengelassen werden.

12. Vorläufig erscheint es am erfolgversprechendsten, die Genese des Gefieders im Hinblick auf das fertige funktionsfähige Federkleid zu beurteilen und auf eine phylogenetische Wertung der Frühstadien zu verzichten.

#### ÜBERSICHT ÜBER DIE VERWENDETEN ABKÜRZUNGEN

e.Tg.	=	embryonal Tag
pe.Tg.	=	postembryonal Tag
VRF	=	Vordere Rückenflur
HRF	=	Hintere Rückenflur
RF	=	Rückenflur
SF	=	Schwanzflur
FLF	=	Flügelflur
SUF	=	Schulterflur
OSF	=	Oberschenkelflur
USF	=	Unterschenkelflur
BRF	=	Brustflur
BAF	=	Bauchflur
KF	=	Kopfflur
FF	=	Federfolge
<i>n</i>	=	Anzahl Fälle
<i>M</i>	=	arithmetisches Mittel
$\sigma$	=	Streuung
<i>x</i>	=	Einzelwert
<i>m</i>	=	Streuung des arithmetischen Mittels
<i>V</i>	=	Variationskoeffizient
<i>D</i>	=	Differenz zweier arithmetischer Mittel

Die Zahlen wurden berechnet nach den Formeln:

$$M = \frac{1}{n} x \qquad \sigma^2 = \pm \frac{\Sigma x^2 - M \Sigma x}{n - 1}$$

$$V = \frac{\sigma}{M} 100 \qquad m = \frac{\sigma}{\sqrt{n}}$$

$$D = \sqrt{\frac{\sigma_1^2}{n_2} + \frac{\sigma_2^2}{n_1}} \qquad t = \frac{M_1 - M_2}{D}$$

## LITERATUR

- ARMITAGE, J. 1935-36. *Descriptions of nestlings of some rare British Birds*. British Birds 29: 108-110.
- BEEBE, W., G. INNESS HARTLEY and Paul G. HOWES. 1917. *Trop. Wild Life in British Guiana*. New York.
- BEHLE, William H. 1942. *Distribution and variation of the Horned Larks (Otocoris alpestris) of Western North America*. Univ. Calif. Publ. Zool. 46: 205-316.
- BENT, Arthur Cleveland. 1946. *Life Histories of North American Jays, Crows, and Titmice*. Washington D.C.
- 1948. *Life Histories of North American Nuthatches, Wrens, Thrashers, and their allies*. Washington D.C.
- 1949. *Life Histories of North American Thrushes, Kinglets, and their allies*. Washington D.C.
- 1950. *Life Histories of North American Wagtails, Shrikes, Vireos, and their allies*. Washington D.C.
- BLANCHARD, Barbara D. 1941. *The White-crowned Sparrows (Zonotrichia leucophrys) of the Pacific Seaboard: Environment and annual cycle*. Univ. Calif. Publ. Zool. 46: 1-178.
- BOULTON, R. 1927. *Ptilosis of the House Wren, Troglodytes aedon*. Auk 44: 387-414.
- BROMAN, J. 1941. *Über die Entstehung und Bedeutung der Embryonal-dunen*. Morph. Jahrb. 86: 141-217.
- BROWN, P. E. and M. G. DAVIES. 1949. *Reed-Wablers*. East Molesy, Surrey.
- BUXTON, John. 1950. *The Redstart*. London.
- CAYLEY, Neville W. 1948. *What Bird is that ?* Sydney, London.
- CORTI, Ulrich A. 1935. *Bergvögel*. Bern.
- DAVIES, H. R. 1889. *Die Entwicklung der Feder und ihre Beziehungen zu andern Integumentgebilden*. Morph. Jahrb. 15: 560-645.
- GADOW, Hans. 1891, 1893. *Vögel*. In BRONNS H. G.: *Klassen und Ordnungen des Tier-Reichs*. Sechster Band. Vierte Abteilung. Leipzig.

- GERBER, Alcide. 1939. *Die embryonale und postembryonale Pterylose der Alectoromorphae*. Rev. Suisse Zool. 46: 161-324.
- GEROUDET, Paul. 1951. *Les Passereaux*. 1 Neuchâtel, Paris.
- GRASSE, Pierre-P. 1950. *Traité de Zoologie*. Tome XV, Oiseaux. Paris.
- GROSSER, O. und TANDLER, J. 1909. *Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte des Kiebitzes (Vanellus cristatus Mey.)*. In KEIBELS Normentafeln der Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere 9.
- HALLER, Werner. 1951. *Unsere Vögel*. Aarau.
- HAMPE, Helmuth. 1937. *Über die Bedaunung nestjunger Papageien*. Orn. Monatsber. 45: 153-154.
- HARTERT, Ernst. 1903-23. *Die Vögel der paläarktischen Fauna*. 3 Bände. Berlin.
- HEINROTH, O. 1922. *Die Beziehungen zwischen Vogelgewicht, Eigewicht, Gelegegewicht und Brutdauer*. J. Orn. 70: 172-285.
- 1931. *Die Mauser*. Proc. VII. Int. Orn. Congress. Amsterdam.
- HOLMES, Anne. 1935. *The pattern and symmetry of adult plumage units in relation to the order and locus of the embryonic feather papillae*. Amer. J. Anat. Baltimore 56: 513-536.
- HILLSTEAD, A. F. C. 1944. *The Blackbird*. London.
- KAELIN, J. A. 1935. *Über einige Grundbegriffe in der vergleichenden Anatomie und ihre Bedeutung für die Erforschung der Baupläne im Tierreich*. Comptes Rendus du 12<sup>e</sup> Congr. intern. Zool. Lisbonne 1936: 647-664.
- 1941. *Ganzheitliche Morphologie und Homologie*. Freiburg.
- KEIBEL, F. und ABRAHAM, K. 1900. *Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte des Huhnes (Gallus domesticus)*. KEIBELS Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere 2.
- KEINDEIGH, S. Ch. 1940. *Factors affecting length of incubation*. Auk 57: 499-513.
- KONLUS, Josef. 1947. *Study of birds plumage with special consideration of number and weight of feathers*. Instit. Syst. Zool. Charles University, Prague.
- LACK, David. 1946. *The Life of the Robin*. London.
- 1947. *Darwin's Finches*. Cambridge.
- LAMONT, A. 1925. *On the Development of the feathers of the Duck during Incubation Period*. Trans. Roy. Soc. Edinburgh 53.
- LANG, E. M. 1946. *Über die Brutgewohnheiten des Schneefinken Montifringilla n. nivalis (L.)*. Orn. Beob. 43: 33-43.
- LINDSDALE, Jean M. 1928. *Variations in the Fox Sparrow (Passerella iliaca) with reference to natural history and osteology*. Univ. Calif. Publ. Zool. 30: 251-392.
- MAILLARD, Joseph. 1948. *Recherches embryologiques sur Catharacta skua Brünn.* Rev. Suisse Zool. 55 Fasc. suppl. 1: 1-114.

- MAYAUD, Noël. 1950. *Téguments et Phanères*. In GRASSE: *Traité de Zoologie*. Tome XV, *Oiseaux*, 4-77.
- MAYR, ERNST. 1933-1934. *How many birds are known ?* Proc. Linn. Soc. New York. 45, 46: 19-23.
- MAYR, ERNST and DEAN AMADON. 1951. *A classification of recent birds*. Amer. Mus. Novit. 1496: 1-42.
- MILLER, W. DE WITT. 1924. *Further notes on ptilosis*. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 50: 305-331.
- MILLER, Alden H. 1931. *Systematic revision and natural history of the American Shrikes (Lanius)*. Univ. Calif. Publ. Zool. 38: 11-242.
- MORBACH, Joh. 1939-1943. *Vögel der Heimat*. Esch-Alzette.
- MOREAU, R. E. 1950. *Breeding-Season Terminology*. Ibis. 92: 321.
- NEWTON, Alfred. 1893-1896. *A Dictionary of Birds*. London.
- NICE, Margeret Morse. 1937. *Studies in the life history of the Song Sparrow. A Population study of the Song Sparrow*. Trans. Linn. Soc. New York 4: 1-247.
- *Studies in the life history of the Song Sparrow. The behavior of the Song Sparrow and other Passerines*. Trans. Linn. Soc. New York 6: 1-329.
- NIETHAMMER, Guenther. 1937-1942. *Handbuch der Deutschen Vogelkunde*. 3 Bände. Leipzig.
- NITZSCH, Ch. L. 1840. *System der Pterylographie*. Halle.
- NOLL, H. 1939. *Die Brutzeiten unserer Vögel und ihre biologische Bedeutung*. Schweiz. Arch. Ornith. 1: 425-439.
- OLIVIER, Georges. 1944. *Monographie des Pies-Grièches du genre Lanius*. Rouen.
- PORTMANN, A. 1938. *Nesthocker und Nestflüchter als Entwicklungszustände verschiedener Wertigkeit bei Vögeln und Säugern*. Rev. suisse Zool. 46: 385-390.
- 1942. *Die Ontogenese und das Problem der morphologischen Wertigkeit*. Rev. suisse Zool. 49: 169-185.
- PORTMANN, Adolphe. 1947. *Etudes sur la cérébralisation chez les oiseaux*. II. Les indices intra-cérébraux. Alauda 15: 1-15.
- PORTMANN, Adolf. 1948. *Einführung in die vergleichende Morphologie der Wirbeltiere*. Basel.
- PORTMANN, A. und GERBER, A. 1935. *Die embryonale Entwicklung des Gefeders und der Jugendzeichnung des Haubentauchers*. Rev. suisse Zool. 42.
- PYCRAFT, W. P. 1907-1908. *Nestling Birds, and some of the problems they present*. British Birds 1: 102-106, 129-132, 162-167.
- REICHENOW, A. 1900-1905. *Die Vögel Afrikas*. 3 Bände. Neudamm.
- ROMEIS, Benno. 1948. *Mikroskopische Technik*. 15. Auflage. München.
- SCHAUB, Samuel. 1907. *Beiträge zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklung der Ardeiden*. Zool. Jahrb. (Anat.) 25: 307-404.

- SCHIFFERLI, Alfred und Ernst LANG. 1940. *Beitrag zur Naturgeschichte der Alpenkrähe, Pyrrhocorax pyrrhocorax erythrorhamphus* (Vieillot). J. Ornith. 88: 550-575.
- SCHMALHAUSEN, I. 1926. *Studien über Wachstum und Differenzierung. III: Die embryonale Wachstumskurve des Hühnchens.* Roux' Archiv 108: 322-387.
- 1927. *Beiträge zur quantitativen Analyse der Formbildung. I: Über die Gesetzmässigkeiten des embryonalen Wachstums.* Roux' Archiv 109: 455-512.
- SEWERTZOFF, A. N. 1931. *Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution.* Jena.
- SKEAD, C. J. 1950. *A study of the African Hoopoe.* Ibis 92: 434-461.
- SKUTCH, Alexander F. 1949. *Life History of the Yellowthighed Manakin.* Auk 66: 1-24.
- 1951. *Life history of Longuemare's Hermit Hummingbird.* Ibis 93: 180-195.
- SMITH, Stuart. 1950. *The Yellow Wagtail.* London.
- STAMPFLI, Hans Rudolf. 1950. *Histologische Studien am Wolff'schen Körper (Mesonephros) der Vögel und über seinen Umbau zu Nebenhoden und Nebenovar.* Rev. suisse Zool. 57: 237-316.
- STEINER, Hans. 1917. *Das Problem der Diastataxie des Vogelflügels.* Jena Z. Naturw. 55: 224-496.
- STONER, Dayton. 1936. *Studies on the Bank Swallow Riparia riparia riparia (Linnaeus) in the Oneida Lake region.* Roosevelt Wild Life Ann. 4: 126-233.
- STRESEMANN, E. 1927-1931. *Aves.* In KÜKENTHAL-KRUMMBACH: *Handbuch der Zoologie.* Band 7 II. Berlin-Leipzig.
- STUDER, Theodor. 1878. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Feder.* Z. wiss. Zool. 30: 421-436.
- SUTTER, Ernst. 1943. *Über das embryonale und postembryonale Hirnwachstum bei Hühnern und Sperlingsvögeln.* Denkschr. Schweiz. Naturf. Ges. 75: 1-110.
- SWANBERG, O. 1950. *On the concept of „incubation period“.* Vår Fågelvärld 9: 63-80.
- TICEHURST, C. B. 1908. *On the down-plumage and mouth-coloration of some Nestling birds.* Brit. Birds 2: 186-194.
- 1910-1911. *On the down-plumage and mouth-coloration of nestling birds.* Brit. Birds 4: 70-73.
- 1926. *On the down plumage of some Indian birds.* J. Bombay Nat. Soc. 1-12.
- VERHEYEN, R. 1946-1947. *Les Passereaux de Belgique.* Bruxelles.
- WEBER, Erna. 1948. *Grundriss der biologischen Statistik.* Jena.
- WEBER, Rudolf. 1950. *Transitorische Verschlüsse von Fernsinnesorganen in der Embryonalperiode bei Amnioten.* Rev. suisse Zool. 57: 16-108.

- WITHERBY, H. F. 1927. *The nestlings of some further rare British birds*. Brit. Birds 21: 50-51.
- and C. B. TICEHURST. 1909-1911. *Sequence of Plumages in British birds*. Brit. Birds 3: 209-212, 243-250, 321-326, 360-366, 391-396. 4: 98-103.
- F. C. R. JOURDAIN, Norman F. TICEHURST, Bernhard W. TUCKER. 1945. *The Handbook of British Birds*. 5 Bände. 2. Aufl. London.
- WOHLAUER, E. 1902. *Entwicklung des Embryonalgefieders von Eudyptes chrysocome*. Z. Morph. Anthrop. 4.
- ZANGERL, Rainer. 1948. *The methods of Comparative Anatomy and its contribution to the study of evolution*. Evolution 2: 351-374.
-



Zur Kenntnis der niederen Sumpf-  
und Wasserfauna  
der Gegend des Pfäffikersees (Kt. Zürich)

von

**Edwin MESSIKOMMER**

Seegräben

Mit einem Uebersichtskärtchen

VORWORT

Die vorliegenden Ergebnisse sind im Laufe der drei letzten Dezennien durch sukzessive Beobachtung und Nachforschung zustande gekommen. Es hat der Erfassung der Faunenbestände seitens des Untersuchers kein scharf umrissenes Programm zugrunde gelegen und die Durchforschung ist auch nicht streng systematisch durchgeführt worden. Aus diesem Grunde darf die hier wiedergegebene Organismenliste nicht Anspruch auf Vollständigkeit erheben. Auch der Mangel an Bestimmungsliteratur bei einigen Tiergruppen ist der Arbeit etwas hinderlich gewesen. Eingehender erfasst sind die Rhizopoden, Ciliaten, Vermes, Rotatorien Cladoceren Copepoden und Mollusken, während die Ostrakoden, Hexapoden und Hydracarinen nur teilweise ermittelt worden sind. Immerhin darf betont werden, dass sich das Gesamtergebnis auf sehr zahlreiche und über eine lange Untersuchungszeit verteilte Proben stützt. Die Untersuchungen sind etwa 1920 in Angriff genommen worden. Trotz einer gewissen Unvollständigkeit im Umfange dürfte es angezeigt sein, die Liste der nachgewiesenen Formen zur allgemeinen Kenntnis zu bringen. Sie stellt einen willkommenen Beitrag zur Faunistik schweizerischer

Gewässer dar und lässt sich mit Vorteil zu Vergleichszwecken hinsichtlich der Faunenbestände weiterer ähnlicher Biotopgruppen im zentraleuropäischen Raume verwenden.

Zu den wichtigsten Biotoptypen des Untersuchungsgebietes zählen: Seen, Teiche, Gräben, Torfstiche und Sümpfe.

### I. Kurze Gebietsbeschreibung

1. *Geographische Lage*: im ungefähren Schnittpunkt des  $47^{\circ} 22' N$  und des  $6^{\circ} 27' E$ .

2. *Altitude*: 541 m ü. M.

3. *Areal*: 6,5 km<sup>2</sup>, wovon 3,35 km<sup>2</sup> Wasserfläche und 3,15 km<sup>2</sup> Landoberfläche.

4. *Geologische und landschaftliche Verhältnisse*: Der Felsuntergrund der Gegend besteht aus oberer Süßwassermolasse, besonders aus miozäner Nagelfluh. Darüber ruhen glazialzeitliche Ablagerungen in der Gestalt von Grund- und Wallmoränen. Die unmittelbare Unterlage der Untersuchungsfläche dagegen setzt sich aus postglazialen Absätzen und Bildungen zusammen mit Seekreide im Liegenden und Torf im Hangenden.

5. *Oberflächenzusammensetzung*: Wie bereits oben mitgeteilt worden ist, handelt es sich teils um Wasser-, teils um Landflächen. Letztere gehen auf Seeteile des glazialzeitlichen Pfäffikersees zurück. Die Landbildung auf dem Wege mineralischer Ausfällungen aus den Wassermassen der Seen und der Akkumulation von organischen Rückständen an den Gewässerufeln ist auch heute noch in vollem Gange. Als Resultat des nacheiszeitlichen Bildungsprozesses begegnen wir heute vier Restseen, Riedlandschaften und Moorflächen. Bei den ersteren handelt es sich um den 1. heutigen Pfäffikersee, 2. den Untersee, 3. den Hellsee und 4. den Bützlisee.

*Pfäffikersee*: Länge 2,37 km, Breite 1,53 km. Oberfläche 3,31 km<sup>2</sup>, max. Tiefe 36 m, Umfang 9,6 km, Volumen 58.10<sup>6</sup> m<sup>3</sup>, Spiegelschwankung maximal 2 m.

*Untersee*: Oberfläche 3 ha, maximale Tiefe 6,5 m.

*Hellsee*: Oberfläche 8 a, Tiefe 2 m.



Bützlisee: Oberfläche ca. 1230 m<sup>2</sup>, Tiefe 1,4—1,6 m.

Sämtliche vorigen Gewässer sind von Schilfdickichten umsäumt. Die Röhrichbestände in der Gewässerumgebung beteiligen sich intensiv an der phytogenen Verlandung. Beim Bützlisee, und z. T. auch beim Untersee, spielt auch noch die supraaquatische Verlandung eine Rolle.

Die im Untersuchungsgebiet vertretenen Fließgewässer entfallen auf den Kemptner- und Irgenhauserbach, sowie auf eine Anzahl grössere Zuflussgräben, wie etwa den Haselstudbach, Krebsgraben, Bächligraben und Baselrütigraben. Diesen als Zuflussadern in Betracht kommenden Gewässern steht der 1858 ausgehobene Aakanal als Abzugsgewässer gegenüber. Schliesslich sind noch Reste des einstigen natürlichen Abflusses feststellbar, so namentlich die Altwässer in der Gegend der Kleinseen.

Die Moorflächen gehören grösstenteils dem Flachmoortyp an. Hochmoorpartien finden sich auf der S-Seite des Pfäffikersees inselartig eingestreut. Das Torfried Pfäffikon, etwas abseits und ausserhalb der NW-Ecke des Pfäffikersees, stellt dagegen ein einheitliches, ausgereiftes Hochmoor dar mit Hochmoorwald als hauptsächlichster Vegetation. In der Gegend des Kemptnerbaches lagert über dem Torf eine Schwemmlschicht. Fast sämtliche Moorpartien sind mit Torfstichen durchsetzt. Frische Torfstiche sind jedoch selten. In den ehemaligen Stichen engt der neugebildete Torf die offene Wasserfläche mehr und mehr ein.

In den Seen, seenahen und randliche Torfstichen ist das Wasser ziemlich kalkreich und reagiert alkalisch. Die Wasseransammlungen in den Hochmoorpartien enthalten wenig Bikarbonate und weisen saure Reaktion auf (pH 5,4—6).

Die im Umkreis um den Pfäffikersee gelegenen Riedlandschaften zergliedern sich entsprechend den Seeufergemeinden und angrenzenden Ortschaften in das Pfäffiker-, Seegräbner-, Robenhauser, Ausliker- und Irgenhauserried.

6. *Politische und rechtliche Verhältnisse*: Unser schweizerisches Untersuchungsgebiet bildet einen Bestandteil des nördlichen Zürcher Oberlandes. Das Seenareal steht unter Staatshoheit, während die Ried- und Moorflächen fast ausnahmslos in privaten Händen liegen. Interessante Moorpartien sind im letzten halben Jahrhundert als Naturschutzgebiete erklärt worden. Nahe der ehemals berühmt gewesenen Pfahlbaustation Robenhausen am S-Ende des Robenhausermoores besitzt die Schweiz. Naturforschende Gesellschaft Grundeigentum („Moorreservation der Schweiz. Naturf. Ges. Robenhausen“). Das Terrain der Pfahlbaustation bildet einen Annex dazu und steht unter der Bezeichnung „Prähis-

torische Reservation Messikommer“ gleichfalls der genannten Gesellschaft als Eigentum zu.

## II. Faunenliste

### 1. Stamm: PROTOZOA

#### 1. Kl.: RHIZOPODA

#### 1. Ordn.: *Amoebina*

- Amoeba beryllifera* Pen. — Moorreservat; s. selten.  
 — *limax* Duj. — Zwischen verwesenden Pflanzen, im Schlamm;  
 n. selten.  
 — *nitida* Pen. — Moorreservat; s. selten.  
 — *nobilis* Pen. — Moorreservat; s. selten.  
 — *proteus* Rösel — Moorreservat; selten.  
 — *terricola* Greeff — Moorreservat; s. selten.  
 — *vespertilio* Pen. — Moorreservat; s. selten.  
 — *viridis* Leidy — Moorreservat, Rhynchosporetum-Schlenke;  
 selten.  
 — *vitraea* Hertw. et Lesser — Moorreservat; s. selten.  
*Dinamoeba mirabilis* Leidy — Moorreservat; s. selten.

#### 2. Ordn.: *Thekamoebina*

- Cochliopodium bilimbosum* (Auerbach) — Moorreservat; s. selten.  
*Diffugia acuminata* Ehrenb. — In den Seen, Torfstichen; z. selten.  
 — *bacillifera* Pen. — Sphagnetum-Schlenken; selten.  
 — *constricta* (Ehrenb.) — Torfstiche; z. selten.  
 — *elegans* Pen. — Torfstiche; z. selten.  
 — *fallax* Pen. — Zwischen Kalkmoosen; selten.  
 — *globulosa* Duj. — Torfstiche, Seen; verbreitet.  
 — *lobostoma* Leidy — Moorreservat, Rhynchosporetum; selten.  
 — *olliformis* Lagerh. — Im Grundschlamm des Unter-Sees,  
 fossil in Seekreide; selten.  
 — *pyriformis* Perty — Torfstiche, Seeufer; z. häufig.  
 — *tuberculata* Wallich — Torfstiche; selten.  
*Centropyxis aculeata* Stein — Torfstiche, Seen; häufig.  
*Lequereusia epistomium* Pen. — Moorreservat; selten.  
 — *spiralis* (Ehrenb.) — In allen stehenden Gewässern; häufig.

- Hyalosphenia elegans* Leidy — Zw. Sphagnum; häufig.  
 — *papilio* Leidy — Zw. Sphagnum; n. selten.
- Nebela bohémica* Tanarek — Zw. Sphagnum; selten.  
 — *carinata* Leidy — Zw. Sphagnum; selten.  
 — *collaris* Leidy — Zw. Sphagnum; häufig.  
 — *flabellulum* Leidy — Zw. Sphagnum; z. selten.  
 — *galeata* Pen. — Zw. Sphagnum; n. selten.  
 — *lageniformis* Pen. — Zw. Braunmoosen in einem Caricetum diandrae; s. selten.
- Quadrula irregularis* Arch. var. *globulosa* Pen. — Im Grundschlamm des Untersees; selten.  
 — *symmetrica* Schulze — Riedgraben; vereinzelt.
- Heleopera petricola* Leidy — Moorreservat; zerstreut.  
 — *petricola* var. *amethystea* Pen. — Moorreservat; z. selten.
- Arcella stellaris* Perty — In einem *Scorpidium scorpioides*-Rasen; selten.  
 — *vulgaris* Ehrenb. — Torfstiche und Seen; häufig.
- Cryptodiffugia sacculus* Pen. — Zw. Fadenalgen in Torfstichen; häufig.
- Pseudodiffugia fulva* Arch. — Auf Pflanzendetritus und zw. Fadenalgen in Torfstichen; verbreitet.
- Cyphoderia ampulla* Ehrenb. — Zw. Moosen in kalkreichem Wasser; s. selten.  
 — *margaritacea* Ehrenb. — Moorreservat; selten.  
 — *trochus* Pen. var. (cfr. PENARD, E.: *Faune rhizop. Léman*, pag. 489, Zeile 9 v. oben) — In einem verlandenden Torfstich.
- Euglypha alveolata* Duj. — In Torfstichen und Seen verbr.  
 — *ciliata* (Ehrenb.) — Namentlich zw. Sphagnum; verbr.  
 — *compressa* Cart. — In einem Sphagnumrasen; s. selten.  
 — *cristata* Leidy — Moorreservat; selten.  
 — *strigosa* Leidy — Zw. Braunmoosen in kalkreichem Wasser; selten.
- Assulina seminulum* (Ehrenb.) — Zw. Sphagnum; verbr.
- Sphenoderia dentata* Pen. — Rhynchosporeten, am Ufer des Bützlisees; selten.
- Trinema enchelys* (Ehrenb.) — Überall in stehenden Gewässern; häufig.
- Corythion dubium* Tanarek — In einem Sphagnum-Rasen; s. selten.

*Paulinella chromatophora* Lauterb. — In Torfstichen; n. selten.  
*Amphitrema flavum* (Arch.) — Zw. Sphagnum; n. selten.

3. Ordn.: *Heliozoa*

*Actinophrys sol* Ehrenb. — In einem Torfstich; s. selten.  
*Heterophrys myriopoda* Arch. — Moorreservat; s. selten.  
*Rhaphidiophrys intermedia* Pen. — Pfäffikersee-Plankton; selten.  
*Pompholyxophrys punicea* Arch. — Moorreservat; s. selten.  
*Acanthocystis turfacea* Cart. — In Torfstichen; zerstreut.

2. Kl.: INFUSORIA

1. Unt. Kl.: CILIATA

1. Ordn.: *Holotricha*

*Urotricha farcta* Clap. et Lachm. — Im Schlamm der Torfstiche;  
 zerstr.  
*Holophrya simplex* Schew. — Sphagnetum-Schlenke; s. selten.  
*Prorodon teres* Ehrenb. — Zw. Wassermoosen und Algen; selten.  
*Lacrymaria elegans* (Engelm.) — Moorreservat; selten.  
 — *olor* (O. F. Müll.) — Moorreservat; selten.  
*Trachelophyllum apiculatum* Perty — Moorreservat; selten.  
*Coleps hirtus* O. F. Müll. — Seen und Torfstiche; n. selten.  
*Didinium balbianii* (Fabre-Domergue) Bütschli — Pfäffikersee-  
 Plankton.  
*Amphileptus tracheloides* (Zach.) — Pfäffikersee-Plankton.  
*Lionotus anser* (Ehrenb.) — Zw. Pflanzendetritus; z. selten.  
 — *fascicola* Ehrenb. — Moorreservat; selten.  
 — *lamella* (Ehrenb.) — Zw. Pflanzendetritus; n. selten.  
*Dileptus anser* Ehrenb. — Moorreservat; selten.  
*Loxodes rostrum* (O.F.M.) — Torfstiche; z. selten.  
*Nassula elegans* Ehrenb. — Moorreservat; z. selten.  
 — *rubens* (Perty) — Zw. Sumpfmooßen und Pflanzendetritus;  
 s. selten.  
*Chilodon cucullus* (O. F. Müll.) — Torfstiche und Gräben; z. selten.  
*Glaucoma scintillans* Ehrenb. — Zw. verwesenden Algen; verbr.  
*Frontonia leucas* Ehrenb. — Moorreservat; z. selten.  
 — *nigricans* Pen. — Torfstichplankton; selten.  
*Ophryglena atra* Lieberkühn — Moorreservat; z. selten.

- Cinetochilum margaritaceum* Ehrenb. — in *Scorpidium scorpioides*-Rasen; selten.
- Microthorax pusillus* Engelm. — Auf Schlamm, im Pflanzendetritus; z. oft.
- *sulcatus* Engelm. — Moorreservat; selten.
- Paramaecium aurelium* O. F. Müll. — Moorreservat; z. selten.
- *bursaria* (Ehrenb.) — Zw. Fadenalgen und Detritus; häufig.
- *caudatum* Ehrenb. — Rhynchosporium im oberen Himerich; zahlr.
- Urocentrum turbo* (O. F. Müll.) — Torfstiche; n. selten.
- Lembadion bullinum* (O. F. Müll.) — Torfstiche, Seeufer; z. verbr.
- Cristigera pleuronemoides* Roux — Moorreservat, Torfstiche; z. selten.
- Cyclidium glaucoma* O. F. Müll. — Zw. Pflanzendetritus; verbr.
- Balantiophorus minutus* Schew. — Zw. Fadenalgen, im Pflanzendetritus; n. selten.

## 2. Ordn.: *Heterotricha*

- Blepharisma lateritia* (Ehrenb.) — In einem Torfgraben; s. selten.
- Spirostomum ambiguum* Ehrenb. — In Zersetzungsprodukten von Pflanzen; n. selten.
- Climacostomum virens* (Ehrenb.) — Moorreservat; selten.
- Stentor coeruleus* Ehreb.; z. selten.
- *niger* Ehrenb. — Moorreservat (am 11. Aug. 1924 massenhaft), sonst selten.
- *polymorphus* (Ehrenb.) — Torfstiche; selten.

## 3. Ordn.: *Oligotricha*

- Halteria grandinella* (O. F. Müll.) — An Verwesungsstellen; verbr.
- Tintinnopsis lacustris* Entz — Pfäffikersee-, Untersee- und Bützliseeplankton.
- Tintinnidium fluviatile* S. Kent — Untersee- und Bützliseeplankton.

## 4. Ordn.: *Hypotricha*

- Urostyla grandis* Stein — Moorreservat; selten.
- *viridis* Stein — Moorreservat; selten.
- Stichotricha aculeata* Wrzesn. — In einem Sphagnumrasen; selten.
- *secunda* Perty — Moorreservat; n. selten.

- Uroleptus piscis* Ehrenb. — Zw. Pflanzendetritus; n. selten.  
*Oxytricha affinis* Stein — Moorreservat; vereinzelt.  
 — *gibba* (O. F. Müll.) — Zw. *Scorpidium scorpioides* in einem Torfstich; s. selten.  
 — *pellionella* (O. F. Müll.) — Zw. Wassermoosen und im Pflanzendetritus; n. selten.  
 — *platystoma* Ehrenb. — Moorreservat; z. selten.  
*Pleurotricha grandis* Stein — Moorreservat; selten.  
*Stylonychia mytilus* (O. F. Müll.) — Zw. Pflanzendetritus; selten.  
 — *pustulata* (O. F. Müll.) — Auf Torfschlamm; n. selten.  
*Euplotes charon* O. F. Müll. — Zw. Pflanzendetritus; z. selten.  
 — *patella* (O. F. Müll.) — Im Grundschlamm eines Torfstiches; ziemlich selten.  
*Aspidisca costata* Duj. — Zw. Algen und Pflanzendetritus; z. selten.

5. Ordn.: *Peritricha*

- Vorticella convallaria* L. — An Moosen und Fadenalgen; n. selten.  
 — *microstoma* Ehrenb. — Auf totem und lebendem Material; häufig.  
 — *monilata* Tatem. — Auf Seston im Pfäffikersee; selten.  
 — *nebulifera* O. F. Müll. — Auf allerlei Detritus; selten.  
*Epistylis rotans* Švec — Pfäffikersee-Plankton.  
*Ophrydium versatile* (O. F. Müll.) — Seeufer, Torfstiche; häufig.  
*Cothurniopsis longipes* M. Voigt (epibiontisch auf einem Copepod); Moorreservat; sehr selten.

## 2. Unt. Kl.: SUCTORIA

- Podophrya libera* Perty — Torfstich im oberen Himmerich.

## 2. Stamm: SPONGIAE

- Spongilla lacustris* L. — In grösseren Torfstichen, in den kleinen Seen auf toten Pflanzenteilen.

## 3. Stamm: CNIDARIA

## Kl.: HYDROZOA

- Chlorohydra viridissima* Pall. — An Lemna in Ausstichen am S-Ende des Verlandungsmoores.

## 4. Stamm.: VERMES

## 1. Kl.: PLATHELMINTHES

1. Ordn.: *Turbellaria*

*Catenula lemnae* Dug. — Zw. Detritus und im Pflanzengewirr seichter Gewässer; verbr.

*Microstomum lineare* (Müll.) — Zw. Pflanzendetritus und Algen; hin und wieder.

## 2. Kl.: COELHELMINTHES

1. Ordn.: *Rotatoria*

*Floscularia campanulata* Dobie — An submersen Seerosenblättern; s. selten.

— *edentata* Collins — Moorreservat und in Rhynchosporeten; selten.

*Conochilus unicornis* Rousselet — Pfäffikersee-Plankton; selten, Bützlisee-Plankton; s. selten.

*Collotheca mutabilis* (Bolton) — Pfäffikersee-Plankton; Untersee-Plankton, Bützlisee-Plankton; überall selten.

— *pelagica* (Rousselet) — Wie vorige.

*Adineta gracilis* Jans. — In Torfstichen, namentlich zw. *Sphagnum contortum*; verbr.

— *vaga* (Davis) — In einem *Sphagnum acutifolium*-Rasen; s. selten.

*Habrotrocha bidens* (Gosse) Bryce — Moorreservat; selten.

— *collaris* (Ehrenb.) Murray — Zw. *Sphagnum*; n. selten.

— *constricta* Duj. — In *Sphagnum*-Schlenken; z. selten.

— *elegans* Milne (nec Ehrenb.) — Moorreservat, Rhynchosporeten; n. selten.

— *lata* (Bryce) — Zw. Wassermoosen und Pflanzendetritus; häufig.

— *munda* (Bryce) — Auf Schlamm und zw. Pflanzendetritus; verbr.

— *torquata* Bryce — Zw. Wassermoosen und Pflanzendetritus; verbr. und öfters.

*Callidina musculosa* (Milne) — Moorreservat; selten.

— *quadricornifera* (Milne) — Zw. *Sphagnum*; n. selten.

- Callidina socialis* Kellic. — Moorreservat; s. selten.
- Rotifer citrinus* Ehrenb. — In Torfstichen — In Torfstichen;  
z. selten.
- *macroceros* Gosse — In einem Torfstich; s. selten.
- *neptunius* Ehrenb. — Torfstich im Auslikerried; s. selten.
- *tardigradus* Ehrenb. — Zw. Wassermoosen und Pflanzendetritus; häufig.
- *trisetaceus* Web. — Torfstich im Auslikerried; s. selten.
- *vulgaris* Schrank — In Torfstichen zw. Moosen und Algen;  
n. oft.
- Dissotrocha aculeata* (Ehrenb.) — Moorreservat; z. selten.
- *macrostyla* (Ehrenb.) — Zw. Wasserpfl. und Detritus in Torfstichen; häufig.
- Philidona hexodonta* Bergdl. — Moorreservat; selten.
- *roseola* Ehrenb. — Moorreservat, Pfäffikersee an submersen Seerosenblättern; s. selten.
- Microcodon clavus* Ehrenb. — In seichtem Wasser zw. schwimmenden und festgewachsenen Pflanzen; z. selten.
- Asplanchna priodonta* Gosse — Im Plankton der Seen und Torfstiche; n. selten.
- Ascomorpha ecaudis* Perty — Untersee- und Bützlisee-Plankton; selten.
- *saltans* Bartsch — Pfäffiker- und Bützlisee-Plankton; selten.
- Synchaeta kitina* Rouss. — Pfäffiker- und Untersee-Plankton; selten.
- *oblonga* Ehrenb. — Pfäffiker-, Untersee- und Bützlisee-Plankton; spärlich.
- *pectinata* Ehrenb. — Im Plankton der Seen und Torfstiche; n. selten.
- *stylata* Wierz. — Pfäffikersee-Plankton; spärlich.
- *tremula* Ehrenb. — Im Bützlisee- und in einem Torfstich-Plankton; selten.
- Polyarthra trigla* Ehrenb. — In jeglichem Plankton; häufig.
- Filinia longiseta* (Ehrenb.) — Im Plankton der Seen; n. selten.
- Proalinopsis caudatus* (Collins) — In einem Torfstich und im Moorreservat; s. selten.
- Proales decipiens* Ehrenb. — Auf dem Grundschlamm des Untersees; selten.
- Taphrocampa annulosa* Gosse — In Torfstichen; selten.

- Notommata cerberus* (Gosse) — In seichtem Wasser zw. Moosen und Detritus; n. selten.  
 — *pachyura* (Gosse) — Moorreservat; s. selten.
- Furcularia forficula* Ehrenb. — Zw. *Scorpidium scorpioides*; s. selten.
- Monommata longiseta* (O. F. Müll.) — Torfstiche, Moorreservat, im Plankton; z. selten.
- Trichocerca capucina* (Wierz.) et Zach. — Im Pfäffikersee-Plankton.  
 — *carinata* (Lamarck) — In Torfstichen; z. selten.  
 — *longiseta* (Schrank) — In Torfstichen; s. selten.
- Diurella porcellus* (Gosse) — Zw. Wasserpflanzen und Detritus in Torfstichen; n. selten.  
 — *rousseleti* (Voigt) — Pfäffiker-, Untersee- und Bützlisee-Plankton; n. selten.  
 — *stylata* Eyferth — Im Plankton der Seen; z. selten.  
 — *tenuior* Gosse — Bützlisee-Plankton, in Torfstichen; verbr.  
 — *tigris* (O. F. Müll.) — Untersee-Plankton, Moorreservat; selten.
- Dinocharis pocillum* (O. F. Müll.) — Torfstiche; s. selten.  
 — *tetractis* Ehrenb. — Zw. Wasserpflanzen und Fadenalgen, im Kemptnerbach; selten.
- Macrochaetus subquadratus* Perty — Im Grundschlamm eines Torfstiches; s. selten.
- Scaridium longicaudum* (Müller) — Zw. Fadenalgen in Torfstichen; selten.
- Stephanops longispinatus* Tatem — In Sphagnum-Rasen; s. selten.  
 — *muticus* Ehrenb. — In Sphagnum-Schlenke; s. selten.  
 — *stylatus* Milne — Moorreservat; s. selten.
- Diaschiza gibba* (Ehrenb.) — In flachen, pflanzenreichen Gewässern; z. selten.  
 — *hoodi* Gosse — Torfstiche; selten.  
 — *lacunculata* (O. F. M.) — Torfstiche; selten.
- Salpina spinigera* Ehrenb. — Moorreservat; selten.  
 — *ventralis* Ehrenb. — Torfstiche; n. selten.
- Euchlanis dilatata* Ehrenb. — Moorreservat; z. selten.  
 — *dilatata* var. *macrura* (Ehrenb.) — Pfäffikersee-Plankton; s. selten.
- Cathypna flexilis* (Gosse) — Zw. Pflanzendetritus und Algen; n. selten.

- Cathypna luna* (O. F. Müll.) — Torfstiche; s. verbr.
- Monostyla bulla* Gosse — Zw. Wassermoosen in Torfstichen; s. selten.
- *lunaris* Ehrenb. — In allen Gewässern; häufig.
- *quadridentata* Ehrenb. — Moorreservat; s. selten.
- Colurella bicuspidata* (Ehrenb.) — In Torfstichen und Seen zw. Wasserpflanzen; nicht oft.
- *uncinata* (O. F. Müll.) — Zw. Fadenalgen in Torfstichen; z. selten.
- Lepadella acuminata* (Ehrenb.) — In Torfstichen und im Pflanzen-  
gewirr; n. selten.
- *patella* (O. F. M.) — Moorreservat und Torfstiche; n. selten.
- *rhomboidea* (Bryce) — Moorreservat; s. selten.
- *semicarinata* Lucks ad f. *tripteris* Lucks acced. — Im Grund-  
schlamm von Torfstichen; s. selten.
- *triptera* Ehrenb. — Moorreservat; selten.
- Lophocharis salpina* (Ehrenb.) — In pflanzenreichen Torfstichen;  
n. selten.
- Pompholyx sulcata* Huds. — Pfäffikersee-Plankton; selten.
- Brachionus capsuliflorus* Pallas — Bützlisee-Plankton; s. spärlich.
- Noteus militaris* (Ehrenb.) — Im Plankton eines Torfstiches; s. selten.
- *quadricornis* Ehrenb. — Im Grundschlamm von Torfstichen;  
selten.
- Notholca acuminata* (Ehrenb.) — Pfäffikersee- und Bützlisee-  
Plankton; s. selten.
- *foliacea* (Ehrenb.) — Pfäffikersee-Plankton; s. selten.
- *longispina* (Kellie.) — Im Plankton der drei Seen; z. häufig.
- *striata* (O. F. Müll.) — Pfäffiker- und Bützlisee-Plankton,  
in einem Graben; s. selten.
- Keratella cochlearis* (Gosse) — Planktisch in Seen und Torfstichen;  
häufig.
- *cochlearis* var. *hispidata* Lauterb. — Pfäffiker- und Bützlisee-  
Plankton; n. häufig.
- *cochlearis* var. f. *pustulata* Lauterb. — Untersee-Plankton.
- *cochlearis* var. *irregularis* Lauterb. — Pfäffiker- und Unter-  
see-Plankton; z. selten.
- *cochlearis* var. f. *angulifera* Lauterb. — Pfäffikersee-Plank-  
ton; s. selten.

- Keratella cochlearis* var. f. *connectens* Lauterb. — Im Seenplankton; z. selten.
- *cochlearis* var. *macracantha* Lauterb. — Planktisch in den Seen und Torfstichen; z. selten.
- *cochlearis* var. *robusta* Lauterb. — Pfäffikersee-Plankton; selten.
- *quadrata* (Müll.) — Pfäffiker- und Untersee-Plankton; z. oft.
- *quadrata* var. *brevispina* Gosse — Pfäffikersee-Plankton; selten.
- *quadrata* var. *curvicornis* Ehrenb. — Planktisch in Torfstichen; selten.
- *quadrata* var. *divergens* Voigt — Pfäffikersee-Plankton; selten.
- *quadrata* var. *valga* Ehrenb. — Moorreservat.; z. selten.
- Anuraeopsis fissa* Gosse — In Sphagnum-Rasen; ferner im Untersee- und Bützlisee-Plankton; wenig häufig.
- Gastropus stylifer* Imh. — Im Plankton der Seen und Torfstiche; z. häufig.
- Chromogaster ovalis* (Bergendal) — Planktisch in Seen und Torfstichen; n. selten.
- *testudo* Lauterb. — Im Plankton der Seen und Torfstiche; n. selten.
- Pedalion mirum* Huds. — Untersee-Plankton; selten.

## 2. Ordn.: *Gastrotricha*

- Lepidoderma punctata* Greuter — Moorreservat; selten.
- *ocellatum* (Metschn.) — Moorreservat; sehr selten.
- Chaetonotus chuni* Voigt — Moorreservat; s. selten.
- *hystrix* Metschn. — Moorreservat; n. selten.
- *macrochaetus* Zel. — Moorreservat; s. selten.
- *zelinkai* Grünsp. — Moorreservat und Rhynchosporeten; selten.

## 3. Ordn.: *Nematodes*

- Aphanolaimus aquaticus* Daday — Moorreservat, Torfstiche; n. selten.
- Tripyla papillata* Bütschli — Zw. Pflanzendetritus seichter Gewässer; n. selten.
- Monohystera filiformis* Bast. — Torfstiche; selten.

- Monohystera paludicola* de Man — Torfstiche im Kemptnerbachgebiet; s. selten.
- Prismatolaimus dolichurus* de Man — Torfstiche, Moorreservat; zerstr.
- Trilobus gracilis* Bast. — Im Grundschlamm der Torfstiche; verbr.
- Rhabdolaimus aquaticus* de Man — Torfstiche; z. selten.
- Teratocephalus palustris* de Man — Moorreservat, Torfstiche; z. selten.
- Plectus cirratus* Bast. — In einer Sphagnum-Schlenke; selten.  
— *tenuis* Bast. — In Algenschleim an einer Wasserpflanze; selten.
- Cyatholaimus tenax* de Man — Moorreservat; z. selten.
- Dorylaimus bastiani* Bütschli — Moorreservat; s. selten.  
— *macrolaimus* de Man — Zw. Fadenalgen, im Schlamm seichter Torfstiche; verbr.

## 3. Kl.: ANNELIDES

1. Ordn.: *Oligochaeta*

- Aeolosoma hemprichi* Ehrenb. — Moorreservat, Rhynchosporeten; s. selten.
- Chaetogaster diastrophus* (Gruith) — Moorreservat; selten.  
— *langi* Bretscher — Moorreservat; selten.
- Nais variabilis* Piguet — In flottierenden Schlammfetzen eines Torfstiches; selten.
- Stylaria lacustris* (L.) — Torfgräben; z. selten.
- Pristina longiseta* Ehrenb. — Zw. Fadenalgen und Pflanzendetritus; n. selten.
- Lumbriculus variegatus* (Müll.) — In einem Kolk der Pfahlbaustation; zahlr.

2. Ordn.: *Hirudinea*

- Glossosiphonia heteroclita* L. — In einem Kolk der Pfahlbaustation; selten.  
— *complanata* L. — Ebendasselbst; selten.
- Helobdella stagnalis* L. — In der „prähistorischen Station Messikommer“; n. selten.
- Haemopsis sanguisuga* L. — Ebendasselbst; z. selten.
- Herpobdella atomaria* Carena — Ebendasselbst; selten.

## 5. Stamm: TENTACULATA

## Unt. St.: BRYOZOA

- Cristatella mucedo* Cuv. — An eintauchenden Pfählen beim Aasteg am See.  
*Plumatella repens* (L.) — An Seerosenblättern am Untersee; vereinzelt.

## 6. Stamm: MOLLUSCA

## 1. Kl.: GASTROPODA

1. Ordn.: *Pulmonata*Unt. Ordn.: *Basommatophora*

- Limnaea auricularia* L. — Pfäffikersee-Ufer; n. selten.  
 — *ovata* Drap. — Pfäffikersee, fossil in Seekreide; häufig.  
 — *ovata* var. *patula* Dac. — In einem Torfstich; s. selten.  
 — *palustris* O. F. Müll. — Mehr in seichterem Wasser, mit Vorliebe in den *Cariceta lasiocarpae* der seenahen Torfstiche; häufig.  
 — *stagnalis* L. — In grösseren Torfstichen und an den Ufern der kleinen Seen; verbr.  
 — *truncatula* O. F. Müll. — Pfäffikersee-Ufer; häufig.  
*Physa fontinalis* (L.) — In der „prähistorischen Station Messikommer“, in einem Graben gegen den Aakanal zu; selten.  
*Aplexa hypnorum* L. — In der „prähistorischen Station Messikommer“, in einem verlandenden Torfstich, zw. Wassermoosen; selten.  
*Planorbis albus* O. F. Müll. — Pfäffikersee, auch fossil; z. selten.  
 — *carinatus* O. F. Müll. — Im Moor und am Seeufer; häufig.  
 — *complanatus* L. — Fossil in Seekreide; selten.  
 — *contortus* L. — Im Moor und am See; z. selten.  
 — *glaber* Jeffr. — In der „prähistorischen Reservation Messikommer“; selten.  
 — *nautileus* Gredl. — Pfäffikersee; selten.  
 — *planorbis* (L.). — Rezent und fossil; z. selten.

*Planorbis vorticulus* Troschel — Zw. Wassermoosen, in Torfstichen mit kalkr. Wasser, auch fossil; n. selten.

Unt. Ordn.: *Stylommatophora*

*Retinella hammonis* Ström — Erratisch in der Stranddüne am Pfäffikersee; selten.

*Zonitoides nitidus* Müll. — Zw. feuchten Moosen am Aakanal in der Seenähe; verbr.

*Fruticicola striolata* Pfeiffer — Erratisch in der Stranddüne am Pfäffikersee (vom Land her zugetragen); selten.

*Succinea pfeifferi* Rossm. — Oft an Sumpfpflanzen empor kletternd; verbr.

— *putris* L. — In der Nähe des Wassers; n. selten.

*Vertigo pygmaea* Drap. — Erratisch in der Stranddüne am Pfäffikersee; selten.

2. Ordn.: *Prosobranchia*

Unt. Ordn.: *Ctenobranchia*

*Bithynia tentaculata* (L.) — In den Seen und fossil; häufig.

*Valvata alpestris* Blaun. — Pfäffikersee und fossil in Seekreide; häufig.

— *cristata* O. F. Müll. — Am See und fossil; häufig.

— *pulchella* Studer — Fossil in Seekreide; selten.

2. Kl.: BIVALVA

*Anadonta anatina* (L.) — Pfäffikersee; selten

— *cygnea* (L.) — Untersee, Aakanal; häufig.

— *mutabilis* Cless. (nach PARAVICINI, E.: *Die geogr. Verbreitung der Najaden in der Schweiz*, pag. 371 ff.).

*Unio batavus* Lamarek — Im Flusssystem der Glatt, wie vorige (nach demselben Bearbeiter!).

*Musculium lacustre* Müll. — Am Pfäffikersee-Ufer; häufig.

*Sphaerium corneum* (L.) — Torfstiche, Seeufer, auch fossil; verbr.

— *duplicatum* Cless. — Untersee-Ufer; selten.

*Pisidium casertanum* (Poli) Woodm. — In der Stranddüne am Pfäffikersee; zerstr.

— *fossarinum* Cless. (soll nach gewissen Autoren mit voriger Art identisch sein!) — Seeufer, Gräben; n. selten.

— *henslowianum* (Sheppard) — Stranddüne am Pfäffikersee; zerstr.

*Pisidium lilljeborgi* Cless. — Ebenso

— *nitidum* Jenyns — Pfäffikersee, fossil in Seekreide; z. häufig.

— *obtusale* Pfeiff. — Stranddüne am Pfäffikersee; selten.

## 7. Stamm.: ARTHROPODA

### 1. Kl.: CRUSTACEA

#### 1. Unt. Kl.: ENTOMOSTRACA

##### I. Ordn.: *Phyllopoda*

##### Unt. Ordn.: *Cladocera*

*Sida crystallina* O. F. Müll. — Bützlisee-Plankton; s. selten.

*Diaphanosoma brachyurum* (Liévin) — Im Plankton der Seen und Torfstiche; oft häufig.

*Daphnia cucullata* G. O. Sars var. *kahlbergiensis* Schoedler — Pfäffikersee-Plankton.

— *cucullata* var. *vitrea* Kurz — Pfäffikersee-Plankton; selten.

— *longispina* O. F. Müll. ssp. *hyalina* (Leydig) — Im Plankton; häufig.

*longispina* O. F. Müll. var. *eylmanni* Burckh. — Pfäffikersee-Plankton; z. häufig.

— *longispina* O. F. Müll. var. *galeata* Sars — Pfäffikersee-Plankton; spärlich.

— *longispina* O. F. Müll. var. *turicensis* Burckh. — Pfäffikersee-Plankton; wenig häufig.

— *longispina* ssp. *longispina* (O. F. Müll.) f. *typica* (O. F. Müll.) — Pfäffikersee-, Untersee- und Torfstich-Plankton.

— *longispina* O. F. Müll. var. *litoralis* Sars — Bützlisee- und Torfstich-Plankton; n. selten.

— *longispina* O. F. Müll. var. *rosea* G. O. Sars — Im Plankton der Torfstiche und kleinen Seen; z. häufig.

— *pulex* de Geer — Planktisch in einem Torfstich N des Riedbühls; zahlreich.

*Scapholeberis mucronata* O. F. Müll. — Planktisch im Bützlisee und in einem Torfstich im oberen Himmerich; selten.

— *mucronata* var. *cornuta* Schoedl. — An den Ufern der Seen; häufig.

*Simocephalus vetulus* O. F. Müll. — Moorreservat; s. selten.

- Ceriodaphnia megalops* G. O. Sars — Planktisch im Untersee und in Torfstichen; n. selten.
- *pulchella* G. O. Sars — Untersee-Plankton, Bützlisee-Plankton; dort z. häufig, hier sehr spärlich.
- *quadrangula* (O. F. Müll.) — Bützlisee-Plankton, Torfstich-Plankton; beidenorts s. selten.
- Bosmina coregoni* Baird var. *acrocoregoni* Burckh. — Pfäffikersee-Plankton; früher häufig, später spärlich.
- *longirostris* O. F. Müll. — Im Plankton der Seen; häufig.
- *longirostris* var. *brevicornis* Hellich — Pfäffikersee-, Untersee- und Bützlisee-Plankton; selten.
- *longirostris* var. *cornuta* Jur. — Im Seen-Plankton; n. selten.
- *longirostris* var. *curvirostris* Fischer — Bützlisee-Plankton; selten.
- *longirostris* var. *pellucida* Stingelin — Im Seen-Plankton; n. selten.
- *longirostris* var. *similis* Lilljeborg — wie vorige.
- Streblocerus serricaudatus* (S. Fischer) — In verlandenden Torfstichen; n. selten.
- Eurycercus lamellatus* (O. F. Müll.) — Zw. Wasserpflanzen und Detritus in Torfstichen; verbr.
- Acroperus harpae* Baird — Im Plankton eines Torfstiches; selten.
- Graptoleberis testudinaria* Fischer — Seeufer, in Torfstichen; z. selten.
- Alona guttata* G. O. Sars — Moorreservat und in einem Rhynchosporium; z. selten.
- *quadrangularis* O. F. Müll. — Seeufer und in Torfstichen, verbr.
- *quadrangularis* var. *affinis* (Leydig) — Wie vorige.
- Rhynchotalona rostrata* Koch — In einem Rhynchosporium; s. selten.
- Alonella nana* (Baird) — Bützlisee-Plankton, Torfstich-Plankton, Moorreservat; selten.
- Peracantha truncata* (O. F. Müll.) — Im Plankton eines Torfstiches; selten.
- Pleuroxus trigonellus* (O. F. Müll.) — Im Grundschlamm von Torfstichen, Moorreservat; selten.
- Chydorus sphaericus* O. F. Müll. — Im Seen-Plankton, im Plankton der Torfstiche; nicht selten.

*Polyphemus pediculus* (L.). — Im Plankton der Torfstiche; n. selten.  
*Leptodora kindtii* (Focke) — Pfäffikersee-Plankton; n. häufig.

## 2. Ordn.: Copepoda

*Diaptomus denticornis* Wierz. — Torfstich-Plankton; häufig.  
 — *gracilis* G. O. Sars — Im Plankton der Seen; häufig.  
*Cyclops bicuspidatus* Claus — Moorreservat; selten.  
 — *diaphanus* Fischer — Moorreservat; s. selten.  
 — *dybowski* Landé — Bützlisee-Plankton, Moorreservat; selten.  
 — *fuscus* Jurine — Im Torfstich-Plankton; selten.  
 — *leuckarti* Claus — Pfäffikersee-Plankton, Bützlisee-Plankton; dort n. selten, hier s. selten.  
 — *serrulatus* Fischer — Torfstich-Plankton im oberen Himmerich; s. selten.  
 — *strenuus* Fischer — Seen- und Torfstich-Plankton; häufig.  
 — *varicans* Sars — Untersee; selten.  
 — *vernalis* Fischer — In verlandenden Torfstichen; selten.  
*Canthocamptus gracilis* G. O. Sars — Moorreservat; selten.  
 — *vej dovskyyi* Mrázek — Moorreservat; selten.  
*Moraria muscicola* Richters — Moorreservat, selten.

## 3. Ordn.: Ostracoda

*Paracandona euplectella* Brady et Norman — Moorreservat; n. selten.

### 2. Kl.: HEXAPODA

#### Unt. Kl.: Pterygota

### 1. Ordn.: Odonata

*Calopteryx splendens* (Harris) — An Gräben; selten.  
 — *virgo* (L.) — An Gräben; verbr.  
*Ischnura elegans* Vanderl. — An Torfstichen, am Seeufer; verbr.  
*Agrion mercuriale* (Charp.) — In Riedwiesen am Seeufer; zerstr.  
 — *puella* (L.) — In Flachmoorbständen gegen das Seeufer; verbr.  
*Brachytron pratense* Müll. — An Torfstichen; n. häufig.  
*Aeschna rufescens* Vanderl. — Im Flachmoor; zerstr.  
*Cordulia aena* (L.) — Über Torfstichen und an Seeufern; verbr.  
*Libellula depressa* L. — Im ganzen Moorgebiet; verbr.  
 — *quadrinaculata* (L.) — An Torfstichen; verbr.

*Leucorrhinia caudalis* (Britt.) — An Torfstichen; n. oft.  
— *pectoralis* (Charp.) — Im Flachmoor; verbr.

2. Ordn.: *Rhynchota*

*Limnotrechus lacustris* L. — In Torfstichen; häufig.  
*Nepa cinerea* L. — An schlammigen Orten, z. B. in einem Oeffnungsschacht bei der Pfahlbaustation; n. selten.  
*Naucoris cimicoides* L. — Wie vorige, ferner im Torfried Pfäffikon.  
*Notonecta glauca* L. — Wie vorige, in Torfstichen mit kalkarmem Wasser fehlend.

3. Ordn.: *Trichoptera*

*Triaenodes bicolor* Curt. — In Torfstichen; n. selten.

4. Ordn.: *Diptera*

*Chaoborus crystallinus* de Geer — Larve (= *Corethra plumicornis* auct.), Pfäffikersee-Plankton, Torfstich-Plankton; meist seltener, ausnahmsweise auch reichlich.

5. Ordn.: *Coleoptera*

*Hygrotus inaequalis* F. — In der „Prähistorischen Reservation Messikommer“; z. selten.  
*Hydroporus erythrocephalus* L. — Wie voriger, jedoch häufiger.  
— *palustris* L. — Torfgrube im unteren Himmerich.  
*Ilybius ater* Degeer — In Torfstichen; s. selten.  
*Acilius sulcatus* L. — Torfried Pfäffikon; n. selten.  
*Dytiscus marginalis* L. — In Torfstichen; verbr.  
*Cybister laterimarginalis* Degeer — Torfstich im Torfried Pfäffikon; vereinzelt.  
*Gyrinus natator* L. — Torfstiche; häufig.  
*Helochaeres griseus* Fbr. — Zw. Wassermoosen; z. häufig.  
*Haemonia appendiculata* Panzer-Larven — An Potamogeton im Aakanal.

6. Ordn.: *Lepidoptera*

*Nymphula nymphaeata* L. — Seeufer; verbr.

3. Kl.: ARACHNOIDEA

1. Ordn.: *Acari*

*Hydrozetes lacustris* (Michael) — In verlandenden Torfstichen zw. Wassermoosen usw.; z. oft.

2. Ordn.: *Hydracarina*

*Trimalaconothrus glaber* Mich. — Moorreservat; s. selten.

*Unionicola ypsilophora* (Bonz) Koenike — Zw. den Kiemen von *Anadonta cygnea* L. schmarotzend.

Anhang zu den Arthropoda: *Tardigrada*

*Hypsibius annulatus* (J. Murray) — In Rhynchosporeten; verbr.

## LITERATUR-VERZEICHNIS

- BRAUER, A. 1909. *Die Süßwasserfauna Deutschlands*, H. 1-19. Verlag Gustav Fischer, Jena.
- BROHMER, P. 1932. *Fauna von Deutschland*, 4. Aufl. Verlag Quelle & Meyer, Leipzig.
- DAHL, FR. *Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile* (soweit erschienen). Verlag Gustav Fischer, Jena.
- MESSIKOMMER, E. 1927. *Biologische Studien im Torfmoor von Robenhausen*. Diss. Univ. Zürich.
- 1942. *Beitrag zur Planktonkunde des Pfäffikersees*. Mitt. Naturw. Ges. in Winterthur, H. XXIII.
- 1943. *Weiterer Beitrag zur Planktonkunde des Pfäffikersees*. Zeitschr. für Hydrol., Bd. IX, H. 3/4.
- 1943. *Hydrobiologische Studie an der Moorreservation der Schweiz*. Naturf. Ges. in Robenhausen-Wetzikon. Viertelj. schr. Naturf. Ges. in Zürich, Bd. LXXXVIII, Beiheft Nr. 2, Sept.
- 1952. *Vergleichende Untersuchungen des Oberflächenplanktons von vier verschiedenartigen Gewässern in der Gegend des Pfäffikersees*. Schweiz. Zeitschr. für Hydrol., Bd. XIV, Fasc.1, Basel.
- MUSÉE D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE. 1905 ff. *Catalogue des Invertébrés de la Suisse*. Divers fasc., Genève.
- PENARD, E. 1902. *Faune Rhizopodique du Bassin du Léman*. Genève.
- 1922. *Etudes sur les Infusoires d'eau douce*. Genève.
- ROUX, J. 1901. *Faune infusorienne des eaux stagnantes des environs de Genève*. Genève.
- SCHOENICHEN, W. 1927. *Einfachste Lebensformen des Tier- und Pflanzenreiches*, Bd. II, 5. Aufl. Hugo Bermühler Verlag, Berlin-Lichterfelde.
- WEBER, E. F. 1898. *Faune rotatorienne du Bassin du Léman*. Rev. suisse de Zoologie, vol. V, Genève.
- WESENBERG-LUND, C. 1939. *Biologie der Süßwassertiere*, deutsche Ausg. besorgt von O. Storch. Verlag Julius Springer, Wien.

# The Sex-Determining Mechanism in some North American *Cicindelidae* (Coleoptera)<sup>1</sup>

by

**STANLEY G. SMITH** and **ROBERT S. EDGAR**

(Forest Insect Laboratory, Sault Ste. Marie, Ontario)

With 16 photomicrographs and 1 table.

## INTRODUCTION

In two of her papers on the cytology of various Coleoptera, STEVENS described the chromosome complements in two species of *Cicindela*. In males of one, *C. pimeriana*, she found 20 autosomes and what appeared to be an XY sex-determining pair (1906); in males of the other, *C. tranquebarica* (= "*C. vulgaris*"), there were two fewer autosomes but similar sex chromosomes (1909). Females were not examined. The type of association between the sex chromosomes proved to be unique among beetles, for the Y lay in the crotch of the larger, bipartite X-chromosome, that is, in an apparent centric position. STEVENS reported that disjunction was prereducational, as in almost all beetles.

In the course of studying five other North American species, *C. purpurea*, *C. ancocisconensis*, *C. repanda*, *C. sexguttata*, and *C. punctulata*, GOLDSMITH (1919) re-examined *C. tranquebarica*. Counting two more chromosomes in the female than in the male of *C. tranquebarica*, *C. puntulata*, and *C. ancocisconensis*, GOLDSMITH was led to conclude that the two associated and unequal-

<sup>1</sup> Contribution number 142, Division of Forest Biology, Science Service, Department of Agriculture, Ottawa, Canada.

sized sex chromosomes of the male went to the same pole at first anaphase and divided equationally at the second. He thus interpreted the sex-determining mechanism as being  $Xx$  ( $\delta$ ):  $XXxx$  ( $\text{♀}$ ) —a situation reported otherwise only in *Doryphora signaticollis* (WIEMAN, 1910)<sup>1</sup> but well established, a few years before, as occurring in spiders (PAINTER, 1914). As has previously been stated (SMITH, 1950), GOLDSMITH's paper is far from convincing, and, on the basis of a somewhat cursory examination of preparations from three North American species, SMITH (1953) felt inclined to favour STEVENS' interpretation pending a more detailed study of further material. This has now been completed.

In the meantime, GUÉNIN (1952), likewise unimpressed by the evidence compiled by GOLDSMITH, has published the results of his investigation of four European species, *C. campestris* L., *C. hybrida* L., *C. silvicola* Latr., and *C. lunulata* F. His convincing illustrations, although validating GOLDSMITH's claim that the female possesses two chromosomes more than the male, establish the sex-determining mechanism as  $X_1X_2X_3Y$  ( $\delta$ ):  $X_1X_1X_2X_2X_3X_3$  ( $\text{♀}$ ). The present account will show, however, at least for *C. repanda*, *C. sexguttata*, and *C. tranquebarica*, that GOLDSMITH was actually in error not only in so far as the sex complex is concerned but also in the chromosome counts he gave, for the diploid numbers of males and females differ by only one. The sex-determining mechanism in each must therefore differ also from that found by GUÉNIN. It is  $X_1X_2Y$  ( $\delta$ ):  $X_1X_1X_2X_2$  ( $\text{♀}$ ).

## MATERIAL AND METHODS

Adults of four species, *C. repanda* Dej., *C. tranquebarica* Hbst., *C. sexguttata sexguttata* Fab., and *C. scutellaris lecontei* Hald., were collected at Laniel, on the Quebec-Ontario border; near Ottawa, Ontario; or from the sand shores of Lake Michigan, near St. Ignace, Michigan. Gonads were both dissected and fixed in Smith's modification of Kahle's fluid or in three parts absolute ethyl alcohol: one part glacial acetic acid, small portions of testes or the tips of

<sup>1</sup> GUÉNIN and SCHERLER (1951) have presented well-documented evidence that WIEMAN's interpretation was almost certainly incorrect: it most likely is an XO ( $\delta$ ): XX ( $\text{♀}$ ) species.

ovarioles then being squashed in 45 per cent acetic acid. The former fixative proved better for gonial divisions, whereas the latter, because it facilitates the spreading of the chromosomes, was preferred for spermatocyte stages.

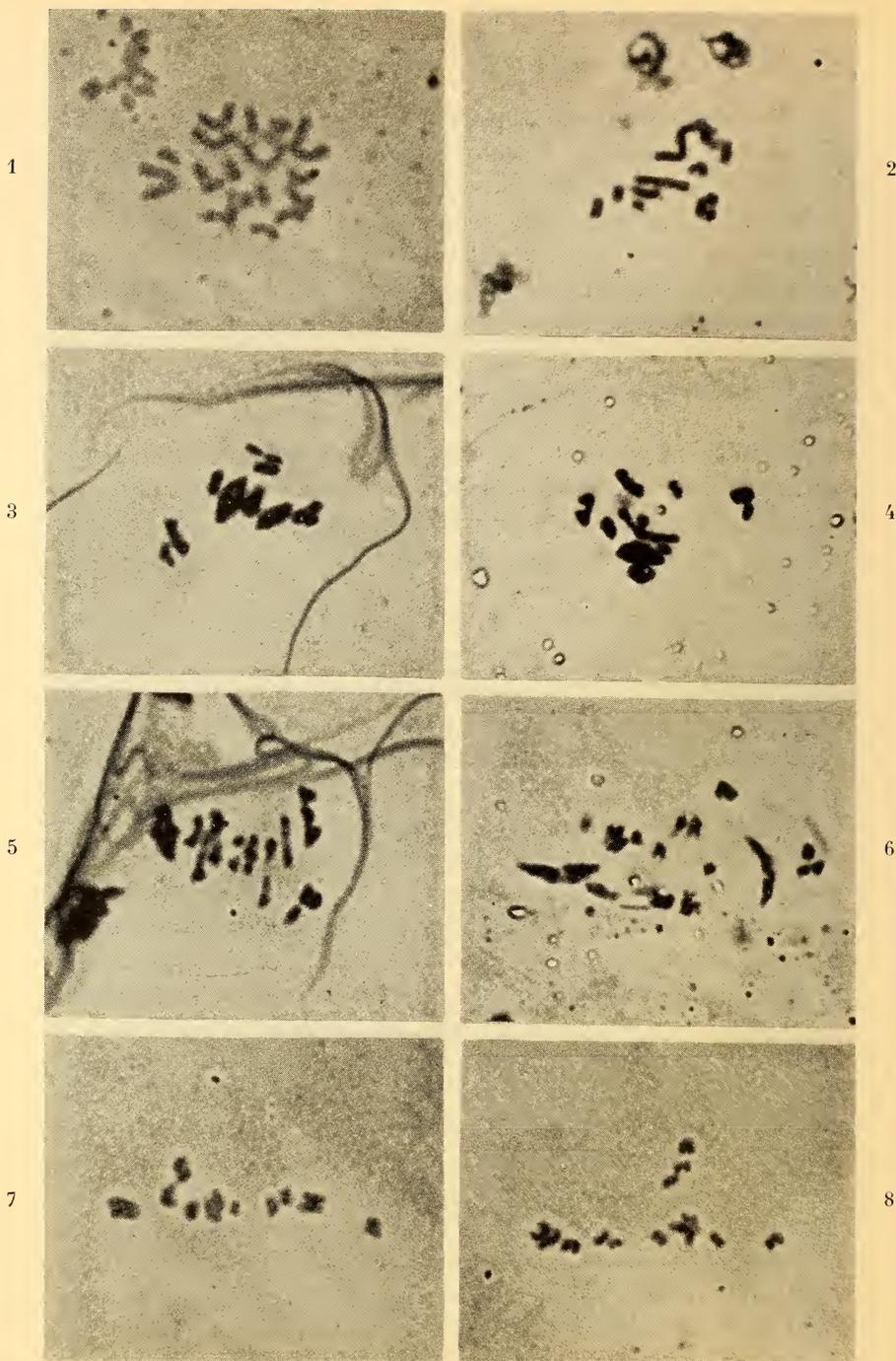
In studying males, a considerable saving in time and labour was achieved by uncoiling the individual testis, dissecting the long, tube-like gonad into a number of segments, and spacing the pieces systematically on slides before applying the cover slips. In this way the arduous task of searching for specific stages is considerably eased.

Staining was carried out using Feulgen's leuco-basic fuchsin and light green. Photomicrographs were taken on contrast process panchromatic film and printed on Kodabromide paper: their magnification herein is uniformly ca.  $\times 1850$ .

## OBSERVATIONS

Both males and females were successfully examined in *C. repanda*, *C. tranquebarica*, and *C. scutellaris*, but in *C. sexguttata* males alone were available. The four species are numerically identical, with 21 chromosomes in males and 22 in those females studied. The chromosomes in spermatogonial metaphases cover a wide range in size and shape (ph. 1, 9, and 10) but the shape proved more difficult to ascertain, first, because the positions of the centromeres are open to certain delimitation only in the largest members of the complement and, second, because of considerable variability between cells of one and the same individual (cf. ph. 9 and 10 of *C. repanda*). As a consequence, no serious attempt has been made at "homologizing" pairs. However, each species obviously possesses four relatively large, more or less V-shaped chromosomes, a number of medium-sized ones, some of which are metacentric and others almost acrocentric, and several very short chromosomes, the shapes of which could not always be determined but nevertheless included obvious metacentrics (v. ph. 1, 9, and 10).

In under-contracted metaphases, a unique type of chromosome could often be identified in which a shorter, terminal portion is constricted off from the major part by a fine, tenuous thread that, in some instances, equaled in length the longer arm (ph. 10). It



PH. 1-8. — Spermatogenesis in *Cicindela tranquebarica*;  
 the sex complex, where identifiable, is to the right.

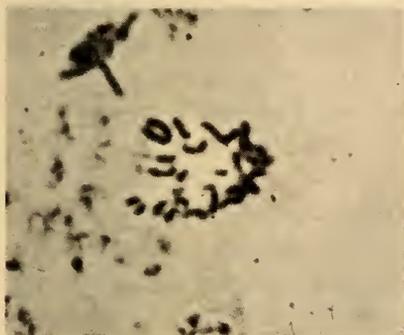
Ph. 1: Spermatogonial metaphase,  $2n = 21$ . — Ph. 2: Late pachytene,  $9_{II} + XXY$ .  
 — Ph. 3-5: First metaphases; the nine bivalents have 12, 11 and 10 chiasmata respectively,  
 and the three sex chromosomes show progressive stages of dissociation. — Ph. 6: First  
 anaphase with the autosomes somewhat displaced by pressure and the XXY chromosomes  
 just separated. — Ph. 7 and 8: Second metaphases with 10 and 11 chromosomes respectively.



9



10



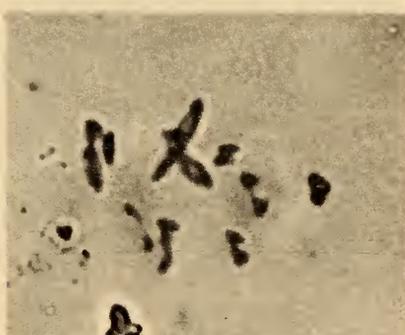
11



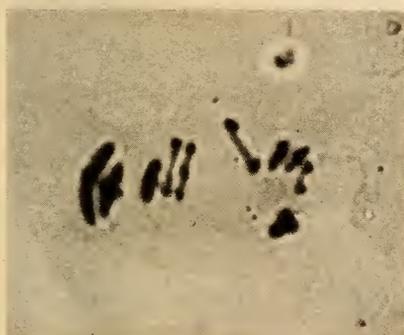
12



13



14



15



16

PH. 9-16. — Meiosis in *C. repanda* (ph. 9-13), *C. sexguttata sexguttata* (ph. 14 and 15), and *C. scutellaris lecontei* (ph. 16); the sex complex, where identifiable, is to the right.

Ph. 9-10: Spermatogonial metaphases,  $2n = 21$ ; note the satellited Y-chromosome in the centre of Ph. 10. — Ph. 11: Oogonial metaphase,  $2n = 22$ . — Ph. 12: Pachytene showing the large, strongly positively heteropycnotic, globular sex-complex. — Ph. 13-16: Primary spermatocyte metaphases,  $9n + XXY$ .

is presumably the nucleolar-organizing chromosome and, since it is unpaired and does not occur in the female, it might reasonably be taken to be the Y chromosome. Such a satellited chromosome was not discernible in *C. scutellatis*, but this might be attributed to the few metaphases seen being fully contracted.

In general, spermatogonial divisions occur with all later stages up to and including spermatids.

Oogonial metaphase complements (ph. 11) comprise 22 chromosomes similarly diverse in size and shape except for the absence of the satellited one. Like those of the spermatogonia, they are undistinguished by heteropycnosis, either positive or negative. Oocyte stages fail to stain with leuco-basic fuchsin and were thus not open to study.

Spermatocytes at pachytene are notable for their great frequency, a situation that establishes the long duration of this stage. They are most remarkable, however, even among Coleoptera, for the conspicuousness of the sex-determining complex. This is due to the intensity with which it stains and its extreme condensation (ph. 12). Even under pressures sufficient to expel it from among the autosomal bivalents, the complex remains essentially spherical and undifferentiated into its component chromosomes. Nine typical bivalents are formed, the number being readily established in later, well-flattened nuclei (cf. ph. 12 with GUÉNIN, 1952, fig. 12).

In contrast to the protraction of pachytene, transition to metaphase is an almost explosive process. Post-pachytene stages depicting the gradual opening-out of bivalents into the rings and crosses characteristic of typical diplotene and uncongressed yet condensed bivalents expected of diakinesis are accordingly not found even after extensive scrutiny.

First metaphases are usually abundant. There is almost always at least one ring-shaped bivalent with two unterminalized chiasmata (ph. 5): it is clearly formed by the largest pair of spermatogonial chromosomes. The next largest forms either a ring (ph. 3 and 15) or a rod (ph. 5) usually with unterminalized chiasmata. The remaining chromosomes mostly form rod bivalents, especially the smaller ones, and range down to relatively minute, compact, dumbbell-shaped pairs (ph. 5, 13, and 16). Thus, in general, the sizes and shapes of the bivalents at metaphase agree well with expectation based on the spermatogonial chromosomes.

From early to full metaphase, the sex complex is usually a highly condensed tripartite configuration (ph. 3 and 14-16), most readily interpreted, as by STEVENS (1906 and 1909) and by SMITH (1953), as consisting of a smaller, round element inserted between the highly contracted arms of a larger one. That this is, in fact, incorrect is shown by the occurrence of anaphases with unequal numbers of chromosomes in progression to opposite poles. Unfortunately, such transitional stages are but rarely seen, presumably because anaphase is of short duration. In the clearest examples encountered, however, there appears to be no doubt that, in agreement with spermatogonial counts, there are 11 chromosomes passing to one pole and 10 to the other. These counts are further substantiated by the occurrence of the two comparable types of second metaphases (ph. 7 and 8).

Late metaphases (ph. 4, 13, and 5) or early anaphases (ph. 6)—the chromosomes of the largest bivalents maintain their association longer than those of the others—reveal quite clearly that the sex complex is indeed composed of three roughly spherical bodies arranged as at the three corners of a triangle. Association is usually closer between the two oriented towards one pole, and one of the two is often alone joined by a Feulgen-positive thread to the third component (see especially ph. 5). In size the three differ but little; in arrangement they ensure a 2:1 disjunction (ph. 6). This disjunction is well co-ordinated with that of the largest chromosomes (cf. GUÉNIN, 1952, figs. 6 and 7 with ph. 6 herein; *contra* GOLDSMITH, 1919).

## DISCUSSION

It will be evident that the present study does much to clarify the considerable confusion existing in accounts of the chromosome numbers and sex-determining mechanisms found in the genus *Cicindela*. Results published to date are summarized and compared with our current findings in Table I. By and large, the differences in opinion expressed by STEVENS and GOLDSMITH are best attributed to the pioneer nature of their work, the considerable difficulties inherent in the material, the inferiority of their techniques, and to some extent personal bias (see also SMITH, 1950 and 1953).

GUÉNIN has pointed out that GOLDSMITH's results are in perfect agreement with his own if the sex-determining mechanism in the North American species, instead of being  $Xx:XXxx$ , is of the European type. However, it is manifestly clear from the present observations that GOLDSMITH was in error on both counts, sex-determining mechanism and chromosome number, at least for *C. tranquebarica*, *C. repanda*, and *C. sexguttata*. Moreover, in view of GOLDSMITH's statement "One of the most perfect fixations (*C. sexguttata*) was one of seventeen specimens collected, dissected, and treated under the same conditions . . . The other sixteen were absolutely worthless" it is well-nigh inconceivable that his determinations for the other species are free from error.

GUÉNIN (1952), in comparing the spermatogonial chromosomes of his *C. campestris* and *C. hybrida* with those of GOLDSMITH's *C. sexguttata*, states: "les caryogrammes bien qu'établis d'après des images qui ont été obtenues par des techniques histologiques différentes, se ressemblent beaucoup et ne révèlent microscopiquement aucune modification importante dans la morphologie des éléments". This, we feel, is an overstatement since, apart from the two largest pairs, between only one of which is there good agreement, the comparison amounts to little more than an arrangement of graded series of chromosomes in decreasing order of size. In any case, the fact that GOLDSMITH's count for his species is actually wrong obviously renders an attempt to homologize karyotypes of dubious value. Nevertheless, there are several points of agreement between GUÉNIN's fig. 14 and the spermatogonia depicted herein. It will be noted in particular that the satellited chromosome observed here to be restricted to the male sex has been described by GUÉNIN as the Y chromosome in all four of the European species he studied. Such a uniform morphology is truly remarkable in view of the profusely documented evidence of the dispensability of the Y chromosome in other Coleoptera (see, for example, the compilation of X0 and neo-XY species in the order, SMITH, 1953). That it has persisted externally unchanged over the ages during which the North American and European species have been isolated is even more surprising than that the two geographical entities should possess "chromosomes sexuels multiples" (GUÉNIN, 1952). The Y, then, clearly plays a fundamental role, both as a whole and through its parts, in ensuring an orderly disjunction of

TABLE I.  
*Summary of cytological determinations in Cicindela species.*

Species	$\delta/\varnothing$ counts and sex-determining mechanisms according to various authorities				
	STEVENS	GOLDSMITH	GUÉNIN	SMITH	HEREIN
<i>purpurea</i>		{ 22/24 Xx: XXXX			
<i>ancociconensis</i>					
<i>punctulata</i>					
<i>pimeriana</i>	20/— XY: XX				
<i>tranquebarica</i>	22/— XY: XX	22/24 Xx: XXXX			21/22 XXY: XXXX
<i>serguttata</i>		22/24 Xx: XXXX		22/— Xy: XX	21/— XXY: XXXX
<i>scutellaris</i>				ca. 20/— Xy: XX	21/22 XXY: XXXX
<i>repanda</i>		22/24 Xx: XXXX		20/— Xy: XX	21/22 XXY: XXXX
<i>campestris</i>			{ 22/24 X XXY: XXXXXX		
<i>hybrida</i>					
<i>silvicola</i>					
<i>lunulata</i>					

the component elements in spermatogenesis. Its obligatory absence from female meiosis is presumably compensated for by particulate association between the different X chromosomes.

GUÉNIN has concluded that the pairing between  $X_1$ ,  $X_2$ ,  $X_3$ , and Y is independent of chiasmata and is the result of "stickiness". We are not prepared to commit ourselves on this point. GUÉNIN is then led to favour an origin of the three X chromosomes through fragmentation rather than through the incorporation of autosomal elements. It is conceivable, however, that the complex includes original autosomal components that were incorporated by fusion of the Y with one of a pair of autosomes and that the two autosomal elements have retained their original pairing specificity. The sex-determining mechanism could then logically be formulated here as  $X\widehat{A}A\widehat{Y}: XAXA$ . Against this view is (1) the retention of the basic number of autosomes, 18, by both the European and North American species and (2) the positive heteropycnosis of the whole complex, for in beetles generally it is usual for neo-Y chromosomes and the autosomal parts of neo-X chromosomes to remain euchromatic (SMITH, 1952*a* and *b* and unpub.). Quite obviously the species under investigation offer no unequivocal evidence one way or the other. They do, however, constitute the hypothetical stage intermediate between the XY of the Coleopteran "basic formula" (SMITH, 1950 et al.) and the  $X_1X_2X_3Y$  characteristic of the Old World species. It is tempting to speculate whether the other North American genera in the Cicindelidae, *Omus* Esch., *Amblycheila* Say, and *Tetracha* Hope, might not throw light on this question: material of any or all of these is accordingly solicited.

## SUMMARY

Contrary to earlier reports, four North American species of *Cicindela* have 21 chromosomes in the male, 22 in the female. Their sex-determining mechanism is  $X_1X_2Y$  ( $\delta$ ):  $X_1X_1X_2X_2$  ( $\text{♀}$ ), as opposed to  $X_1X_2X_3Y$ :  $X_1X_1X_2X_2X_3X_3$  in the four European species examined to date. Despite its presumed genetical inertness and consequent dispensability, the Y chromosome of the North American and European species has persisted morphologically unchanged throughout the period of isolation that has separated them geo-

graphically. The North American species constitute an evolutionary link between the XY sex-determining mechanism basic to Coleoptera as a whole and that of the European Cicindelids.

## REFERENCES CITED

- GOLDSMITH, W. M. 1919. *A comparative study of the chromosomes of the tiger beetles (Cicindelidae)*. J. Morph., 32: 437-489.
- GUÉNIN, H.-A. 1952. *Hétérochromosomes de Cicindèles*. Rev. suisse Zool., 59: 277-282.
- and M. SCHERLER. 1951. *La formule chromosomiale du Doryphore Leptinotarsa decemlineata Stal.* Ibid., 58: 359-370.
- PAINTER, T. S. 1914. *Spermatogenesis in spiders*. I. Zool. Jb., 38: 509-576.
- SMITH, S. G. 1950. *The cyto-taxonomy of Coleoptera*. Can. Entom., 82: 58-68.
- 1952a. *The evolution of heterochromatin in the genus Tribolium (Tenebrionidae: Coleoptera)*. Chromosoma, 4: 585-610.
- 1952b. *The cytology of some tenebrionid beetles (Coleoptera)*. J. Morph., 91: 325-364.
- 1953. *Chromosome numbers in Coleoptera*. Heredity, 7: 31-48.
- STEVENS, N. M. 1906. *Studies in spermatogenesis*. II. Carneg. Inst. Wash., Pub. No. 36: 3-32.
- 1909. *Further studies on the chromosomes of Coleoptera*. J. exp. Zool., 6: 101-121.
- WIEMAN, H. L. 1910. *A study of the germ cells of Leptinotarsa signaticollis*. J. Morph., 21: 135-216.
-



# Les chromosomes de *Macroscelides rozeti* Duvernoy (*Mammalia-Insectivora*)

## Existe-t-il une série polyploïde chez les *Macroscelidae*?<sup>1</sup>

par

**Robert MATTHEY**

Avec 11 figures dans le texte

## SOMMAIRE

	Pages
Introduction . . . . .	669
Les chromosomes de <i>Macroscelides rozeti</i> . . . . .	671
Comparaison de la formule chromosomique d' <i>Elephantulus myurus</i> avec celle de <i>Macroscelides rozeti</i> . . . . .	673
Conclusions . . . . .	676
Auteurs cités . . . . .	676

## INTRODUCTION

Reprenant une idée ancienne, divers auteurs ont, au cours de ces dernières années, insisté sur le rôle qu'aurait joué la polyploidie dans l'évolution chromosomique des Mammifères: GATES (1942, 1946) a suggéré que l'Homme et le Chien pourraient être des tétraploïdes; SACHS (1952) et DARLINGTON (1953) ont postulé l'origine hybride des *Mesocricetus* à 44 chromosomes qu'ils supposent issus d'un croisement entre *Cricetus* et *Cricetulus* à 22 éléments.

<sup>1</sup> Travail subventionné par le Fonds National suisse de la recherche scientifique.

Cette conception apparaît comme inacceptable, tant à WHITE (1954) qu'à moi-même (1949, 1952, 1953 *a*) et j'ai montré que la notion de fusion centrique, quel que soit le mécanisme qu'elle implique, rendait compte des faits beaucoup mieux que l'hypothèse de la polyploidie.

L'examen de la littérature avait cependant attiré mon attention sur un cas curieux: chez un Macroscélide du Sud de l'Afrique, *Elephantulus myurus jamesoni*<sup>1</sup>, S. BRENNER déclare que le nombre diploïde est de 14. Cette valeur, tout à fait exceptionnelle pour un Euthérien, jointe au fait que divers caractères des Macroscélides rapprocheraient, selon GILBERT (1944) et WRIGHT (1945) ces Insectivores des Marsupiaux, posait un problème d'intérêt très général, celui des rapports évolutifs entre Métathériens et Euthériens. Les figures publiées par BRENNER témoignant d'une fixation très médiocre, il m'a semblé désirable de réétudier la cytologie d'*Elephantulus*. Il ne m'a pas été possible d'obtenir ce Mammifère; par contre, j'ai reçu du Dr F. PETTER (Muséum d'Histoire naturelle de Paris), que je remercie cordialement, une forme très voisine, soit un mâle adulte de *Macroscelides rozeti* Duvernoy, capturé en Oranie. Bien que ce sujet ne me soit parvenu qu'au mois d'octobre, la spermatogénèse était encore suffisamment active pour que le cycle chromosomique ait pu être reconstitué dans son ensemble.

La technique utilisée a été celle que j'ai décrite en 1953: traitement de fragments testiculaires à l'eau distillée pendant 8 minutes; fixation à l'acide acétique dilué de moitié durant une demi-heure; préparations obtenues par écrasement entre une lame albuminée et une lamelle grasse; un bain d'alcool 70° prolongé pendant deux ou trois heures pour décoller les lamelles; une hydrolyse par HCl/N de 12 minutes à 56° suivie d'une coloration par la fuchsine de Feulgen; passage par la série des alcools et montage au baume après éclaircissement au xylol.

Les dessins ont été exécutés d'après des microphotographies dont les négatifs ( $\times 600$ ) ont été agrandis trois fois. Au moyen d'un

---

<sup>1</sup> BRENNER ne donne pas le nom de l'auteur ayant décrit l'espèce. Dans le catalogue d'Ellerman, Morrison-Scott et Hayman (1953), *jamesoni* Chubb figure comme sous-espèce de *E. rupestris* et *E. myurus centralis* Roberts tombe en synonymie avec *E. rupestris centralis* Roberts. La forme étudiée par BRENNER doit donc être une sous-espèce de *E. rupestris*.

quadrillage les images sont amenées à un grossissement de 3.600 puis réduites de moitié par la reproduction.

### LES CHROMOSOMES DE *MACROSCOLIDES ROZETI*

Divisions diploïdes. Celles-ci ne sont pas très abondantes dans mon matériel, les cas les plus clairs étant représentés



FIG. 1-7.

Les divisions diploïdes et haploïdes chez *Macroscelides rozeti*.

Fig. 1. Prométaphase spermatogoniale. — Fig. 2-5. Métaphases auxocytaires.  
Fig. 6-7. Les deux types de métaphases II.  $\times 1.800$ .

par des prométaphases. Il est aisé de compter 28 chromosomes dont les figures 1 et 8 permettent de préciser les caractères: onze éléments ont des dimensions comprises entre 10 et 3  $\mu$ ; ce sont les paires A, B, C, D, E et l'hétérochromosome X. La paire A groupe

deux métacentriques à bras égaux, grands de  $10\ \mu$ ; la paire **B** est formée de deux sub-métacentriques à bras inégaux (environ  $\frac{1}{3}$ ) atteignant chacun  $8\ \mu$ ; les paires **C** et **D** sont très semblables,

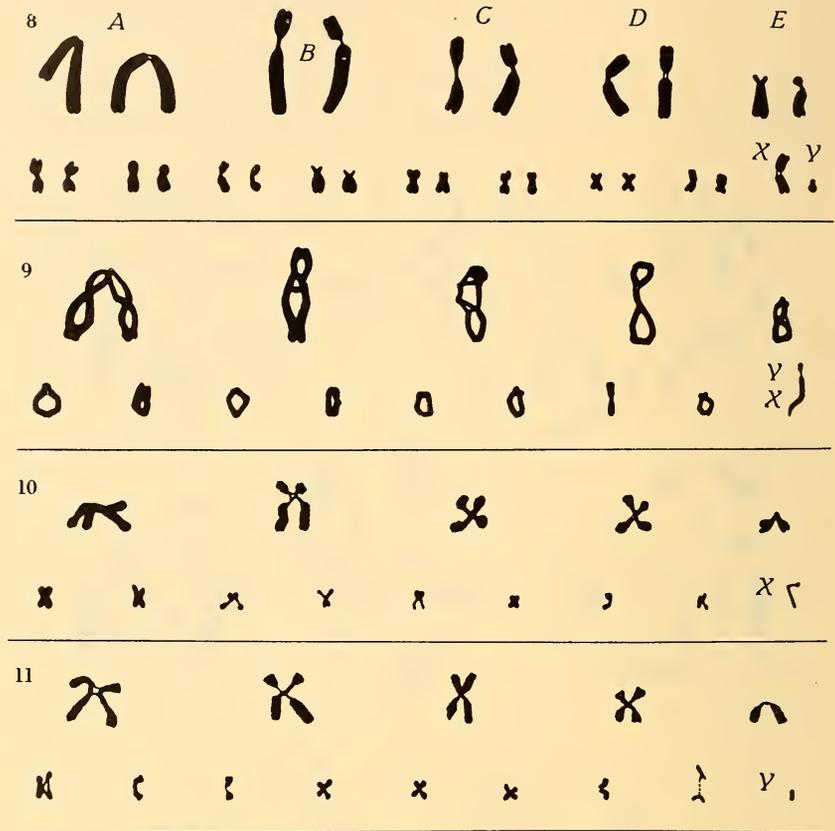


Fig. 8-11.

La sériation des chromosomes, des tétrades et des dyades chez *Macroscelides rozeti*.

Fig. 8. Les chromosomes spermatogoniaux. — Fig. 9. Les tétrades auxocytaires et le couple X-Y. — Fig. 10. Les dyades d'une métaphase II avec le chromosome X. — Fig. 11. Les dyades d'une métaphase II avec le chromosome Y.  $\times 1.800$ .

tant par leur forme de V asymétrique (environ  $\frac{2}{3}$ ) que par leurs dimensions, soit  $5\ \mu$  par élément. La paire **E** montre deux chromosomes tendant vers l'acrocentrie et mesurant  $3,5\ \mu$ , taille qui est celle de l'X franchement métacentrique.

Nous trouvons ensuite 17 éléments longs de moins de  $2,5 \mu$ . L'**Y** est immédiatement reconnaissable: il atteint à peine  $1 \mu$  et son type d'attachement est difficile à préciser. Les 16 petits autosomes se ressemblent beaucoup entre eux: tous sont métacentriques ou sub-métacentriques et seule leur longueur permet de les classer, assez arbitrairement, en 8 paires de chromosomes mesurant de  $2,2$  à  $1,3 \mu$ .

Dans les plus grands chromosomes des couples **A-D**, le centromère est très visible, constriction achromatique au niveau de laquelle les deux chromonèmes, très minces et bien séparés, courent parallèlement.

**Métaphases I.** Lorsque la fixation est très bonne (fig. 2 et 9), la structure tétradique est patente: la tétrade **A** montre le plus souvent 2 chiasmas dans chaque bras, soit 4 au total; le bivalent **B** possède un chiasma dans le bras court, 1 ou 2 dans le bras long; **C** a en général deux chiasmas dans chacun de ses bras, l'un près du centromère, l'autre terminal, conditions que **D** manifeste également; enfin, **E** forme un chiasma dans le bras court, un, rarement 2, dans le bras long. Les huit petites tétrades semblent toutes dotées de deux chiasmas terminaux. L'**Y** punctiforme est dans le prolongement de l'un des bras de l'**X** auquel il est relié par un filament étiré.

**Métaphases II.** Les métaphases II sont de deux types, les unes pourvues de l'**Y** (fig. 6 et 11), les autres de l'**X** (fig. 7 et 10). La préréduction des hétérochromosomes à l'anaphase I est donc constante. L'analyse morphologique des dyades autosomiques confirme la position médiane ou submédiane des centromères et le classement exposé ci-dessus.

#### COMPARAISON DE LA FORMULE CHROMOSOMIQUE D'*ELEPHANTULUS MYURUS* AVEC CELLE DE *MACROSCÉLIDES ROZETI*

Si nous admettons comme acquis les résultats de BRENNER, nous nous trouvons devant un cas remarquable de polypléidie; *M. rozeti*, avec ses 28 chromosomes, représenterait un tétraploïde par rapport à *E. myurus* doté de 14 éléments. Remarquons tout de suite que cette hypothèse est en contradiction absolue avec nos

observations: en ce qui concerne les chromosomes **A, B, C, D, E** et les hétérochromosomes, il est certain qu'aucun d'entre eux n'est représenté quatre fois dans les divisions diploïdes. Il est fort heureux, à ce point de vue, que ces six couples soient si facilement reconnaissables.

Nous nous trouvons alors devant une question préjudicielle: les deux espèces sont-elles assez proches parentes pour que la comparaison soit valable? Il n'est pas douteux que nous devions répondre affirmativement à cette interrogation: les deux espèces qui nous occupent ont été, jusqu'en 1939, placées dans le genre *Macroscelides* (SMITH 1829); c'est ainsi que, dans le catalogue de TROUËSSART (1898-1899), elles sont respectivement nommées *M. rozeti* Duvernoy et *M. rupestris* Smith. En 1939, G. M. ALLEN a constitué le genre *Elephantulus* (*Macroscelides in parte*) pour les formes à bulles auditives petites ou peu élargies, distinction qui a été reprise par ELLERMAN, MORRISON-SCOTT et HAYMAN (1953). Si l'on songe combien, dans beaucoup de genres de Mammifères déserticoles, les dimensions des bulles auditives varient d'une espèce à l'autre, il est permis de se demander si les *Elephantulus* ne représentent pas tout au plus un sous-genre.

Nous devons maintenant examiner de plus près les résultats de BRENNER dont le travail est illustré de 5 microphotographies, numérotées de 4 à 8. La première (fig. 4) a comme légende: « Microphotograph showing anaphase of first meiotic division of oocyte, showing the haploid number of chromosomes. » Elle nous montre 14 constituants de petite taille que Brenner considère donc comme représentant 7 tétrades dissociées en 14 dyades. A mon avis, cette interprétation est insoutenable: les éléments sont si petits que je considère que nous avons affaire à une prométaphase de la *seconde* division de maturation, avec 14 dyades, nombre haploïde.

La figure 5 de BRENNER serait une « mid-anaphase plate of a dividing cell from the stratum granulosum of the Graafian follicle ». On peut reconnaître 28 éléments; j'estime, qu'ici encore, nous n'avons pas devant les yeux une anaphase, mais une prométaphase: les chromosomes ne sont donc pas dédoublés, mais en nombre diploïde, 28.

Dans la figure 6 de BRENNER, nous comptons encore 28 éléments: est-ce une « mid-anaphase plate of dividing spermatogonium », comme l'auteur le dit? Nous ne le pensons pas: la figure est typi-

quement prométaphasique avec le nombre  $2N$  de chromosomes, soit 28.

La figure 7 de l'auteur sud-africain, « first meiotic division of oocyte », présente une demi-douzaine de corps à contour peu défini, dont un seul est à peu près reconnaissable comme tétrade: celle-ci est très volumineuse, dotée de deux bras égaux, un seul chiasma au niveau de l'un des bras unissant les constituants. Ce bivalent correspond bien à la tétrade **A** de *M. rozeti*; un tel élément ne saurait prendre, en se divisant, une des configurations représentées dans la figure 4 de BRENNER, ce qui me confirme dans l'idée que cette dernière est relative à une seconde division. Quant au nombre sept que la figure 7 est censée montrer, la fixation est si mauvaise que cette observation isolée ne peut être retenue.

La figure 8 est de nouveau une « mid-anaphase place of a dividing spermatogonium ». Deux chromosomes sont désignés par la lettre **X**, deux par la lettre **Y**. L'identification de ces derniers ne repose sur rien; quant aux prétendus **X**, ils me semblent correspondre aux autosomes **A** ou **B** de *M. rozeti*.

Dans le texte (page 74), il existe trois dessins: deux (fig. 1 et 3) sont exécutés d'après les microphotographies 5 et 8. Le troisième (fig. 2) donne une tentative de sériation des chromosomes observés en choisissant la moitié des éléments de la microphotographie 8 ce qui donne 14, nombre diploïde supposé. Il y a là 6 couples d'autosomes, un **X**, le plus grand de tous les éléments divisé en trois segments par deux constriction accusées, et un petit **Y**.

Avant d'aller plus avant, nous pouvons nous demander pourquoi BRENNER n'a photographié que des anaphases avec le nombre  $4N$  de chromosomes et pas une seule métaphase de décompte vraisemblablement plus facile; et pourquoi il n'a pas publié un dessin d'une telle métaphase diploïde comme base pour une sériation. Et maintenant, que le lecteur se reporte aux métaphases I représentées dans mes figures 2, 3, 4, 5: ces figures ont été choisies pour illustrer l'effet de la fixation qui, excellente dans le cas de la figure 2, n'est plus que bonne dans celui de la figure 3, devient franchement médiocre (fig. 4) et très mauvaise enfin (fig. 5). On voit comment la structure tétradique devient de moins en moins visible, comment l'**X-Y** finit par ne plus être reconnaissable: une sériation des bivalents de ma figure 5 ressemblerait beaucoup à celle que BRENNER a présentée dans sa figure 2. Les constriction I et II du

prétendu **X** de BRENNER sont les derniers vestiges des chiasmas de la tétrade **A**.

La conclusion formelle qui se dégage de cette analyse, *c'est que BRENNER a confondu le nombre  $2N$  avec le nombre  $N$*  et qu'il a considéré les métaphases auxocytaires comme des divisions spermatogoniales. Il me semble certain qu'il n'y a pas de différences chromosomiques entre *Elephantulus* et *Macroscelides* et je n'hésite pas à affirmer qu'*Elephantulus* a un nombre  $2N$  qui est égal à 28.

## CONCLUSIONS

1. *Macroscelides rozeti* a un nombre diploïde de chromosomes qui est égal à 28, le nombre haploïde étant de 14.

2. Le mâle possède un couple hétéromorphe **X-Y** qui se disjoint préréductionnellement à l'anaphase de la première division de maturation.

3. Le nombre diploïde de 14, que BRENNER (1946) aurait observé chez une espèce voisine, *Elephantulus myurus*, ne correspond certainement pas à la réalité. L'analyse des figures publiées par BRENNER et la comparaison de ses résultats avec les miens permettent d'affirmer qu'*Elephantulus* a la même formule chromosomique que *Macroscelides*.

4. Que *Macroscelides* représente un tétraploïde par rapport à *Elephantulus* est donc une hypothèse absolument insoutenable.

## AUTEURS CITÉS

- ALLEN, G. M. 1939. *A check list of African Mammals*. Mus. of comp. Zool., Bull., 83.
- BRENNER, S. 1946. *The chromosome complement of Elephantulus*. S. Afr. med. Sc., 11.
- DARLINGTON, C. D. 1953. *Polyploidy in animals*. Nat., 171.
- ELLERMAN, J. R., T. C. S. MORRISON-SCOTT and R. W. HAYMAN. 1953. *Southern african mammals 1758 to 1951; a reclassification*. Trustees of the British Mus. (Nat. Hist.), London.
- GATES, R. R. 1942. *Chromosome numbers in mammals and man*. Sci., 96.
- 1946. *Human Genetics*. Macmillan, New-York.

- MATTHEY, R. 1949. *Les chromosomes des Vertébrés*. Rouge, Lausanne.
- 1952. *Chromosomes de Muridae (Microtinae et Cricetinae)*. *Chromosoma*, 5.
- 1953. *Les chromosomes des Muridae. Révision critique et matériaux nouveaux pour servir à l'histoire de l'évolution chromosomique chez ces rongeurs*. *R. S. Zool.*, 60.
- 1953a. *A propos de la polyploïdie animale: réponse à un article de C. D. Darlington*. *Ibid.*
- SACHS, L. 1952. *Polyploid evolution and mammalian chromosomes*. *Heredity*, 6.
- WHITE, M. J. D. 1954. *Animal cytology and evolution*, sec. éd., Univ. Press, Cambridge.
-



	Pages
N <sup>o</sup> 14. W. HENZEN. Homoplastische und xenoplastische Experimente über die Determination der Hornbildungen des Mundbereichs bei der <i>Bombinatorlarve</i> . (Mit 4 Textabbildungen und 1 Tabelle.) . . . . .	388
N <sup>o</sup> 15. G. WAGNER. Ueber die Zahnbildung in xenoplastischen Neuralleistenchimaeren: Zahnanlagen aus <i>Triton</i> -Schmelzorgan und <i>Bombinator</i> -Mesektoderm in <i>Triton</i> -Wirten. (Mit 5 Textabbildungen) . . . . .	395
N <sup>o</sup> 16. F. BALTZER, C. HARDING, H. E. LEHMAN und P. BOPP. Ueber die Entwicklungshemmungen der Seeigelbastarde <i>Paracentrotus</i> ♀ × <i>Arbacia</i> ♂ und <i>Psammechinus</i> ♀ × <i>Arbacia</i> ♂. (Mit 15 Textfiguren und 1 Tabelle) . . . . .	402
N <sup>o</sup> 17. Marguerite NARBEL-HOFSTETTER. La cytologie de la parthénogénèse chez <i>Luffia ferchaultella</i> Stph. (Lépid. Psychide). Communication préliminaire. (Avec une figure.) . . . . .	416
N <sup>o</sup> 18. H. NUESCH. Segmentierung und Muskelinnervation bei <i>Telea polyphemus</i> (Lep). (Mit 5 Textabbildungen.) . . . . .	420
N <sup>o</sup> 19. F. E. LEHMANN. Totale Regenerationshemmung am Schwanz der <i>Xenopus</i> -Larve, bewirkt durch partiell histostatische Substanzaare. (Mit 3 Textabbildungen und 1 Tabelle.) . . . . .	428
N <sup>o</sup> 20. P. S. CHEN und E. HADORN. Vergleichende Untersuchungen über die freien Aminosäuren in der larvalen Haemolymphe von <i>Drosophila</i> , <i>Ephestia</i> und <i>Corethra</i> . (Mit 2 Textabbildungen und 3 Tabellen.) . . . . .	437
N <sup>o</sup> 21. Heinrich MULLER. Zur Fortpflanzungsbiologie des Hermelins ( <i>Mustela erminea</i> L.) . . . . .	451
N <sup>o</sup> 22. Luc THÉLIN. Etude génétique de deux anomalies abdominales de <i>Drosophila repleta</i> . (Avec 1 figure dans le texte) . . . . .	453
N <sup>o</sup> 23. Louis EUZET. Divers modes d'attachement des Cestodes Tétraphyllides. (Avec 12 figures dans le texte.) . . . . .	462
N <sup>o</sup> 24. V. AËLLEN. Description d'un nouvel <i>Hipposideros</i> (Chiroptera) de la Côte d'Ivoire. (Avec 2 figures dans le texte.) . . . . .	473
N <sup>o</sup> 25. J. G. BAER. Méaventure d'un parasitologiste. . . . .	484
N <sup>o</sup> 26. S. BLOCH, H. HEDIGER, C. MULLER und F. STRAUSS. Probleme der Fortpflanzung des Feldhasen . . . . .	485
N <sup>o</sup> 27. A.-M. DuBois. Action de l'alloxane sur les cellules de von Kupffer du foie de cobaye. (Avec 2 figures dans le texte.) . . . . .	490
N <sup>o</sup> 28. Fritz STRAUSS und Fritz BRACHER. Das Epophoron des Goldhamsters. (Mit 9 Textabbildungen.) . . . . .	494
N <sup>o</sup> 29. C. BADER. Das Darmsystem der Hydracarinen. Eine vergleichend-anatomische Untersuchung. Mit 40 Abbildungen . . . . .	505
N <sup>o</sup> 30. Dieter BURCKHARDT. Beitrag zur embryonalen Pterylose einiger Nesthocker. Mit 46 Textabbildungen und 16 Tabellen . . . . .	551
N <sup>o</sup> 31. Edwin MESSIKOMMER. Zur Kenntnis der niederen Sumpfund Wasserfauna der Gegend des Pfäffikersees (Kt. Zürich) . . . . .	635
N <sup>o</sup> 32. Stanley G. SMITH and Robert S. EDGAR. The Sex-Determining Mechanism in some North American <i>Cicindelidae</i> (Coleoptera). With 16 photomicrographs and 1 table . . . . .	657
N <sup>o</sup> 33. Robert MATTHEY. Les chromosomes de <i>Macrosclides rozeti</i> Duvernoy (Mammalia-Insectivora). Existe-t-il une série polyploïde chez les <i>Macrosclidae</i> ? . . . . .	669

PUBLICATIONS  
DU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

En vente chez GEORG & Cie, libraires à Genève.

CATALOGUE DES INVERTÉBRÉS DE LA SUISSE

Fasc. 1.	SARCODINÉS par E. PENARD	Fr. 12.50
Fasc. 2.	PHYLLOPODES par Th. STINGELIN	» 12.50
Fasc. 3.	ARAIGNÉES par R. DE LESSERT	» 40.—
Fasc. 4.	ISOPODES par J. CARL	» 8.—
Fasc. 5.	PSEUDOSCORPIONS par R. DE LESSERT	» 5.50
Fasc. 6.	INFUSOIRES par E. ANDRÉ	» 18.—
Fasc. 7.	OLIGOCHÈTES par E. PIGUET et K. BRETSCHER	» 18.—
Fasc. 8.	COPEPODES par M. THIÉBAUD	» 18.—
Fasc. 9.	OPILIONS par R. DE LESSERT	» 11.—
Fasc. 10.	SCORPIONS par R. DE LESSERT	» 3.50
Fasc. 11.	ROTATEURS par E.-F. WEBER et G. MONTET	» 36.—
Fasc. 12.	DÉCAPODES par J. CARL	» 11.—
Fasc. 13.	ACANTHOCÉPHALES par E. ANDRÉ	» 11.—
Fasc. 14.	GASTÉROTRICHES par G. MONTET	» 18.—
Fasc. 15.	AMPHIPODES par J. CARL	» 12.50
Fasc. 16.	HIRUDINÉES, BRANCHIOBELLES et POLYCHÈTES par E. ANDRÉ	» 17.50
Fasc. 17.	CESTODES par O. FUHRMANN	» 30.—
Fasc. 18.	GASTÉROPODES par G. MERMOD	» 55.—

---

LES OISEAUX DU PORT DE GENÈVE EN HIVER

par F. DE SCHAECK

Avec 46 figures dans le texte.

Fr. 7.—

---

En vente au Muséum d'Histoire naturelle de Genève.

CATALOGUE ILLUSTRÉ  
DE LA COLLECTION LAMARCK  
appartenant au  
MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

1<sup>re</sup> partie. — FOSSILES

1 vol. 4<sup>o</sup> avec 117 planches.

Fr. 300.—

IMPRIMÉ EN SUISSE



The first part of the document discusses the importance of maintaining accurate records of all transactions. It emphasizes that every entry should be supported by a valid receipt or invoice. This not only helps in tracking expenses but also ensures compliance with tax regulations.

In the second section, the author provides a detailed breakdown of the monthly budget. It includes categories for housing, utilities, food, and entertainment. Each category is further divided into specific items, such as rent, electricity, groceries, and dining out. This level of detail allows for a clear understanding of where the money is being spent.

The third section focuses on the analysis of the budget. It compares the actual spending against the planned budget for each category. This comparison helps in identifying areas where spending has exceeded the budget and where it has remained within limits. The author also discusses the reasons for any variances, such as unexpected increases in utility costs or changes in eating habits.

Finally, the document concludes with a summary of the overall financial performance. It highlights the total amount spent and compares it to the total budget. The author notes that while there were some areas of overspending, the overall budget was managed well, and the financial goals for the month were largely achieved.

Ce fascicule, supplément du tome 61 (1954), contient les tables des matières du tome 60 (1953) et la liste des auteurs pour les dix dernières années.

La Rédaction.



570.5494

57

Tome 61

Fascicule supplémentaire

Mars 1954

# REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

MAURICE BEDOT  
fondateur

PIERRE REVILLIOD  
directeur honoraire

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

EMILE DOTRENS  
Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

AVEC LA COLLABORATION DE

GASTON MERMOD  
Conservateur de zoologie et malacologie

et

HERMANN GISIN  
Conservateur des arthropodes



GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG  
1954

# REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 61. En cours de publication.

---

	Pages
N° 1. E. DOTRENS. Eugène PENARD, Président d'honneur de la Société Suisse de Zoologie, 1855-1954 . . . . .	1
N° 2. Hans WACKERNAGEL. Der Schnabelwulst des Stars ( <i>Sturnus vulgaris L.</i> ) . . . . .	9
N° 3. Peter BOPP. Schwanzfunktionen bei Wirbeltieren. Ein Beitrag zur vergleichenden Biologie und Psychologie der Wirbeltiere	83
N° 4. H. P. HAEFELFINGER. Inkretorische Drüsenkomplexe im Gehirn decapoder Cephalopoden. (Untersuchungen an <i>Illex coindeti</i> ) . . . . .	153
N° 5. P. STEINMANN. Ueber die Wirkung von Substanz F (Deme-colcin) aus <i>Colchicum autumnale</i> auf den Regenerationsvorgang bei Planarien . . . . .	163
Fascicule supplémentaire. Hans BURLA. Zur Kenntnis der <i>Drosophiliden</i> . Französisch West-Afrika. (Mit 224 Textabbildungen und 5 Tabellen) . . . . .	1-218

---

## Prix de l'abonnement :

Suisse Fr. 60.—

Union postale Fr. 65.—

(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*, Muséum d'Histoire naturelle, Genève

AUS DEM ZOOLOGISCH-VERGL. ANATOMISCHEN INSTITUT  
DER UNIVERSITÄT ZÜRICH

AUSGEFÜHRT UND HERAUSGEGEBEN MIT UNTERSTÜTZUNG DER  
KARL HESCHELER-STIFTUNG

# Zur Kenntnis der *Drosophiliden* der Elfenbeinküste

(Französisch West-Afrika)

von

**Hans BURLA**<sup>1</sup>

Mit 224 Textabbildungen und 5 Tabellen.

## INHALT

### I. TEIL.

Einleitung . . . . .	2
1. Klima . . . . .	4
2. Vegetation, Fangplätze . . . . .	4
3. Fangergebnisse auf verschiedenen Substraten . . . . .	6
4. Zusammensetzung der erfassten <i>Drosophiliden</i> -Fauna . . . . .	11
5. Rassenbildung als Merkmal der tropischen Fauna . . . . .	12

### II. TEIL.

Bestimmungsschlüssel . . . . .	13
Artbeschreibungen . . . . .	24
1. Genus <i>Leucophenga</i> . . . . .	24
2. » <i>Phortica</i> . . . . .	36
3. » <i>Chymomyza</i> . . . . .	38
4. » <i>Neotanygastrella</i> . . . . .	46
5. » <i>Mycodrosophila</i> . . . . .	54
6. » <i>Zaprionus</i> . . . . .	81

<sup>1</sup> Die Arbeit wurde zu Ende geführt am Centro de Genética, Faculdade Nacional de Filosofia, Rio de Janeiro, Brasil während des Bezugs eines Stipendiums, das vom Conselho Nacional de Pesquisas, Rio de Janeiro, unter Beteiligung der Rockefeller Foundation geleistet wurde.

7. Genus <i>Microdrosophila</i> . . . . .	94
8. » <i>Oxystyloptera</i> . . . . .	98
9. » <i>Drosophila</i> . . . . .	102
10. Subgenus <i>Dichaetophora</i> . . . . .	102
11. » <i>Hirtodrosophila</i> . . . . .	108
12. » <i>Pholadoris</i> . . . . .	115
13. » <i>Sophophora</i> . . . . .	156
a) <i>melanogaster</i> -Gruppe . . . . .	156
b) <i>fima</i> -Gruppe . . . . .	163
14. » <i>Drosophila</i> . . . . .	180
15. Nicht klassifizierte Arten <sup>1</sup> . . . . .	190
Katalog der früher beschriebenen aethiopischen Arten . . . . .	207
Index . . . . .	211
Literaturverzeichnis . . . . .	215

## I. TEIL

### EINLEITUNG

Das aethiopische Gebiet beherbergt eine reiche *Drosophiliden*-fauna, die durch die 135 bisher erfassten Arten nicht erschöpft ist. Das Ziel der vorliegenden Untersuchung war, in einem kleinen Gebiet Afrikas ein Artinventar aufzunehmen und die Arten nach den neueren Methoden der *Drosophila*-Systematik, die von STURTEVANT ausgehen, zu beschreiben. Die Fauna dieses Gebiets sollte mit derjenigen anderer zoogeographischer Gebiete verglichen und ein Einblick in die Besonderheiten einer tropischen *Drosophiliden*-Fauna gewonnen werden.

Im Sommer 1951 sammelte ich während dreier Monate an vier Orten der Elfenbeinküste und stellte 96 Arten sowie zahlreiche „abweichende Formen“ (S. 4) fest. Darunter befinden sich 70 neue Arten. Das frisch narkotisierte Material wurde an Ort und Stelle beschrieben, wobei neben dem lebensfrischen Aussehen der Tiere und deren Grösse in ungetrocknetem Zustand auch die Merkmale der inneren Morphologie sowie der Eier berücksichtigt werden

<sup>1</sup> Hier eingereicht ist *Lissocephala*, welches Genus erst nach Abschluss des Manuskripts bestimmt wurde.

konnten. Wo es in den Beschreibungen nicht anders erwähnt ist, wurden die Messungen der Körper- und Flügellänge, die Bestimmung der Flügelindices und die Zählung der Aristastrahlen an 10 Individuen ausgeführt. Alle übrigen Grössenangaben beruhen ebenfalls auf Messungen und wurden an einem bis mehreren Individuen gewonnen. Für die Artbestimmung berücksichtigte ich ausser den Arbeiten über aethiopische Arten auch die Literatur über die *Drosophiliden* anderer Regionen. Erfasst wurden nur Genera ohne Mesopleuralen.

Bei der späteren Überarbeitung des konservierten Sammelmaterials, besonders bei der Untersuchung der Kopulationsorgane, erwies sich in vielen Fällen das, was ich während der Feldarbeit als eine Art betrachtet hatte, als heterogen. Es galt dann, die Frage zu entscheiden, ob Formen, die sich nur durch eines oder wenige Merkmale von einer beschriebenen Art unterscheiden und die zum Teil erst nachträglich gefunden worden waren, als Arten zu bezeichnen seien. Da keine Kreuzungsexperimente ausgeführt wurden, kann in dieser Frage nur nach persönlichem Ermessen entschieden werden, wobei die Erfahrung, dass bei *Drosophila* bereits verschiedene Komplexe von „sibling species“ (DOBZHANSKY 1950) gefunden wurden, massgebend ist. Wenn zwei sympatrische Formen keine Zwischenformen haben oder vermutet werden kann, dass sie zu verschieden seien, als dass sie in der Natur hybridisierten, so handelt es sich wahrscheinlich um zwei Arten. Die Frage, ob sie lediglich Endglieder einer Rassenkette seien und somit als zwei Rassen eines Rassenkreises bezeichnet werden müssten, kann nur nach einem Studium der geographischen Verbreitung der Formen und dem Auffinden von Zwischengliedern entschieden werden. Nun ist über die Verbreitung der meisten von mir festgestellten Arten noch nichts bekannt, am wenigsten von den kryptischen Arten. Eine Zusammenfassung von sympatrischen Arten zu Rassen eines Rassenkreises allein auf Grund ihrer Aehnlichkeit scheint mir hingegen völlig willkürlich.

Ich bewerte kryptische Formen dann als Arten, wenn sie sich entweder in ihren Kopulationsorganen eindeutig unterscheiden (*D. akai*, *D. alladian*, etc.) oder aber in einer grösseren Zahl von anderen Körpermerkmalen voneinander abweichen, wobei Farbunterschiede allein nicht ausschlaggebend sind (*D. fima*, *D. kulango*, etc.). Die restlichen kryptischen Formen bezeichne ich

als „abweichende Formen“ und gebe ihre Charakteristik im Anhang an die Beschreibung der vermutlich nächststehenden Art.

Von verschiedenen Seiten kam mir wertvolle Hilfe zu. Herr Prof. E. HADORN regte die vorliegende Untersuchung an und vermittelte ein Stipendium zur Deckung sämtlicher Unkosten. Das Stipendium wurde in entgegenkommender Weise vom Kuratorium der „Karl Hescheler-Stiftung“ gewährt. Durch Vermittlung der Direktion des Centre Suisse de Recherche in Abidjan konnten meine Frau und ich ein Wohngebäude auf der Plantage von Herrn Konsul E. WIMMER in Abidjan unentgeltlich benutzen. Herr Prof. MANGENOT, Paris, stellte mir für eine informatorische Exkursion in den hygrophilen Urwald von Japo eine Fahrgelegenheit zur Verfügung. Herrn J. MIÈGE, ORSOM, verdanke ich die Bestimmung von Pflanzen und Auskünfte über Vegetation und Klima. In Adzopé genossen meine Frau und ich während einer Woche die Gastfreundschaft der Familie R. GELIN, Plantations St. Georges, und in M'Bettie durften wir uns auf einem Arbeitsplatz der Forestière Equatoriale während eines Monats aufhalten. Meine Frau betreute die Sammlung und die Zuchten und half mir bei der Arbeit im Labor und beim Fertigstellen des Manuskripts. Allen hier Genannten sei an dieser Stelle gedankt <sup>1</sup>.

## 1. KLIMA.

In der Zone, in der ich sammelte, ist das Klima gekennzeichnet durch dauernd hohe Temperatur mit geringen jahreszeitlichen Schwankungen sowie durch zwei Regenzeiten. Ich sammelte von Anfang Juli bis Ende September, vom Ende der grossen Frühlings-Regenzeit bis zum Beginn der kleinen Herbst-Regenzeit. Die dazwischen liegenden zwei relativ trockenen und kühlen Monate bilden die kleine Trockenperiode. Tabelle 1 gibt Aufschluss über die Klimaverhältnisse während der Sammeltätigkeit.

## 2. VEGETATION, FANGPLÄTZE.

In der Waldzone der Elfenbeinküste (Abb. 1), breitet sich längs eines dichten Strassennetzes Kulturland und Sekundär-

<sup>1</sup> Meinen Kollegen F. Finsinger, W. Kocher und A. Walkmeister danke ich für Arbeiten an Manuskript, Korrekturabzügen und Belegmaterial, die sie während meiner Abwesenheit in Brasilien ausführten.

TABELLE 1. — Klimadaten<sup>1</sup> für die Zeit während der Sammeltätigkeit.

Monat	Juli	August	September
Niederschlag . . . . .	361,2	22,3	105,5
Mittlere Temperaturen (Minima) . . .	22,21	21,17	21,95
(Maxima) . . .	29,63	28,80	30,33
Absolute Temperaturen (Minima) . . .	20,5	19,8	18,8
(Maxima) . . .	31,2	35,2	32,0
Relative Feuchtigkeit (Mittel) . . . .	93,0	92,5	90,6

<sup>1</sup> Freundlich überlassen von Herrn J. Miège, Orsom, Abidjan.

wald aus. Die noch verbleibenden Wälder sind durch Holzausbeutung und die Anbautätigkeit der Eingeborenen etwas gelichtet, sonst aber noch weitgehend ursprünglich.

Ich sammelte an folgenden Plätzen:

1. Plantage bei Abidjan (Abb. 1), eine kleine Fläche Kulturlandes mit Kaffee-, Ananas- und Bananenpflanzung,

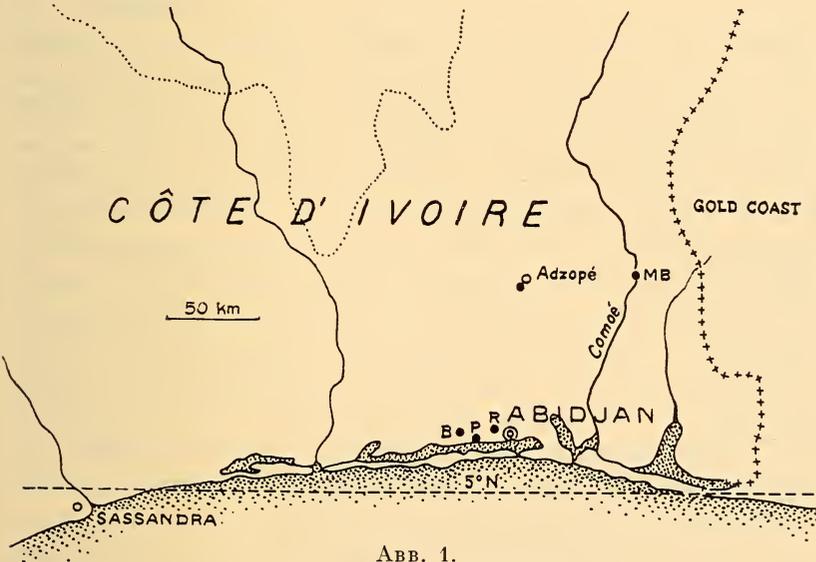


ABB. 1.

Karte des Exkursionsgebiets.

Schwarze Punkte = Fangplätze; B = Bimbresso, MB = M'Bettie, P = Plantage bei Abidjan, R = Reservat Banco. Punktierte Linie = nördliche Grenze des Waldgürtels. Masstab 1:3 000 000.

inmitten eines Sekundärwaldes in der Nähe eines Lagunenarms, 17 km westlich Abidjan, ca. 12 km von der Küste entfernt.

2. *Reservat Banco*, ein kleinerer Komplex hygrophilen Waldes, 10 km westlich Abidjan.

3. *Adzopé*, grosse Bananen- und Kaffeeplantage inmitten einer grossen Urwaldzone, mit Sekundärwald, nahe der Stadt Adzopé.

4. *M'Bettie*, Holzfällerplatz am Ufer des Comoé, inmitten einer grossen Zone weitgehend unberührten, mesophilen Waldes, der sich von Adzopé bis zur Grenze der Goldküste erstreckt.

5. *Bimbresso*, hygrophiler Wald ähnlich wie im Reservat Banco, jedoch durch Holzausbeutung bereits verschiedentlich gelichtet, wird gegenwärtig für Papierfabrikation intensiv ausgebeutet. Ca. 20 km westlich Abidjan.

### 3. FANGERGEBNISSE AUF VERSCHIEDENEN SUBSTRATEN.

*Fruchtköder.* — Auf Haufen von zerdrückten und gärenden Früchten (Banane, Ananas, Orange, *Carica papaya*), die an allen Fangplätzen ausgelegt wurden, fanden sich in der Regel immer die gleichen, wenigen Arten ein. Drei Fangprotokolle sind in Tabelle II, A-C wiedergegeben. Selbstverständlich wirkten sich die besonderen Klima- und Biotopeinflüsse sowie die Zusammensetzung der lokalen *Drosophila*-Fauna modifizierend auf die Fangergebnisse aus. Als Arten, die im Untersuchungsgebiet auf gärenden Zuckersäften ubiquitär sind, erwiesen sich: *Z. vittiger*, *Z. tuberculatus*, *Z. ghesquièrei*, *Z. inermis*, *D. latifasciaeformis*, *D. séguyi*, *D. nikananu*, *D. yakuba* sowie Arten der *fima*-Gruppe. *D. lambi* ist ökologisch beschränkter, sie fehlte auf *Carica papaya* und wurde im Mischfutter von einer anderen Frucht, wahrscheinlich Orange, angelockt. *D. kulango* war standortsgebunden, die Art kam nur auf einem einzigen Köderplatz häufig vor. *D. iri* scheint an die Nähe eines Gewässers gebunden zu sein.

Aehnliche Ergebnisse lieferten Fänge über Orangen und Carambole (*Avenhoa carambola*), die unter den betreffenden Bäumen seit längerer Zeit als Fallobst am Boden lagen. Zwei Fänge über den beiden Früchten wurden zusammengefasst (Tab. II, D), sie



gleichens sich stark mit folgenden Ausnahmen: sämtliche Individuen von *D. lambi* stammen vom Fang über Orangen und alle Individuen von *D. akai* und *D. alladian* (auch in späteren und früheren Fängen) von Carambole.

**K a f f e e .** — Nach der Kaffeernte wird das Fruchtfleisch der Kaffee Früchte zerdrückt und durchgeht einen Gärungsprozess. Das Ergebnis eines Fangs in einem offenen Kaffee-Lagerraum, über gärenden Kaffee Früchten, ist in Tabelle II, E verzeichnet. Auffallend ist der grosse Anteil *D. latifasciaeformis*, *D. melanogaster* und *D. ananassae* sowie das Vorkommen von *D. repleta*.

**W i l d w a c h s e n d e F r ü c h t e .** — Auf Früchten der Oelpalme (*Elaeis guineensis*), im Wald um die Plantage bei Abidjan, VII.1951 wurde neben den üblichen Fruchtfressern *D. agamse* in der grössten von mir beobachteten Konzentration festgestellt. Der Kropf und der übrige Darmtraktus aller Individuen dieser Art waren gefüllt mit dem roten, öligen Saft der Palmfrüchte.

Auf Früchten von *Ficus spec. (mucoso ?)*, Waldrand bei M'Bettie, IX. 1951: ausser einigen ubiquitären Fruchtfressern (S. 6) die seltenen Arten *Lissocephala sanu* und die Arten der *fima*-Gruppe *D. abron*, *D. abure*, *D. akai* und Arten des *dyula*-Komplexes. *L. sanu* hielt sich ausschliesslich auf den am Baum reifenden Früchten auf, auf den am Boden liegenden fehlte sie.

Auf den gelben Früchten von *Turraeanthus africana* Wald Bimbresso, X. 1951: Ergebnis in Tabelle II, F.

Auf den gelben Früchten von *Pinalima Elliottii*, Reservat Banco, IX. 1951: Ergebnis in Tabelle II, G. Die Ergebnisse von Fängen über diesen beiden Früchten sind etwa gleichzusetzen, mit folgender Ausnahme: auf *P. Elliottii* trat *D. pruinosa* mit Regelmässigkeit auf, auf den andern Früchten fehlte die Art.

Auf den grossen, grünen Früchten von *Conopharyngia durissima* Reservat Banco, IX.-X.1951: Ergebnis in Tabelle II, H. Bemerkenswert sind der hohe Anteil von *D. mokonfim* und *D. moronu* sowie das Vorkommen von *M. sunguru*.

In allen diesen Fällen wurde über den Früchten gesammelt, die sich auf dem Waldboden zersetzten. Die Früchte der letztgenannten drei Pflanzenarten enthalten Latex. Die Früchte von *Conopharyngia durissima* machen offenbar schon am Baum einen Gärungsprozess durch. Wenn sie abfallen, spalten sie sich in zwei Teile, wobei kein Milchsaft sichtbar wird, und kurz nachher finden sich

*Drosophila*-Arten darauf ein. Aus Früchten, die mit dem Messer zerschnitten werden, tritt Milchsaft aus, und sie zeigen keine Wirkung als *Drosophila*-Köder.

**P a l m s a f t .** — Über Palmwein, der aus gefällten Palmen (*Raphia spec.*) gewonnen wird sowie auf der Schnittfläche der Palmstrünke sammeln sich mit Regelmässigkeit Schwärme von *Drosophila* an. Bei M'Bettie stellte ich über Palmstrünken insgesamt 31 *Drosophiliden*arten fest (Tab. II, I). Interessant ist das Vorkommen von nicht weniger als 13 Arten des Subgenus *Pholadoris* auf dem gleichen Substrat; sie dominieren als Gesamtheit auf dem Palmsaft<sup>1</sup>.

**B a u m s a f t .** — Auf den Schnittflächen und Verwundungen und auf den entrindeten Stämmen und Rindenstücken der Mahagonibäume Acajou (*Khaya ivorensis*), Macoré (*Mimusops Heckelii*) und Tiaman (*Entandophragma angolense*) sowie auf den Verwundungen anderer Baumarten stellte ich im Wald von M'Bettie (VIII.-IX. 1951) 23 *Drosophiliden*arten fest (Tab. II, K). Ein ähnliches Ergebnis erhielt ich bei Fängen im Holzfällerplatz bei Bimbresso (IX. 1951). Auffallend ist der grosse Artenreichtum und charakteristisch ist das Vorkommen von *D. mokonfim*, *D. triangulifer*, *D. lambi*, *D. dibi* und von *Chymomyza*- und *Neotanygastrella*-Arten. An einem blutenden Baum im Reservat Banco fand ich *M. bombax* und *M. sunguru*.

**P i l z e .** — Über nicht bestimmten Hut- und Baumpilzen fing ich folgende Arten:

Alle in dieser Arbeit erwähnten Arten von *Mycodrosophila*, ausser *M. bombax*;

alle Arten von *Leucophenga* und *Hirtodrosophila*;

*D. dibi*, *D. diama*, beide Arten sehr häufig;

*D. mokonfim*, ziemlich selten;

*D. séguyi*, *D. latifasciaeformis*, *D. moronu*, *D. kuoni* und *D. triangulifer*, alle sehr selten.

**F a l l a u b .** — Streiffänge über Fallaub ergaben die Arten von *Phortica*, *Microdrosophila*, *Oxystyloptera* und *Dichaetophora*.

**B l u m e n .** — Einige *Drosophiliden*-Arten erwiesen sich als Blütenbesucher. Ich machte folgende Feststellungen über ihr Vorkommen in Blumen:

<sup>1</sup> Vergl. «The order of attraction of *Drosophila* species to cut palm trees;» erscheint 1955 in der Zeitschrift Ecology.

In den Blüten von *Ipomaea involuata* (*Convolvulaceae*), in *Hibiscus sumatrensis* (*Malvaceae*), in *Canna indica* und in einer nicht bestimmten *Datura*-Art kam *D. aterrima* vor. In der Plantage bei Abidjan ist *Ipomaea involuata* ein häufiges Unkraut. Im Juli 1951 waren die Blüten relativ selten, zu diesem Zeitpunkt konnte man in jeder Blüte mit Sicherheit ca. 10 Individuen von *D. aterrima* feststellen, auch in denjenigen Blüten, die sich während der Mittags-hitze und über Nacht schlossen. Ende IX. bis Anfang X. war das Feld bedeckt mit Blüten von *Ipomaea involuata*, zu dieser Zeit konnte ich in keiner der vielen von mir untersuchten Blüten mehr *D. aterrima* feststellen, dagegen kam die Art in der frisch erblühten Blume von *Hibiscus* vor. Ebenso häufig wie anfänglich in *Ipomaea* war *D. aterrima* in M'Bettie auf den vielen, um die Häuser angepflanzten Blüten von *Canna indica*. Die *Daturablüten*, in denen die Art festgestellt wurde, befanden sich in einem Negerdorf (M'Bettie, IX. 1954).

In den violetten, grossen Kronröhren von *Aframomum crispdatum* (*Zingiberaceae*), im Waldinnern längs der Strasse bei M'Bettie, VIII. 1951, kamen in jeder Blüte einige Individuen von *Drosophila* vor, von folgenden Arten: *D. dyaramankana*, *D. sogo*, *D. tibudu*, *M. suma* und eine nicht bestimmte *Pholadoris*-art, ähnlich *D. mokonfim*.

In den grossen Blüten von *Crinum giganteum* (*Amaryllidaceae*), im Reservat Banco, IX. 1951, wurde ebenfalls *M. suma* festgestellt, allerdings nur ein Individuum in einer grossen Anzahl von untersuchten Pflanzen.

Diese Blütenbesucher stammen aus verschiedenen systematischen Gruppen: *D. aterrima* sowie die *mokonfim*-ähnliche Form sind *Pholadoris*-Arten, *D. dyaramancana* und *D. tibudu* gehören dem Subgenus *Drosophila* an, *M. suma* ist eine *Mycodrosophila* und *D. sogo* steht *Mycodrosophila* ebenfalls nahe. Nach meinen Ergebnissen halten sich alle mit Ausnahme von *D. dyaramankana* ausschliesslich in Blüten auf. Als interessante Konvergenzerscheinung kann bewertet werden, dass *D. aterrima*, *D. suma* und *Phloridosa*-Arten (STURTEVANT, 1942), alles Blütenbesucher, filamentlose Eier besitzen.

Die kleine Trockenzeit, während welcher ich sammelte, ist arm an Blüten. Es würde interessant sein, zur Regenzeit weitere Blüten auf *Drosophiliden* hin zu untersuchen.

4. ZUSAMMENSETZUNG DER ERFASTEN *Drosophiliden*-FAUNA

Folgende Genera sind in den Fängen vertreten: *Leucophenga* (8 Arten), *Phortica* (1), *Chymomyza* (4), *Neotanygastrella* (5), *Mycodrosophila* (11), *Zaprionus* (11), *Microdrosophila* (2), *Oxystyloptera* (2), *Lissocephala* (1) und *Drosophila* (54). Das Genus *Drosophila* hat am meisten Arten, tritt aber gegenüber den anderen Genera im Vergleich zur nearktischen *Drosophiliden*fauna an Bedeutung zurück.

Innerhalb *Drosophila* überwiegt *Pholadoris* mit 19 Arten als formenreichstes Subgenus. Ein Teil der südostasiatischen Arten DE MEIJERES dürfte ebenfalls *Pholadoris* angehören (S. 116). Somit liegt das Artbildungszentrum des Subgenus wahrscheinlich im äthiopisch-orientalischen Gebiet. Die von mir festgestellten Arten des Subgenus sind fast durchwegs wildbiotopisch. Zwei von ihnen (*D. brunnea* und *D. pugionota*) sind mit Arten aus SO-Asien identifizierbar. Als zweitgrösstes Subgenus folgt *Sophophora* mit 5 Arten der *melanogaster*-Gruppe und 10 Arten der *fima*-Gruppe (neu). Vertreter der übrigen Gruppen fehlen. Wie in Amerika reicht somit die *obscura*-Gruppe auch in Afrika nicht in den tropischen Bereich und erweist sich als rein holarktisch. Das Subgenus *Drosophila* zählt nur 6 Arten und bleibt damit unbedeutend, während es im nearktisch-neotropischen Gebiet überwiegt. *Hirtodrosophila* und *Dichaetophora* sind mit je 3 Arten vertreten.

Nach PATTERSON und WHEELER (1949, S. 208) sind 35 äthiopische *Drosophila*-Arten bekannt. Selbst wenn diese Zahl um die an der Elfenbeinküste neu gefundenen Arten vermehrt wird, ergibt sich noch kein vollständiges Bild vom Artenreichtum im äthiopischen Gebiet. Während meiner Sammeltätigkeit erfasste ich zweifellos nur einen Bruchteil der westafrikanischen und somit einen noch kleineren Teil der gesamt-äthiopischen *Drosophila*-fauna.

Sowohl über die äthiopische wie die holarktisch-neotropische Region verbreitet sind lediglich die Kulturgänger (*D. repleta*, *melanogaster*, *simulans*, *mirim* = *latifasciaeformis*).

Ein Vergleich der äthiopischen mit den orientalischen Arten wird erschwert durch den Umstand, dass das tropische Gebiet

reich an kryptischen Arten ist, welche morphologisch nur schwer unterschieden werden können, während andererseits die älteren Artbeschreibungen vielfach kurz und zu wenig aufschlussreich sind. Daher fehlen die nötigen Informationen, um die weite oder geringe Verbreitung der meisten Arten diskutieren zu können. Immerhin ist es wahrscheinlich, dass das orientalische und äthiopische Gebiet viele gemeinsame, wildbiotopische Arten besitzen, nachdem bereits eine Reihe von Wildbiotop-Arten in beiden Regionen festgestellt wurden (*D. pugionota*, *brunnea*, *L. halteropunctata*; siehe auch DUDA 1939/40).

##### 5. RASSENBILDUNG ALS MERKMAL DER TROPISCHEN FAUNA.

Bei fast jeder systematischen Gruppe begegnete ich Komplexen von kryptischen Formen und dies vor allem bei Arten, die, nach den Fangdaten beurteilt, ökologisch stark spezialisiert (stenök) und über das Exkursionsgebiet diskontinuierlich verbreitet sind. In einigen Fällen bewertete ich diese Formen als kryptische Arten, in anderen Fällen als „abweichende Form“ (S. 4), wobei im zweiten Fall noch nicht entschieden wird, ob es sich um separate Arten oder um ökologische oder geographische Rassen derselben Art handelt (vergl. *M. nigerrima*-Komplex, S. 70). Starke ökologische Spezialisierung ist eine Möglichkeit, der grossen Konkurrenz im artenreichen, tropischen Urwald standzuhalten (DOBZHANSKY, 1950), und sie wird zweifellos von vielen Arten ausgenutzt. So machte ich bei Fängen über *Raphia*-Palmen (S. 9) die Beobachtung, dass eine Gruppe von *Pholadoris*-Arten kurz nach dem Fällen der Bäume dominiert und später allmählich ganz verschwindet, eine zweite Gruppe sich erst einige Tage nach dem Fällen einstellt, eine dritte Gruppe noch später, wenn die Schnittfläche des Strunkes bereits mit Algen überzogen ist (Fänge an aufeinanderfolgenden Tagen zur gleichen Tageszeit, etwa 5000 Individuen gezählt — s. S. 9).

Eine diskontinuierliche Verbreitung stenöker Arten ist verständlich, wenn die besonderen Vegetationsverhältnisse berücksichtigt werden. Sie sind im tropischen Urwald gekennzeichnet durch grossen Artenreichtum der Vegetation auf kleinem Areal (DOBZHANSKY, 1950). Damit werden die einzelnen Individuen

der gleichen, selteneren Pflanzenart weit voneinander separiert. *Drosophiliden*-Arten, die sich auf seltenere Futterquellen spezialisieren, machen die diskontinuierliche Verbreitung der Wirtspflanze mit und sind daher in getrennte Populationen aufgesplittert, in denen Änderungen im Sinn von genetischer Oszillation eine grössere Rolle spielen dürfte als bei den ubiquitären Allesfressern und bei den meisten Arten der gemässigten Zone. Der tropische Urwald stellt daher nicht nur ein Archiv für alte Formen dar, sondern bildet anderseits ein Zentrum intensiver evolutiver Divergenz.

## II. TEIL

### BESTIMMUNGSSCHLÜSSEL

Berücksichtigt sind lediglich die von mir festgestellten Genera und Arten. Es handelt sich ausschliesslich um *Drosophiliden* mit folgenden Merkmalen: Arista mit mehreren langen Haaren, unten mindestens mit einem Haar; Postvertikale deutlich (ausser bei *Chymomyza*); zweite Basal- und Discoidalzelle miteinander verschmolzen (ausser bei einer *Phortica*-ähnlichen Art, S. 36); Subcosta rudimentär.

- |   |    |
|---|----|
| 1. Zweite Basal- und Discoidalzelle durch Querader getrennt.<br>2 lange Präskutellare. Arista ohne Endgabel, basal oben mit 3,<br>unten 2 Strahlen. Carina fehlend. Wangen schmal . . . . .   | 15 |
| — Keine Querader zwischen zweiter Basal- und Discoidalzelle   | 2  |
| 2. Gesicht flach oder höchstens schwach gekielt . . . . .   | 3  |
| — Gesicht mindestens im oberen Teil mit nasenförmig vorstehen-<br>der Carina . . . . .  | 5  |
| 3. Schlanke Arten. Beine lang und dünn. Femur, Tibia und erstes<br>Tarsenglied der Vorderbeine schwärzlich, übrige Beinpartien<br>weisslich bis bräunlich . . . . .   | 4  |
| — anders als unter 3. Präskutellaren lang. Hintere Orbitale näher<br>der inneren Vertikalen als der proklinierten Orbitalen oder in<br>der Mitte zwischen ihnen stehend. Dritter Costalabschnitt<br>unten mit ca. 7 kurzen Dornen (Abb. 2, S. 26) . . . . . | 8  |
| 4. Vordere reklinierte Orbitale gross, vor der proklinierten<br>stehend. Vordere Skutellaren konvergent. Flügel mit weisser<br>Spitze, Costa schwärzlich . . . . .  | 16 |

Orbitale ähnlich wie bei <i>Drosophila</i> . Vordere Skutellaren divergent. Flügel einheitlich gelblich. Skutellum mit weisslichem Apikalfleck . . . . .	19
5. Mesonotum mit 4 silberweissen, dunkel gesäumten Längsstreifen; die 2 mittleren setzen sich auf das Skutellum und auf die Stirn fort (Abb. 98, S. 82). Carina kräftig. Zweite Orbitale etwa in der Mitte zwischen den andern beiden und etwa $\frac{2}{3}$ so lang wie diese. Sterno-Index 0,4—0,6 . . . . .	32
— Ohne diese Kombination von Merkmalen . . . . .	6
6. Mesonotum schwarz, glänzend, hochgewölbt. Erster Costalabschnitt apikal verbreitert und geschwärzt . . . . .	23
— Mesonotum schwarz, glänzend, hochgewölbt, jedoch erster Costalabschnitt apikal weder verbreitert noch verdunkelt. Scheitel neben dem Stirndreieck mit weissgelben Flecken. Augen leuchtend rot . . . . .	31
— Ohne diese Kombinationen von Merkmalen . . . . .	7
7. Längenabstand zwischen den Dorsozentralen gross. Orbiten breit bis zur Bogennaht reichend. Flügel etwas zugespitzt. Erster Costalabschnitt über den distalen Costalbruch hinaus verlängert. 4th vein-Index gross (3,5—5,0). Hintere Skutellaren parallel oder divergierend . . . . .	41
— Ohne diese Kombination von Merkmalen . . . . .	44

### Genus *Leucophenga*.

8. Flügel mit 4 schwärzlichen Querbänden, Flügelspitze weiss. 4—6 Reihen Akrostichalhaare. Costal-Index ca. 1,0 <i>L. cuthbertsoni</i> , S. 32	
— Flügel ohne Querbänden. 8—12 Reihen Akrostichalhaare. . . . .	9
9. Erste Längsader ausgedehnt bewölkt . . . . .	10
— Erste Längsader nicht oder kaum dunkler als die anderen, nicht bewölkt . . . . .	12
10. Taster gross, breit, flach, hell gelbbraun. Dritter bis fünfter Tergit schwarz mit gelben, paramedianen Vorderrandflecken <i>L. guro</i> , S. 35	
— Taster linear oder keulenförmig . . . . .	11
11. Taster dünn, linear. Skutellum schwarzbraun. Zweiter bis sechster Tergit schwarz, dritter mit zwei gelben, paramedianen Vorderrandflecken . . . . . <i>L. setulosa</i> , S. 32	
— Taster keulenförmig. Skutellum schwärzlich braun, apikal weisslich gesäumt. Tergite siehe Abb. 10, S. 33 <i>L. sema</i> , S. 32	
12. Taster gross, breit, flach, schwarz. Skutellum schwarzbraun, apikal weisslich gesäumt. Dritter und vierter Tergit ganz schwarz . . . . . <i>L. yaure</i> , S. 34	
— Taster linear oder keulenförmig, gelbbraun. . . . .	13

13. Skutellum in der basalen Hälfte hellbraun, im apikalen Viertel weiss, im präapikalen schwärzlich . . . *L. proxima*, S. 27  
 — Skutellum einfarbig . . . . . 14
14. Taster dünn, linear. Tergite gelb, auf dem zweiten bis sechsten mit schwarzen Flecken . . . *L. halteropunctata*, S. 29  
 — Taster keulenförmig. Tergite gelbbraun, dritter bis fünfter mit schwärzlicher, vorn diffus begrenzter Hinterrandbinde und einem schwärzlichen Medianstreifen . *L. subvittata*, S. 31

Genus **Phortica**.

15. Nur eine Art . . . . . *P. sobodo*, S. 36

Genus **Chymomyza**.

16. Mesonotum einheitlich dunkelbraun bis schwarzbraun. Orbiten ziemlich breit (Abb. 23, S. 40), glänzend . . *C. mafu*, S. 43  
 — Mesonotum vorn braun, hinten gleichfarbig oder dunkler . . 17
17. Mesonotum einfarbig hellbraun. Tergitseiten bei ♂ siehe Abb. 24, S. 45 . . . . . *C. avikam*, S. 44  
 — Mesonotum anders gefärbt. Tergitseiten geradlinig oder bogenförmig begrenzt . . . . . 18
18. Mesonotum vorn braun, hinten dunkelbraun bis schwarz  
*C. bambara*, S. 41  
 — Mesonotum hellbraun mit einem dunkelbraunen Medianstreif, der sich hinten verbreitert. Skutellum dunkelbraun.  
*C. lahu*, S. 45

Genus **Neotanygastrella**

19. Mesonotum und Skutellum einheitlich schwarzbraun.  
*N. miti*, S. 52  
 — Mesonotum braun mit dunklerem Medianstreif . . . . . 20
20. Gesicht mit schwarzbraunem Medianstreif. Femora der Vorderbeine bei ♂♂ mit schwärzlichem Längswisch.  
*N. naboika*, S. 53  
 — Gesicht ohne Medianstreif, Femora ohne Längswisch . . . . . 21
21. Augen schwärzlich weinrot. Gesicht und Taster bräunlich gelb. Grosse Art (3,0—3,9 mm) . . . . . *N. africana*, S. 48  
 — Augen leuchtend rot. Gesicht und Taster weissgelb. Kleinere Arten (2,1—2,9 mm) . . . . . 22
22. Skutellum ausser dem hellen Apikalfleck schwarzbraun bis schwarz. Mesonotum hellbraun mit einem breiten, schwarzbraunen Medianstreif, der den ganzen Raum zwischen den Dorsozentralen ausfüllt . . . . . *N. makore*, S. 51  
 — Skutellum braun. Medianstreif auf dem Mesonotum schmaler und heller . . . . . *N. abbe*, S. 50

Genus **Mycodrosophila**

23. Vordere Dorsozentralen klein, höchstens halb so lang wie die hinteren. Arista hinter der Endgabel unten nur mit einem Strahl, ausnahmsweise 2 Strahlen . . . . . 24  
 — 3 Paare Dorsozentrale. Arista hinter der Endgabel unten mit 3—4 Strahlen. Hinten 4, vorn 6 Reihen Akrostichalhaare . . . . . 30
24. Pleuren oberhalb einer schrägen Grenzlinie schwarz, darunter einheitlich blassgelb (Abb. 43, S. 58) . . . . . 26  
 — Ähnlich, jedoch einige Pleurenteile dunkler . . . . . 25  
 — Pleuren schwarzbraun bis schwarz wie das Mesonotum. Abdomen schwarz mit silbrig schimmernden Bereichen  
*nigerrima*-Komplex, S. 70
25. Sternopleuren und Beine graubraun . . . *M. ditan*, S. 63  
 — untere Pleurenteile, Coxen und die Femora der Vorderbeine einheitlich graubraun . . . . . *M. atie*, S. 69
26. Flügel gelblich, einzige Zeichnung ein diffus begrenzter, dunkler Fleck unterhalb des geschwärtzten Endes des ersten Costalabschnitts . . . . . 27  
 — Flügel noch mit weiteren Flecken oder Binden . . . . . 29
27. 12 Reihen Akrostichalhaare.  
 Siehe abweichende Formen von *M. ditan*, S. 65  
 — 10 Reihen Akrostichalhaare. Flügel farblos, Adern blass gelblich, der dunkle Flügelfleck kaum sichtbar, Tergite siehe Abb. 59 u. 60 . . . . . *M. suluma*, S. 61  
 — 8 Reihen Akrostichalhaare . . . . . 28
28. Erster Tergit gelb mit schwarzen Seitenflecken, zweiter Tergit gelb mit schwarzer Hinterrandbinde, die vorn 3 Ausbuchtungen zeigt . . . . . *M. adyala*, S. 66  
 — Erster Tergit ohne schwarze Seitenflecken, Hinterrandbinde des zweiten Tergits ohne die drei Ausbuchtungen, höchstens einer Aufhellung und Verschmälerung in der Medianen.  
*M. fracticosta*, S. 57
29. 4 Reihen Akrostichalhaare. Vordere Skutellaren divergent. Flügel siehe Abb. . . . . *M. kabakolo*, S. 75  
 — 12—14 Reihen Akrostichalhaare. Vordere Skutellaren konvergent. Flügel siehe Abb. . . . . *M. gaku*, S. 65
30. Ganzes Tier schwarz, mit Silberflecken auf Mesonotum, Stirn, Fühler, Carina und Wangen . . . . . *M. bombax*, S. 79
31. Gelblicher Apikalfleck auf dem Skutellum. 4 Reihen Akrostichalhaare . . . . . *M. sunguru*, S. 77

Genus **Zaprionus**.

32. Femur der Vorderbeine mit einem Tuberkel, auf dem eine Borste steht, und daneben einem hakenförmigen Gebilde (Abb. 99, S. 82) . . . . . *Z. tuberculatus*, S. 87

- Femur der Vorderbeine mit ca. 4 kräftigen Borsten, von denen an der Basis kleine, dornartige Plättchen rechtwinklig ab- stehen (Abb. 100, S. 82) . . . . . 33
- Femur anders bedornt . . . . . 35
- 33. Körperfarbe braun, Flügel bräunlich . . . *Z. koroleu*, S. 86
- Körperfarbe gelbbraun, Flügel gelblich. Die 4 Femurborsten samt den rechtwinklig abstehenden Plättchen sitzen auf kleinen Tuberkeln, von denen der proximalste am grössten ist . . . . . 34
- 34. Kleine, dunkle Flecken an der Basis der Borsten, die auf den Hinterrändern der Tergite stehen. Wangen ca. 1/5 des längsten Augendurchmessers breit . . . . . *Z. vittiger*, S. 84
- Keine oder kaum sichtbare Flecken an der Basis der Tergit- Hinterrandborsten. Wangen 1/6—1/7 des längsten Augen- durchmessers breit . . . . . *Z. n. sp.*, aff. *vittiger* S. 85
- 35. Ausser der normalen Femurborstellung eine Reihe von kleinen, schwarzen Dornen distal am Femur der Vorderbeine  
*Z. armatus*, S. 90
- Ohne Dornenreihe . . . . . 36
- 36. Mesonotum und Skutellum zwischen den beiden mittleren Streifen schwarz. Skutellum mit weissem Apikalfleck.  
*Z. ghesquièrei*, S. 88
- Mesonotum und Skutellum hell- oder dunkelbraun, Skutellum ohne weissen Apikalfleck . . . . . 37
- 37. Mesonotum ziemlich dunkel oliv-braun . . . . . 38
- Mesonotum hellbraun oder gelbbraun . . . . . 39
- 38. Auf der Stirn vor den Ozellen ein feiner, weisser Medianstreif  
*Z. inermis*, S. 89
- Ohne weissen Stirn-Medianstreif. Flügel ziemlich dunkel bräunlich, der Flügel-Vorderrand noch etwas dunkler braun gesäumt . . . . . *Z. niabu*, S. 92
- 39. Flügel stark glänzend, bräunlich . . . . . *Z. badyi*, S. 93
- Flügel gelblich oder farblos . . . . . 40
- 40. ♂♂ mit gelbem, bürstenartigen Haarbesatz auf dem proximalen Tarsenglied der Vorderbeine . . . . . *Z. arduus*, S. 91
- ♂♂ ohne diese bürstenartige Bildung . . . *Z. neglectus*, S. 91
- 41. Hintere Skutellaren parallel. 3 Paare Dorsozentralborsten. Mittlere Orbitale klein. Stirn vorn etwa 1,5 mal so breit wie hoch . . . . . 42
- Hintere Skutellaren divergent. 2 Paare Dorsozentralborsten. Mittlere Orbitale fehlt. Stirn doppelt so breit wie hoch . . . 43

**Genus Oxystyloptera.**

- 42. Tergite schwärzlich braun . . . . . *O. mamaru*, S. 100
- Tergite hell gelbbraun wie Kopf und Thorax, mit dunkel- braunen Hinterrandsäumen . . . . . *O. sexsetosa*, S. 99

Genus **Microdrosophila**.

43. Vordere Skutellaren parallel. 8 Reihen Akrostichalhaare  
*M. mabi*, S. 94  
 — Vordere Skutellaren divergent. 6 Reihen Akrostichalhaare  
*M. korogo*, S. 97

Genus **Drosophila**.

44. Augen mit schräg nach vorn unten gerichtetem Längsdurchmesser. Zwischen den vorderen Dorsozentralen 4 Reihen Akrostichalhaare, weiter vorn 4 oder 6. Ozellenfleck seitlich gerundet. Abdomen und Thorax schmal . . . . . 56  
 — Längster Augen-Durchmesser nach unten gerichtet. Ozellenfleck dreieckförmig. Abdomen und Thorax nicht auffallend schlank . . . . . 45  
 45. Drittes Fühlerglied etwa 2 mal so lang wie breit, lang behaart. Arista hinter der Endgabel unten nur mit einem Strahl, ausnahmsweise 2 Strahlen. Carina meist klein. Präapikale nur auf den Tibien des dritten Beinpaares. Sterno-Index 0,5—0,7. Nur eine Orale . . . . . 58  
 — Ohne diese Kombination von Merkmalen . . . . . 46  
 46. 2 Präskutellaren vorhanden, oft nicht viel länger als die Akrostichalhaare oder sonst schwer zu sehen . . . . . 47  
 — Ohne Präskutellaren . . . . . 48  
 47. Thorax gelb mit 9 dunkeln Längsstreifen . . . . . 55  
 — Thorax anders gefärbt. Sterno-Index ca. 0,8; bei den meisten Arten ist die mittlere Sternopleurale etwa so lang wie die vordere. Arista mit Endgabel und oben 3—5, unten meist 2 Strahlen (ausnahmsweise 3). Nur eine grosse Orale (2 bei *D. anyi*, S. 145). Mittlere Orbitale bei den meisten Arten etwa halb so lang wie die dritte . . . . . 60

Nicht klassifizierte Arten:

48. Thorax und ganze Stirn stark glänzend, bräunlich gelb, Tergite schwarz, stark glänzend. Costa bis zur Mündung der dritten Längsader schwarz und schmal schwärzlich gesäumt  
*Lissocephala sanu*, S. 202  
 — Ohne diese Kombination von Merkmalen . . . . . 49  
 49. Mesonotum braun, mit Hochglanz, Pleuren weisslich gelb. Erster Abdominaltergit und Basis des zweiten Tergits braungelb, der Hinterrand des zweiten und die übrigen Tergite dunkel graubraun. Die Seiten der Tergite sind aufgehellt, und alle Tergite glänzen stark. Eine Borste vor dem distalen Costalbruch. Costal-Index ca. 3,2 . . . . . *D. kuoni*, S. 190

- Ohne diese Kombination von Merkmalen . . . . . 50
- 50. 4 Reihen Akrostichalhaare. Stirn matt, längs der Bogennaht gelblichweiss. Mesonotum matt, dunkelbraun, mit 3 helleren Längsstreifen sowie lateral und auf dem Skutellum mit weiteren, hellen Zonen. Abdominaltergite gelb, auf dem zweiten bis sechsten Tergit mit paramedianer, brauner, U-förmiger Zeichnung und braunen Säumen an den Tergitseiten  
*D. diama*, S. 192
- Ohne diese Kombination von Merkmalen . . . . . 51
- 51. Skutellum schwarzbraun wie das Mesonotum, mit leuchtend weissem, rundem Apikalfleck. Abdominaltergite gelb mit dunkeln Hinterrandbinden, die median unterbrochen und paramedian ausgebuchtet sind. Vordere Skutellaren divergent. Analquerader fehlend oder undeutlich. Costal-Index 1,0—1,1  
*D. tibudu*, S. 194
- Ohne diese Kombination von Merkmalen . . . . . 52
- 52. Stirn, Mesonotum, Skutellum und Abdominaltergite schwarzbraun, matt. Der Hinterrand des dritten Tergits und der Vorderrand des vierten sind stark bereift, wodurch eine leuchtend gelblich weisse, schmale Querbinde in der Mitte des Abdomens entsteht. Costal-Index 1,0—1,2. 6 Reihen Akrostichalhaare, vordere Skutellaren konvergent, Sterno-Index 0,6. 2 Orale, Wange schmal . . . . . *D. sogo*, S. 198
- Ohne diese Kombination von Merkmalen . . . . . 53
- 53. Stirn und Mesonotum schwarzbraun, matt. Pleuren ähnlich wie bei *Mycodrosophila* weisslich gelb unterhalb einer schrägen Grenzlinie, darüber schwarzbraun. Tergite wie der Thorax dorsal schwarzbraun, lateral graugelb. Flügelfläche dunkel bräunlich grau. Beine hell graugelb, Klauen sowie ein auffallender Dornenbesatz auf dem ersten und zweiten Tarsenglied der Vorderbeine (Abb. 215, S. 201) schwarz. Costal-Index 1,1—1,2. Kräftige Borsten auf der Costa bis zur Mündung der dritten Längsader . . . . . *D. suma*, S. 200
- Ohne diese Kombination von Merkmalen . . . . . 54
- 54. Sterno-Index 0,6 oder kleiner. Hinterrandbinden der Tergite, wenn vorhanden, in der Mitte nicht unterbrochen oder ausgebuchtet. Wangen 1/10 des längsten Augendurchmessers breit oder schmäler. Mittlere Orbitale fein, 1/3—1/4 der dritten. Männchen mit oder ohne Geschlechtskämme an den Tarsen der Vorderbeine. Hintere Arme der Malpighischen Gefässe mit freien Enden. Ventrals Receptaculum kurz und wenig spiralisiert. Eier mit 2 Filamenten . . . . . 76
- Sterno-Index 0,6 oder grösser. Hinterrandbinden der Tergite, wenn vorhanden, in der Medianen ausgebuchtet, unterbrochen oder aufgehellt, wenigstens auf den proximalen Tergiten. Wangen mindestens 1/8 des längsten Augendurchmessers breit.

- Mittlere Orbitale  $\frac{1}{3}$  der dritten oder grösser. Männchen ohne Geschlechtskämme. 2 Borsten vor dem distalen Costalbruch. Hintere Arme der Malpighischen Gefässe mit sich berührenden Enden oder terminal miteinander verschmolzen. Ventrals Receptaculum lang, spiralisiert. Eier mit 3—4 Filamenten . . . 86
- Sterno-Index 0,75, Tergite braun mit schwarzen Hinterrandsäumen, die vorderen median undeutlich unterbrochen. Wange unten  $\frac{1}{20}$ , hinten  $\frac{1}{10}$  des längsten Augendurchmessers breit. Mittlere Orbitale  $\frac{1}{2}$  der ersten. Nur eine Borste vor dem distalen Costalbruch. Grosse Art (3,0—4,1 mm). Mesonotum hellbraun. Hintere Arme der Malpighischen Gefässe mit freien Enden . . . . . *D. comoe*, S. 205
55. Kleine Art (1,3—2,1 mm). Vordere Skutellaren divergent. Costal-Index 1,4—1,7 . . . . . *D. dyaramankana*, S. 196

Subgenus **Dichaetophora**

56. Vordere Dorsozentralen klein oder fehlend. Mesonotum hell graubraun . . . . . 57
- vordere Dorsozentralen gross, ziemlich weit vor den hinteren stehend. Mesonotum dunkelbraun . . . *D. suruku*, S. 107
57. Mesonotum einheitlich graubraun und weisslich bereift. Gesicht oberhalb der Oberlippe mit einem schwarzen Querbändchen . . . . . *D. agbo*, S. 104
- Mesonotum mit 2 weisslichen Längsstreifen, hervorgerufen durch dichtere Bereifung. Gesicht ohne oder nur mit einem hellen Querbändchen . . . *D. n. sp.*, aff. *aberrans*, S. 106

Subgenus **Hirtodrosophila**

58. Mesonotum gelbbraun, etwas glänzend. Flügel farblos. 10—12 Reihen Akrostichalhaare . . . . . *D. akabo*, S. 109
- Mesonotum graubraun, kaum glänzend. Flügel graubräunlich. 8 Reihen Akrostichalhaare . . . . . 59
59. Pleuren hell graubraun mit 3 undeutlich begrenzten, etwas dunkleren Längsstreifen. Flügel ziemlich stark bräunlich *D. vina*, S. 112
- Pleuren einheitlich dunkler graubraun als das Mesonotum *D. sanyi*, S. 113

Subgenus **Pholadoris**

60. Nur 2 grosse Sternopleurale . . . . . 61
- 3 grosse Sternopleurale . . . . . 62
61. Hinten 4, vorn 6 Reihen Akrostichalhaare. Mesonotum matt, braun, mit 4 Silberstreifen ähnlich wie bei *Zaprionus* *D. akaju*, S. 155

- 8 Reihen Akrostichalhaare. Mesonotum dunkelbraun mit drei schwarzbraunen Längsstreifen. Skutellum schwarzbraun, apikal mit einem gelblich weissen Fleck *D. brunnea*, S. 153
62. Mesonotum schwarz . . . . . 63
- Mesonotum hell gelbbraun bis schwarzbraun . . . . . 67
63. Zweite Orbitale  $\frac{3}{5}$  bis  $\frac{3}{4}$  der andern beiden. Alle Kopfborsten sind relativ kurz und dick, die Aristastrahlen gerade und ungewöhnlich kurz. Augen schwärzlich dunkelrot, Gesicht und Rüssel schwarzbraun . . . . . *D. aterrima*, S. 151
- Proklinierte Orbitale fehlend, erste (reklinierte)  $\frac{1}{3}$  der zweiten. Ganze Stirn einschliesslich Stirnstriemen glänzend. Alle Tergite schwarz . . . . . *D. adyukru*, S. 138
- Proklinierte Orbitale vorhanden, zweite  $\frac{1}{2}$  der dritten. Kopfborsten von normaler Grösse. Stirnstriemen matt. Mesonotum tief schwarz, stark glänzend . . . . . 64
64. Vordere Skutellaren parallel bis divergent . . . . . 65
- Vordere Skutellaren konvergent . . . . . 66
65. Femora schwarzbraun mit Ausnahme der distalen Hälfte der Hinterfemora . . . . . *D. mokonfim*, S. 131
- Die ganzen Femora aller Beinpaare schwarzbraun  
*D. triangulifer*, S. 133
- Beine gelb . . . . . *D. lambi*, S. 136
66. Erster Tergit gelb, die folgenden Tergite schwarz. Zweiter bis vierter Tergit mit medianem, breitem, blassgelbem Vorderrand sowie mit einer schmalen, medianen Aufhellung der schwarzen Hinterrandpartie . . . . . *D. moronu*, S. 134
- vorderstes Stirndrittel gelbbraun, dahinter dunkler bis schwarz. Tergitseiten schwarz. Stirndreieck stark glänzend  
*D. lambi* p.p., S. 136
- ganze Stirn schwarz, nur bei jungen Tieren vorn schmal schwärzlich rotbraun. Tergitseiten mehr oder weniger breit farblos gesäumt . . . . . *D. senujo*, S. 137
67. Vordere Skutellaren konvergent . . . . . 68
- Vordere Skutellaren parallel bis divergent . . . . . 74
68. Mesonotum gräulich hellbraun. Carina zwischen den zweiten Fühlrgliedern sehr breit, mit flachem Rücken, unten noch breiter, knollenförmig . . . . . *D. mbettie*, S. 149
- Carina schmaler . . . . . 69
69. Mesonotum gelbbraun bis hellbraun . . . . . 70
- Mesonotum braun bis schwarzbraun . . . . . 72
70. Ganze Stirn fein lederartig gerunzelt und stark seidenglänzend, im vorderen Drittel braun, dahinter dunkelbraun bis schwarzbraun. Tergite schwarzbraun, bei ♀♀ mit farblosen Seitenrändern. Bei einem Teil der ♂♂ ist die proklinierte Orbitale verdickt und steht aufrecht auf einem kleinen Höcker  
*D. pugionota*, S. 140

- Stirn mit Ausnahme der Orbiten und des Stirndreiecks matt oder nur schwach glänzend . . . . . 71
71. Kleine Art (1,5—2,2 mm). Tergite gelb mit schwarzbraunen Hinterrandbinden . . . . . *D. latifasciaeformis*, S. 124
- grösser (2,5—3,4 mm). Tergite graubraun bis schwarzbraun  
*D. saba*, S. 141
72. 2 grosse Orale. Carina von vorn gesehen ziemlich breit dreieckig, aber nicht knollenförmig. Männchen mit einer Gruppe starker Borsten auf dem zweiten Fühlerglied (Abb. 160, S. 146). Weibchen mit apikal lang und dünn ausgezogener Vaginalplatte (Abb. 152, S. 123) . . . . . *D. anyi*, S. 145
- Nur eine Orale . . . . . 73
73. Thorax braun. Stirndreieck schmal. Stirnstriemen zwischen Stirndreieck und Orbiten etwas aufgewölbt (Abb. 161, S. 146)  
*D. uebe*, S. 148
- Thorax dunkelbraun bis fast schwarz. Stirndreieck breiter, gleichseitig. Stirnstriemen flach . . . . . *D. bangi*, S. 143
- 74 Flügel bräunlich . . . . . *D. dibi*, S. 126
- Flügel farblos . . . . . 75
75. Mesonotum braun, graugelb bereift. Tergite gelb mit graubraunen Hinterrandbinden, welche auf dem zweiten bis vierten Tergit in der Mitte unterbrochen oder ausgebuchtet sind  
*D. agamse*, S. 129
- Mesonotum gelbbraun. Tergite einheitlich dunkelbraun  
*D. framire*, S. 128

### Subgenus **Sophophora**

76. Orbitalleisten mit Hochglanz, Mesonotum und Tergite stark glänzend . . . . . 81
- Orbitalleisten ohne Hochglanz, Mesonotum und Tergite schwächer oder nicht glänzend . . . . . 77

### **Melanogaster**-Gruppe

77. Mesonotum glänzend. Geschlechtskämme auf den Vorderbeinen der Männchen . . . . . 78
- Ganzes Tier matt, blass bräunlich gelb. Tergitbinden undeutlich. Männchen ohne Geschlechtskämme. Costal-Index ca. 1,5 (1,3—1,7) . . . . . *D. ananassae*, S. 157
78. Oberlippe weisslich. Auf dem ersten und zweiten Tarsenglied der Vorderbeine bei Männchen vielborstige Geschlechtskämme, die die ganze Länge der betreffenden Tarsenglieder einnehmen. Weibchen mit auffallend starken Borsten auf den Hinterrändern des dritten bis fünften Tergits . . . . . *D. ségyi*, S. 157
- nur ein Geschlechtskamm . . . . . 79

79. Mesonotum rötlich gelb. Tergit-Hinterrandbinden braunschwarz bis schwarz. Letzte zwei Tergite der Männchen ganz schwarz . . . . . 80  
 — Mesonotum gelb. Hinterrandbinden der Tergite heller, undeutlich begrenzt. Letzte zwei Tergite der Männchen nicht dunkler. Genitalbogen siehe Abb. 164, S. 158  
*D. nikananu*, S. 160
80. Genitalbogen mit hakenförmigem Fortsatz, der von der Seite gesehen sichtbar ist. Sechster Tergit der Weibchen siehe Abb. 167 . . . . . *D. melanogaster*, S. 157  
 — Genitalbogen-Fortsatz schwach, von der Seite gesehen nicht sichtbar (Abb. 163). Geschlechtskamm der Männchen kürzer und kleiner als bei *D. melanogaster*. sechster Tergit der Weibchen siehe Abb. 166 . . . . . *D. yakuba*, S. 161

### Fima-Gruppe

81. Männchen mit 4 Geschlechtskämmen (Abb. 182, 183, S. 174). ♀♂: Skutellum schwarz, stark glänzend wie das Mesonotum. Drittes Fühlerglied lang behaart (Abb. 171, S. 166). ♀♀: Vaginalplatte braun . . . . . 82  
 — Männchen mit zwei wenigborstigen Geschlechtskämmen (Abb. 186, S. 179). ♀♂: ähnlich wie bei *D. akai*, jedoch Skutellum wenig glänzend, schwach gelb bereift. Untere und obere Humerale fast gleich stark . *dyula*-Formenkomplex, S. 176  
 — Männchen ohne Geschlechtskämme . . . . . 83
82. Männchen: dritter Geschlechtskamm viel länger als die anderen drei (Abb. 182), Mesonotum schwarz . . . *D. akai*, S. 173  
 — Männchen: dritter Geschlechtskamm nur wenig länger als die anderen drei (Abb. 183), Mesonotum braun *D. alladian*, S. 175
83. Weibchen: alle Tergite schwarz. . . . . 85  
 — Weibchen: vierter bis sechster Tergit graugelb bis gelbbraun, mit oder ohne dunkle Zeichnung . . . . . 84
84. Weibchen: zweiter und dritter Tergit graubraun bis schwarz, vierter Tergit graugelb mit dunkler Hinterrandbinde, die folgenden Tergite graugelb ohne Hinterrandbinden (Abb. 174, S. 166). ♀♂: Mesonotum braun, bei älteren Tieren mit schwarzbraunem Medianstreif. Pleuren dunkel graubraun, Beine hell graubraun . . . . . *D. kulango*, S. 172  
 — Weibchen: ähnlich wie *D. kulango*, jedoch vierter bis sechster Tergit median breit dunkel, seitlich hell (Abb. 172). ♀♂: Mesonotum hellbraun bis schwarz, Pleuren gelbbraun bis hellbraun  
*D. abron*, S. 170  
 — Weibchen: vierter bis sechster Tergit mit Hinterrandbinden, die in der Medianen am breitesten sind, sich lateralwärts gleichmässig verschmälern und fast die Tergit-Seitenränder erreichen (Abb. 173). . . . . *D. iroko*, S. 171



Zu den Genuscharakteristiken (KAHL, 1917, STURTEVANT, 1921, 1942) können folgende Beiträge gegeben werden:

Die dritte Orbitale (hintere reklinierte) steht bei 3 von den 8 Arten (*L. halteropunctata*, *yaure*, *cuthbertsoni*) nicht den inneren Vertikalborsten genähert, sondern genau in der Mitte zwischen der proklinierten Orbitalen und der Vertikalborste.

Die zweite Orbitale ist bei *L. yaure* und *L. cuthbertsoni*  $3/4$  der hinteren, bei den übrigen Arten  $3/5$  der hinteren Orbitalen.

Die Postvertikalen sind fein und ziemlich kurz bei *L. halteropunctata*, *L. yaure* und *L. cuthbertsoni*, bei den anderen Arten sind sie  $1/3$  bis halb so lang wie die proklinierte Orbitale und nicht besonders fein.

Eine nasenförmige Carina ist nicht vorhanden, doch ist das Gesicht zwischen den zweiten Fühlergliedern deutlich gekielt bei *L. halteropunctata*, *L. sema*, *L. guro* und *L. cuthbertsoni*.

Im vorderen, mittleren Stirnbereich stehen je nach Art 6—35 Frontalhaare.

Die Wangen sind bei allen Arten sehr schmal, etwa  $1/20$  bis  $1/30$  des längsten Augendurchmessers breit. Die Augen sind kaum oder nicht behaart.

Die Arista besitzt eine sehr kleine, zwei- bis dreiteilige Endgabel und oben 5—9, unten 2—5, meist 3 Strahlen.

Das dritte Fühlerglied ist bei *L. setulosa* und *L. cuthbertsoni* 1,5 mal so lang wie breit, bei *L. guro* 1,6, bei *L. yaure* 1,75, bei den übrigen Arten 2 mal so lang wie breit. Die Länge der Behaarung ist nicht einheitlich.

Die Taster sind gross, breit und flach bei *L. yaure* und *L. guro*, bei *L. subvittata* keulenförmig und distal ziemlich breit, bei den anderen Arten schlank.

*L. cuthbertsoni* hat zwischen den vorderen Dorsozentralen 4 Reihen Akrostichalhaare, weiter vorn 6; *L. halteropunctata* und *L. setulosa* haben 8, *L. yaure* 8—10, die übrigen Arten 10—12 Reihen.

Die Praeskutellaren sind bei *L. cuthbertsoni* nur halb so lang, bei den anderen Arten länger als die vorderen Dorsozentralen.

Die vorderen Skutellaren sind bei allen Arten divergent.

Nur eine Humerale besitzen *L. proxima*, *L. setulosa*, *L. yaure* und *L. cuthbertsoni*, die anderen Arten haben ausser der starken noch eine oder zwei weitere (meist untere) Humeralborsten von etwa halber Länge; bei *L. sema* ist die untere  $2/3$  so lang wie die obere.

Der Sterno-Index beträgt 0,7 bis 0,9.

Alle Arten bis auf *L. proxima* und *L. setulosa* besitzen 2 Propleurale.

*L. halteropunctata* hat eine Borste vor dem distalen Costalbruch, *L. proxima* zwei ungleich lange, die anderen Arten zwei.

Der Costal-Index beträgt ca. 1,0 bei *L. cuthbertsoni*, 1,5 bei *L. subvittata* und zwischen 1,7—2,4 bei den anderen Arten. Der 4th vein-Index beträgt 2,0—3,0 (1,8 bei *L. proxima*, 3,0 bei *L. halteropunctata*), die

intraspezifische Variation scheint gross zu sein (2,1 bis 3,0 bei *L. halteropunctata*). Der 4 *c*-Index ist 2,4 bei *L. cuthbertsoni*, bei den übrigen Arten zwischen 1,2 und 1,6.

Alle Arten haben auf dem dritten Costalabschnitt ausser den gewöhnlichen Haaren 6—8 kleine, dornförmige Gebilde (Abb. 2).

In Bezug auf die Vaginalplatten wurden *L. proxima*, *L. halteropunctata* und *L. sema* untersucht. Bei allen drei ist die Vaginalplatte

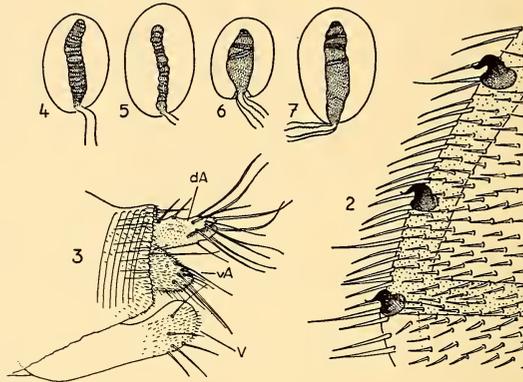


ABB. 2—7.

*Leucophenga*.

Flügel Spitze von *L. halteropunctata*, Unterseite (2): kurze Dornen auf dem dritten Costalabschnitt, vergr. 365 ×. — Spitze des Abdomens von *L. proxima*, ♀ (3): V = unpaare Vaginalplatte, dA = terminal gespaltene, dorsale Analplatte, vA = ventrale Analplatte; vergr. 96 ×. — Spermatheken von *L. sema* (4), *L. halteropunctata* (5), *L. proxima* (6,7); vergr. 58 ×.

klein, schwach, kaum oder nicht behaart und unpaar (Abb. 3). Die dorsale Analplatte ist apikal gespalten bei *L. proxima* und *L. sema* während *L. halteropunctata* zwei Typen von dorsalen Analplatten zeigt (Abb. 9).

Bei 3 untersuchten Arten haben die hinteren und vorderen Malpighischen Gefässe freie Enden. Die Spermatheken sind zigarrenförmig (Abb. 4-7, siehe auch STURTEVANT 1921, S. 36). Im Mazerationspräparat lassen sich deutlich porenartige Aufhellungen erkennen, wie sie auch bei der *saba*-Gruppe von *Pholadoris* (S. 121) und bei *Zaprionus* (S. 84) vorkommen. Das ventrale Receptaculum ist sehr kurz und V-förmig bei *L. proxima*, wenig länger und mit einer distalen Windung bei *L. sema* und etwa 5 mal so lang wie die Spermatheken samt Stielen, in 8 unregelmässige Windungen gelegt, bei *L. halteropunctata*. Eifilamente fehlen, doch sind die Eier ventral doppelt längsgekielt.

*Leucophenga proxima* Adams, 1905.

COLLART, 1939 (Revision des Typenmaterials; Abb. des Abdomens; Beschreibung beider Geschlechter; Fangplätze). DUDA, 1939 (ausführliche Beschreibung beider Geschlechter).

Ergänzungen zu den Artbeschreibungen:

♀. Arista mit kleiner Endgabel und oben 6 bis 8, unten 2 bis 3 Strahlen, oder mit dreiteiliger Endgabel und oben 6, unten 2 langen Strahlen. Drittes Fühlerglied zweimal so lang wie breit, fein und ziemlich lang behaart. Ganzer Kopf einschliesslich Rüssel und Fühler weisslich gelbbraun, nur die erhöhte Partie zwischen den Ozellen ist von oben gesehen etwas dunkler graubraun. Erste und zweite Orbitalen gleich lang,  $\frac{3}{4}$  der dritten. Im vorderen, mittleren Stirnbereich stehen 15 bis 20 Frontalhaare. Gesicht ziemlich glänzend, ohne Carina. Taster graubraun, schlank, gebogen, mit einem nach aussen gerichteten Subapikalhaar und fünf etwas kürzeren Lateralhaaren. Augen hellrot.

Mesonotum hellbraun, wenig glänzend, von vorn gesehen graugelb bereift. Auf dem gegen den Hals senkrecht abfallenden Teil ein dunkelbrauner Fleck. Etwa zehn schlecht geordnete Reihen Akrostichalhaare. Die vorderen Dorsozentralen sind  $\frac{3}{7}$  so lang wie die hinteren und etwas feiner, beide stehen weit hinten am Mesonotum, und ihr Breitenabstand ist etwa viermal grösser als ihr Längenabstand. Zwischen den hinteren Dorsozentralen stehen zwei kräftige Präskutellaren, die  $1\frac{1}{3}$  so lang sind wie die vorderen Dorsozentralen. Vordere Skutellare divergierend, hintere gekreuzt. Sterno-Index ca. 0,9. Halteren graugelb. Eine kräftige innere und eine schwächere äussere Borste vor dem distalen Costalbruch. Kräftige Borsten längs der Costa bis ca.  $\frac{3}{4}$  ihres dritten Abschnitts. Costa nur eine Spur über die Mündung der dritten Längsader hinausreichend. Analquerader und Analader kräftig. Costal-Index 1,7—2,1; 4th vein-Index 1,8—2,4; 4c-Index 1,2—1,5; 5 x-Index 1,0—1,4 (10 Flügel ♀, ♂ gemessen).

Erster Abdominaltergit gelb, zweiter Tergit gelb mit schwarzbrauner Hinterrandbinde, die in der Mitte breit ausgebuchtet ist, eine feine gelbe Medianlinie freilässt, paramedian den Tergitvorderrand erreicht

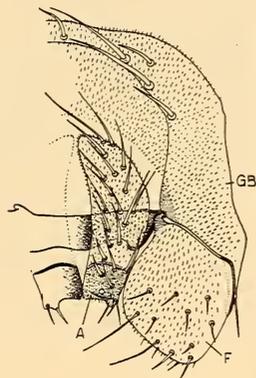


ABB. 8.

*Leucophenga*.

Genitalbogen (GB), Forceps (F) und Analplatte (A) von *L. proxima*. Vergr. 175 ×.

und seitlich nicht ganz bis zu den Tergiträndern geht. Die schwarze Hinterrandbinde auf dem dritten Tergit ist breit, nach den Seiten etwas verschmälert, sie erreicht aber die Tergitseitenränder. Die Hinterrandbinde des vierten Tergits ist breiter als die des dritten und hat in der Mitte eine halbkreisförmige Erweiterung. Sternite farblos, klein. Vaginalplatte unpaar, kaum vorstehend. Dorsale Analplatte gespalten (Abb. 3). Forceps (Abb. 8) beidseits spärlich behaart, ausserdem wie der Genitalbogen und die Analplatte fein pubescent (wie *Mycodrosophila*); isoliert vom Genitalbogen, nur mit der Brücke verbunden. An die Analplatten sind ventral zwei Platten angelagert.

Körperlänge: ♀ 3,0—4,0 mm, ♂ (1) 3,0 mm,

Flügelänge: ♀ 2,5—3,1 mm, ♂ (1) 2,4 mm.

Innere Körpermerkmale: vordere und hintere Arme der Malpighischen Gefässe mit freien Enden. Spermatheken zigarrenförmig (Abb. 6, 7), leicht S-förmig gebogen, schwarzbraun, in ovalen Epithelkugeln und auf kurzen Stielen. Ventrals Receptaculum ein kurzer Tubus, V-förmig gebogen. Hoden weiss (frisch geschlüpfte Individuen). Proximale Teile gerade, dünn, ca. 1/3 der distalen Teile lang, diese basal mit einer Windung und einem langen, verdickten, gerade abstehenden Ende. Samenpumpe ohne Divertikel.

Eier ohne Filamente.

Die von mir gefundenen Individuen weichen von den von DUDA beschriebenen in folgenden Merkmalen ab:

	<i>L. proxima</i> (nach DUDA 1939)	<i>L. proxima</i> Elfenbeinküste
Körperlänge	2,5 mm (wahrscheinlich getrocknet)	3,0—4,0 mm (lebend)
Carina	vorhanden	fehlt
Ozellenfleck	schwarz	hell
Orbitalleisten	hellgrau	gleichfarbig wie die Stirn
Zweiter Tergit	gelb, am Seitenrand schwarz	anders, siehe oben
Dritter bis fünfter Tergit	schwarz, mit je zwei gel- ben, mehr oder weniger grossen Vorderrandflek- ken oder zentral schwarz unterbrochenen, gelben Vorderrandbinden	anders, siehe oben
Costalen	schwach	innere stark

Trotz dieser Unterschiede zweifle ich nicht, dass die von mir gefundene Form mit *L. proxima* identisch ist.

Vorkommen: ca. 15 ♀, 1 ♂ auf weissen Baumpilzen, Reservat Banco (VII. und X.1951). Eine Zucht auf Pilzen gelang bis zur ersten Filialgeneration, von dieser wurden die ♂♂ mit der Beschreibung in DUDA (1939) verglichen und auf die inneren Körpermerkmale hin untersucht.

Belegmaterial (3♀, 1 ♂) vom Reservat Banco deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich, zusammen mit Präparaten 130, 131 und 134.

*Leucophenga halteropunctata* Duda 1924 ? (? Burla)

♀. Arista mit kleiner Endgabel und oben 6 bis 7, unten 3 Strahlen. Drittes Fühlerglied doppelt so lang wie breit, fein und kurz behaart. Stirn (mit Ausnahme des schwarzen Ozellendreiecks), Fühler, Gesicht und Wangen hell graugelb. Stirn vorn  $1/3$  Kopfbreite, =  $3/4$  mal so breit wie in der Mitte hoch, nach hinten erst etwas schmärer werdend, dann parallelrandig. Zweite Orbitale ausserhalb der ersten stehend, wenig länger als diese, und  $3/4$  so lang wie die dritte, dritte Orbitale etwa in der Mitte zwischen der ersten Orbitalen und der innern Vertikalborste stehend. Gesicht nur im obersten Teil gekielt. Nur eine Oralborste. Taster schlank, hell graubraun mit einer nach aussen gerichteten Subapikalborste und fünf nicht viel kürzeren Lateralborsten. Wangen  $1/25$  des längsten Augendurchmessers breit. Augen leuchtend hellrot, mit wenigen, vereinzelt Haaren.

Mesonotum und Skutellum hellbraun, schwach bereift, etwas glänzend. Acht undeutliche Reihen Akrostichalhaare. Zwei lange Präskutellare. Vordere Skutellare länger als die hinteren, schwach divergierend. Zwei Humeralborsten, die obere länger und stärker als die untere. Pleuren blass bräunlichgelb. Zwei feine Propleuralborsten. Sterno-Index 0,8—0,9. Coxen und Femora gleichfarbig wie die Pleuren; Tibien und Tarsen hell graubraun. Halteren gelblich, letztes Glied vorn mit einem schwarzbraunen Fleck. Flügel leicht bräunlich, fast farblos; Adern braun, erste Längsader apikal dunkelbraun. Eine kräftige Borste vor dem distalen Costalbruch. Kräftige Borsten auf 67—84% des dritten Costalabschnitts. Costal-Index 2,0—2,3; 4th vein-Index 2,1—3,0; 4c-Index 1,2—1,6; 5x-Index 0,8—1,8 (14 Flügel gemessen).

Abdominaltergite braungelb, etwas glänzend, mit schwarzbrauner, nicht konstanter Fleckenzeichnung (18 ♀♀ untersucht):

Zweiter Tergit. — bei 15 Individuen zwei kleine, paramediane Vorderrandflecken, bei 3 Individuen zwei breite, paramediane Hinterrandflecken;

Dritter Tergit. — 3 Individuen mit 5 Hinterrandflecken; 3 Individuen mit einem schmalen medianen Flecken; 2 Individuen ohne Flecken;

4 Individuen mit einem medianen und zwei paramedianen Flecken, 5 Individuen mit einem schmalen, medianen Flecken und zwei kleinen Seitenrandflecken.

Vierter Tergit. — 16 Individuen mit fünf isolierten Hinterrandbinden; zwei Individuen mit einem medianen und zwei breiten Seitenflecken.

Fünfter Tergit. — 3 Individuen mit einem Fleck; 12 Individuen mit drei Flecken; zwei Individuen mit fünf Flecken.

Sechster Tergit. — Alle Tiere mit breiten, paramedianen Flecken.

Das Material ist auch in Bezug auf die Ausbildung der dorsalen Analplatte und der unpaaren Vaginalplatte heterogen (Untersuchung von Alkoholmaterial):

Form A (Abb. 9). — Der 7. Tergit bildet eine teleskopartig vorschiebbare Röhre, die ventral schmal offen ist; sie ist gelb, glänzend und nur reduziert behaart. Die dorsale Analplatte ist gross, gelb, glänzend, seitlich zusammengedrückt, hoch gewölbt und trägt neben einer feinen Behaarung dorsal eine kammartige Doppelreihe von ca. 50 kleinen, schwarzen Zähnen. Die unpaare Vaginalplatte ist sehr klein, kaum unterscheidbar.

Form B. — Der 7. Tergit scheint kürzer zu sein. Die Analplatten sind ähnlich ausgebildet wie beim Genus *Drosophila*. Die Vaginalplatte ist grösser und deutlicher als bei A und trägt ventral 1 bis 2 feine Börstchen. Bei allen Individuen dieser Form (3) sind die Medianflecken auf dem 3. bis 5. Tergit schmäler als bei allen A-Weibchen (9). In sämtlichen anderen Beschreibungsmerkmalen (einschliesslich Flügelindices) stimmen die beiden Formen überein.

Bei der Form A variiert die dorsale Analplatte in der Grösse. Zwei Individuen können eventuell als Zwischenstufen zwischen A und B betrachtet werden: die dorsale Analplatte ist

klein, und es sind nur etwa 12 braune Kammzähne zählbar. Allerdings gleicht die Vaginalplatte der von A-Tieren.

Körperlänge: ♀ 3,4—4,1 mm,

Flügelänge: ♀ 2,6—3,1 mm.

Innere Körpermerkmale: Vordere und hintere Arme der Malpighischen Gefässe mit freien Enden. Spermatheken (Abb. 5) zigarrenförmig, schlank, leicht S-förmig gebogen, dunkelbraun; sie liegen unmittelbar unter den schwarzen Lateralflecken des VI. Tergits. Ventrales Receptaculum etwa fünf mal so lang wie die Spermatheken und ihre Stiele, mit etwa acht unregelmässigen Windungen.

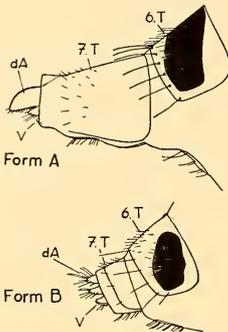


ABB. 9.

*Leucophenga.*

Form A und B von *L. halteropunctata* (♀). dA = dorsale Analplatte, V = unpaare Vaginalplatte. In situ liegen die Spermatheken unter den schwarzen Flecken des 6. Tergits. Vergr. 29 ×.

Eier ohne Filamente, bei jungen Tieren blass beige, fast weiss, bei älteren Tieren dunkler beige. Es scheint, dass sich in jeder Ovariole nur ein Ei entwickelt.

Vorkommen: ca. 20 ♀♀, Reservat Banco, ausschliesslich über einer einzigen Art von gelben Baum-Hutpilzen, auf einem gefällten Baum, X.1951, nur während weniger Tage.

Die Tiere stimmen in wenigen Punkten nicht mit der Artbeschreibung DUDA überein. Die entsprechenden Stellen (DUDA 1924, S. 239) lauten: „Körperlänge  $2\frac{1}{2}$  mm; ... Stirn über  $1\frac{1}{2}$  mal länger als breit, gelblich weiss, ... Taster gelb, ... Thorax matt glänzend, gelb, am Nacken und den Schultern diffus grau fleckig... Schildchen gelb mit weissem Hinterende“. Trotz dieser Abweichungen halte ich es für wahrscheinlich, dass die von mir beobachtete Form mit *L. halteropunctata* aus Formosa identisch ist. Die Unterschiede können auf Ungenauigkeit in der Beschreibung beruhen, oder auf dem Umstand, dass DUDA altes Material untersuchte (3 Individuen von 1907-1914) oder schliesslich könnte in ihnen auch eine stattgefunden geographische Rassenbildung zum Ausdruck kommen. DUDA erwähnt die Art in seiner Arbeit über die afrikanischen *Drosophiliden* (1939) im Schlüssel, gibt aber keine Fundorte in Afrika an.

*L. maculiventris* DE MEIJERE 1908 (S. 155) stimmt nach der Originalbeschreibung weitgehend überein mit *L. halteropunctata* DUDA; abweichend sind lediglich die gelben Halteren, die breiten Taster und die schwarze „Hinterleibsspitze“. Die Tergitzzeichnung soll bei *L. maculiventris* ebenfalls variieren. Es scheint mir nicht ausgeschlossen, dass es sich bei den beiden Formen um zwei geographische Rassen der gleichen Art handelt.

Belegmaterial: 4 ♀♀ von Abidjan; Präparate 132 und 137.

#### *Leucophenga subvittata* Duda 1939.

DUDA beschrieb zwei ♂♂; ein im Reservat Banco, X.1951 über Pilzen gefundenes Weibchen erlaubt folgende Ergänzung:

1 ♀. Arista mit ziemlich grosser Endgabel und oben 7 und 8, unten 3 und 4 Strahlen. Erste und zweite Orbitale  $\frac{3}{5}$  der dritten. Taster  $1\frac{1}{5}$  mal so lang wie das dritte Fühlerglied. Augen und Ozellen dunkelrot.

Mesonotum schwarz beborstet (nicht gelb wie beim ♂). Vordere Skutellare divergierend. Pleuren bräunlichgelb. Zwei kleine Propleurale. Sterno-Index 0,75. Coxen und Femora gelb, Tibien und Tarsen gelbbraun. Die vierte Längsader ist im letzten Drittel ihres distalen Abschnitts nur noch als Falte angedeutet. Costal-Index 1,5; 4c-Index 2,0; 4th vein-Index 1,4; 5x-Index 1,2.

Körperlänge 3,2 mm, Flügellänge 2,7 mm.

*Leucophenga setulosa* Duda 1939.

Vorkommen: 1 ♀, M'Bettie, VII.1951.

Ergänzungen zur Artbeschreibung DUDAS: Zwischen den vorderen Dorsozentralen sind 8 Reihen Akrostichalhaare zählbar. Vordere Skutellare divergierend. Pleuren bräunlich gelb, Mesopleuren etwas dunkler. Sterno-Index 0,6. Eine mittlere, feine Sternopleurale ist knapp so lang wie die vordere. Beine gelbbraun. Kräftige Borsten auf der Costa bis  $9/10$  ihres dritten Abschnitts. Costal-Index 2,0; 4th vein-Index 2,1; 4c-Index 1,4; 5x-Index 1,4 (1 Flügel).

Die Tergitzzeichnung ist nach DUDA 1939 variabel, beim vorliegenden Weibchen ist sie die folgende: erster Tergit gelb, dritter Tergit schwarz mit zwei paramedianen, gelben Vorderrandbinden, die fast bis zu den Tergitseiten reichen. Zweiter Tergit sowie vierter bis sechster schwarz. Alle Tergite glänzen ziemlich stark. Sternite farblos, klein, länglich rechteckig. Vaginalplatte kaum vorstehend, gelbbraun.

Körperlänge 3,0 mm, Flügellänge 2,8 mm.

*Leucophenga cuthbertsoni* Malloch, 1929.

COLLART (1939) trennt die Art ab vom Artgemisch, das ADAMS als *mutabilis* beschrieb. CURRAN (1939) bringt die beiden Arten getrennt im gleichen Schlüssel, ohne Diskussion. DUDA (1939) gibt eine ausführliche Beschreibung beider Geschlechter, mit Flügelphotographien, unter *L. mutabilis*.

Ergänzungen zu den Artbeschreibungen: zwischen den vorderen Dorsozentralen 4, weiter vorn 6 Reihen Akrostichalhaare. Präskutellaren etwa halb so lang wie die vorderen Dorsozentralen. Vordere Skutellaren parallel bis divergent.

Flügel: Costal-Index 1,05; 4th vein-Index 2,9; 4c-Index 2,4; 5x-Index 1,5. Kräftige Borsten auf der Costa bis  $4/5$  ihres dritten Abschnitts.

1 ♂, nicht ganz ausgefärbt; Reservat Banco, VII. 1951.

*Leucophenga sema* n. sp.

(*Sema* = Stamm der Elfenbeinküste.)

♀. Arista mit kleiner, zwei- bis dreiteiliger Endgabel und oben 7, unten 3 Strahlen. Fühler hell graugelb, drittes Fühlerglied von unten gesehen apikal und dorsal dunkler gesäumt, 2,2 mal so lang wie breit, fein und kurz behaart. Stirn vorn  $2/5$  Kopfbreite, =  $9/10$  so breit wie in der Mitte hoch, nach hinten nicht divergierend; graugelb schimmernd,

von vorn gesehen bereift, im vorderen Drittel graugelb, dahinter graubraun. Orbiten schmal, den Augen anliegend, kaum unterscheidbar. Stirndreieck nicht unterscheidbar, zwischen den Ozellen gleichfarbig wie die Stirn, doch sind die rötlichen Ozellen innen schwarzgrau gesäumt. Erste Orbitale  $\frac{3}{5}$  der dritten und ganz wenig länger als die zweite; die ersten beiden stehen etwa in der Stirnmitte, die dritte nahe beim Scheitel. Postvertikale etwa halb so gross wie die erste Orbitale, gekreuzt. Gesicht oben hell graugelb, unten hell graubraun. Carina schwach ausgebildet, in der oberen Gesichtshälfte scharfkantig, aber nur wenig vorstehend. Nur eine grosse Oralborste, die folgenden sind kurz und fein. Rüssel gelblich. Taster mit einer nach aussen gerichteten Subapikalborste, die etwa halb so lang ist wie die Taster, und dahinter etwa vier kürzeren Lateralborsten. Wangen gelb, am tiefsten Augenrand  $\frac{1}{20}$  bis  $\frac{1}{25}$  des längsten Augendurchmessers breit. Augen hellrot, mit wenigen vereinzelt Haaren.

Mesonotum gelbbraun, wenig glänzend, von vorn gesehen graugelb bereift. Skutellum in den basalen  $\frac{4}{5}$  gelbbraun wie das Mesonotum, dahinter weisslich. Zwischen dem weissen Apikalfleck und dem gelbbraunen Bereich verläuft ein schwarzbraunes Band, das aber nur lateral

deutlich ist und nicht so stark auffällt wie bei *L. proxima*. Zwei Paare Dorsozentrale, einander stark genähert und weit hinten auf dem länglichen Mesonotum stehend; der Abstand zwischen ihnen ist kürzer als der Abstand zwischen den hinteren Dorsozentralen und den Präskutellaren. Die kräftigen Präskutellaren sind  $\frac{2}{3}$  so lang wie die hinteren Dorsozentralen. Etwa 12 Reihen Akrostichalhaare. Vordere Skutellare divergierend. Eine lange Humeralborste, darunter eine kürzere, die etwa  $\frac{2}{3}$  so lang ist wie die obere. Pleuren weisslich gelb. Sterno-Index 0,9. Coxen weisslich gelb. Femora, Tibien und Tarsen blass gelbbraun. Basale Halterenglieder hell gelbbraun, distales weisslich. Flügelfläche farblos mit Ausnahme eines graubraunen, kleinen, diffus begrenzten Flecks unterhalb des geschwärtzten Endes des ersten Costalabschnitts. Zwei Borsten vor dem distalen Costalbruch. Kräftige Borsten auf 83—86% des dritten Costalabschnitts. Costa nur bis zur dritten Längsader reichend. Costal-Index 1,9—2,0; 4th vein-Index 2,2—2,5; 4c-Index 1,4—1,5; 5x-Index 0,9—1,1 (4 Flügel von 2 ♀♀ gemessen).

Abdominaltergite bräunlich gelb, Fleckenzeichnung siehe Abb. 10. Zweiter bis fünfter Tergit nur wenig glänzend, auf den hellen Zonen weisslich bereift, doch glänzen die Vorderrandbinden des vierten und fünften Tergits sowie der ganze sechste Tergit stark. Sternite klein, länglich, farblos. Vaginalplatte nicht vorstehend. Dorsale Analplatte breit, median gespalten, ähnlich wie bei *L. proxima* (Abb. 3).

Körperlänge: ♀ 3,6—4,6 mm,

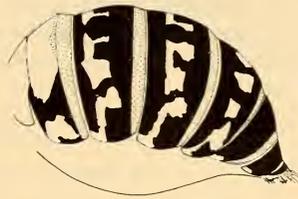


ABB. 10.  
Tergitzzeichnung  
von *L. sema* (♀). Vergr. 15 ×.

Flügelänge: ♀ 3,0—3,6 mm.

Innere Körpermerkmale: vordere und hintere Arme der Malpighischen Gefässe mit freien Enden. Spermatheken zigarrenförmig, leicht gekrümmt, dunkelbraun, auf kurzen Stielen (Abb. 4). Ventrals Receptaculum dünn schlauchförmig, etwas gekrümmt, ohne deutliche Spiralwindungen, etwa so lang wie die Spermatheken mit ihren Stielen. Keine Vaginalplatten.

Eier ohne Filamente, ventral (auf der leicht konkaven Seite) mit zwei zarten Längskielen.

Vorkommen: Waldrand bei M'Bettie, IX.1951; Waldrand ausserhalb Abidjan, X.1951, an beiden Plätzen auf Baumpilzen, zusammen 10 ♀. Die Tergitzzeichnung erwies sich als konstant.

Typus (♀) und Paratypen (3 ♀♀) von M'Bettie deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich, zusammen mit Präparat 135.

*Leucophenga yaure* n. sp.

(*Yaouré* = Stamm der Elfenbeinküste.)

♀. Arista mit kleiner Endgabel und oben 6 bis 7, unten 4 Strahlen. Der letzte untere Strahl steht weit distal und drängt die Endgabel nach oben ab, so dass bei schwacher Vergrösserung der Eindruck einer dreiteiligen Endgabel entsteht. Fühler weissgelb, drittes Glied  $1\frac{3}{4}$  mal so lang wie breit, lang behaart, in der distalen Hälfte verdunkelt. Stirn vorn  $\frac{1}{3}$  bis  $\frac{2}{5}$  Kopfbreite, =  $\frac{4}{5}$  mal so breit wie in der Mitte hoch, nach hinten sich schwach verschmälernd, matt, hell gelbgrau. Orbitalleisten schmal, vor der dritten Orbitalen ausgebuchtet, ganz schwach glänzend. Die erhöhte Partie zwischen den Ozellen ist von oben gesehen schwarz, von vorn gesehen weisslich. Erste Orbitale  $\frac{9}{10}$  der dritten, zweite  $\frac{7}{10}$  der dritten. Die zweite Orbitale steht ausserhalb der ersten und nur wenig hinter ihr, beide stehen etwas vor der Stirnmitte. Die dritte Orbitale steht genau in der Mitte zwischen der ersten Orbitalen und der inneren Vertikalborste. Postvertikale sehr fein,  $\frac{3}{10}$  der ersten Orbitalborste lang, konvergierend. Gesicht gelblichweiss, ohne deutliche Carina. Nur eine grosse Oralborste. Clypeus und Rüsselpolster graubraun. Taster schwarz,  $1\frac{1}{4}$  mal so lang wie das dritte Fühlerglied, fast auf ihrer ganzen Länge  $\frac{1}{4}$  bis  $\frac{1}{3}$  mal so breit wie lang, mit vier bis fünf kleinen Lateralborsten. Wangen sehr schmal, vorn dunkelbraun, hinten weissgelb. Augen rot, unbehaart.

Mesonotum etwas glänzend, von vorn gesehen schwach weissgelb bereift, hellbraun, paramedian, besonders vorn, sowie vor dem Skutellum dunkler braun. Skutellum schwarzbraun, das apikale Fünftel weissgelb. Acht bis zehn Reihen Akrostichalhaare. Lange Präskutellare. Vordere Skutellare divergierend, hintere gekreuzt. Pleuren uniform weisslich gelb, auch die Mesonotumseiten oberhalb der Notopleuralnaht sind weisslichgelb. Metanotum und Metapleuren dunkel graubraun. Zwei winzige Propleuralhaare. Sterno-Index 0,8. Beine weisslich gelb. Femora

der Mittelbeine in der distalen Hälfte verdunkelt. Tarsen der Vorder- und Hinterbeine ventral dicht gelb behaart. Halteren weisslich. Flügel- fläche bräunlich, längs des Vorderrandes bis etwa zur Mündung der zweiten Längsader diffus dunkler braun. Adern braun. Costa bis etwa zur Mitte des dritten Costalabschnitts dunkelbraun. Costa bis zur Mündung der dritten Längsader reichend. Zwei Borsten vor dem distalen Costalbruch. In der distalen Hälfte des dritten Costalabschnitts, auf der Unterseite des Flügels, vier bis sechs kleine, schwarze Häkchen. Kräftige Borsten auf der Costa bis zur Hälfte ihres dritten Abschnitts. Costal-Index 2,4; 4th vein-Index 2,4; 4c-Index 1,3; 5x-Index 2,0 (1 Flügel gemessen).

Erster Tergit, eine breite Basiszone auf dem zweiten Tergit sowie breite Seitenränder auf dem zweiten und dritten Tergit gelb, die übrigen Teile des zweiten und dritten Tergits sowie der ganze vierte und fünfte Tergit schwarzbraun. Sechster Tergit median breit gelb, seitlich schwarzbraun. Siebenter Tergit und Afterpapille gelb. Sternite klein, lang oval, farblos.

Körperlänge 3,2 mm, Flügellänge 2,6 mm.

Typus vom Reservat Banco (♀) deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich.

*Leucophenga guro* n. sp.

(*Gouró* = Stamm der Elfenbeinküste.)

♀. Arista mit kleiner Endgabel und oben 5 bis 6, unten 3 Strahlen. Zweites Fühlerglied graugelb, drittes hell graubraun, dicht und kurz weissgelb behaart, knapp 2 mal so lang wie breit. Stirn vorn  $\frac{1}{3}$  bis  $\frac{2}{5}$  Kopfbreite, =  $\frac{8}{9}$  so breit wie in der Mitte hoch, erst in der hinteren Hälfte sich schwach verbreiternd, matt, braungelb. Die vorderen beiden Orbitalen stehen dicht hintereinander etwa in der Stirnmitte, sie sind halb so lang wie die auffallend starke dritte Orbitale; diese steht stark dem Scheitel genähert. Postvertikale halb so lang wie die vorderen Orbitalborsten, gekreuzt. Bereich zwischen den Ozellen dunkel graubraun. Gesicht weisslich gelb, in der oberen Hälfte schwach gekielt. Eine grosse Oralborste. Taster breit, flach, auffallend gross ( $1\frac{1}{3}$  mal so lang wie das dritte Fühlerglied), basal gelb, distal braun werdend, mit einer kurzen Subapikalborste und zwei ebenso kurzen, basalen Lateralborsten. Wangen  $\frac{1}{30}$  des längsten Augendurchmessers breit. Augen hellrot, nicht behaart. Hinterkopf graubraun, mit nur schmalen hellem Saum (mit breitem, hellem Saum bei *L. proxima*).

Mesonotum und Skutellum hellbraun, wenig glänzend, von vorn gesehen graugelb bereift; Skutellum apikal heller, von hinten gesehen weissgelb. Zehn Reihen schlecht gereihter Akrostichalhaare. Dorsozentrale, Präskutellare, Skutellare und Humerale wie bei *L. proxima*. Pleuren oben graubraun, unten gelbbraun, stärker bereift als das Mesonotum. Zwei feine Propleurale, die hintere etwa doppelt so lang wie

die vordere. Sterno-Index 0,85. Coxen und Femora gelb, Tibien und Tarsen hell graubraun. Distales Halterenglied gelblich weiss. Flügelfläche farblos, Costa dunkel graubraun, die übrigen Adern braun. Unterhalb des distalen Costalbruchs ein diffus begrenzter, schwarzbrauner Fleck, der die Basis der zweiten und dritten Längsader sowie die erste Längsader distal beschattet. Costa bis zur dritten Längsader reichend. Zwei etwa gleich starke Borsten vor dem distalen Costalbruch. Kräftige Borsten längs der Costa bis ca.  $\frac{3}{4}$  ihres dritten Abschnitts. Costal-Index 2,4; 4th vein-Index 2,5 und 2,6; 4c-Index 1,4; 5x-Index 1,5 und 1,6 (2 Flügel).

Erster Tergit gelb, zweiter Tergit schwarzbraun, in der Mitte vorn breit ausgebuchtet, vor den Seitenrändern mit je einem runden, gelben Fleck. Dritter Tergit schwarzbraun, mit zwei paramedianen, breiten, gelben Vorderrandflecken. Vierter Tergit schwarzbraun, mit paramedianen, runden Vorderrandflecken und lateral davon mit Andeutung eines ähnlichen Flecks. Die folgenden Tergite sind schwarz, alle sind unverkürzt, normal beborstet und ziemlich stark glänzend. Sternite klein, lang oval, farblos, die letzten zwei graubraun.

Körperlänge: ♀ (2) 3,0 und 3,1 mm.

Flügelänge: ♀ (2) 2,5 und 2,6 mm.

Innere Körpermerkmale: Spermatheken dick zigarrenförmig. Eier ohne Filamente.

Vorkommen: 2 ♀ Reservat Banco, über Pilz, IX.1951.

Typus (♀) vom Reservat Banco deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich, sowie Präparat 133.

Diskussion. — Die neue Art scheint *L. zonata* CURRAN (1939) nahe zu stehen. Nach der Beschreibung weicht *L. zonata* jedoch von *L. guro* in folgendem ab: Costal-Index fast 3; Halteren apikal braun; zweiter Tergit gelb. Auch bei einigen anderen Merkmalen besteht keine völlige Übereinstimmung.

## 2. Genus **Phortica** Schiner.

*Phortica sobodo* n. sp.

(*sóbodo* = Haare auf mossi.)

♀. Arista lang, ohne Endgabel, basal oben mit drei, unten zwei Strahlen. Zweites und Basis des dritten Fühlerglieds gelbbraun, der übrige Teil des dritten Fühlerglieds graubraun. Drittes Fühlerglied  $1\frac{2}{5}$  mal länger als breit, breit oval, fein und kurz behaart. Stirn vorn  $\frac{1}{3}$  Kopfbreite, =  $\frac{4}{5}$  mal so breit wie in der Mitte hoch, schwach seidig schimmernd, hell gelbbraun. Die Orbitalleisten sind auf die oberen  $\frac{2}{5}$  der Stirn beschränkt und im Bereich der beiden vorderen Orbital-

borsten schmal, dahinter verbreitern sie sich bis zum Scheitel dreieckartig und sind über die Stirn erhöht. Stirndreieck relativ klein, zwischen den roten Ozellen schwarz. Erste Orbitale  $1\frac{1}{7}$  der dritten; die dritte Orbitale steht etwas hinter der Mitte zwischen der ersten Orbitalen und der inneren Vertikalborste. Die proklinierte Orbitale steht hinter der Stirnmitte. Die erste reklinierte Orbitale steht etwas vor der Mitte zwischen den andern beiden und nicht ausserhalb der ersten, sie ist halb so lang wie die dritte. Hinter der Scheitelkante stehen zwei kräftigere, stark divergierende Postvertikale zusammen mit etwa vier kleineren Borsten von der Länge der Interozellarhaare. Zwei starke Ozellarborsten, weit divergierend. Längs des Bogenrandes stehen etwa 16 medianwärts gerichtete Frontalhaare, dahinter stehen in der vorderen Stirnpartie in paramedianer Stellung etwa 10 medianwärts gerichtete Frontalhaare, die in einem schmalen V angeordnet sind und nach hinten zunehmend kräftiger werden, die hintersten dagegen sind wieder sehr fein. Die längsten dieser Frontalhaare sind fast so lang wie die dritte Orbitalborste. Gesicht hell graugelb, ohne deutliche Carina. Nur eine starke Oralborste. Taster gelb, mit relativ kleiner, nach aussen gerichteter Subapikalborste und sechs bis acht noch kürzeren Lateralhaaren. Wangen graugelb, hinten mit einer Borste, auf ihrer ganzen Länge  $\frac{1}{15}$  bis  $\frac{1}{20}$  des längsten Augendurchmessers breit. Augen leuchtend rot, vereinzelt behaart.

Mesonotum gelbbraun, fast matt, gelblich bereift. Skutellum wenig stärker glänzend, gleichfarbig, stark gewölbt, die Seitenränder von der Basis bis zu den vorderen Skutellaren divergierend, dahinter stark konvergierend. Zwei Paare Dorsozentralhaare, die nahe beisammen und weit hinten auf dem länglichen Mesonotum stehen. Etwa 12 schwer zählbare Reihen Akrostichalhaare. Zwei kräftige Präskutellare, die länger sind als die vorderen Dorsozentralhaare, neben ihnen stehen auf jeder Seite noch zwei verlängerte Akrostichalhaare. Vordere Skutellare divergierend, hintere gekreuzt. Schultern vorn und oben dicht mit gebogenen Haaren besetzt, die länger und kräftiger sind als die Akrostichalhaare, daneben und dazwischen sind zwei bis drei nicht viel längere Humeralborsten erkennbar. Pleuren hell graubraun, unten graugelb, bereift, auf dem Mesopleurum und Sternopleurum mit Andeutungen von hellen Flecken und einer undeutlichen, helleren Längsbinde zwischen den beiden Schildern. Zwei Propleurale, von denen die vordere fein und kurz, die hintere etwa doppelt so lang ist. Sternindex 0,75. Zwischen den beiden kräftigen Sternopleuralen steht eine isolierte Gruppe von 5—6 feinen Haaren. Beine hell gelbbraun. Apikale und Präapikale auf den Tibien aller drei Beinpaare. Halteren gelblich weiss. Flügelfläche farblos, Adern graubraun. Keine stärkere Borste vor dem schwachen Costalbruch. Subcosta rudimentär. Basal- und Diskoidalzelle durch eine Querader getrennt. Analquerader und sechste Längsader kräftig. Costa bis zur dritten Längsader kräftig, von dort an nur schwach entwickelt bis zur vierten Längsader reichend. Zweite Längsader distal aufgebogen, dritte und vierte konvergierend. Kräftige

Borsten längs der Costa bis zur Hälfte ihres dritten Abschnitts. Costal-Index 2,6; 4th vein-Index 1,8; 4c-Index 0,9; 5x-Index 0,9 (1 Flügel).

Erster und Basis des zweiten Tergits hell gelbbraun, Hinterrand des zweiten und der ganze dritte Tergit gräulich braun, die folgenden Tergite dunkel graubraun bis schwarzbraun. Die Seiten des zweiten Tergits sind abstehend dicht behaart. Von der Seite und von unten gesehen erscheinen lateral auf dem zweiten bis vierten Tergit weissgelbe Hinterrandbinden.

Die Vaginalplatte ist unpaar, distal nur etwas ausgebuchtet, wie ein Sternit beborstet (Abb. 11). Die dorsale Analplatte ist distal gespalten, ähnlich wie bei *Leucophenga* (Abb. 3, S. 26).

Körperlänge: ♀ (2) 3,6—4,2 mm.

Flügelänge: ♀ (2) 2,9—3,2 mm.

Innere Körpermerkmale: Vordere und hintere Arme der Malpighischen Gefässe mit freien Enden. Spermatheken blass graubraun, ei- bis kegelförmig. Ein von der Kapsel isoliertes, subapikales Stück des Spermathekenstiels ist gleich chitinisiert und gefärbt wie die Spermatheken. Ventrales Receptaculum basal dick, mit zwei Krümmungen, dann viel dünner und mit ca. 9 immer enger werdenden Spiralwindungen, die kegelförmig angeordnet sind.

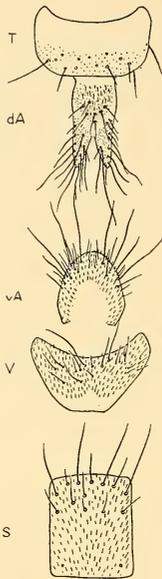


ABB. 11.

Tergit (T), dorsale (dA) und ventrale (vA) Analplatte, unpaare Vaginalplatte (V) und prägenitaler Sternit (S) von *P. sobodo*. Vergr. 58×.

und um die distale Querader und hat an der Arista oben 6, unten 4 Strahlen, so dass sie mit *P. sobodo* nicht identisch ist.

Vorkommen: 2 ♀, Waldrand bei M'Bettie, gefangen mit Streifnetz (IX. 1951).

Typus: ♀, Präparat: 198.

### 3. Genus *Chymomyza* Czerny 1903.

Die vier festgestellten Arten des Genus sind unbestimmbar und werden als neue Arten beschrieben. *C. avikam* und *C. lahu* stimmen beide mit der Beschreibung der aethiopischen Art *C. bicolor* Lamb

(1914) überein, und eine Identifikation ist ohne Untersuchung des Typenmaterials von *C. bicolor* nicht möglich. *C. mafu* könnte mit der orientalischen Art *C. obscura* De Meijere verglichen werden,

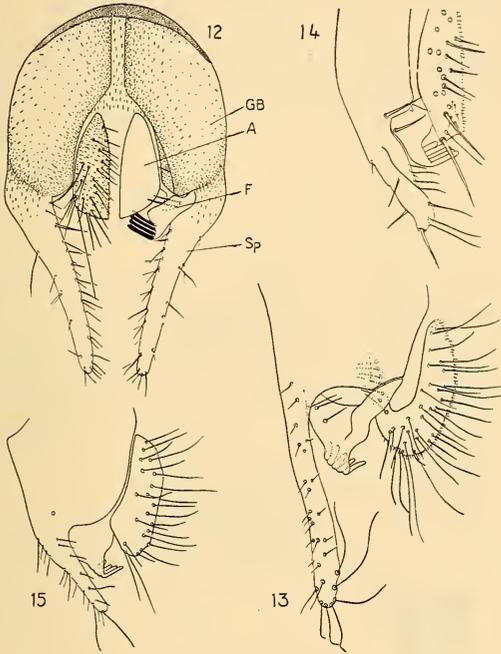


ABB. 12—15.

*Chymomyza*.

Genitalbogen von *C. bambara* (12), *C. mafu* (13), *C. avikam* (14) und *C. lahu* (15), vergr. 175 ×. Bei 12 sind der rechte Forceps und die Behaarung der linken Analplatte weggelassen. GB = Genitalbogen, A = Analplatte, F = Forceps, Sp = Spitze des Genitalbogens.

doch ist auch in diesem Fall eine Identifikation zu unsicher. DUDA (1939) erwähnt lediglich *C. bicolor* Lamb.

Alle vier Arten haben eine verdunkelte Costa, eine weisse Flügelspitze und stimmen mit den Angaben zur Genuscharakteristik in OLDENBERG (1914, S. 18), PATTERSON (1943, S. 37) und HSU (1949, S. 87) überein. Sie haben im übrigen folgende Merkmale gemeinsam:

Vordere Skutellare konvergent; distales Halterenglied weisslich; eine feine Propleurale; Costal-Index (extreme Einzelwerte) 1,0—1,5;

4th vein-Index 2,2—2,8; 4c-Index 1,5—2,0; 5x-Index 2,7—4,0. Der Forceps zeigt im mazerierten und gefärbten Präparat (Abb. 12-15) zwei Berührungs- oder Verwachsungsstellen mit dem Genitalbogen; die mediane scheint als Gelenk zu wirken. Die Arten sind gut unterscheidbar nach der Ausbildung und Beborstung der Genitalbogen-Spitze. Vaginal-

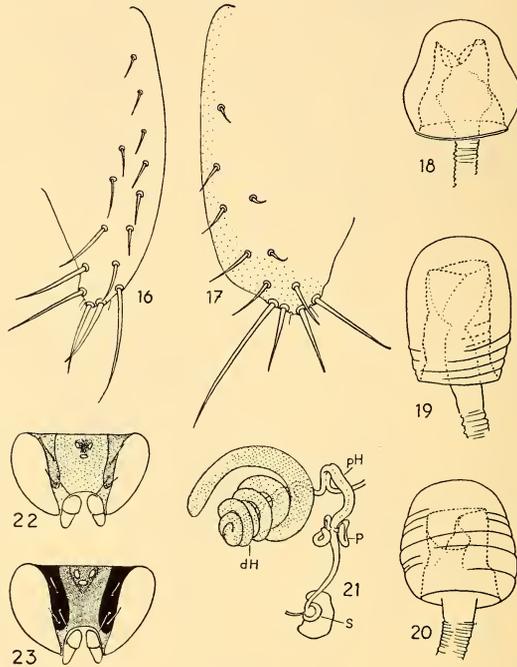


ABB. 16—23.

*Chymomyza*.

Vaginalplatten von *C. bambara* (16) und *C. avikam* (17); Spermatheken von *C. bambara* (18); *C. avikam* (19) und *C. lahu* (20), vergr. 175 ×. Innere Geschlechtsorgane von *C. bambara* (21): pH = proximaler Teil, dH = distaler Teil des Hodens, P = Paragonien, S = Samenpumpe, vergr. 17 ×. Kopf von *C. bambara* (22) und *C. mafu* (23), ♂♂.

platten (Abb. 16, 17) apikal mit 3—4 Langborsten<sup>1</sup>; auch die Rand- und Saumborsten sind relativ lang. Die inneren Körpermerkmale (alle 4 Arten untersucht) gleichen denen, die PATTERSON (1943, S. 38) für *C. amoena* und *C. procnemis* beschrieben hat: proximale und distale Teile der Hoden spiralisiert; ventrales Receptaculum in Schleifen und Spiralwindungen gelegt; Spermatheken (Abb. 18-20) ziemlich gross, mit hohem, asymmetrisch gebauten Innentubus. Die vor-

<sup>1</sup> Terminologie nach HADORN und FRITZ, 1950.

deren Arme der Malpighischen Gefässe haben freie Enden, die hinteren Arme sind terminal verschmolzen unter Bildung eines durchgehenden Lumens. Die 8—10 Eifilamente säumen die subapikale Platte; die vorderen sind kürzer als die hinteren (vergl. PATTERSON 1943, S. 39 und 40).

Alle Arten wurden zusammen mit Arten von *Neotanygastrella* über gefällten Baumstämmen gefangen (S. 9). Sie ernähren sich wahrscheinlich nicht ausschliesslich von Baumsäften, denn bei *C. mafu* enthielt das Rectum graubraune Pilzsporen, wie sie ähnlich auch im Rectum von *Z. koroleu* beobachtet wurden.

*Chymomyza bambara* n. sp.

(*Bambará* = Negerstamm im Gebiet von Bamako.)

♀, ♂. Arista mit Endgabel und oben 3, unten 2 Strahlen. Zweites und drittes Fühlerglied hellbraun, drittes dorsal etwas verdunkelt, etwa so lang wie breit, fein behaart. Stirn vorn  $\frac{3}{5}$  Kopfbreite, = etwas schmaler als in der Mitte hoch, matt, vorn gelbbraun, hinten hellbraun. Je nach Beleuchtung erscheint beidseits des Ozellendreiecks ein messingfarbener Seidenglanz. Die Medianzone der Stirn ist flach; auf dem Scheitel fällt die Stirn lateralwärts gleichmässig und flach ab. Auf der Höhe des Scheitels ist der Hinterkopf stark ausgebuchtet. Orbiten leicht gräulich, etwas glänzend, schmal, innere Begrenzung leicht konkav, fast bis zur Bogennaht reichend (Abb. 22). Stirndreieck klein, kaum sichtbar, zwischen den Ozellen dunkelbraun bis schwarz. Die proklinierte Orbitale steht etwas vor der Mitte zwischen den beiden reklinierten. Die beiden vorderen Orbitalen sind  $\frac{3}{4}$  so lang wie die dritte. 2 kleine Postvertikale, die konvergieren, aber nicht gekreuzt sind. Gesicht hell gelbbraun, glänzend, stark eingeengt durch die Augen, in der oberen Hälfte schwach gekielt. Die ersten Oralborsten stehen nahe beisammen, sie konvergieren, sind aber nicht gekreuzt. Zweite und die folgenden fünf bis sechs Oralen feiner, nicht viel schwächer, etwa  $\frac{3}{4}$  so lang wie die erste. Rüssel und Taster hell bräunlich gelb. Taster mit einer nach vorn gerichteten Apikalborste und ca. 10 feineren und kürzeren Börstchen. Wangen bräunlich gelb, am tiefsten Augenrand  $\frac{1}{9}$  des längsten Augendurchmessers breit. Augen dunkelrot, kaum behaart. Im vorderen, unteren Augenbereich sind die Ommatidien vergrössert.

Mesonotum vorn braun, die hintere Hälfte sowie das Skutellum dunkelbraun bis schwarz, fein geraucht, ziemlich stark glänzend. Von der hinteren, dunkleren Zone zieht sich ein nach vorn schmaler werdender Medianstreif bis zum Hals. Bei älteren Tieren ist das ganze Mesonotum schwarzbraun wie bei *C. mafu*. Das Skutellum ist relativ kurz und stark gewölbt. Vier Dorsozentrale, sechs Reihen Akrostichalhaare, keine Präskutellare. Vordere Skutellare schwach konvergierend, hintere gekreuzt. Eine Humeralborste. Pleuren und Sternite des Meso- und Metathorax schwarzbraun, wenig glänzend. Eine feine Propleural-

borste. Sterno-Index 0,75. Die Vorderbeine sind folgendermassen gefärbt: Coxen gelblich weiss, Basis der Femora und die letzten vier Tarsenglieder hellbraun, übrige Teile schwarzbraun. Die beiden hinteren Beinpaare sind hellbraun. Vorderfemora der ♂♂ innen mit einer seichten Furche zur Aufnahme der Tibien, daneben steht eine Reihe von sechs bis sieben starken Borsten neben einer Reihe von etwa 10 ebenfalls starken, aber nur etwa  $\frac{1}{3}$  bis  $\frac{1}{2}$  so langen Borsten. Distales Halteren-glied weisslich. Flügelfläche hell bräunlich, die Spitze ist weisslich. Längs der Costa verläuft bis zur weissen Flügelspitze ein graubrauner Saum. Die Costalzelle, die erste Längsader, die Costa (bis zur weissen Flügelspitze) sowie das Ende der zweiten Längsader sind schwarzbraun. Übrige Adern braun. Zwei Borsten vor dem distalen Costalbruch. Kräftige Borsten längs der Costa bis 72—78% ihres dritten Abschnitts (bis zur weissen Flügelspitze). Costal-Index 1,0—1,4; 4th vein-Index 2,2—2,6; 4c-Index 1,5—1,8; 5x-Index 2,7—3,4.

Abdominaltergite schwarz, stark glänzend. Sternite hell graubraun, klein, die vorderen und mittleren lang oval, die hinteren kürzer. Vaginalplatte (Abb. 16) braun, spitz vorstehend. Äussere männliche Genitalien: Genitalbogen (Abb. 12) dorsal breit, Spitze schlank fingerförmig, etwa halb so lang wie der ganze Genitalbogen, fein und ziemlich dicht beborstet. Analplatten relativ klein. Forceps mit 4—5 Zähnen, basal mit 2 Borsten (4 ♂♂ untersucht).

Körperlänge: ♀ 2,4—2,7 mm, ♂ 2,1—2,9 mm.

Flügelänge: ♀ 1,8—2,0 mm, ♂ 1,7—2,1 mm.

Innere Körpermerkmale: vordere Arme der Malpighischen Gefässe mit freien Enden, hintere Arme terminal verschmolzen unter Bildung eines durchgehenden Lumens. Hoden (Abb. 21) blass gelblich, fast farblos. Proximale Teile dünn, basal ein längeres Stück (ca.  $\frac{1}{2}$  ihrer Länge) miteinander verwachsen und etwa eine Windung bildend, dann separiert und noch mit je drei Spiralwindungen. Distale Teile etwas dicker, mit sieben Spiralwindungen, von denen die zwei basalen etwas gestreckt sind und zusammen mit den Windungen der proximalen Hodenteile im Innern einer Hülle verlaufen, die von den rücklaufenden vier bis fünf distalsten Hodenwindungen gebildet wird. Paragonien relativ klein, mit einer Spiralwindung. Samenpumpe gelblich, klein, rund, ohne Divertikel, mit einem nierenförmigen, grossen Aufsatz aus gelbem Gewebe. Spermatheken (Abb. 18) schwarzbraun. Ventrals Receptaculum basal dick fingerförmig, anschliessend dünn, schlauchförmig, mit  $2\frac{1}{2}$  Schleifen, wobei am Anfang und Ende des letzten Schleifenarms kleine Knäuel von unregelmässigen Spiralwindungen eingeschaltet sind.

Eier mit 8 feinen Filamenten, die die Apikalplatte säumen. Die hinteren Filamente sind  $\frac{1}{4}$  so lang wie das Ei, die vorderen kürzer.

Vorkommen: über gefällten Bäumen, ziemlich häufig.

Typus (♂) und Paratypen (3 ♂♂, 3 ♀♀) aus Bimbresso (X.1954) deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich, zusammen mit Präparat No. 178.

*Chymomyza mafu* n. sp.

(Mafú = Fluss der Elfenbeinküste.)

♀, ♂. Arista mit Endgabel und oben 3, unten 2 Strahlen. Fühler graubraun, drittes Fühlerglied etwa so lang wie breit, fein behaart. Stirn vorn knapp  $\frac{1}{2}$  Kopfbreite, = etwa so breit wie in der Mitte hoch, mit schwachem Seidenglanz, dunkelbraun. Orbiten stark glänzend, von oben gesehen dunkelbraun wie die Stirn, von vorn gesehen braunschwarz, breit (etwa doppelt so breit wie bei *C. bambara*, den Augenträgern anliegend und bis auf die Höhe der Fühlerbasis reichend; innere Begrenzung im vorderen Stirnteil schwach konvex (Abb. 23). Stirndreieck klein, gleichseitig, sich kaum von den Stirnstriemen abhebend. Ganzer Hinterkopf schwarzbraun, glänzend. Die proklinierte Orbitale steht etwas vor der Mitte zwischen den beiden reklinierten. Die beiden vorderen Orbitalen sind  $\frac{3}{4}$  so lang wie die dritte. Zwei kleine Postvertikale, die konvergieren, aber nicht gekreuzt sind. Gesicht braun, stark eingeengt durch die Augen, ohne Carina. Oberlippe braun, breit, glänzend. Die ersten Oralborsten stehen nahe beisammen, sie konvergieren, sind aber nicht gekreuzt. Zweite Orale und die folgenden feiner, nicht viel kürzer. Taster und Rüssel hell graubraun. Wangen hell graubraun, glänzend, am tiefsten Augenrand  $\frac{1}{13}$  des längsten Augendurchmessers breit. Augen leuchtend rot, heller als bei *C. bambara*, kaum behaart.

Mesonotum, Skutellum und Pleuren uniform dunkelbraun bis schwarzbraun, fein gelblich bereift oder behaart, trotzdem ziemlich stark glänzend, Skutellum weniger glänzend. Vier Dorsozentrale, 6 Reihen Akrostichalhaare, keine Präskutellare. Vordere Skutellare parallel, hintere gekreuzt. Eine längere Humeralborste, eine feine Propleurale. Sterno-Index 0,7—0,75. Coxen der Vorder- und Hinterbeine sowie die vier distalen Tarsenglieder der Vorderbeine gelblich weiss; Femora der Vorderbeine, die Tibien und das erste Tarsenglied aller drei Beinpaare sowie die Coxen des mittleren Beinpaars braunschwarz; Femora sowie die distalen vier Tarsenglieder der Mittel- und Hinterbeine graubraun. Distales Halterenglied weisslich. Flügelfläche hell bräunlich, die äusserste Spitze ist weisslich. Längs der Costa verläuft bis zur weissen Flügelspitze ein graubrauner Saum. Die Costalzelle, die erste Längsader, die Costa (bis zur weissen Flügelspitze), sowie das Ende der zweiten Längsader sind schwarzbraun. Übrige Adern an der Flügelbasis blass bräunlich, weiter distal hellbraun bis dunkelbraun. Zwei Borsten vor dem distalen Costalbruch. Kräftige Borsten längs der Costa bis 73—79% ihres dritten Abschnitts (bis zur weissen Flügelspitze). Costal-Index 1,0—1,3; 4th vein-Index 2,2—2,6; 4c-Index 1,5—1,9; 5x-Index 3,0—3,5 (6 Flügel gemessen).

Abdominaltergite schwarz, stark glänzend. Abdomen hoch gewölbt, stärker als bei *C. bambara*. Sternite graubraun, klein, die vorderen und

mittleren lang oval, die hinteren kürzer. Äussere männliche Genitalien: Genitalbogen (Abb. 13) ähnlich wie bei *C. bambara*; Spitze etwa halb so lang wie der Genitalbogen, sehr schlank, mit feiner Beborstung und apikal 6—7 besonders langen, haarförmigen Borsten. Forceps an 2 Stellen mit dem Genitalbogen verbunden, die mediane Kontaktstelle ist wahrscheinlich ein Gelenk; distal 5 Zähne, basal 3 Borsten. Analplatte sichelförmig unter den Genitalbogen verlängert, mediodistal mit einigen besonders langen Haaren (2 ♂♂ untersucht). Vaginalplatte ähnlich wie bei *C. bambara* (Abb. 16).

Körperlänge: ♀ 2,2—2,8 mm, ♂ 2,0—2,5 mm,

Flügelänge: ♀ 1,9—2,3 mm, ♂ 1,8—2,2 mm.

Innere Körpermerkmale: Vordere Arme der Malpighischen Gefässe mit freien Enden, hintere Arme terminal miteinander verschmolzen unter Bildung eines durchgehenden Lumens. Hoden blass gelblich, fast farblos. Proximale Teile sehr dünn, basal ein längeres Stück aneinander haftend und zusammen eine Windung bildend, dann getrennt und mit ca. sieben Spiralwindungen. Distale Teile mit sieben Windungen, die rücklaufend um die Spirale des proximalen Teils angeordnet sind. Paragonien relativ klein, weit distal angelegt. Spermatheken schwarzbraun. Ventrals Receptaculum dünn, lang schlauchförmig, in zwei Schleifen quer unter dem Uterus angeordnet. An den Umbiegungsstellen der Schleifen sind einige unregelmässige Spiralwindungen eingeschaltet.

Eier mit zehn feinen Filamenten, von denen die hinteren  $\frac{1}{4}$  so lang sind wie das Ei und die distalen zunehmend kürzer sind.

Typus (♂) und Paratypen (3♂, 3♀) aus Bimbresso (X.1951) deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich, zusammen mit Präparat Nr. 179.

Diskussion. — Die spärlichen Angaben über *C. obscura* De Meijere (als *Amphoroneura* beschrieben; vergl. auch DUDA 1924) stimmen alle mit *C. mafu* überein, und eine Synonymie ist möglich, wenn auch wegen der grossen geographischen Distanz zwischen den beiden Formen und dem Vorkommen von kryptischen Arten nicht wahrscheinlich.

#### *Chymomyza avikam* n. sp.

(*Avikám* = Stamm der Elfenbeinküste.)

Die Art unterscheidet sich von *C. bambara* in folgenden Merkmalen:

♀, ♂. Mesonotum und Skutellum einheitlich hellbraun, ohne Medianstreif. Pleuren schwarzbraun. Kräftige Borsten auf der Costa bis 72—80%

ihres dritten Abschnitts. Costal-Index 1,3—1,5; 4th vein-Index 2,3—2,8; 4c-Index 1,5—1,7; 5x-Index 2,7—3,7.

Bei den mit Äther getöteten Männchen ist regelmässig die Hinterleibsspitze nach vorn umgeschlagen. Seitliche Begrenzungen der Tergite bei Männchen siehe Abb. 24. Genitalbogen (Abb. 14) mit relativ kurzer, breiter Spitze. Forceps mit 4—5 Zähnen und basal mit 2 Borsten (4 ♂♂). Vaginalplatten (Abb. 17) braun, breit, glänzend.

Körperlänge: ♀ 2,6—3,0 mm, ♂ 2,1—2,6 mm,

Flügelänge: ♀ 2,0—2,3 mm, ♂ 1,8—2,3 mm.

Innere Körpermerkmale: Hoden ähnlich wie bei *C. bambara*, jedoch proximale Teile mit zwei Windungen, distale Teile mit sechs Windungen. Paragonien mit zwei unregelmässigen Spiralwindungen. Spermatheken (Abb. 19) schwarzbraun. Ventrales Receptaculum wie bei *C. bambara*, jedoch ist der ganze letzte Schleifenarm gleichmässig spiralisiert mit ca. 16 Windungen.

Eier wie bei *C. bambara*.

Vorkommen: gleich wie *C. bambara*, seltener.

Typus (♂) und Paratypen (3♂, 3♀) aus Bimbresso (X.1951) deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich, zusammen mit Präparat Nr. 180.

Diskussion. — *C. avikam* wie auch *C. lahu* stimmen mit der Beschreibung von *C. bicolor* Lamb überein. LAMB beschrieb ein Individuum ohne Angabe des Geschlechts.

### *Chymomyza lahu* n. sp.

(*Lahou* = Stamm der Elfenbeinküste.)

Die Art unterscheidet sich von *C. bambara* in folgenden Merkmalen:

♂. Gesicht und Taster gelblich weiss. Die hinteren Oralborsten sind  $\frac{4}{5}$  so lang wie die erste. Mesonotum hellbraun mit einer etwas dunkleren Zeichnung, die dem trident-Muster von *D. melanogaster* gleicht. Der Medianstreif reicht nur bei alten Individuen bis zum Mesonotum-Vorderrand. Skutellum dunkelbraun. Kräftige Borsten längs der Costa bis 74—82% ihres dritten Abschnitts. Costal-Index 1,0—1,3; 4th vein-Index 2,2—2,8, 4c-Index 1,5—2,0; 5x-Index 2,7—4,0.

Genitalbogen (Abb. 15) ähnlich wie bei *C. bambara*; Spitze relativ kürzer. Forceps mit 4 Zähnen (4 ♂♂ untersucht).

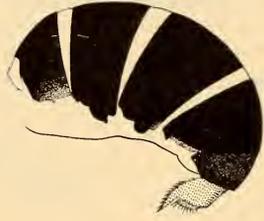


ABB. 24.

Abdomen von  
*C. avikam*, ♂, vergr. 29×.

Die inneren Körpermerkmale gleichen denen von *C. bambara*. Spermatheken siehe Abb. 20.

♀: wahrscheinlich kaum unterscheidbar von jungen *C. bambara*-Individuen.

Körperlänge: ♂ 2,2—2,7 mm,

Flügelänge: ♂ 1,6—2,0 mm.

Vorkommen: wie *C. bambara*, seltener.

Typus (♂) und Paratypen (3♂, 1♀) aus Bimbresso (X.1951) deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich, zusammen mit Präparat Nr. 183.

#### 4. Genus *Neotanygastrella* Duda, 1927.

Die festgestellten fünf Arten stimmen mit keiner überein, die FROTA-PESSOA und WHEELER (1951) verzeichneten. *D. punctiscutata* Lamb (1914) dürfte ebenfalls eine *Neotanygastrella* sein, ist aber mit keiner der hier beschriebenen Arten identisch.

Die fünf Arten weichen in folgendem von der Genus-Charakteristik in FROTA-PESSOA und WHEELER ab: Körperlänge bis 3,9 mm; Occiput nicht silbrig schimmernd; Postvertikale winzig, kleiner als bei *Chymomyza*; Carina nur schwach angedeutet, ähnlich wie bei *Chymomyza*; 6 Reihen Akrostichalhaare.

Wegen dieser Abweichungen ist es immerhin zweifelhaft, ob die fünf Arten wirklich *Neotanygastrella* angehören. Ihre Einordnung in das Genus soll lediglich versuchsweise erfolgen. Damit kann vermieden werden, für diese Arten ein neues Genus zu schaffen, was bei der geringen Kenntnis der Formen, die *Chymomyza* gleichen oder nahestehen, verfrüht wäre. Gegen eine Zuordnung zu *Zygodrosophila* sprechen folgende Merkmale: Kopf nicht verbreitert; Orbitalen *Drosophila*-ähnlich; Analis vorhanden; Mundrand nicht schwarz; Flügel zwischen Costa und 1. Längsader nicht verdunkelt. Gegen eine Zuordnung zu *Cladochaeta* sprechen ähnlich schwerwiegende Argumente. Vom orientalischen Genus *Tanygastrella* unterscheiden sich die hier beschriebenen Arten durch das kleine, unscharf begrenzte Stirndreieck, die nur schwach angedeutete Carina, die spärliche Behaarung der Augen, das Vorhandensein nur einer Humeralborste, die Beinfärbung und den sehr hohen 4th vein-Index.

Die fünf Arten stimmen noch in den folgenden Merkmalen miteinander überein und weichen in ihnen von *Chymomyza* ab:

Skutellum mit einem weissgelben Apikalfleck; Costa unbeschattet, Flügelfläche einheitlich gefärbt, ohne weisse Spitze; vordere Skutellare divergent; distales Halterenglied braun; eine feine Propleurale (auch bei *Chymomyza*); Costal-Index (extreme Einzelwerte) 1,4—2,0; 4th vein-Index 3,2—4,9; 4c-Index 1,6—2,7; 5x-Index 2,5—4,6. Der Genitalbogen bildet ähnlich wie bei *Chymomyza* eine Kapsel, doch sind die

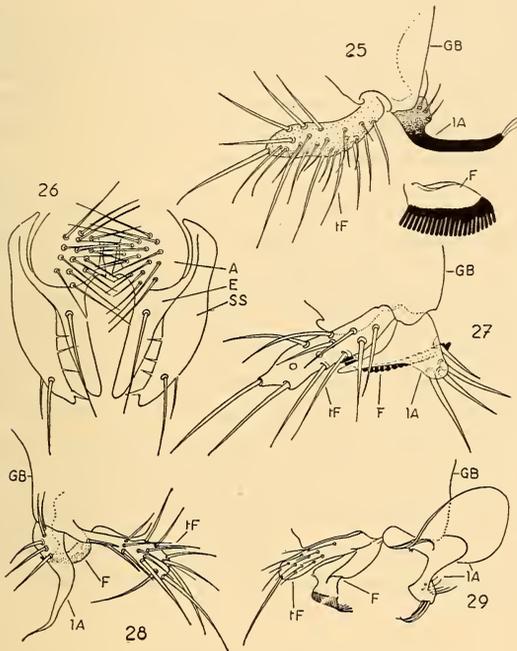


ABB. 25—29.

*Neotanygastrella*.

Spitze des Genitalbogens und Forceps von *N. africana* (25), vergr. 94 ×. Dorsalansicht des Analplattenapparats von *N. abbe* (26); Spitze des Genitalbogens von *N. abbe* (27), vergr. 175 ×. Spitze des Genitalbogens von *N. miti* (28), vergr. 94 ×, sowie von *N. naboika* (29), vergr. 96 ×. GB = Genitalbogen, F = Forceps, 1A = lateraler Anhang, tF = tasterartiger Fortsatz; A = Analplatte, E = Enddorn der Analplatten, SS = Seitenschild der Analplatte.

Spitzen und die Analplatten viel komplizierter. An der Spitze des Genitalbogens sind drei Anhänge verwachsen oder eingelenkt: a) der Forceps mit einem langen Kamm von Zähnen, b) ein laterales Gebilde, das bei *N. africana* und *N. miti* dolchförmig erscheint, mit einer basalen Erweiterung, die vor allem bei *N. naboika* gross und auffallend ist; c) ein tasterartiger, beborsteter Fortsatz. Nach der Ausbildung dieser Teile sind die Arten eindeutig unterscheidbar. Die Analplatten (Abb. 26,

30, 32) sind klein, distal schliesst ein kräftiger Dorn an und lateral befindet sich ein beborsteter Schild; der Enddorn und die Seitenschilder wirken bei der Kopulation wahrscheinlich als Zangenapparat. *N. brasiliensis* zeigt in Bezug auf die männlichen Kopulationsorgane ganz andere Verhältnisse (FROTA-PESSOA & WHEELER, 1951, S. 149).

Die Vaginalplatten (Abb. 33-35) gleichen denen von *Drosophila*. Innere Körpermerkmale (alle Arten untersucht): die Hoden sind nicht spiralisiert (Abb. 37); das ventrale Receptaculum ist kurz und in wenige Schleifen gelegt; die Spermatheken (Abb. 36) sind einheitlich kugelig, mit kurzem Innentubus; die Enden der hinteren Arme der Malpighischen Gefässe sind einander genähert, aber nicht verschmolzen. Alle Eifilamente sind gleich lang und stehen nebeneinander am hinteren Ende der Apikalplatte.

Die Arten wurden zusammen mit *Chymomyza* über gefällten Baumstämmen gefangen, seltener auch über Palmstrünken. Interessant ist die Übereinstimmung der beiden Gruppen in ihren ökologischen Ansprüchen wie auch in vielen morphologischen Merkmalen. Dies könnte für eine nahe Verwandtschaft sprechen, sogar für eine Zugehörigkeit zur gleichen systematischen Gruppe. Andererseits bestehen im Bereich der äusseren und inneren Genitalien und in wenigen anderen Körpermarkmalen entscheidende Unterschiede, wie sie in der Regel nur zwischen Genera vorkommen. Es erhebt sich die Frage, ob es sich bei der Übereinstimmung der beiden Gruppen in den eigenartigen und auffallenden Habitus- und Verhaltensmerkmalen um Konvergenzen handelt.

#### *Neotanygastrella africana* n. sp.

♀, ♂. Arista mit langer Endgabel und oben 4 (ausnahmsweise 5), unten 2 Strahlen. Die oberen Strahlen sind distal stark nach vorn gebogen. Zweites Fühlerglied schwarzbraun, weit vorstehend. Drittes Fühlerglied hell gelbbraun, distal graubraun,  $1\frac{1}{3}$  mal so lang wie breit, weisslich und ziemlich lang behaart. Stirn längs der Bogennäht gelb, dahinter gelbbraun, matt, vorn  $\frac{1}{2}$  Kopfbreite, = etwas breiter als in der Mitte hoch, nach hinten sich wenig verbreiternd. Orbitalleisten leicht glänzend, graugelb, nicht von den Augenrändern nach innen abweichend. Stirndreieck klein, unscharf begrenzt, kaum erkennbar. Die erhöhte Partie zwischen den hellbraunen Ozellen glänzt wie die Orbiten und ist schwarzbraun. Erste Orbitale  $\frac{4}{5}$  der dritten; die Distanz zwischen den beiden ist  $\frac{1}{3}$  der Distanz zwischen der dritten Orbitalen und der inneren Vertikalborste. Zweite Orbitale  $\frac{2}{5}$  der ersten, ausserhalb der ersten und auf gleicher Höhe oder eine Spur vor ihr stehend. Sehr kurze und feine Postvertikale, die dünner und etwa halb so lang wie

die zweiten Orbitalen sind. Sie konvergieren, sind nicht gekreuzt und stehen hinter dem Scheitel. 2 lange Ocellarborsten, die den Stirnvorderrand fast erreichen. Der Hinterkopf ist auf dem Scheitel stärker konkav als bei *Drosophila*-Arten. Gesicht bräunlich gelb, ohne Carina, unten stark eingeengt durch die Augen. Jederseits nur eine Oralborste vorhanden, die ziemlich nahe beisammen stehen, schwach konvergieren, fast parallel verlaufen und nicht gekreuzt sind. Die folgenden Oralborsten sind etwa  $\frac{2}{5}$  so lang wie die erste, aber sehr fein, nicht viel stärker als Frontalhaare. Taster und Rüssel bräunlich gelb. Wangen hell bräunlich gelb, hinten stark gerundet und mit einer Borste versehen, am untersten Augenrand  $\frac{1}{15}$  des längsten Augendurchmessers breit. Augen schwärzlich weinrot, mit wenigen, vereinzelt Haaren. Die Ommatidien am vorderen, unteren Augenrand sind etwas vergrößert.

Mesonotum ziemlich stark glänzend, fein gerunzelt, hellbraun. Auf dem Mesonotum verläuft ein dunkelbrauner, diffus begrenzter Medianstreif, der zwischen den Dorsozentralen am breitesten ist. Das Skutellum ist dunkelbraun wie der Mesonotum-Medianstreif und hat einen hellbraunen Saum, der an der Skutellumbasis am breitesten ist. Zwischen den hinteren Skutellaren ist das Chitin farblos, es erscheint an dieser Stelle ein querer, ovaler, weisslich gelber Fleck. Die Pleuren sind graubraun, dunkler als das Mesonotum. Vier Dorsozentrale. Sechs Reihen Akrostichalhaare, keine Präskutellare. Vordere Skutellarborsten divergent, hintere gekreuzt. Eine Humeralborste. Keine Metapleurale. Erste Sternopleurale viel feiner als die hintere; Sterno-Index 0,25—0,4. Eine feine Propleurale unmittelbar über der Coxenbasis, gleich wie bei den Arten des Subgenus *Pholadoris*. Die Vorderbeine sind folgendermassen gefärbt: die Coxen, die Basis der Femora und die vier distalen Tarsenglieder weisslich gelb, die übrigen Teile sind schwarz. Mittel- und Hinterbeine gelbbraun. Das zweite Tarsenglied aller Beine ist fast so lang wie das erste Tarsenglied. Apikalborsten auf den Tibien des mittleren Beinpaares, Präapikalborsten auf den Tibien des hinteren Beinpaares. Distales Halterenglied braun. Flügelfläche farblos, Adern gelbbraun. Zwei Borsten vor dem distalen Costalbruch. Kräftige Borsten längs der Costa bis 67—79% ihres dritten Abschnitts. Costal-Index 1,5—2,0; 4th vein-Index 3,2—3,9; 4c-Index 1,7—2,4; 5x-Index 2,5—3,7.

Vordere Abdominaltergite graubraun, hintere zunehmend dunkler werdend bis schwarz, kaum glänzend, fein gerunzelt. Sternite lang oval, hell. Letzte zwei Sternite rechteckig bis quadratisch, graubraun. Vaginalplatte spitz, aber wenig vorstehend, mit einem Langhaar und kräftigen Randbörstchen, ähnlich wie bei *N. naboika* (Abb. 34). Äussere männliche Genitalien (Abb. 25): Genitalbogen ähnlich wie bei *N. makore*. Spitze mit drei Anhängen: a) Forceps mit 20—21 schwarzen Zähnen; b) ein dolchförmiges Gebilde, das apikal einige feine Haare trägt und basal zu einer Platte erweitert ist (wahrscheinlich entsprechendes Flügelplatte bei den anderen Arten der Gruppe), auf der 4 feine Borsten stehen; c) mediodistaler Fortsatz, tasterähnlich, keulenförmig, behaart. Die Dolche der beiden Seiten sind gekreuzt, während die tasterähnlichen

Fortsätze seitlich abstehen. Analplatten-Apparat ähnlich wie bei *N. makore*, nur sind die Seitenschilder hell.

Körperlänge: ♀ 3,1—3,9 mm, ♂ 3,0—3,7 mm,

Flügelänge: ♀ 2,4—3,0 mm, ♂ 2,5—2,9 mm.

Innere Körpermerkmale: vordere Arme der Malpighischen Gefäße mit freien Enden, hintere Arme terminal einander genähert, ohne Bildung eines durchgehenden Lumens. Hoden schwefelgelb, proximale und distale Teile ungewunden, gerade (Abb. 37). Paragonien relativ gross, V-förmig. Samenpumpe ohne Divertikel. Spermatheken kugelig, dunkelbraun wie bei *N. abbe* (Abb. 36). Ventrales Receptaculum zwei ungleich lange, kleine Schleifen, die eng nebeneinander verlaufen und der Uteruswand aufliegen.

Eier mit sieben hinteren, fadenförmigen Filamenten von  $\frac{1}{4}$  Eilänge.

Vorkommen: ziemlich häufig auf gefällten und entrindeten Baumstämmen, bei Abidjan, M'Bettie und Bimbresso. Ein Individuum auf *Raphia*, M' Bettie.

Typus (♂) und Paratypen (3 ♂, 3 ♀) aus Bimbresso (X.1951) deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich, zusammen mit Präparat Nr. 187.

*Neotanygastrella abbe* n. sp.

(Abbey = Negerstamm der Elfenbeinküste.)

♀, ♂. *N. abbe* unterscheidet sich von *N. africana* in folgenden Merkmalen:

Arista hinter der Endgabel oben mit 3 bis 5 (meist 4), unten 2 Strahlen. Zweites Fühlerglied schwarz, drittes braungelb, die Spitze schwärzlich. Partie zwischen den Ozellen braun. Gesicht und Taster weissgelb. Augen leuchtend rot.

Der Mesonotum-Medianstreif ist heller als bei *N. africana*. Skutellum ebenfalls heller. Kräftige Borsten auf der Costa bis 65—70% ihres dritten Abschnitts. Costal-Index 1,6—1,8; 4th vein-Index 3,5—3,6; 4c-Index 1,9—2,1; 5x-Index 3,1—4,0 (4 Flügel, ♀, ♂ gemessen).

Äussere männliche Genitalien:

Genitalbogen (vergl. Abb. 26, 27): Spitzen mit den drei gelenkig verbundenen Teilen: a) Forceps mit ca. 17 schwarzen Zähnen; b) eine laterale Platte, die lateral distal 4 Borsten trägt und medialwärts zu einem hornförmigen Fortsatz ausgezogen ist; c) ein tasterähnlicher, medioidistaler Fortsatz mit langen Borsten, von denen die apikale länger ist als der Fortsatz selbst, dagegen nicht stärker als die übrigen langen Borsten des Fortsatzes. Analplatten klein, rundlich, mit schlanken, starken Fortsätzen, welche basal dorsal eine Borste tragen. Die Seitenschilder sind ventral dicht behaart und haben subapikal median eine zahnförmige Borste. Vaginalplatte siehe Abb. 33.

Innere Körpermerkmale und Eier wie bei *N. africana*, proportional kleiner.

Körperlänge: ♀ (2) 2,2—2,5 mm, ♂ 2,1—2,5 mm,

Flügelänge: ♀ (2) 1,8—2,0 mm, ♂ 1,7—2,0 mm.

Typus (♂) und Paratypen (3 ♂, 1 ♀) aus Bimbresso (X.1951), deponiert im Zoologischen Museum, zusammen mit Präparat No. 181.

*Neotanygastrella makore* n. sp.

(*Macoré* = eines der Edelhölzer, auf dem die Art gefunden wurde, *Mimusops Heckelii*).

Die Art unterscheidet sich von *N. africana* in folgenden Merkmalen:

♀, ♂. Zweites Fühlerglied schwarz. Orbitalleisten auf ihrer ganzen Länge graubraun. Gesicht und Taster weissgelb. Augen leuchtend rot.

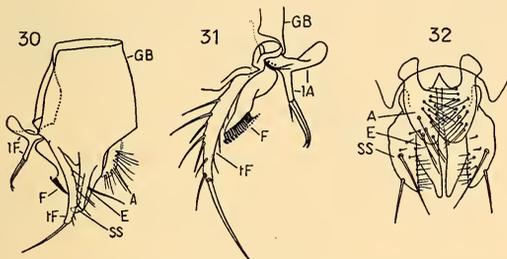


ABB. 30—32.

*Neotanygastrella*.

Genitalbogen von *N. makore* von der Seite (30), vergr. 58 ×; Spitze (31) vergr. 96 ×. Dorsalansicht des Analplattenapparats (32), vergr. 96 ×. Bezeichnungen wie in Abb. 25—29.

Der Medianstreif auf dem Mesonotum ist schwarzbraun und von vorn bis hinten gleich breit, er füllt den ganzen Bereich zwischen den Dorsozentralen aus. Skutellum ausser dem ovalen, weisslichen Apikalfleck ganz schwarzbraun bis schwarz. Pleuren graubraun. Zweites und drittes Beinpaar hell graubraun. Kräftige Borsten auf der Costa bis 63—72% ihres dritten Abschnitts. Costal-Index 1,4—1,8; 4th vein-Index 3,5—4,4; 4c-Index 1,9—2,7; 5x-Index 3,3—4,6 (8 Flügel gemessen).

Abdominaltergite schwarz. Genitalbogen (Abb. 30-32): an den Spitzen sind drei Teile angewachsen oder eingelenkt: a) Forceps mit 11 schwarzen Zähnen, b) eine laterale Flügelplatte; diese hat basal einen schlanken Fortsatz, der apikal durch 2 Borsten verlängert wird, c) einen mediodistalen Fortsatz, der schlank tasterförmig ausgebildet

ist und apikal eine lange, starke Borste trägt. Analplatten klein, beborstet, distal zu einem kräftigen, schwarzen Fortsatz ausgezogen. Lateral schliessen Seitenschilder an, die charakteristisch beborstet sind.

Vaginalplatten ähnlich wie bei *N. naboika* (Abb. 34).

Innere Körpermerkmale und Eier gleich wie bei *N. africana*, proportional kleiner.

Körperlänge: ♀ 2,4—3,3 mm, ♂ 2,4—2,9 mm,

Flügelänge: ♀ 2,0—2,4 mm, ♂ 1,9—2,0 mm.

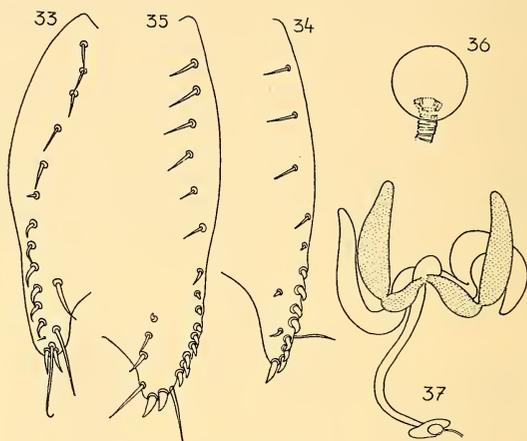


ABB. 33—37.

*Neotanygastrella*.

Vaginalplatten von *N. abbe* (33), *N. naboika* (34) und *N. miti* (35); Spermatheke von *N. abbe* (36), vergr. 175 ×. Innere Genitalien von *N. africana*, ♂ (37), vergr. 17 ×.

Vorkommen: etwas häufiger als *N. abbe*, gleiche Fangplätze wie bei *N. africana*.

Typus (♂) und Paratypen (3 ♂, 2 ♀) aus Bimbresso (X.1951) deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich, zusammen mit Präparat Nr. 186.

*Neotanygastrella miti* n. sp.

(*Miti* = Negerstamm im Sudan, nahe der Elfenbeinküste.)

Die Art unterscheidet sich von *N. africana* in folgenden Merkmalen:

♀, ♂. Zweites Fühlerglied schwarz. Orbitalleisten in der vorderen Hälfte schwärzlich. Die erhöhte Partie zwischen den Ozellen ist schwarz.

Mesonotum und Skutellum uniform braunschwarz. Der weissliche Apikalfleck auf dem Skutellum ist nur undeutlich sichtbar. Pleuren schwärzlich braun. Zweites und drittes Beinpaar graubraun. Halteren graubraun. Flügeladern dunkelbraun. Kräftige Borsten auf der Costa bis 67—73% ihres dritten Abschnitts. Costal-Index 1,5—1,8; 4th vein-Index 4,0—4,1; 4c-Index 2,2—2,4; 5x-Index 3,4—4,1 (4 Flügel gemessen).

Abdominaltergite schwarz. Äussere männliche Genitalien (Abb. 28): Genitalbogen ähnlich wie bei *N. makore*. Spitzen mit drei Anhängen: *a*) Forceps mit ca. 16 schwarzen Zähnen, *b*) gekrümmtes, dolchartiges Gebilde mit ca. 5 Borsten an der Basis, *c*) tasterartiger, keulenförmiger Anhang, mit starken Borsten. Analplatten-Apparat ähnlich wie bei *N. makore*, jedoch sind die Seitenschilder hell und ziemlich kurz. Vaginalplatte siehe Abb. 35.

Innere Körpermerkmale und Eier nicht untersucht.

Körperlänge: ♀ (3) 3,1—3,8 mm, ♂ (4) 2,4—2,9 mm,

Flügelänge: ♀ (3) 2,3—2,5 mm, ♂ (4) 1,9—2,3 mm.

Vorkommen: seltener als *N. africana*, gleiche Fangplätze.

Typus (♂) und Paratypen (1 ♂, 2 ♀) aus Bimbresso deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich, zusammen mit Präparat Nr. 185.

### *Neotanygastrella naboika* n. sp.

(*Nabóica* = Königin auf djoula.)

Die Art unterscheidet sich von *N. africana* in folgenden Merkmalen:

♀, ♂. Zweites Fühlerglied schwarz. Gesicht mit einem schwarzbraunen, nach unten sich verbreiternden Medianstreif. Augen leuchtend rot.

Der Medianstreif auf dem Mesonotum ist schwarzbraun. Das Skutellum ist mit Ausnahme des ovalen, sich deutlich abhebenden Apikalflecks ganz schwarzbraun. Ventral auf den Femora der Vorderbeine der ♂♂ ein schwärzlicher Längswisch. Kräftige Borsten auf der Costa bis 65—75% ihres dritten Abschnitts. Costal-Index 1,6—1,9; 4th vein-Index 3,3—4,9; 4c-Index 1,6—2,7; 5x-Index 3,0—3,9.

Abdominaltergite schwarz. Genitalbogen (Abb. 29): *a*) Forceps, basal blattförmig erweitert, mit 9 Zähnen, *b*) grosse, laterale Flügelplatte, an der Basis mit einem Fortsatz, der an seinem erweiterten Ende 5 kleine, fadenförmige und 2—3 längere Borsten trägt, *c*) medioidistaler Fortsatz, kolbenförmig, beborstet, an der Spitze mit einer längeren Borste. Analplatten-Zangenapparat ähnlich wie bei *N. makore* (Abb. 32). Vaginalplatte siehe Abb. 34.

Innere Körpermerkmale und Eier gleich wie bei *N. africana*.

Körperlänge: ♀ 3,1—3,7 mm, ♂ 2,6—3,1 mm,

Flügelänge: ♀ 2,2—2,6 mm, ♂ 2,0—2,3 mm.

Typus (♂) und Paratypen (3 ♂, 3 ♀) aus Bimbresso (X.1951) deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich, zusammen mit Präparat Nr. 182 und 184.

### 5. Genus **Mycodrosophila** Oldenberg, 1914.

Rund 70 Individuen wurden gefangen, die sich auf 20 unterscheidbare Formen verteilen. Gewiss sind damit längst nicht alle *Mycodrosophila*-Arten des westafrikanischen Urwalds erfasst, und das Genus ist, nach meinen Befunden zu schliessen, im Sammelgebiet sehr formenreich.

Zwei Arten konnten mit schon bekannten identifiziert werden, neun weitere sollen als neue Arten beschrieben werden und die restlichen neun als „abweichende Formen“. Bei *M. sunguru* und *M. bombax* ist die Zugehörigkeit zum Genus fraglich.

Variabilität der Merkmale innerhalb des Genus (*M. sunguru* und *M. bombax* nicht berücksichtigt).

Das dritte Fühlerglied ist etwa zweimal so lang wie das zweite; tiefster Wert: 1,5 bei *M. kabakolo*, höchster: 2,5 bei *M. ditan*.

Die Taster sind übereinstimmend breit und flach bei den meisten Arten, dagegen schmal bei *M. adyala* und *M. kabakolo*.

Akrostichalreihen: 4 bei *M. kabakolo*, 8 bei *M. fracticosta*, 12—14 bei *M. gaku*, 10—12 bei den übrigen Arten.

Alle Arten haben eine mehr oder weniger intensive Beschattung unterhalb des geschwärtzten und verdickten Endes des ersten Costalabschnitts. Eine zusätzliche Flügelzeichnung zeigen *M. kabakolo* und *M. gaku*.

Die vorderen Skutellaren sind divergent bei *M. gaku* und konvergent bei allen anderen Arten.

Die Pleuren sind im allgemeinen weissgelb; bei *M. ditan* sind die Sternopleuren graubraun (schwarz bei *M. ciliatipes* DUDA); bei *M. atie* sind die ganzen Pleuren unterhalb des schwarzen Bereichs uniform dunkel graubraun, bei den Arten des *nigerrima*-Komplexes uniform schwarz.

Flügelindices: der durchschnittliche Costalindex beträgt bei den meisten Arten 1,3—1,5 (1,0—1,9 als extreme Einzelwerte); tiefer ist er einzig bei *M. kabakolo* mit ca. 0,8. Der 4th vein-Index beträgt etwa 2,4 (1,9—2,8), bei *M. gaku* erreicht er 3,3—3,6. Der 5x-Index beträgt ca. 2,0. extreme Einzelwerte sind 1,6 bei *M. atie* und 2,9 bei einer abweichenden Form von *M. fracticosta*.

Genitalbogen, Analplatte, Forceps, Hypandrium und Penis zeigen von Art zu Art kleine, charakteristische Unterschiede, stimmen jedoch

im Grossen überein. Bei *M. nigerrima* und ihrer abweichenden Form sind die ganzen Spitzen des Genitalbogens spitz zahnförmig, ausserdem verstärkt und anders braun gefärbt als der übrige Teil des Genitalbogens; bei *M. ditan* ist der untere Rand ausgebuchtet. Nur bei *M. adyala* weichen Forceps und Genitalbogen stärker vom allgemeinen Schema ab.

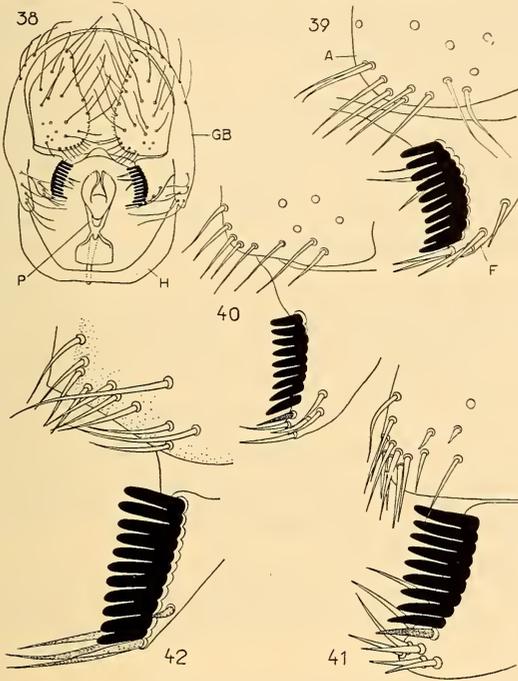


ABB. 38—42.

*Mycodrosophila*.

Genitalbogen (GB) mit Hypandrium (H) und Penis (P) von *M. fracticosta* (38), vergr. 96 ×. — Forceps (F) und Hinterrand der Analplatte (A) von *M. fracticosta* (39), der abweichenden Formen A (40) und B (41) von *M. fracticosta* sowie von *M. atie* (42); vergr. 365 ×.

Auffallend variieren die Vaginalplatten: *M. ditan* und die Weibchen des *nigerrima*-Komplexes haben breite, die übrigen Arten schmale Vaginalplatten. Nur eine Langborste besitzen die Weibchen des *nigerrima*-Komplexes und *M. gaku*, die übrigen Arten besitzen zwei.

Die inneren Körpermerkmale wurden nur bei wenigen Arten untersucht; es zeigen sich folgende Verhältnisse:

Hoden mit 6—11 inneren und 7—9 äusseren Windungen (3 Arten). Die proximalen Teile sind farblos, die distalen bei *M. fracticosta* und *M. suluma* hellgelb, bei *M. nigerrima* rot.

Ventrales Receptaculum mit 40 bis 50 Spiralwindungen, von denen die ca. 20 distalen rücklaufend mit den proximalen alternieren (4 Arten).

Starke Abweichungen von Art zu Art zeigen die Spermatheken bezüglich Grösse, Form und Innentubus.

Die Eier haben zwei oder vier Filamente. Die vorderen variieren von  $\frac{1}{5}$  bis  $\frac{6}{5}$  Eilänge, die hinteren von  $\frac{1}{7}$  bis 2 mal Eilänge.

Bei Individuen des *nigerrima*-Komplexes wie auch bei *M. ditan*, *M. atie* und der abweichenden Form D von *M. fracticosta* enthielt der Darmtraktus schwarze Pilzsporen.

Die westafrikanischen Formen lassen sich wie folgt gruppieren:

1. Arten vom *fracticosta*-Typus sind *M. fracticosta* mit den abweichenden Formen A–E, *M. suluma*, *M. ditan* mit den abweichenden Formen A–C, *M. gaku* und *M. atie*. Diese Formen gleichen sich in vielen Beschreibungsmerkmalen, weichen aber zum Teil beträchtlich voneinander ab in der Ausbildung der Vaginalplatten, der Spermatheken und der Eifilamente. Ebenfalls nicht einheitlich sind Körpergrösse, Farbe der Pleuren und Beine und Zahl der Akrostichalhaar-Reihen. *M. gaku* nimmt innerhalb dieser Gruppe eine Sonderstellung ein wegen der divergierenden, vorderen Skutellaren, der Flügelzeichnung und des hohen 4th vein-Indexes. Wahrscheinlich stehen diese Arten in engerer verwandtschaftlicher Beziehung zu *M. dimidiata* Loew, *M. pleuralis* Williston, *M. thoracis* Williston und *M. gratiosa* De Meijere.

2. *M. adyala* nimmt eine Sonderstellung ein wegen der Ausbildung der männlichen Kopulationsorgane, der Vaginalplatten und der Taster.

3. *M. kabakolo* unterscheidet sich vom *fracticosta*-Typus durch die Flügelzeichnung, die Tasterform, die nur vier Reihen Akrostichalhaare, die besonders kurzen vorderen Skutellaren und den tiefen Costal-Index (ca. 0,8). *M. projectans* Sturtevant hat ebenfalls einen tiefen Costalindex und eine basale Flügelbinde.

4. Die Formen des *nigerrima*-Komplexes sind grösser und gedrungener als die übrigen, sie haben schwarze Pleuren, dunkle Beine, stark abgewandelte Spermatheken und breite Vaginalplatten mit nur einer, feinen Langborste.

Zwei Arten mit unsicherer Zugehörigkeit zum Genus *Mycodrosophila*.

*M. sunguru* und *M. bombax* stehen *Mycodrosophila* nahe, weichen aber in einer Reihe von Merkmalen von der Genus-

charakteristik ab. DUDA (1924) hat für ähnliche Sonderfälle sechs neue Genera geschaffen. Ich möchte dieses Vorgehen nicht befolgen, sondern halte es für besser, eine Unterteilung des Grossgenus *Mycodrosophila* zu vermeiden, solange nicht mehr Arten gut untersucht sind und der Artbestand besser bekannt ist.

*M. sunguru* gleicht im Habitus den Arten vom *fracticosta*-Typus, ist aber schlanker, hat leuchtend rote Augen, weissgelbe Flecken neben dem Stirndreieck, einen gelblichen Apikalfleck auf dem Skutellum, und die Grenzlinie zwischen schwarzem und hellem Pleurenbereich liegt tiefer und verläuft eher waagrecht. Abweichend sind ausserdem die Arista mit zwei unteren Strahlen hinter der Endgabel, das nicht verbreiterte und nicht geschwärzte Ende des ersten Costalabschnitts, der ungewundene proximale Hodenteil, die schwach chitinierten Spermatheken, die Form des ventralen Receptakulums und die Bedornung der Vaginalplatten.

*M. bombax* ist schwarz und zeigt Silberflecken auf Mesonotum, Stirn, Fühler, Carina und Wange. Für eine Verwandtschaft mit *Mycodrosophila* sprechen ein extrem gewölbtes Mesonotum, der stark geschwärzte und verbreiterte erste Costalabschnitt und andere taxonomische Merkmale. Trotzdem scheint die Art weiter entfernt von *Mycodrosophila* zu sein als *M. sunguru*, denn die Arista besitzt hinter der Endgabel 3—4 untere Strahlen, es sind drei Paar Dorsozentralen vorhanden, 4th vein-Index und 4c-Index sind sehr hoch, die Hoden sind ungewunden, das ventrale Receptaculum ist kurz fingerförmig und die Eier haben 6 fadenförmige Filamente. Gewisse Übereinstimmungen bestehen mit *Dettopsomyia* Lamb, *Pictostyloptera* Duda und *Styloptera* Duda, doch sind in jedem Fall auch schwerwiegende Divergenzen vorhanden.

#### *Mycodrosophila fracticosta* Lamb 1914.

*Drosophila fracticosta*, LAMB 1914: 329.

*Mycodrosophila fracticosta*, DUDA 1939:53 (betrachtet die Art als synonym mit *M. gratiosa*).

♀, ♂. Arista mit Endgabel und oben drei bis vier, unten einem (ausnahmsweise zwei) Strahlen. Die oberen Strahlen sind terminal stark nach vorn gebogen. Fühler graubraun; das dritte Glied ist  $2\frac{1}{5}$  mal so lang wie breit und fein und ziemlich lang behaart. Stirn vorn  $\frac{1}{2}$  Kopfbreite, =  $1\frac{1}{4}$  mal so breit wie in der Mitte hoch, vorn bis zum Ozellendreieck dunkelbraun, nach hinten schwarz werdend, von vorn gesehen silberglänzend. Orbitalleisten relativ schmal, kaum glänzend. Erste Orbitale  $\frac{3}{4}$  der dritten, zweite  $\frac{1}{4}$  der dritten. Ozellen dunkelbraun. Carina oben sehr schmal, unten kräftig verbreitert, abgeflacht, bis zur Oberlippe reichend, wie die Oberlippe dunkel rotbraun

und lederartig gerunzelt oder fein behaart. Clypeus schwarz, ziemlich stark glänzend. Taster breit, schwarzbraun. Rüssel gelbbraun. Wangen dunkelbraun, hinten im zurückweichenden Teil etwas aufgehellt, hinten  $\frac{1}{5}$  des längsten Augendurchmessers breit. Augen bräunlich rot, fast unbehaart.

Mesonotum schwarz, glänzend. Acht Reihen Akrostichalhaare. Skutellum fein gerunzelt, kaum glänzend, fast samtartig matt, feinst

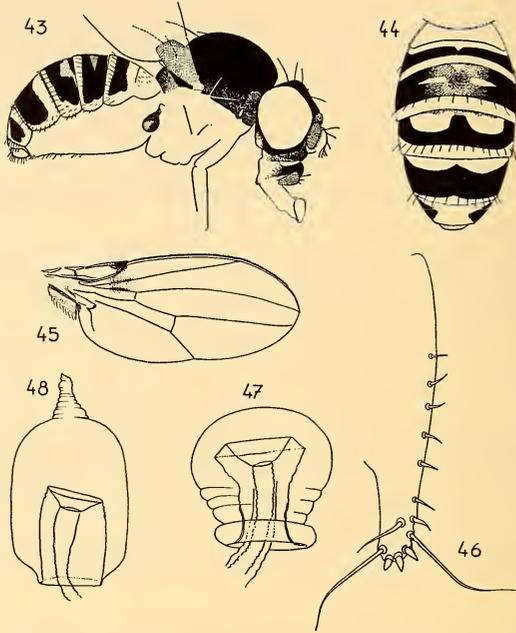


ABB. 43—48.

*Mycodrosophila*.

*M. fracticosta*; Seitenansicht ♂ (43), vergr. 15 ×; Abdomen dorsal, ♂ (44), vergr. 19 ×; Flügel (45), vergr. 15 ×; Vaginalplatte (46), vergr. 175 ×. Spermatheken der abweichenden Formen A (47), vergr. 175 × und E (48), vergr. 96 × von *M. fracticosta*.

schwarz behaart, von vorn gesehen apikal gelblich schimmernd. Vordere Skutellare konvergierend, hintere gekreuzt. Pleuren schwarz oberhalb einer schrägen Grenzlinie, darunter gelb (Abb. 43). Sterno-Index ca. 0,6. Beine gelbweiss. Auf den Vorderbeinen ist die Apikalborste der Tibien schwarz und ziemlich kräftig; zwei gleiche Borsten stehen nebeneinander basal auf dem ersten Tarsenglied und je eine gleichartige, aber schwächere Borste steht distal auf jedem der fünf Tarsenglieder. Basale Halterenglieder gelblich weiss, distales Glied schwarzbraun mit hellerem Fleck. Flügelfläche leicht gelbbraunlich, Adern hellbraun. Der erste

Costalabschnitt ist distal verdickt und geschwärzt, darunter ist eine undeutliche Bewölkung zu sehen, die nur wenig dunkler ist als die Flügelfläche und bis zur Basis der dritten Längsader reicht. Die Alula ist ebenfalls dunkel (Abb. 45). Kräftige Borsten auf 60—73% des dritten Costalabschnitts. Costal-Index 1,2—1,6; 4th vein-Index 2,2—2,7; 4c-Index 1,4—1,8; 5x-Index 1,8—2,5 (18 Flügel ♀ ♂ gemessen).

Abdominaltergite fein gerunzelt, kaum glänzend, gelbschwarz gezeichnet. Die Seitenränder aller Tergite sind gelb (Abb. 43).

Die äusseren männlichen Genitalien sind gelbweiss und schwach chitinisiert. Genitalbogen (Abb. 38, 39) jederseits dorsal mit 6—8, ventral mit 7—10 Borsten. Fast alle dorsalen Borsten stehen in einer Reihe längs des Hinterrandes des Genitalbogens, die distalen stehen zerstreut. Der Vorderrand des Genitalbogens ist durch eine Chitinleiste verdickt; der Absatz ist schwach angedeutet, stumpfwinklig. Analplatten mit 28—37 Borsten, von denen 6—9 kleinere am unteren Rand der Analplatten gereiht oder gehäuft sind. Auf dem Forceps stehen *a*) eine Reihe von 7—10 primären, schwarzen Zähnen, *b*) eine distale Gruppe von 4—6 Borsten, von denen 2—3 apikale kräftig sind, und *c*) auf der Unterseite 2—3 (meist 2) längere, etwas zurückgebogene Borsten. Penis keulenförmig, weissgelb. Hypandrium eine schmale Spange, die von keiner Seite gesehen viel breiter erscheint als in Abb. 38 angedeutet ist (6 Männchen untersucht).

Vaginalplatten (Abb. 46) gelb, lang, schlank, mit zwei Langborsten, einer etwa  $\frac{1}{3}$  so langen Feldborste, drei starken, braunen, distalen Borsten und 5—7 schwachen, gelben, langen Randborsten (4 ♀ untersucht).

Körperlänge: ♀, ♂ (12) 2,3 mm bis 2,9 mm,

Flügelänge: ♀, ♂ (12) 1,8 mm bis 2,4 mm.

Innere Körpermerkmale: Vordere Arme der Malpighischen Gefässe mit freien Enden, hintere terminal verschmolzen unter Bildung eines durchgehenden Lumens. Die unpaaren Stiele sind  $\frac{2}{5}$  so lang wie die Gesamtlänge der hinteren Gefässe. Hoden mit sieben inneren Windungen, von denen die proximalen sechs sehr klein und farblos sind, und die siebente Windung so gross, dick und gelblich ist wie die erste Windung der äusseren Spirale. Um die inneren Windungen neun zurücklaufende, grosse, äussere Windungen, von denen die proximalen gelb, die distalen fast farblos sind. Paragonien relativ gross, nur wenig gekrümmt, mit gelbem Sekret. Samenpumpe ohne Divertikel. Spermatheken blass bräunlich, kleiner als bei *M. sulama* n. sp., jedoch auch mit zwei Innenlamellen. Ventrales Receptaculum eine Spirale von ca. 50 Windungen; die Spirale ist in ihrem mittleren Drittel geknäuel.

Eier (aus dem Ovar präpariert) mit vier fadenförmigen Filamenten; die vorderen sind ca. 0,2 mal so lang wie das Ei, die hinteren 0,69—0,84 mal so lang wie das Ei (10 Eier gemessen).

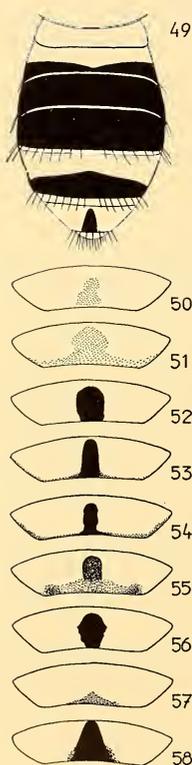
Vorkommen: gefangen Ende Juli 1951 im Wald von Banco bei Abidjan und in M'Bettie, auf Hut- und Baumpilzen.

Typus (♂) und Paratypen (2♂, 2♀) vom Reservat Banco sowie Präparate 59, 60, 62, 66, 80, 94, deponiert im Zoolog. Museum der Universität Zürich.

#### Abweichende Formen.

Fünf abweichende Formen zeigen eine Tergitfärbung, wie sie in Abb. 49 wiedergegeben ist, wobei der Medianfleck auf dem sechsten Tergit in der Grösse und Form variiert (Abb. 49-53); bei D-Individuen vom Reservat Banco fehlt er ganz. Eine ähnliche Tergitzeichnung besitzen auch *M. adyala*, *M. atie*, *M. ditan* und die drei abweichenden Formen von *M. ditan*.

Die Abweichungen gegenüber *M. fracticosta* erstrecken sich auf das Borstenmuster der Vaginalplatten und der männlichen Kopulationsorgane, auf die Ausbildung der Spermatheken, auf die Flügelindices und weitere Körpermerkmale, sie sind also zum Teil beträchtlich. Es ist möglich, dass Form A identisch ist mit *M. fracticosta* oder ihr sonst sehr nahe steht; alle übrigen abweichenden Formen müssen dagegen wohl als separate Arten betrachtet werden.



A. 1♀, 5♂♂. Tergite siehe Abb. 49, Forceps siehe Abb. 40 (kaum unterscheidbar von *M. fracticosta*). Spermatheken ohne Innenlamellen. Taster gelb.

Vorkommen: Reservat Banco, zusammen mit *M. fracticosta* über den gleichen Baumpilzen.

Belegmaterial: 3♂♂, 1♀; Präparate 97, 107, 108.

B. ♂. Fühler gelbbraun, Taster gelb. 10—12 Reihen längerer Akrostichalhaare. Skutellum ganz schwarz behaart, ohne gelben Apikalfleck. Tergite (Abb. 50) ähnlich wie bei A, jedoch sechster Tergit ohne (Banco) oder mit undeutlichem (M'Bettie) Medianfleck. Forcepszähne (Abb. 44) sehr lang. Bei *M. fracticosta* stehen einige Distalborsten basal-

ABB. 49—58.

#### *Mycodrosophila*.

Abdomen dorsal, der abweichenden Form A von *M. fracticosta* ♂ (49), vergr. 19×, halbschematisch. Sechster Tergit der abweichenden Formen B (50), C (51), D (52) und E (53) von *M. fracticosta* Sechster Tergit von *M. ditan* (54), der abweichenden Formen A (55), B (56) und C (57) von *M. ditan*, sowie von *M. atie* (58).

wärts der schwarzen Zähne, dies ist bei B nicht der Fall. Distal median auf der Analplatte steht eine Gruppe von ca. 8 Borsten. Hypandrium und Tragplatte des Penis ähnlich ausgebildet wie bei *M. nigerrima*. Distaler Teil des Penis dicker als bei *M. fracticosta*.

Belegmaterial: 2 ♂♂, Reservat Banco; 1 ♂, M'Bettie; Präparate 102, 109, 110; deponiert im Zoolog. Museum der Universität Zürich.

C. 1 ♀, Reservat Banco. Stirn ganz matt, rauchschwarz, nicht silbrig schimmernd. Skutellum grösser, relativ flach. Pleuren oben graubraun. Femora und basaler Teil der Tibien dunkel graubraun, distaler Teil der Tibien und Tarsen heller. Flügelfläche hell graubraun, Adern braun. Medianfleck auf dem sechsten Tergit graubraun; der ganze Hinterrand des Tergits ist graubraun gesäumt (Abb. 51). Afterpapille graubraun. Vaginalplatte ähnlich wie bei D, jedoch nur mit sechs kurzen Randborsten basalwärts der unteren Langborsten. Spermatheken wie bei A.

1 ♀ vom Reservat Banco, Präparat 116; deponiert im Zoolog. Museum der Universität Zürich.

D. 3 ♀♀, M'Bettie. Wangen hinten ganz gelb. Skutellum ganz schwarz. Etwa 10 Reihen Akrostichalhaare. Sechster Tergit siehe Abb. 52. Vaginalplatten ähnlich wie bei *M. fracticosta*, jedoch stehen proximal der unteren Langborste 8—11 kurze Randborsten. Auch die Langborsten und die Feldborste sind kürzer als bei *M. fracticosta*. Spermatheken kleiner, rund, mit weiterem und breiterem Wulstring, jedoch mit den gleichen zwei Innenlamellen. Eier mit zwei vorderen Filamenten von 0,2—0,3 Eilänge und zwei hinteren Filamenten von 1,2—1,4 Eilänge. Der Enddarm enthält eine Mischung von schwarzen Pilzsporen und anderen Stoffen.

Belegtiere (3 ♀) und Präparate (99, 103, 104) deponiert im Zoolog. Museum der Universität Zürich.

E. 1 ♀, M'Bettie. 12 Reihen Akrostichalhaare. Costal-Index 1,7; 4th vein-Index 2,0; 4c-Index 1,3; 5x-Index 1,8. Grosses Tier, ähnlich den Arten der *ditan*-Gruppe. Vaginalplatten wie bei *M. fracticosta*, jedoch mit 10 Randborsten basal der unteren Langborste. Spermatheken (Abb. 48) relativ gross, braun, mit apikalem Zipfel; Innentubus ohne Lamellen. Vordere Filamente von 0,3—0,4 Eilänge, hintere Filamente von 0,5—0,6 Eilänge.

Belegtier und Präparat (98) deponiert im Zoolog. Museum der Universität Zürich.

### *Mycodrosophila suluma* n. sp.

(*Suluma* = klein auf djoula.)

♀, ♂. Arista mit Endgabel und oben drei bis vier (meist vier) Strahlen, unten einem Strahl (ausnahmsweise zwei). Fühler dunkelbraun, drittes Glied  $2\frac{1}{5}$  mal so lang wie breit, ziemlich lang behaart. Stirn vorn  $\frac{3}{7}$  Kopfbreite =  $1\frac{1}{5}$  mal so breit wie in der Mitte

hoch, matt, im medianen Drittel dunkelbraun, lateral schwarz. Von vorn gesehen ist die ganze Stirn einschliesslich Orbiten grau bereift und die hellere Medianpartie schimmert leuchtend silberweiss. Orbiten oben schmal, unten stark verbreitert, im unteren Teil dunkel rötlich-braun und fein punktiert oder behaart wie die breite Oberlippe. Eine

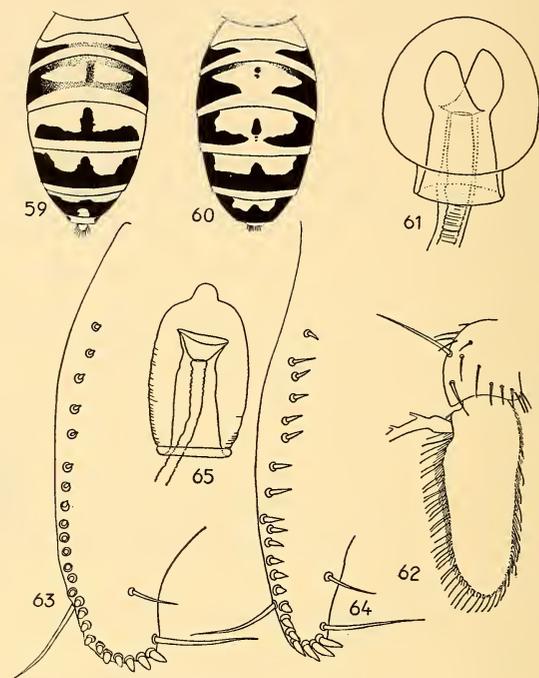


ABB. 59—65.

*Mycodrosophila*.

*M. suluma*; Abdomen, dorsal ♀ (59) und ♂ (60), vergr. 19 ×; Spermatheke (61), vergr. 175 ×. — *M. ditan*: Fühler (62), vergr. 96 ×; Vaginalplatte von *M. ditan* (63) sowie der abweichenden Form A (64), vergr. 175 ×; Spermatheke der Form C (65), vergr. 96 ×.

Oralborste. Clypeus schwarz. Taster dunkelbraun, flach, breit löffelförmig, mit einem nach vorn gerichteten Apikalhaar und etwa drei kleineren Lateralhaaren. Rüssel blass bräunlich gelb. Wangen schwarzbraun, hinten im zurückweichenden Teil längs der Augen ebenfalls schwarzbraun, darunter etwas heller, bis blass gelblich, hinten  $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{4}$  des längsten Augendurchmessers breit. Augen dunkelrot, ganz vereinzelt behaart.

Mesonotum schwarz, glänzend. Zehn Reihen Akrostichalhaare. Skutellum schwarz, matt, feinst behaart, von vorn gesehen gelblich bereift. Pleuren und Beine wie bei *D. fracticosta*. Sterno-Index ca. 0,6.

Distales Halterenglied schwärzlich. Flügelfläche farblos, Adern gelblich. Der dunkle Fleck unter dem schwarzen Ende des ersten Costalabschnitts ist kaum sichtbar. Kräftige Borsten auf 63—73% des dritten Costal-Abschnitts. Costal-Index 1,3—1,7; 4th vein-Index 2,1—2,7; 4c-Index 1,4—1,9; 5x-Index 1,9—2,4 (10 Flügel, ♀ ♂ gemessen).

Abdominaltergite siehe Abb. 59, 60. Die Seitenränder aller Tergite sind gelb. Sternite relativ klein, fast farblos. Vaginalplatte hell gelbbraun, gleich geformt und beborstet wie bei *M. fracticosta*, ausser den zwei Langborsten und der Feldborste mit 8—12 Randborsten.

Äussere männliche Genitalien wie bei *M. fracticosta*, mit kaum abweichenden Borstenzahlen (5 Männchen untersucht).

Körperlänge: ♀ 2,5—3,1 mm, ♂ 2,2—3,0 mm.

Flügelänge: ♀ 2,2—2,7 mm, ♂ 2,0—2,5 mm.

Die inneren Körpermerkmale gleichen denen von *M. fracticosta* mit folgenden Unterschieden:

Hoden mit ca. 11 proximalen und ca. 10 distalen Windungen. Spermatheken blass gelbbraun, fast farblos, relativ gross (Abb. 61).

Eier mit zwei starken Filamenten von 0,9—1,0 Eilänge (6 Eier gemessen).

Vorkommen: Reservat Banco und M'Bettie.

Typus (♂) und Paratypen (3 ♂♂, 2 ♀♀) von M'Bettie sowie Präparate 63, 64, 65 und 81 deponiert im Zoolog. Museum der Universität Zürich.

Die Art weicht von *M. fracticosta* in folgenden Merkmalen ab: Zeichnung der Abdominaltergite, Flügelfarbe, Körpergrösse, Zahl der Akrostichalhaar-Reihen, Zahl und relative Länge der Eifilamente, Spermatheken. In allen übrigen untersuchten Merkmalen sind die beiden Arten sehr ähnlich oder gleich ausgebildet.

### *Mycodrosophila ditan* n. sp.

(Ditan = Negerstamm der Elfenbeinküste.)

♀, ♂. Arista mit grosser Endgabel und oben drei bis vier Strahlen, unten einem Strahl. Die oberen Strahlen sind distal nur schwach nach vorn gebogen. Fühler hell graubraun. Drittes Fühlerglied 2,5 mal so lang wie breit, graubraun, fein, dicht und ziemlich lang behaart (Abb. 62). Stirn vorn  $\frac{2}{5}$  bis  $\frac{1}{2}$  Kopfbreite, =  $1\frac{1}{8}$  so breit wie in der Mitte hoch, matt, vorn rehbraun, hinten schwarz. Von vorn gesehen ist diese matte Stirnpartie mit Ausnahme der Orbiten stark silberglänzend. Orbitalleisten schwarz, glänzend, vorn von den Augenrändern nach innen abweichend. Stirndreieck klein, je nach Blickrichtung etwas glänzend, zwischen den Ozellen schwarz. Taster graubraun. Wangen auch im hinteren, zurückweichenden Teil schwarzbraun. Augen hellrot, vereinzelt behaart.

Thorax gleich gefärbt wie bei *M. fracticosta*, nur ist die untere Hälfte der Pleuren graubraun; das ganze Sternopleurum ist schwarzbraun. 10 Reihen Akrostichalhaare. Die Vordercoxen sind in der basalen

Hälfte gelblichweiss wie der obere Pleurenteil, in der distalen Hälfte schwarzbraun. Die Femora aller Beinpaare sind schwarzbraun, die der Vorderbeine am dunkelsten; die Femora der Hinterbeine sind basal hell graugelb. Tarsen und Tibien gelb bis braun. Distales Halterenglied schwarzbraun. Flügel ähnlich gemustert wie bei *M. fracticosta*. Costal-Index 1,4—1,5; 4th vein-Index 2,1—2,4; 4c-Index 1,4—1,6; 5x-Index

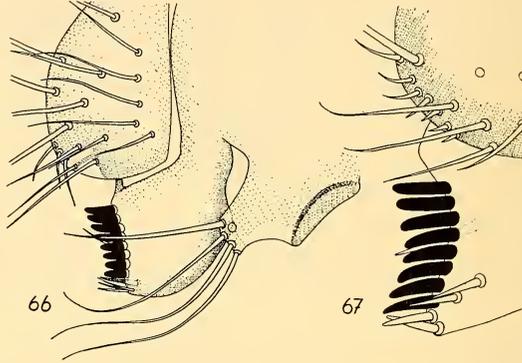


ABB. 66—67.

*Mycodrosophila ditan*.

Genitalbogen (66), vergr. 175 ×; Analplatte und Forceps der Form B (67), vergr. 365 ×.

2,0—2,2. Kräftige Borsten auf 68% des dritten Costalabschnitts (2 Flügel von 1 ♂ gemessen).

Tergite ähnlich wie bei den abweichenden Formen von *M. fracticosta* (Abb. 49), sechster Tergit siehe Abb. 54.

Vaginalplatten (Abb. 63), breit, gelb, mit zwei langen Langborsten, einer halb so langen Feldborste und 20—23 Randborsten (4 Zählungen, 2 ♀♀). Genitalbogen (Abb. 66) dorsal breit, Spitze stark reduziert, dorsal längs des Hinterrandes mit 3 Borsten, auf der Spitze mit 5 Borsten. Forceps breit, mit einer Reihe von 8 schwarzen Zähnen und 5—7 Borsten. Analplatte ausser der normalen Beborstung ventral median mit einer Gruppe von kurzen, gekrümmten, nach ventral gerichteten Borsten, lateral davon ist die Analplatte in Form einer Ausbuchtung auf eine dünne, unpigmentierte Lamelle reduziert.

Körperlänge: ♀ (4) 3,1—3,3 mm, ♂ (3) 3,0—3,1 mm.

Flügelänge: ♀ (4) 2,6—3,0 mm, ♂ (3) 2,6—2,7 mm.

Innere Körpermerkmale: Vordere Arme der Malpighischen Gefässe mit freien Enden, hintere Arme terminal verschmolzen unter Bildung eines durchgehenden Lumens. Spermatheken kugelig bis birnförmig, relativ kurz, braun; Innentubus ähnlich wie bei Form C (Abb. 65). Ventrales Receptaculum eine gleichmässige Spirale von etwa 40 Windungen, die distalen  $\frac{2}{5}$  sind basalwärts gerichtet.

Eier mit zwei kräftigen, hinteren Filamenten von doppelter Eilänge, sowie mit zwei zarten, vorderen Filamenten von  $\frac{1}{3}$  Eilänge.

Vorkommen: 4 ♀♀, 3 ♂♂, Waldrand bei M'Bettie, VIII. 1951. Der Darmtraktus der seziierten Tiere enthielt schwarze Pilzsporen.

Typus (♂) von M'Bettie sowie Präparate 68 und 121 deponiert im Zoolog. Museum der Universität Zürich.

Diskussion. — *M. ditan* oder eine der abweichenden Formen dieser Art könnte identisch sein mit *M. ciliatipes* DUDA (1924), insofern als Abdominalzeichnung, Halterenfarbe und Pleurenfärbung übereinstimmen. Die Beschreibung von *M. ciliatipes* ist jedoch so kurz, dass sie für eine sichere Bestimmung nicht genügt.

#### Abweichende Formen.

A. 1 ♀, M'Bettie. Pleuren und Beine gelb wie bei *M. fracticosta*. Etwa 10 Reihen Akrostichalhaare. Sechster Tergit siehe Abb. 55. Vaginalplatte (Abb. 64) mit deutlich längeren Randborsten, Spermatheken unbekannt.

Belegtier und Präparat (112) deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich.

B. 2 ♂♂, M'Bettie. Pleuren, Beine und sechster Tergit wie bei A. Etwa 12 Reihen Akrostichalhaare. Die Forcepszähne (Abb. 67) stehen relativ weit auseinander. Die Distal- und Randborsten des Forceps und die Analplatten- Ventralrandborsten sind kleiner als bei *M. ditan* und den Formen der *fracticosta*-Gruppe. Analplatten braun.

1 ♂ genadelt, 1 ♂ konserviert in Barbers fluid; Präparate 101 und 113; deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich.

C. 1 ♀, M'Bettie. Pleuren, Beine wie bei A.; sechster Tergit siehe Abb. 57; 12 Reihen Akrostichalhaare. Vaginalplatten wie bei *M. ditan*. Spermatheken (Abb. 65) braun, gross, mit apikaler, kleiner Vorwölbung.

Tier und Präparat (111) deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich.

#### *Mycodrosophila gaku* n. sp.

(*Gakou* = Negerstamm der Elfenbeinküste.)

1 ♂. Arista mit grosser Endgabel und oben vier Strahlen, unten einem Strahl. Fühler weissgelb, drittes Fühlerglied  $1\frac{4}{5}$  so lang wie breit, dorsal lang und fein behaart. Stirn vorn  $\frac{1}{2}$  Kopfbreite, =  $1\frac{1}{4}$  mal so breit wie in der Mitte hoch, ganz wenig glänzend, vorn graugelb, nach hinten dunkler werdend, graubraun, auf dem Scheitel schwarz. Orbitalleisten schmal, schwarz, von der dritten Orbitalen an nach innen abweichend, auf die oberen  $\frac{3}{5}$  der Stirn beschränkt. Ozellendreieck klein, schwarz. Erste Orbitale  $\frac{4}{3}$  der dritten, zweite fein,  $\frac{1}{3}$  der ersten. Gesicht weissgelb. Carina oben schmal, unten stark verbreitert, bis zur

breit auf dem zweiten Tergit, sowie ein Stück dem Hinterrand folgend auf dem vierten Tergit (Abb. 69). Die proximalen zwei Sternite sind gelblich weiss, die folgenden drei schwarz, alle gross, schildförmig, annähernd quadratisch. Genitalbogen (Abb. 70) dorsal breit, Absatz stumpf, Spitze breit dreieckförmig; ca. 20 Borsten längs des ganzen Hinterrandes, davon 13 allein auf der Spitze. Analplatte mit ca. 30 Borsten. Forceps mit 10-11 kurzen, schwarzen Zähnen und ca. 6 Borsten. Alle diese Teile sind braun pigmentiert.

♀ Alle Sternite hell. Spermatheken klein, kugelig, ohne einen ins Kapsellumen hineinragenden Gang. Vaginalplatte extrem schmal (Abb. 71).

Körperlänge: ♀ (1) 3,0 mm, ♂ (1) 2,9 mm,

Flügelänge: ♀ (1) 2,4 mm, ♂ (1) 2,5 mm.

Eier mit vier fadenförmigen Filamenten; die hinteren Filamente sind ca.  $\frac{7}{10}$  so lang wie das Ei, die vorderen etwa halb so lang wie die hinteren (6 Eier gemessen).

Vorkommen: 1 ♂, M'Bettie (IX.1951); 1 ♀, Reservat Banco, über Pilz (X.1951); 1 ♂, Adzopé (VIII.1951) über Pilz.

Typus (♂ von M'Bettie) und Paratypus (1 ♀ von Abidjan) sowie Präparate 118 und 119 deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich.

- *Mycodrosophila adyala* n. sp.

(*Adyalá* = Feuchtigkeit auf gouro.)

2 ♀♀. Die Art gleicht *M. fracticosta*, unterscheidet sich von ihr jedoch in folgenden Merkmalen:

Drittes Fühlerglied kleiner (Abb. 72) Stirn vorn hellbraun. Orbiten ziemlich stark glänzend. Gesicht hellbraun, Oberlippe und Clypeus dunkler braun. Taster klein, gelb (Abb. 73). Wangen hinten gelb. Tibien und Tarsen gelbbraun. Flügel bräunlich. Kräftige Borsten auf 56—59% des dritten Costal-Abschnitts. Costal-Index 1,3; 4th vein-Index 2,4; 4c-Index 1,7; 5x-Index 1,7 (2 Flügel eines Weibchens gemessen).

Hinterleibszeichnung: der erste Tergit ist gelb mit braungrauer Medianzone und einem schwarzen, seitlichen Fleck. Der zweite Tergit ist gelb wie der erste und hat eine schwarze Hinterrandbinde mit drei grossen Ausbuchtungen. Seitlich daran anschliessend reichen die Hinterrandbinden schmal bis zum Tergitvorderrand und bilden mit den Seitenflecken des ersten Tergits eine Linie. Der Seitenrand des Tergits ist gelb, wie die Seitenränder der übrigen Tergite. Die seitliche Region der gelben Vorderrandzone auf dem fünften Tergit glänzt stark, die paramediane gelbe Region dagegen ist stark silbrig bereift. Der schwarze Medianfleck auf dem sechsten Tergit ist breit, trapezförmig und reicht bis zum Vorderrand. Die Afterpapille ist schwärzlich. Die Vaginalplatten sind gelb, schlank, spitzer und sowohl dorsal wie ventral relativ lang behaart (Abb. 75).

Oberlippe nasenförmig vorstehend. Oberlippe relativ breit, geraucht, dunkel graubraun. Clypeus schwarzbraun. Taster distal graubraun, mit zwei längeren Apikalborsten, Rüssel weissgelb. Wangen vorn dunkel graubraun, hinten weissgelb, mit zwei längeren Borsten, am tiefsten Augenrand sehr schmal. Augen leuchtend rot, nicht behaart.

Mesonotum schwarz, fein punktiert, ziemlich stark glänzend. Skutellum schwarz, fein gerunzelt, fast matt. 12 bis 14 Reihen Akrostichalhaare. Vordere Skutellare divergierend. Zwei Humeralborsten. Pleu-

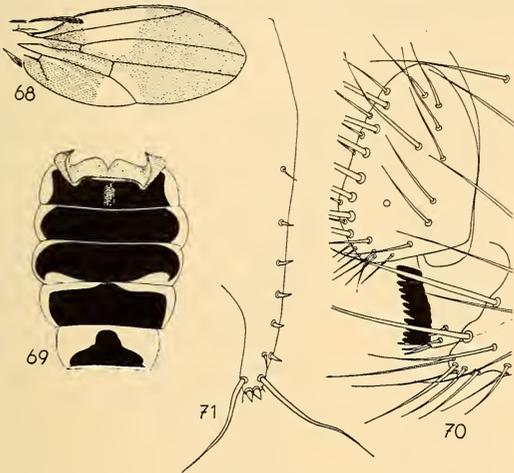


ABB. 68—71.

*Mycodrosophila gaku.*

Flügel (68), vergr. 15 ×; Abdomen dorsal, ♀ (69), vergr. 58 ×; Genitalbogen (70) und Vaginalplatte (71), vergr. 175 ×.

ren wie bei *M. fracticosta*. Beine blass bräunlich gelb. Halteren schwarzbraun. Flügelfläche in den apikalen  $\frac{2}{5}$  bräunlich grau, mit einer diffus begrenzten Bewölkung unterhalb des schwarzen Endes des ersten Costal-Abschnitts. Diese Bewölkung ist in der vorderen Flügelhälfte schwärzlich, weiter hinten bräunlich grau. Diese medioproximale Bewölkung ist mit der distalen Bewölkung verbunden durch eine schmale, dunkle Zone längs der vierten Längsader, im Bereich der distalen Querader (Abb. 68). Alula ebenfalls dunkel. Kräftige Borsten längs der Costa bis ca. 70% ihres dritten Abschnitts. Costal-Index 1,5, 4th vein Index 3,3—3,6; 4c-Index 2,0—2,2; 5x-Index 2,3—2,4 (2 Flügel gemessen).

Abdomen schmal und lang, von oben gesehen parallelrandig. Erster Tergit sowie eine Medianzone im Vorderrand des zweiten Tergits bräunlich grau, der übrige Teil des zweiten Tergits und die hinteren Tergite schwarz. Die Seitenränder aller Tergite sind gelblich weiss, besonders

Eier mit vier fadenförmigen Filamenten von 1,1—1,2 mal Eilänge (6 Eier gemessen).

Körperlänge: ♀ (1) 2,4 mm,

Flügelänge: ♀ (1) 2,1 mm.

Vorkommen: Reservat Banco, über Pilz (VII.1951), 2 ♀♀.

Typus ♀, genadelt; 1 ♀ verarbeitet zu Präparaten (82, 83, 85); deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich.

Auf dem gleichen Fangplatz wurden drei Männchen gefunden, die in ihren Flügelindices etwas abweichen, jedoch in allen anderen

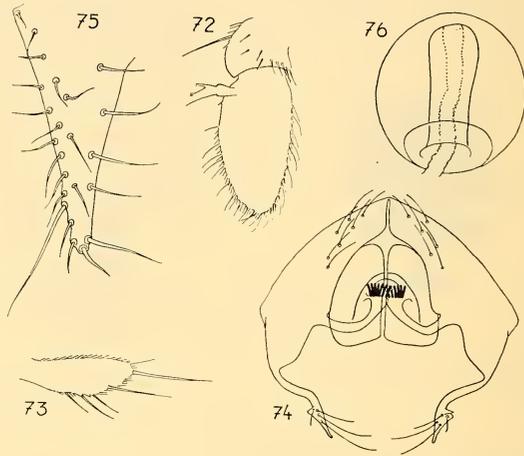


ABB. 72—76.

*Mycodrosophila adyala*.

Fühler (72), Taster (73), Genitalbogen (74), vergr. 96 ×; Vaginalplatte (75) und Spermatheke (76), vergr. 175 ×.

Beschreibungsmerkmalen mit den zwei Weibchen von *M. adyala* übereinstimmen. Es ist sehr wahrscheinliche, wenn auch nicht sicher, dass sie der gleichen Art angehören. Flügelindices:

Costal-Index 1,3—1,6; 4th vein-Index 1,9—2,3; 4c-Index 1,3—1,6; 5x-Index 1,6—2,0. Kräftige Borsten auf 56—61% des dritten Costal-Abschnitts (6 Flügel gemessen).

Wie bei den Weibchen von *M. adyala* weichen auch bei diesen Männchen die Genitalien stark vom *M. fracticosta*-Typus ab (Abb. 74): die Forcipes sind dorsalwärts unter die Analplatten verlagert, einander so genähert, dass ihre Zahnkämme übereinandergreifen. Die ventralen Enden des Genitalbogens sind dünn ausgezogen, lang und spitz.

Diskussion. — *M. adyala* gleicht *M. gratiosa* De Meijere durch die bräunliche Flügelfarbe und das hellgraue Gesicht, doch ist es verfrüht, die beiden Arten einander gleich zu setzen. De Meijere gibt eine sehr kurze Beschreibung, ohne Angaben über Taster und Akrostichalhaare. DUDA (1924) beschreibt eine Abdominalzeichnung von *D. gratiosa*, die mit der von *M. adyala* nicht übereinstimmt.

*Mycodrosophila atie* n. sp.

(*Athië* = Stamm der Elfenbeinküste.)

♀, ♂. Arista mit Endgabel und oben vier Strahlen, unten einem Strahl. Fühler dunkelbraun, drittes Glied etwa doppelt so lang wie breit und ziemlich lang behaart. Stirn vorn halb so breit wie der Kopf, =  $1\frac{1}{3}$  mal breiter als in der Mitte hoch, schwarz, mit Seidenschimmer, von vorn gesehen graugelblich bereift, aber nicht silberglänzend. Orbitalleisten stärker glänzend. Gesicht dunkelbraun, Carina oben schmal, unten stark verbreitert, ziemlich flach zur Oberlippe abfallend. Oberlippe schwarzbraun, wie der untere Carinateil fein punktiert oder behaart. Clypeus schwarz. Rüssel und Taster dunkel graubraun. Taster breit, flach, mit einer nach vorn gerichteten Apikalborste und etwa drei Lateralborsten. Wangen schwarz. Augen dunkelrot, zerstreut behaart.

Mesonotum schwarz, glänzend. Zehn Reihen Akrostichalhaare. Skutellum schwarz, matt, feinst behaart, von vorn gesehen gelblich bereift. Vordere Skutellare konvergierend. Pleuren uniform dunkel graubraun, ebenso die Coxen und Femora der Vorderbeine. Die Femora der Mittel- und Hinterbeine sind dunkelbraun. Tibien und Tarsen aller Beine hellbraun. Distales Halterenglied dunkel grau. Flügelfläche leicht bräunlich, Adern gelbbraun. Apex des ersten Costal-Abschnitts nach dorsal umgelegt und schwarz. Darunter befindet sich auf der Flügelfläche ein unscharf begrenzter Fleck, der heller ist als bei *M. fracticosta*. Costal-Index 1,3—1,4; 4th vein-Index ♀ 2,6—2,8, ♂ 2,3—2,4; 4c-Index 1,6—1,8; 5x-Index ♀ 2,0—2,4, ♂ 1,6—1,8; kräftige Borsten auf 60—66% des dritten Costal-Abschnitts (4 Flügel von 1 ♀/1 ♂ gemessen).

Erster Tergit bräunlich grau, zweiter Tergit gelblich mit einer Hinterrandbinde, die ähnlich wie bei *M. adyala* drei Ausbuchtungen zeigt

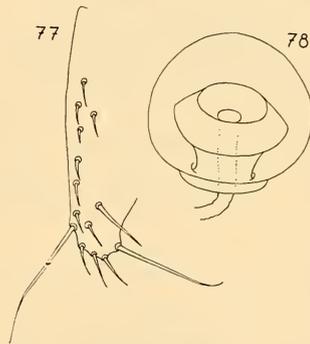


ABB. 77—78.

*Mycodrosophila atie*.

Vaginalplatte (77) und Spermatheke (78), vergr. 175 ×.

und lateral nicht ganz bis zu den Tergitseiten reicht. Sechster Tergit gelb, mit dreieckförmigem Medianfleck (Abb. 58). Sternite fast farblos.

Forceps mit 11 kräftigen, schwarzen Zähnen und mit 4 langen, eng beisammen stehenden Distalborsten. Ventralrand der Analplatte mit ca. 9 kräftigen, dunklen Borsten (Abb. 42).

Vaginalplatte hellbraun, klein. Im Gegensatz zum *fracticosta*-Vaginalplattentyp sind die distalen drei Randborsten so lang und dünn wie die ventralen Randborsten (Abb. 77).

Körperlänge: 1 ♀, 1 ♂: 2,2 mm,

Flügelänge: 1 ♀, 1 ♂: 2,0 und 2,1 mm.

Spermatheken kugelig (Abb. 78). Eier mit zwei Filamenten von  $\frac{1}{7}$  Eilänge.

Vorkommen: Wald bei M'Bettie, IX.1951, über Pilzen. Das Rektum der Männchen enthielt schwarze Pilzsporen.

Typus: ♂ von Adzopé; Präparate 114, 115; deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich.

#### *Der nigerrima-Komplex.*

Während der Feldarbeit wurde eine Art nach Material von Adzopé als *M. nigerrima* Lamb bestimmt. Bei der späteren Untersuchung der äusseren Genitalien erwies es sich, dass das von dieser Art an verschiedenen Plätzen gesammelte Material heterogen ist. Es wurden darauf von sämtlichen genadelten und in Alkohol-Lösung konservierten Individuen Präparate von den Kopulationsorganen hergestellt. Es zeigte sich, dass vier Sorten Weibchen und drei Sorten Männchen unterschieden werden können. Eine Zuordnung der Weibchen-Typen zu den einzelnen Männchen-Typen ist nun nachträglich nicht mit Sicherheit möglich, so dass die Weibchen getrennt beschrieben werden sollen.

Die auffallendsten Unterschiede zeigen sich in der Breite des Hypandriums, der Grösse und Form der Tragplatte wie des distalen Teils des Penis, der Form der Genitalbogen-Spitze und der Form und Bedornung der Vaginalplatten. In den übrigen taxonomischen Merkmalen fand ich keine Unterschiede, immerhin mögen solche nach genauerer Untersuchung lebender Tiere gefunden werden.

Die Nachbeschreibung von *M. nigerrima* wurde nach Männchen von Adzopé ausgeführt, die in Bezug auf die Kopulationsorgane einheitlich sind. Von dieser Art wurde zunächst eine « abweichende Form » separiert, die nicht als Art beschrieben werden soll, da die Unterschiede als geringfügig bewertet werden können und nicht feststeht, ob die beiden Formen zwei Arten oder lediglich zwei Rassen derselben Art sind. *M. nigerrima* und die „abweichende

Form“ kommen nebeneinander auf dem Fangplatz Banco vor; in Adzopé wurde nur *M. nigerrima* festgestellt. Die dritte Sorte Männchen ist derart verschieden von den beiden anderen, dass sie als eigene Art betrachtet werden kann, *M. n. sp.*, aff. *nigerrima*. Sie kommt zusammen mit *M. nigerrima* in M'Bettie vor.

Bei der Messung der Körper- und Flügellänge und der Berechnung der Flügelindices wurden Individuen von allen Fangplätzen verwendet, so dass die betreffenden Angaben für keine Art gelten, sondern lediglich als Hinweis auf die im Artkomplex geltenden Verhältnisse gewertet werden können. Es handelt sich um folgende Werte:

Körperlänge: ♀ (5) 2,2—2,9 mm, ♂ (8) 2,4—3,1 mm,

Flügellänge: ♀ (5) 2,2—2,7 mm, ♂ (8) 2,1—2,5 mm.

Costal-Index 1,3—1,9; 4th vein-Index 1,9—2,6; 4c-Index 1,3—1,6; 5x-Index 1,7—2,7; schwarze Costalbörstchen auf 71—79% des dritten Costal-Abschnitts (10 Flügel von 6 ♂ gemessen).

Der Kropf, der Darm und das Rektum der Tiere waren mit schwarzen Pilzsporen angefüllt, die KOH-resistent sind und in den Präparaten der Kopulationsorgane erhalten blieben. Bei *M. nigerrima* handelt es sich ausschliesslich um bohnenförmige Sporen, bei der „abweichenden Form“ um ein Gemisch der wahrscheinlich gleichen Sporen mit anderen, weissen Pilzsporen. Bei *M. n. sp.*, aff. *nigerrima* enthielt der Darmlumen langovale, schwarze Sporen. Damit besteht ein schwacher Hinweis darauf, dass die drei Formen ökologisch getrennt sind.

#### *Mycodrosophila nigerrima* Lamb 1914.

♂ Arista mit grosser Endgabel und oben vier bis fünf (meist vier) Strahlen, unten einem Strahl. Alle oberen Strahlen sind distal nach vorn gekrümmt. Drittes Fühlerglied  $1\frac{4}{5}$  mal so lang wie breit, dunkel behaart. Ganzer Kopf schwarz mit Ausnahme der Fühler, die dunkelbraun sind, aber einschliesslich Rüssel. Stirne matt. Orbiten sich nach hinten verbreiternd, so dass die inneren Ränder parallel zueinander verlaufen. Stirndreieck von vorn gesehen unsichtbar, von schräg oben gesehen glänzend, schmal, am breitesten im Bereich der vorderen Ocellaren, nach vorn spitz auslaufend bis etwas unter die Stirnmitte. Carina unten ziemlich breit, kräftig, der Rücken abgeflacht. Die Oberlippe ist sehr breit, wie das Gesicht, die Carina und der Clypeus lederartig erscheinend, feinst und dicht schwarz behaart, ziemlich stark glänzend. Taster ähnlich wie bei *M. fracticosta*. Eine Oralborste. Wangen sehr schmal, darunter, etwas breiter, die nach hinten verlängerten Peristomalleisten.

Mesonotum, Skutellum und Pleuren schwarz; Coxen und Femora schwarz, Tibien und Tarsen schwärzlich braun. Mesonotum mit Blauschimmer, stark glänzend. Ca. 12 schwer zählbare Reihen Akrostichalhaare. Skutellum relativ gross, samtartig matt, apikal gelblich pubeszent.

Vordere Skutellare konvergierend. Distales Halterenglied graubraun mit schwarzem Fleck. Flügelfläche bräunlich, Adern braun.

Abdominaltergite schwarz, matt, mit Zonen, die von oben gesehen dunkel olivbraun sind, von der Seite gesehen dagegen stark silbrig weiss schimmern. Solche Zonen finden sich an den Seitenrändern des

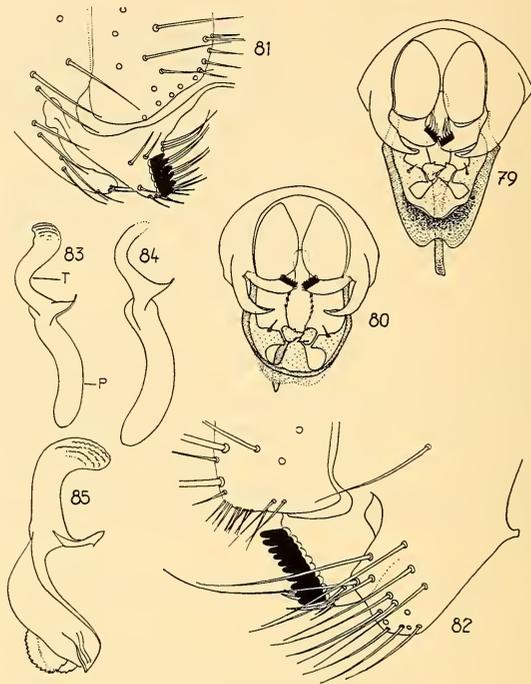


ABB. 79—85.

*Mycodrosophila nigerrima*.

Genitalbogen mit Penis und Hypandrium (79); gleiches Präparat von der abweichenden Form (80), vergr. 58 ×; die Borsten sind weggelassen. Detailansicht der Forcepsregion (81), vergr. 175 ×. — Forcepsregion und Spitze des Genitalbogens von *M.n.sp.*, aff. *nigerrima* (82), vergr. 175 ×. — Penis von der Seite: *M. nigerrima* (83), abweichende Form (84), *M.n.sp.* aff. *nigerrima* (85), vergr. 96 ×; T = Tragplatte, P = distaler Teil des Penis.

2., 3., 4. und 6. Tergits, sowie an den Vorderrändern (in paramedianer Stellung) des zweiten und vierten bis sechsten Tergits. Je nach Beleuchtung ist die ganze Seite des 6. Tergits silberschimmernd. Sternite schwarz, Intersegmentalhaut schwärzlich.

Genitalbogen (Abb. 79) graubraun, mit spitzem Absatz; Spitze gelbbraun, schmal, einwärts gebogen. Längs des ganzen Hinterrandes stehen ca. 20 Borsten, davon auf der Spitze 10—14. Forceps (Abb. 81) mit einer Reihe von 6—7 schwarzen Zähnen und mit 16—17 Distal-

und Randborsten. Analplatten mit 44—45 Borsten, von denen ca. 10 kleinere längs des ventralen Randes stehen. Tragplatte des Penis (Abb. 79 und 83) lang und breit, stark gebogen, graubraun. Hypandrium relativ breit (2 ♂♂ untersucht).

Fünf weitere ♂♂ von Abidjan und M'Bettie zeigen folgende Verhältnisse: Forceps mit 5—8 Zähnen ( $M = 5,7$ ) und 13—21 Distal- und Randborsten; Analplatte mit 34—46 Borsten, davon 9—12 längs des Ventralrandes.

Innere Körpermerkmale: Vordere Malpighische Gefäße basal gelb, terminal mit weissem Exkret, mit freien Enden. In den terminalen  $\frac{2}{5}$  setzt auf beiden Armen je ein zusätzliches Gefäß an, von gleicher Dicke, stärker geknäuelt, jedoch ohne Exkret. Diese zusätzlichen Gefäße sind etwa so lang wie die Hauptgefäße. Hintere Malpighische Gefäße terminal miteinander verschmolzen; Lumen durchgehend, ebenfalls basal mit gelbem, distal mit weissem Exkret. Hoden: distaler Teil mit 7 bis 10 losen Spiralen, lachsrot. Proximaler Teil farblos bis weiss, basal dünn und unspiralisiert, in den distalen  $\frac{4}{5}$  mit sechs immer grösser werdenden Spiralwindungen, von denen die äusserste so dick und kräftig ist wie die basalste der distalen Windungen. Samenpumpe ohne Divertikel.

Vorkommen: Adzopé, Reservat Banco und M'Bettie, über gefällten Bäumen.

2 ♂♂ von Adzopé; die Hinterleibsspitzen wurden entfernt und zu Präparaten verarbeitet (73, 78 und 95); Material deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich.

#### *Abweichende Form:*

Im Material von Abidjan und M'Bettie wurden fünf Männchen mit folgenden, abweichenden Verhältnissen festgestellt, Präparate 71, 72, 79:

Genitalbogen (Abb. 80) mit stumpferem Absatz und schlankerer Spitze. Forceps mit 5—8 schwarzen Zähnen ( $M = 6,9$ ) und 13—17 Distal- und Randborsten. Analplatten mit 37—39 Borsten, von denen 6—7 kleinere längs des ventralen Randes stehen. Tragplatte des Penis (Abb. 80 und 84) kürzer, schlanker und fast farblos, distaler Teil des Penis länger und breiter. Hypandrium schmaler. Die Unterschiede betreffend Penistragplatte und Hypandriumbreite treten erst nach Mazeration deutlich hervor. Sie sind aber bei dem geringen untersuchten Material insoweit konstant, als zwischen den beiden Typen eindeutig unterschieden werden kann und keine Zwischenformen auftraten.

#### *Mycodrosophila* n. sp., aff. *nigerrima* Lamb.

♂ Ähnlich *M. nigerrima*, mit folgenden Unterschieden: Spitze des Genitalbogens breit abgestumpft (Abb. 82). Forceps mit 10—13 schwar-

zen Zähnen und nur 6—8 Distal- und Randborsten. Distaler Teil des Penis breit, mit zwei halbkreisförmigen Lamellen mit gesägtem Rand (Abb. 85). Tragplatte breit und lang, stark gekrümmt, Hypandrium schmal wie bei der „abweichenden Form“ von *M. nigerrima*.

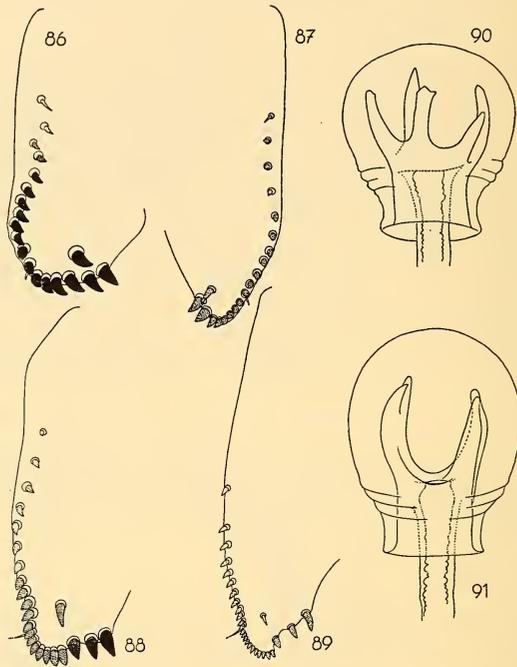


ABB. 86—91.

*Mycodrosophila nigerrima*, Weibchen-Typen.

Vaginalplatte von Typ A (86), B (87), C (88) und D (89); Spermatheken von Typ A (90) und B (91). Vergr. 175 ×.

Vorkommen: 1 ♂, M'Bettie. Die genadelte Type und das Präparat der Kopulationsorgane (92) deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich.

#### Die vier Weibchen-Typen.

A. 4 ♀♀, genauer Fangort unbekannt. Vaginalplatte (Abb. 86) sehr breit, mit 17—19 Randborsten, von denen die drei proximalsten gelb und relativ fein und lang sind, die folgenden schwarz sind und distalwärts kräftig zahnförmig werden, weiter mit einer zahnförmigen Feldborste und einer zu einem feinen, kurzen Haar reduzierten Langborste. Spermatheken (Abb. 90) hellbraun, kugelig, mit halsförmigem Basalteil.

Der Innentubus ist kurz und sein distaler Rand ist zu 4—6 Zacken ausgezogen, von denen einige distal gegabelt sein können.

B. 3 ♀♀, genauer Fangort unbekannt. Vaginalplatte (Abb. 87) schmaler, Borsten kürzer und braun. Ausser der Feld- und der Langborste 14—18 Randborsten. Spermatheken (Abb. 91) höher, mit nur vier Zacken.

C. 1 ♀, Adzopé. Vaginalplatte (Abb. 88) mit 22—23 Randborsten. Die ventrale Hinterecke ist schwach vorgezogen und mit ca. 8 dichtstehenden Randborsten besetzt. Die drei folgenden, distalsten Borsten stehen in bestimmten Abständen voneinander. Spermatheken wie bei B.

D. 1 ♀, M'Bettie. Vaginalplatte (Abb. 89) schlanker als bei den anderen Formen, Borsten kleiner; ventrale Hinterecke stärker vorgezogen als bei C, ebenfalls mit dichtstehenden Randborsten besetzt; die Abstände zwischen den drei distalsten Borsten sind grösser als bei C. Die Feldborste ist auffallend fein. 27 Randborsten. Spermatheken wie bei A. Während der Feldarbeit sezierte Weibchen von Adzopé zeigten noch folgendes: ventrales Receptaculum eine lange Spirale von ca. 50 gleichmässigen Windungen, von denen die 20 distalsten rücklaufend mit den proximalen alternieren. Eier mit vier fadenförmigen Filamenten von etwa halber Eilänge.

*Mycodrosophila kabakolo* n. sp.

(*cabácolo* = Wolke auf djoula.)

2 ♂♂. Arista mit Endgabel und oben drei bis vier (meist vier), unten einem bis zwei Strahlen. Fühler braun, zweites Glied 1,5 mal so lang wie breit, ziemlich lang schwarz behaart (Abb. 92). Stirn matt, schwarz mit Ausnahme einer graubraunen Zone längs des Stirnvorderrandes, die sich nach hinten bis zur vorderen Ozelle dreieckartig verschmälert. Von vorn gesehen zeigt die Stirn einen starken Silberschimmer. Orbiten und das kleine Ozellendreieck glänzend, Ozellen weiss. Gesicht graubraun, Oberlippe und Clypeus rötlich braun. Carina nasenförmig, bis zur Oberlippe reichend. Taster relativ klein, blass gelbbraun, distal lateral etwas verdunkelt (Abb. 92). Rüssel gelblich weiss. Wangen vorn braun, hinten weisslich und stark zurückweichend, in der Mitte ca.  $\frac{1}{12}$  des längsten Augendurchmessers breit. Augen leuchtend rot.

Mesonotum stark glänzend, schwarz. Skutellum weniger glänzend, fein schwarz behaart, schwarz. Vier Reihen Akrostichalhaare, die hinten nur bis zu den Dorsozentralen reichen. Die vorderen Skutellaren sind klein, etwa  $\frac{1}{3}$  der hinteren, und konvergieren. Die hinteren Skutellaren sind gekreuzt. Pleuren schwarz oberhalb einer Linie, die von der Flügelbasis schräg nach vorn unten zur Mitte der Propleuren verläuft; unter dieser Linie sind die Pleuren weiss. Coxen und Femora weiss, Tibien gegen apikal gelbbraunlich werdend, Tarsen blass bräunlich. Die proximalen Halterenglieder weisslich, das distale schwarz.

Sterno-Index ca. 0,7. Flügelfläche farblos mit folgender, schwarzbrauner Zeichnung: ein Querband durch die ganze Flügelbasis im Bereich der Humeralquerader; ein Schrägband, das intensiv schwarz am Apex des ersten Costal-Abschnitts beginnt und heller werdend gegen die Analquerader verläuft; eine Schwärzung und Bewölkung des distalen Drittels der zweiten Längsader (Abb. 92). Adern gelbbraun. Costal-Index ca. 0,8; 4th vein-Index 2,2 und 2,6; 4c-Index 1,9 und 2,3; 5x-Index 2,1 und 2,3. Kräftige Borsten längs der Costa bis  $\frac{3}{5}$  ihres dritten Abschnitts.

Abdomen schwarz, glänzend, der erste Tergit basal schmal graugelb. Die Seiten des ersten und zweiten Tergits und die Vorderecken des

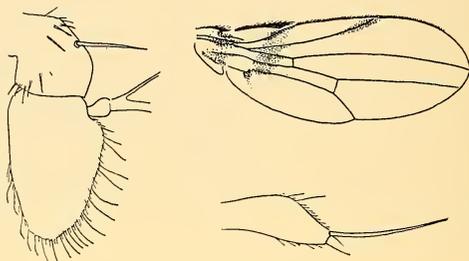


Abb. 92.

*Mycodrosophila kabakolo*, ♂.

Fühler und Taster, vergr. 96 ×; Flügel, vergr. 15 ×.

ritten Tergits sind weisslich, in der Fortsetzung der hellen, unteren Pleurenzone.

Körperlänge: 1,9 mm,

Flügelänge: 1,8 und 1,9 mm.

Ein unausgefärbtes ♂ (konserviert in Barberlösung) scheint auf dem ganzen Körper, inklusive Abdomen, die gleiche Zeichnung zu haben wie die anderen zwei Individuen.

Äussere männliche Genitalien ähnlich wie bei *M. fracticosta*, mit folgenden Borstenzahlen: Genitalbogen dorsal jederseits mit 4/6 Borsten, an der schmalen Spitze mit weiteren 4/6 Borsten. Forceps mit einer Reihe von 6/6 schwarzen Zähnen, an die distal 2 braune Borsten vom Typus der Distalgruppe anschliessen. Basalwärts der Zahnreihe stehen 4/4 kleine Feldborsten, und auf der Unterseite steht 1/1 lange, zurückgerichtete Randborste. Analplatte mit 26/27 Borsten, von denen auch einige längs der ventralen Schmalseite stehen (das unausgefärbte ♂ untersucht; die durch / getrennten Zahlen gelten für die beiden Körperseiten).

Die drei Individuen wurden am 25.7.51 abends, im Reservat von Banco auf einem Pilz gefangen, auf dem auch *D. diama* vorkam.

Typus: ♂; Paratypus: ♂; Präparate 67 und 136.

*Mycodrosophila ? sunguru* n. sp. (?BURLA)

(Sungurú = Mädchen auf djoula.)

♀ Arista mit Endgabel und oben fünf (ausnahmsweise vier), unten zwei Strahlen. Fühler gelbbraun, dorsal graubraun. Drittes Fühlerglied 1,6 mal so lang wie breit, fein behaart. Stirn vorn  $\frac{1}{2}$  Kopfbreite, = so breit wie in der Mitte hoch, von oben gesehen matt, von vorn gesehen schwach seidenglänzend, vorn längs der Bogennaht hellbraun, darüber bis zu den Ozellaren schwarz, dahinter bis zum Scheitel leuchtend weissgelb. Orbitalleisten schwarz, vor der dritten Orbitalborste schmal und gerunzelt, dahinter sich stark verbreiternd, mit Hochglanz. Stirndreieck zwischen den Ozellen wenig glänzend, schwarz. Erste Orbitale  $\frac{9}{10}$  so lang wie die dritte, zweite Orbitale viel feiner, etwa  $\frac{1}{4}$  so lang wie die dritte. Postvertikale gekreuzt. In der mittleren, vorderen Stirnpartie sind schätzungsweise zehn Frontalhaare vorhanden. Gesicht graubraun. Die Carina ist gelbbraun, schmal, nasenförmig vorstehend, in der oberen Hälfte scharfkantig, darunter gerundet. Oberlippe und Clypeus dunkel graubraun, fein punktiert oder behaart. Nur eine grosse Oralborste vorhanden, die folgenden Oralhaare sind viel feiner und etwa  $\frac{1}{3}$  so lang. Taster gelbbraun, mit einer nach vorn gerichteten Apikalborste und einigen viel feineren Borstenhaaren. Wangen hellbraun, hinten weisslich, in der Mitte  $\frac{1}{10}$  des längsten Augendurchmessers breit. Augen leuchtend rot, dicht behaart.

Mesonotum und Skutellum glänzend, ganz wenig bereift, schwarz. Vordere Dorsozentralen halb so lang wie die hinteren. Vier Reihen Akrostichalhaare. Vordere Skutellare parallel bis divergierend. Zwischen den hinteren Skutellaren auf dem stark gewölbten Skutellum, ein grau-gelber, runder Fleck.

Pleuren schwarzbraun oberhalb einer waagrechten Linie, die von der Halterenbasis bis zur Mitte des Propleurums führt, unter dieser Linie sind die Pleuren hell bräunlich gelb. Sterno-Index 0,6. Beine hell gelbbraun. Apikalborsten auf den Tibien des zweiten Beinpaars (sehr kleine auch auf dem ersten Beinpaar), Präapikale auf den Tibien des dritten Beinpaars. Letztes Halterenglied bräunlich gelb. Flügelfläche hell graubräunlich, Adern braun. Eine Borste vor dem distalen Costalbruch. Der zweite Costalbruch ist nicht auffallend tief, und der erste Costal-Abschnitt ist apikal weder verstärkt noch verdunkelt. Kräftige Borsten auf 31—43% des dritten Costal-Abschnitts. Costal-Index 1,5—1,9; 4th vein-Index 1,8—2,2; 4c-Index 1,2—1,4; 5x-Index, 1,6—2,6 (10 Flügel, ♀, ♂ gemessen).

Die ersten fünf Abdominaltergite sind fein gerunzelt, von oben gesehen glänzen sie schwach, von der Seite gesehen sind sie matt. Der sechste Tergit glänzt stark. Erster Tergit gelb, lateral schwärzlich. Zweiter und dritter Tergit schwarz, mit schmaler, gelber, undeutlicher Medianlinie. Viertes und fünftes Tergit schwarz mit gelbem Vorderrand

und ebenfalls schmaler, undeutlich aufgehellter Medianlinie. Sechster Tergit ganz schwarz. Die Seitenränder des zweiten und dritten Tergits sind schmal gelb gesäumt, die der zwei folgenden Tergite breiter gelb gesäumt. Afterpapille gelb. Vaginalplatte blass braun, breit vorstehend, distal zugespitzt (Abb. 94).

♂. Eine diffuse, grau gelbe Medianlinie ist nur auf dem zweiten und dritten Tergit erkennbar. Nur der vierte Tergit hat einen gelben Vorder-

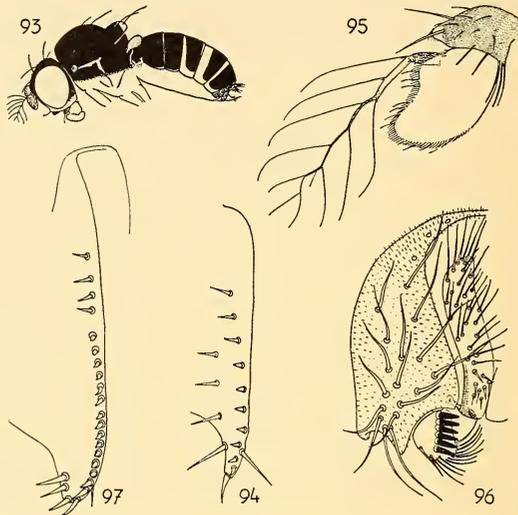


ABB. 93—97.

*Mycodrosophila sunguru.*

Seitenansicht, ♀ (93), vergr. 15 ×; Vaginalplatte (94), vergr. 175 ×. — *M. bombax*: Fühler (95), vergr. 96 ×; Genitalbogen (96) und Vaginalplatte (97), vergr. 175 ×.

rand, der fünfte und sechste Tergit sind ganz schwarz und stark glänzend. Genitalbogen, Forceps, Analplatte und Hypandrium ähnlich ausgebildet wie bei *M. fracticosta*. Spitze des Genitalbogens mit 7—9 Borsten. Forceps mit einer Reihe von 6—8 schwarzen Zähnen und 1—4 braunen Borsten distal und auf der Unterseite. Analplatte mit 15—19 gleichmässig verteilten Borsten.

Körperlänge: ♀ (6) 1,4—1,9 mm, ♂ (4) 1,5—1,7 mm.

Flügelänge: ♀ (6) 1,4—1,7 mm, ♂ (4) 1,4—1,5 mm.

Innere Körpermerkmale: Vordere Arme der Malpighischen Gefäße mit freien Enden, hintere Arme terminal miteinander verschmolzen unter Bildung eines durchgehenden Lumens. Hoden gelblich weiss, fast farblos; die proximalen Teile sind ungewunden, basal dick und miteinander verschmolzen, distal getrennt und allmählich dünner werdend. Die distalen Teile spiralisiert, mit acht Windungen, von denen die vier

letzten rückläufig um die ersten angeordnet sind. Samenpumpe mit grossem, unpaarem Blindsack. Spermatheken sehr klein, nicht breiter als die Stiele, hutförmig, farblos (durchsichtig), in grösseren, ebenfalls hutförmigen Epithelialhüllen. Ventrals Receptaculum lang, dünn, in sechs bis sieben langen Schleifen quer unter dem Uterus verlaufend; die etwa 13 Schleifenarme liegen eng nebeneinander, verlaufen parallel und sind alle in der Mitte schwach geknickt.

Eier mit zwei zarten, hinteren Filamenten von  $\frac{1}{4}$  Eilänge.

Vorkommen: Reservat Banco, über Früchten von *Conopharyngia durissima* (VII. und X. 1951).

Typus: ♂; Paratypen: 3 ♀♀; Präparat 128; deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich.

*Mycodrosophila ? bombax*<sup>1</sup> n. sp. (? BURLA)

♀, ♂. Arista mit kurzer Endgabel und oben fünf, unten drei bis vier Strahlen. Zweites Fühlerglied auf der inneren Hälfte schwarzbraun, auf der äusseren Hälfte silberweiss in der Fortsetzung von silberweissen Längsstrichen auf der Stirn, ähnlich wie bei Arten von *Zaprionus*. Drittes Fühlerglied (Abb. 95) schwarz. Stirn vorn  $\frac{2}{3}$  Kopfbreite, =  $1\frac{1}{3}$  so breit wie in der Mitte hoch, nach hinten sich wenig verbreiternd. In einem Bereich zwischen Ozellendreieck und Orbiten verlaufen von hinten bis vorn je zwei paramediane Silberstreifen, von denen die hinteren etwa doppelt so lang sind wie die vorderen und vom Scheitel bis zur vorderen Orbitalborste reichen. Die vorn von den Augenrändern nach innen abweichenden Orbiten trennen die hinteren langen Silberstreifen von den vorderen kurzen. Lateralwärts dieser Streifen ist die Stirn einschliesslich der Orbitalleisten schwarz. Zwischen den Streifen ist die Stirn in den vorderen  $\frac{2}{3}$  dunkelbraun, dahinter, einschliesslich Ozellendreieck, schwarz. Das Ozellendreieck ist klein und kaum erkennbar. Von oben oder schräg hinten gesehen ist die erhöhte Partie zwischen den Augen hell bereift, und zwischen Ozellendreieck und Bogennaht erscheint in der Medianlinie ein weiterer silberweisser, kurzer Fleck, während die paramedianen, weissen Flecken kaum mehr erkennbar sind. Weiter ist, von oben gesehen, das ganze zweite Fühlerglied weisslich bereift. Die erste und dritte Orbitale stehen fast so nahe beisammen wie gewöhnlich die erste und zweite, beide etwas vor der Mitte. Die erste Orbitale ist  $\frac{3}{4}$  so lang wie die dritte. Ausserhalb der ersten steht die genustypische, feine und sehr kurze zweite Orbitale. Postvertikale halb so lang wie die erste Orbitale, gekreuzt. Zwei lange Ozellare, die den Stirnvorderrand fast erreichen. Im vorderen, mittleren Stirnbereich stehen ca. 14 Frontalhaare, die teils längs der Bogennaht, teils zerstreut und teils V-förmig angeordnet sind. Gesicht dunkelbraun bis schwarz, die breite Oberlippe ist je nach Blickrichtung lederartig gerunzelt, matt

<sup>1</sup> Siehe PLAUTUS, „Pseudolus“, I 3, Zeile 365. Den Vorschlag zu diesem Artnamen verdanke ich meinem Kollegen Dr. K. Zwicky.

oder stark glänzend. Carina oben breit, flach, mit schmalere Rücken, unten gerundet, in den oberen  $\frac{2}{3}$  des Gesichts nasenförmig vorstehend. Von oben gesehen erscheint der unterste Teil des Carinarückens silberweiss bereift. Clypeus schmal, schwarzbraun. Taster graubraun, schlank kolbenförmig, mit etwa drei apikalen bis subapikalen Lateralhaaren. Rüssel dunkel graubraun. Eine grosse Oralborste, die folgenden Oralen sind feiner und etwa  $\frac{1}{3}$  so lang wie die erste. Wangen auf ihrer ganzen Länge gleich breit, hinten stark zurückweichend, unter den Augen  $\frac{1}{6}$  des längsten Augendurchmessers breit; sie sind je nach Blickrichtung entweder silberweiss schimmernd wie die Stirnflecken oder gelbbraun. Unterhalb der Wangenleisten verlaufen die schwarzen, ebenso breiten Peristomalleisten. Augen dunkelrot, dicht und kurz schwarz behaart.

Mesonotum matt, schwarz, von vorn gesehen mit rötlicher Bereifung. Innerhalb der Dorsozentralreihen zwei Längsreihen von je drei silberweissen Flecken, ausserhalb der Dorsozentralen nochmals auf jeder Seite drei Flecken. Alle diese Flecken liegen in den vorderen  $\frac{3}{4}$  des Mesonotums, während im hinteren Mesonotumteil vier ähnliche Flecken durch sehr schwache Bereifung angedeutet sind. Skutellum glänzend, sehr dicht und fein schwarz behaart. Das Mesonotum ist stärker gewölbt als bei anderen *Mycodrosophila*; im Profil stehen hintere und vordere Mesonotumflächen fast senkrecht aufeinander. Das Skutellum ist ebenfalls stark gewölbt. Drei Paare Dorsozentralen in etwa gleichen Abständen. Zwischen den mittleren Dorsozentralen vier Reihen Akrostichalhaare, zwischen den vorderen Dorsozentralen sechs Reihen Akrostichalhaare; die Haare der medianen zwei Reihen sind länger als die der lateralen Reihen. Keine Präskutellare. Vordere Skutellare parallel, hintere gekreuzt. Zwei Humeralborsten. Pleuren schwarz, wenig glänzend, etwas grau bereift. Unter der Notopleuralnaht verläuft nochmals ein kurzer, silberweisser Längsstreif. Sterno-Index ca. 0,4. Coxen schwarz, Femora schwarzbraun, Tibien und Tarsen braun. Auf den Tarsen der Vorderbeine stehen einige längere, zurückgebogene Haare (bei ♀♀ und ♂♂). Apikalborsten auf den Tibien des mittleren Beinpaares, Präapikale auf den Tibien des letzten Beinpaares. Distales Halterenglied schwarzbraun, bereift. Flügelfläche hell bräunlich, Adern braun, Queradern und Spitze der zweiten Längsader leicht verdunkelt. Der erste Costal-Abschnitt ist apikal stark verbreitert, rechtwinkelig von der Flügelfläche abstehend, schwarz, mit Ausnahme eines silberweissen Apikalsaums. Eine kräftige Borste am distalen Costalbruch. Die zweite Längsader ist stark geschwungen und zur Costa aufgebogen, dritte und vierte Längsader verlaufen parallel. Die distale Querader ist kaum merklich beschattet. Costal-Index 1,0—1,2; 4th vein-Index 3,4—4,7; 4c-Index 2,3—3,2; 5x-Index 2,6—2,9; (2 Flügel gemessen). Die schwarzen Costalborsten sind im proximalen Teil des dritten Costal-Abschnitts stark gelichtet.

Abdominaltergite schwarz, fast matt. Sternite relativ gross, breit rechteckig, die vorderen dunkel graubraun, die hinteren schwarz. Genitalbogen (Abb. 96) dorsal schmal, ventral breit; Spitze nur wenig

tiefer als Absatz, ca. 20 Borsten. Forceps ohne deutliche Verbindung zum Genitalbogen, mit einer Reihe von 6—7 schwarzen Zähnen und 11—16 Borsten, die längs des Ventralrandes und verstreut auf der Unterseite stehen. Analplatten schmal, ventral mit einer Gruppe kürzerer Borsten. Die Brücke ist mit dem Ventralrand der Analplatten verwachsen. Vaginalplatte (Abb. 97) vorstehend, braun, mit 23—24 Randborsten, von denen die vier proximalsten und distalsten länger sind als die übrigen, und einer feinen Langborste. Die distalste Randborste steht etwas vom Rand entfernt und kann auch als Feldborste aufgefasst werden.

Körperlänge: ♀ (5) 2,1—2,4 mm, ♂ (3) 1,9—2,0 mm,

Flügelänge: ♀ (5) 1,9—2,1 mm, ♂ (3) 1,5—1,8 mm.

Innere Körpermerkmale: Vordere Arme der Malpighischen Gefässe mit freien Enden, hintere Arme terminal verschmolzen. Hoden hellbraun, ungewunden. Proximale Teile ziemlich dick schlauchförmig, halbkreisförmig gebogen, im proximalen Drittel miteinander verwachsen. Distale Teile verkehrt keulenförmig. Samenpumpe ohne Divertikel.

Spermatheken klein, birnförmig, blass gelblich, fast farblos, in grossen, ebenfalls birnförmigen Epithelkugeln. Ventrals Receptaculum dick, fingerförmig, etwa so lang wie die Spermathekenstiele, quer unter dem Uterus liegend.

Eier mit sechs hinteren, fadenförmigen Filamenten, die so lang sind wie das Ei selbst.

Vorkommen: gefangen über einem „bleeding tree“, Wald von Banco bei Abidjan, VII.1951 und in M'Bettie, Wald, über gefällten Bäumen.

Verwandtschaft: Die Art gehört zweifellos zur Gattung *Mycodrosophila*; eine genauere Bestimmung ist jedoch nach DUDA (1924) nicht möglich. Gewisse Übereinstimmungen bestehen mit *Dettopomyia* Lamb, *Pictostyloptera* Duda und *Styloptera* Duda, doch sind in jedem Fall auch schwerwiegende Divergenzen vorhanden.

Typus: ♂ von M'Bettie; Paratypen: 2 ♀♀ von M'Bettie, 1 ♂ von Reservat Banco; Präparate 122, 123, 124; Material deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich.

## 6. Genus *Zaprionus* Coquillett, 1902.

Sieben bekannte und vier neue Arten konnten unterschieden werden.

*Z. punctatus* Curran (1939) ist ähnlich gefleckt wie die Arten der *repleta*-Gruppe, und ihre Zuordnung zu *Zaprionus* scheint fraglich. SÉGUY (1938) erwähnt eine *Z. inermis* Séguy; ob es sich um eine Verschreibung handelt und *Z. inermis* Collart heissen sollte, oder um zwei verschiedene Arten mit *Z. inermis* Séguy als

Homonym, liess sich auf Grund der eingesehenen Literatur nicht beurteilen.

Das Material von der Elfenbeinküste erlaubt folgende Ergänzungen zur Genuscharakteristik:

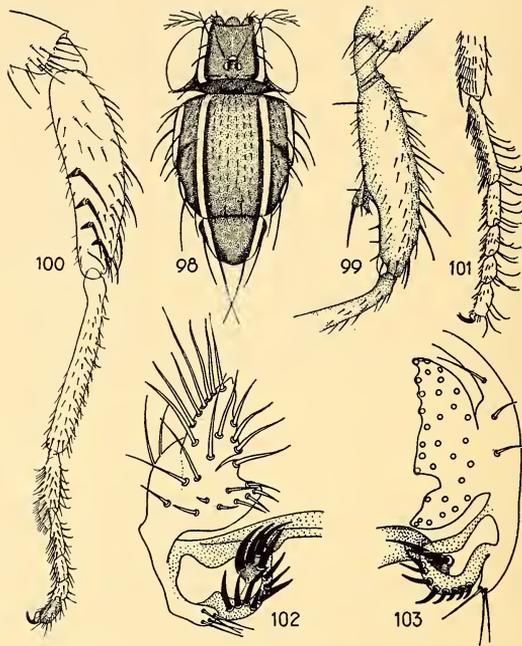


ABB. 98—103.

*Zaprinus tuberculatus*.

Dorsalansicht von Kopf und Mesonotum (98), vergr. 20 ×, Femur der Vorderbeine (99), vergr. 50 ×. — *Z. vittiger*: Vorderbein (100), vergr. 50 ×. — *Z. neglectus*, abweichende Form: Tarsen des Vorderbeins, ♂ (101), vergr., 58 ×. — *Z. ghesquierei*: Genitalbogen (102 und 103), vergr. 175 ×.

Die Postvertikalen sind nur gross bei *Z. vittiger* und *Z. badyi*, bei den übrigen Arten sind sie eher klein; sie konvergieren, ihre Spitzen kreuzen sich aber im allgemeinen nicht.

Die Carina ist nicht immer breit und gerundet, bei *Z. armatus*, *niabu* und *koroleu* ist sie schmal und mehr oder weniger scharfrückig.

Bei *Z. armatus* und *ghesquierei* sind zwischen den vorderen Dorsozentralen 4 Reihen Akrostichalhaare vorhanden, weiter vorn 6. Bei den übrigen Arten finden sich hinten wie vorn 6 Reihen.

Bei allen Arten konvergieren die vorderen Skutellaren.

Bei allen Arten sind 2 deutliche Präskutellaren vorhanden, bei *Z. inermis*, *niabu* und *armatus* sind sie besonders gross.

Zwei gleichgrosse Humerale besitzen *Z. armatus*, *badyi* und *niabu*, bei den anderen Arten ist die obere grösser als die untere.

Der Sterno-Index variiert zwischen 0,35 und 0,6.

Bei *Z. koroleu* sind keine deutlichen Costalen vor dem distalen Costalbruch erkennbar; *Z. inermis*, *armatus*, *niabu* und *badyi* haben eine Costale, die restlichen Arten zwei.

Extreme Einzelwerte bei den Flügelindices sind beim Costal-Index 2,0 und 3,3; beim 4th vein-Index 1,3 und 1,8; beim 4c-Index 0,7 und 1,2; beim 5x-Index 0,9 und 1,6.

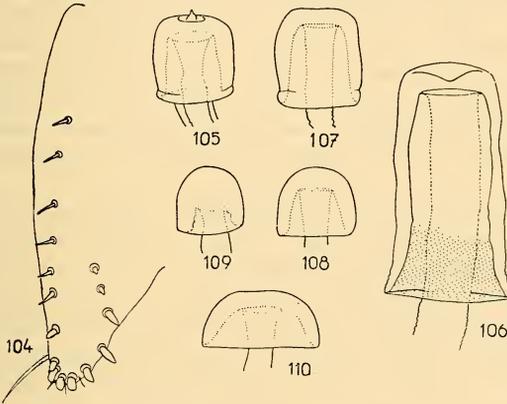


ABB. 104—110.

*Zaprionus*.

Vaginalplatte von *Z. vittiger* (104); Spermatheken von *Z. vittiger* (105), *Z. n.sp.*, aff. *vittiger* (106), *Z. koroleu* (107), *Z. tuberculatus* (108), *Z. ghesquièrei* (109) und *Z. inermis* (110). Vergr. 175 ×.

Der Genitalbogen (Abb. 102, 103) hat eine stumpfe, schwach beborstete Spitze. Die Analplatten sind mehr oder weniger breit mit dem Genitalbogen verwachsen. Der Forceps stellt im mazerierten und gefärbten Präparat eine U-förmige Spange dar, die an ihren beiden Schenkelenden mit dem Genitalbogen verwachsen ist. Mediodistal ist die Spange mit einer Reihe (bei den meisten Arten) oder einem Feld (bei *Z. inermis*) von ungleich grossen Borsten besetzt. Im medioproximalen Winkel springt nach innen eine dunkler gefärbte Chitinplatte halbinselartig vor, die einige starke Borsten trägt, von denen die meisten oder alle in einer Reihe angeordnet sind. In diesem Bereich ist der Forceps mit der schmalen Brücke verbunden.

Die Vaginalplatte (Abb. 104) ist bei allen Arten übereinstimmend geformt und beborstet, lediglich die Borstenzahlen sind von Art zu Art schwach verschieden. Die distalen 3—4 Randborsten sind stumpf. Dorsal schliessen an die Randborstenreihe 3—4 Saumborsten an, die von distal nach proximal an Länge abnehmen.

In bezug auf die inneren Körpermerkmale wurden 6 Arten untersucht. Die Hoden sind orange bei *Z. inermis*, gelborange bei *Z. koroleu* und blassgelb bis gelb bei den übrigen Arten. Sie sind spiralisiert, mit 1—5 proximalen und  $1\frac{1}{2}$ —6 distalen Windungen. Die 2 Divertikel der Samenpumpe sind bei *Z. vittiger* baumartig verzweigt, bei den übrigen sind sie schlauchförmig, von verschiedener Länge (2—8 mal Pumpenlänge).

Die Spermatheken sind (Abb. 105-110) bei der „abweichenden Form“ von *Z. vittiger* gross, bei allen übrigen klein. In gefärbten Mazerationspräparaten wurden bei *Z. vittiger*, *tuberculatus* und *ghesquièrei* feine, kurze, abstehende Stifte beobachtet, an deren Ende stecknadelkopffartige Erweiterungen sitzen. Diese Stifte sind wahrscheinlich homolog mit den Stiften und Poren bei der *saba*-Gruppe (Subgenus *Pholadoris*, S. 121) und *Leucophenga* (S. 26). Das ventrale Receptaculum ist lang und in wenige Schleifen gelegt, ausserdem besitzt es bei *Z. vittiger* 9, bei *Z. inermis* 5 den Schleifen vorgeschaltete Spiralwindungen.

Die vorderen Arme der Malpighischen Gefässe haben freie Enden, die der hinteren sind bei allen Arten terminal verschmolzen unter Bildung eines durchgehenden Lumens.

Bei allen Arten haben die Eier 4 Filamente, die so lang oder etwas kürzer sind als die Eikörper. Im allgemeinen sind die Filamente fadenförmig, nur bei *Z. tuberculatus* sind die hinteren distal stark verbreitert.

Alle Arten wurden über Fruchtköder gefangen. *Z. koroleu* war über gefällten Bäumen häufiger als über Früchten.

#### *Zaprionus vittiger* Coquillett, 1902.

SÉGUY, 1933 (Vergleich von *Z. vittiger* mit *Z. ornatus*, Abbildung von Vorderfemur beider Arten); 1938 (Erwähnung in Schlüssel neben *Z. ornatus*). COLLART, 1937 a (Literatur; *Z. ornatus* Séguy ein Synonym von *Z. vittiger*; Beschreibung von Vorderfemur, Abbildungen, Variabilität; Verbreitung, Oekologie); 1937 b, c (Fangplätze). DUDA, 1939 (neue Beschreibung). CURRAN, 1939 (Schlüssel). STURTEVANT, 1942, S. 25 (einige Ergänzungen zur Artbeschreibung nach Alkoholmaterial).

Ergänzungen zur Artbeschreibung: Wangen in der Mitte und hinten ca.  $\frac{1}{5}$  des längsten Augendurchmessers. Zwei deutliche Präskutellaren. Sterno-Index 0,36—0,5. Auf den Vorderbeinen der Männchen auf dem ersten Tarsenglied distal eine ovale, bürstenartige Bildung, aus feinen, gelben Haaren bestehend. Proximal davon stehen vier schräge Querreihen stärkerer Haare. Auf dem zweiten Tarsenglied stehen distal gehäuft ebenfalls einige stärkere, braune Haare (Abb. 100). Kräftige Borsten auf 47—59% des dritten Costal-Abschnitts. Costal-Index 2,2—2,9; 4th

vein-Index 1,3—1,5; 4c-Index 0,7—0,9; 5x-Index 1,0—1,2 (10 Flügel von 10 ♀♀ gemessen). Die längeren Borsten auf den Hinterrändern der Tergite stehen auf kleinen, braunen Flecken, besonders deutlich auf dem vierten und fünften Tergit.

Äussere männliche Genitalien ähnlich wie bei *Z. ghesquierei* (Abb. 102, 103). Genitalbogen an der Spitze mit 2—6 (meist 3) feinen Borsten. Forceps: in der dorsalen Reihe 5—6 (meist 5) starke Borsten, in der ventralen Reihe 7—10 ungleich starke Borsten. Genitalbogen und Analplatte breit verwachsen. Analplatte mit ca. 33 Borsten, von ihnen stehen ca. 6 kleinere auf der medianen Hinterecke der Platte (5 ♂♂ untersucht). Vaginalplatte (Abb. 104) gelb, ausser der Langborste mit 12—13 Rand- und Saumborsten (bei 4 ♀♀).

Körperlänge: ♀ 2,8—3,6 mm, ♂ 2,3—3,6 mm.

Flügelänge: ♀ 2,0—3,0 mm, ♂ 2,0—3,0 mm.

Innere Körpermerkmale: Malpighische Gefässe farblos oder hellgelb, die vorderen Arme mit freien Enden, die hinteren Arme terminal verschmolzen unter Bildung eines durchgehenden Lumens.

Hoden gelb mit 5  $\frac{1}{2}$  bis 6 äusseren Windungen und 5 inneren, blasseren Windungen. Paragonien lang, dünn, schlauchförmig, W-förmig gebogen. Samenpumpe mit 2 baumartig verzweigten Divertikeln. Diese Divertikelbäumchen sind 2—3 mal so lang wie die Samenpumpe und haben 3—5 Haupt- sowie mehrere kleine Nebenäste, welche alle unregelmässig gewunden sind. Spermatheken (Abb. 105) graubraun. Stiele in grossen, drüsigen Kugeln. Ventrals Receptaculum schlauchförmig, proximal spiralisiert mit 9 Windungen, distal zwei lange Schleifen bildend.

Eier mit 4 fadenförmigen Filamenten von ca.  $\frac{4}{5}$  Eilänge. Die beiden vorderen Filamente sind kurz über der Basis etwas erweitert und werden gleichmässig dünner bis zur Spitze.

Puppen hellbraun. Vordere Spirakel mit ca. 6 grösseren, gespreizten und ca. 6 kurzen, zurückgebogenen Ästen. Horn-Index ca. 5,5.

Vorkommen: sehr häufig auf Fruchtköder und auf wildwachsenden Früchten (S. 6), an allen Fangplätzen.

Belegmaterial (3 ♀♀, 3 ♂♂) von Abidjan deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich, zusammen mit den Präparaten 162, 170, 171, 177, 190.

*Zaprionus* n. sp., aff. *vittiger* Coquillett 1902 (n. sp., aff. BURLA).

Die Art unterscheidet sich von *Z. vittiger* in folgendem:

♀. Die Wangen sind schmaler: am tiefsten Augenrand sind sie 13—16% des längsten Augendurchmessers breit (bei *Z. vittiger* 18—20%), an der Wangen-Hinterecke, vom Augenrand bis zur nächsten der beiden längeren Borsten gemessen, ebenfalls 13—16% (*Z. vittiger*: 19—21%). (Je 5 ♀♀ gemessen.) Die Tuberkel auf den Vorderfemora, auf denen Borste und Dorn stehen, sind deutlich höher, besonders der proximalste

Costal-Index 2,7—3,3 ( $M = 2,92$ , bei *Z. vittiger* 2,63; 8 Flügel von 8 ♀♀ gemessen). Die anderen Flügelindices weichen nicht ab. Die Flecken an der Basis der Tergit-Hinterrandborsten sind viel heller oder fehlen ganz (bei alten ♀♀). Die Vaginalplatten besitzen ausser der Langborste noch 16—19 Rand- und Saumborsten (3 ♀♀).

Spermatheken (Abb. 106) grösser, blass hellbraun, mit flacher, apikaler Einsenkung (7 ♀♀ untersucht).

Eier mit 4 Filamenten, die vorderen sind fein und 0,9 mal so lang wie das Ei, die hinteren sind stärker und 1,5 mal so lang wie das Ei.

Männchen, die bezüglich Wangenbreite, Fehlen der Borsten-Basisflecken und Tuberkelhöhe mit den oben beschriebenen Weibchen übereinstimmen (5 untersucht), zeigen gegenüber *Z. vittiger* keine zahlenmässig fassbaren Unterschiede im Borstenmuster der Kopulationsorgane.

Vorkommen: zusammen mit *Z. vittiger* über Früchten von *Avenhoa carambola* (S. 6), bei Adzopé.

Typus (♀) und Paratypus (1 ♀) von Adzopé deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich, zusammen mit den Präparaten 164, 168, 169, 169, 201, 202.

Es handelt sich um eine kryptische Art von *Z. vittiger*. Ich sehe davon ab, sie zu benennen, da die Beschreibung von *Z. vittiger* keinen Aufschluss darüber gibt, welche der beiden Arten COQUILLET vorlegen hatten. Diese Frage nachträglich zu entscheiden, sollte versucht werden, doch ist es umso schwieriger, als das Typenmaterial COQUILLET aus 3 Männchen besteht, während nur die Weibchen der beiden Formen auf Grund der Spermathekenform mit aller Sicherheit unterscheidbar sind.

### *Zaprius koroleu* n. sp.

(*Corolëu* = gross auf djoula.)

Die Form unterscheidet sich von *Z. vittiger* in folgenden Merkmalen:

♀, ♂. Körper in allen Teilen dunkler; so sind Mesonotum und Skutellum fast so dunkel braun wie bei *Z. inermis*, die Stirn ist dunkel rehbraun, das Ozellendreieck geschwärzt, das dritte Fühlerglied schwarzbraun. Die beiden mittleren silberweissen Thoraxstreifen sind in der hinteren Hälfte des Mesonotums und besonders auf dem Skutellum breiter schwarz gesäumt; apikal auf dem Skutellum nähern sich die beiden inneren, schwarzen Säume stark oder berühren sich. Die Wangen sind schmaler, in der Mitte 10—15%, hinten 13—17% des längsten Augendurchmessers breit (4 Individuen). Die Femora der Vorderbeine

besitzen wie bei *Z. vittiger* in der distalen Hälfte vier Borsten, von deren Basis kleine, schwarze Dornen rechtwinkelig abstehen. Bei *Z. vittiger* stehen diese Borsten auf Tuberkeln; bei *Z. koroleu* fehlen diese Basis-tuberkel, die Borsten sitzen unmittelbar der Femuroberfläche auf. Die Bürsten auf dem ersten Tarsenglied der Vorderbeine bei ♂♂ sind bedeutend kürzer, d. h. ca.  $\frac{1}{3}$  der Tarsenlänge (bei *Z. vittiger* ca.  $\frac{3}{5}$ ). Die dunklen Flecken an der Basis der Tergit-Hinterrandborsten sind kleiner, relativ heller und weniger auffallend.

Costal-Index 2,4—3,1; 4th vein-Index 1,4—1,8; 4c-Index 0,7—1,0; 5x-Index 1,1—1,5. Borsten auf 48—55% des dritten Costal-Abschnitts (9 Flügel gemessen). Sterno-Index ca. 0,4.

Äussere männliche Genitalien ähnlich wie bei *Z. vittiger*. Genitalbogen-Spitze mit 2—3 feinen Borsten. Forceps: dorsale Reihe mit 5 starken Borsten, ventrale Reihe mit 10—12 ungleich starken Borsten (3 ♂♂ untersucht). Analplatte breit verwachsen mit dem Genitalbogen. Vaginalplatte mit 16—18 Rand- und Saumborsten (3 ♀♀).

Hoden gelborange, mit 4 proximalen und 5 distalen Windungen. Spermatheken (Abb. 107) blass braun.

Eier mit vier fadenförmigen Filamenten; die vorderen sind feiner und  $\frac{2}{3}$  so lang wie das Ei, die hinteren  $\frac{7}{8}$  so lang wie das Ei.

Körperlänge: ♀ 2,7—3,9 mm, ♂ 2,5—3,8 mm,

Flügelänge: ♀ 2,4—3,0 mm, ♂ 2,1—3,1 mm.

Vorkommen: Reservat Banco auf Fruchtköder, Ende Juli 1951; auf Frucht von *Conopharyngia durissima* (S. 8) zusammen mit *D. moronu* und *D. mokonfm*, ausserdem im Wald Bimbresso, auf frisch gefällten Bäumen, zusammen mit *Chymomyza*-Arten. Der Enddarm enthielt bei Individuen von Bimbresso graubraune Pilzsporen. *Z. koroleu* ist demnach ökologisch getrennt von *Z. vittiger*.

Typus (♂), Paratypen (3 ♀♀, 3 ♂♂) von Abidjan sowie Präparate 163 und 172 deponiert in Zoologischen Museum der Universität Zürich.

### *Zaprionus tuberculatus* Malloch, 1932.

SÉGUY, 1933, 1938 (Schlüssel). COLLART, 1937 a (Literatur; Beschreibung und Abbildung des Vorderfemurs; Verbreitung, Oekologie); 1948 (Syn. = *Z. sepsoides* Duda, 1939). CURRAN, 1939 (Schlüssel).

Ergänzungen: Arista hinter der Endgabel oben mit drei, unten ein bis zwei (meist zwei) Strahlen. 2 kleine, aber deutliche Präskutellare. Wangen in ihrer Mitte  $\frac{1}{7}$  des längsten Augendurchmessers breit. Sterno-Index 0,35—0,5; eine mittlere, feine Sternopleuralborste ist etwa halb so lang wie die vordere. Vordere Skutellare konvergent. Costal-Index 2,1—2,7; 4th vein-Index 1,3—1,6; 4c-Index 0,8—1,0; 5x-Index 1,0—1,3. Kräftige Borsten bis 42—58% des dritten Costal-Abschnitts. Thorax und Femora der Vorderbeine siehe Abb. 98 und 99.

Äussere männliche Genitalien ähnlich wie bei *Z. ghesquierei* (Abb. 102, 103). Genitalbogen-Spitze mit 2—3 Borsten. Forceps mit einer ventralen Reihe von 9—12 Borsten und einer dorsalen Reihe von 4—5 (meist 5) starken Borsten. Analplatten und Genitalbogen nur auf eine schmale Strecke miteinander verwachsen. Analplatten ausser den übrigen Borsten längs der Ventralkante mit ca. 9 feineren, ventralwärts gerichteten Borsten. Vaginalplatten mit einer Langborste und 14—16 Rand- und Saumborsten.

Körperlänge: ♀ 2,6—3,6 mm, ♂ 2,7—3,3 mm,

Flügelänge: ♀ 2,3—2,8 mm, ♂ 2,1—2,5 mm.

Innere Körpermerkmale: Hoden gelb, mit 2  $\frac{1}{2}$  inneren und 4 äusseren Windungen. Samenpumpe mit zwei Divertikeln, die etwa so lang sind wie die Pumpe selbst. Spermatheken (Abb. 108) braun. Ventrals Receptaculum schlauchförmig, in drei parallel angeordneten langen Schleifen quer unter dem proximalen Uterusende liegend. Die beiden Arme der 3. Schleife sind stark gewunden, und im Bereich der 2. Schleife ist das Receptaculum auffällig am dicksten.

Eier mit vier Filamenten von  $\frac{3}{4}$  Eilänge. Die hinteren Filamente sind in ihren distalen drei Vierteln stark verbreitert, die vorderen Filamente sind fadenförmig.

Puppen braun, dunkler als bei *Z. vittiger*. Vordere Spirakel mit 9 Ästen von verschiedener Länge. Horn-Index 6,8—8,0.

Vorkommen: an allen Fangplätzen häufig, über Fruchtköder (vgl. auch Tab. 2).

Belegmaterial: (3 ♀♀, 3 ♂♂) von Abidjan deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich, zusammen mit Präparat 160.

### *Zaprionus ghesquierei* Collart, 1937.

COLLART, 1937 *a* (Beschreibung; Abb. des Vorderfemurs); 1948 (Syn. = *Z. simplicifemur* Duda, 1939).

Ergänzungen zu den Artbeschreibungen in COLLART und DUDA:

Arista mit Endgabel und oberseits 4—5 (meist 4), unten 2 bis 3 (meist 3) langen Strahlen. Zwischen den vorderen Dorsozentralen 4, weiter vorn 6 Reihen Akrostichalhaare. 2 Präskutellare. Vordere Skutellare konvergent. Sterno-Index 0,45—0,5; eine mittlere, feine Sterno-pleurale ist etwa halb so lang wie die vordere. Costal-Index 2,3—3,1; 4th vein-Index 1,4—1,7; 4c-Index 0,7—0,9; 5x-Index 1,2—1,5. Kräftige Borsten auf 63—74% des dritten Costal-Abschnitts.

Genitalbogen-Spitze (Abb. 102, 103) mit 2—5 Borsten. Analplatte median mit 1—2 Einbuchtungen, lateral mit dem Genitalbogen verwachsen, auf der Fläche mit 31—36 Borsten. Forceps mit einer dorsalen Reihe von 3—5 (meist 4) starken Borsten und einer ventralen Reihe von 7—10 (meist 8) schwächeren Borsten. Vaginalplatte ähnlich wie

bei *Z. vittiger*, gelb, mit einer Langborste und 15—17 Rand- und Saumborsten.

Körperlänge: ♀ 2,5—3,5 mm, ♂ 2,5—3,0 mm,

Flügelänge: ♀ 2,4—2,9 mm, ♂ 2,0—2,6 mm.

Innere Körpermerkmale: Hoden gelb, mit einer inneren und 1 ½ äusseren Windungen. Paragonien W-förmig. Samenpumpe mit 2 langen Divertikeln von ca. 8 mal Pumpenlänge. Spermatheken (Abb. 109) klein, hell gelbbraun, fast farblos. Ventrals Receptaculum wie bei *Z. vittiger*.

Eier mit 4 fadenförmigen Filamenten. Die vorderen sind  $\frac{3}{5}$  so lang wie das Ei, die hinteren kaum dünner und kürzer.

Puppen hellbraun. Spirakelläste wie bei *D. vittiger*. Horn-Index 4,8.

Vorkommen: über Fruchtköder, zusammen mit *Z. vittiger* und *Z. tuberculatus*, an allen Fangplätzen (siehe auch Tab. 2).

Belegmaterial (4 ♀♀, 4 ♂♂) von Abidjan deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich, zusammen mit Präparat 159.

### *Zaprionus inermis* Collart, 1937.

COLLART, 1937 (Beschreibung, Abb. von Vorderfemur). SÉGUY, 1938 (erwähnt eine *Z. inermis* Séguy; Verschreibung oder Homonym?).

Ergänzungen: Arista mit Endgabel und oben 3 bis 4 (meist 3), unten 2 Strahlen. Wangen hinten  $\frac{1}{7}$  des längsten Augendurchmessers breit. 2 Präskutellare, die fast so lang sind wie die vorderen Dorsozentralen. 6 Reihen Akrostichalhaare. Vordere Skutellare konvergent. Sterno-Index 0,5; eine mittlere Sternopleurale ist etwa halb so lang wie die vordere. Costal-Index 2,6—3,0; 4th vein-Index 1,4—1,7; 4c-Index 0,8—1,0; 5x-Index 0,9—1,2. Kräftige Borsten bis 40—50% des dritten Costal-Abschnitts.

Genitalbogen-Spitze mit 4—6 Borsten. Forceps ventral mit einem Feld von ca. 19 ungleich grossen Borsten, dorsal mit einer Gruppe von 6 starken Borsten. Vaginalplatte braun, ähnlich geformt und beborstet wie bei *Z. vittiger*, mit einer Langborste und 17—22 Rand- und Saumborsten.

Körperlänge: ♀ 3,2—4,6 mm, ♂ 3,0—3,6 mm,

Flügelänge: ♀ 2,6—3,5 mm, ♂ 2,6—3,0 mm.

Innere Körpermerkmale: Hoden orange, mit 1 ½ inneren und 1 ½ äusseren Windungen. Paragonien W-förmig. Samenpumpe mit 2 Divertikeln, die etwa 2 ½ mal so lang sind wie die Pumpe. Spermatheken (Abb. 110) blass gelbbraun, fast farblos. Ventrals Receptaculum schlauchförmig, erst mit 5 Spiralwindungen, dann apikal mit 1 ½ langen Schleifen (3 parallel nebeneinander verlaufende Arme), quer unter dem proximalen Uterusende liegend.

Eier mit 4 fadenförmigen Filamenten, die etwa so lang sind wie das Ei selbst.

Vorkommen: an allen Fangplätzen über Fruchtköder, jedoch seltener als *Z. vittiger* und *Z. tuberculatus* (vgl. auch Tab. 2).

Belegmaterial (3 ♀♀, 3 ♂♂) von Abidjan deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich, zusammen mit Präparat 161.

*Zaprionus armatus* Collart, 1937.

COLLART, 1937 *a* (Beschreibung; Abbildung des Vorderfemur).

Ergänzungen: Wange ca.  $\frac{1}{8}$  des längsten Augendurchmessers breit. Zwischen den vorderen Dorsozentralen 4, weiter vorn 6 Reihen Akrostichalhaare. 2 ziemlich lange Präskutellare. Vordere Skutellare konvergent. Sterno-Index 0,5—0,6. Costal-Index 2,1; 4th vein-Index 1,4; 4c-Index 0,9; 5x-Index 1,1. Kräftige Borsten bis 62% des dritten Costal-Abschnitts (1 Flügel gemessen).

Vorderbeine auf dem ersten Tarsenglied mit einer Bürste ähnlich wie bei *Z. vittiger*.

Körperlänge 3,1 mm, Flügellänge 2,4 mm.

<i>Z. armatus</i> nach COLLART (1937)	1 Männchen von Plantage bei Abidjan
4—7 Femurdornen	3—4
Gesicht rotbraun	braungelb
drittes Fühlerglied schwärzlich oder braun-schwärzlich	braungelb
Stirn rotbraun, median aufgehellt	einheitlich hellbraun
Stirnbänder klar schwarz gesäumt	undeutlich gesäumt
Palpen braun bis braun-schwärzlich	gelbbraun
Mesonotum olivbraun	hellbraun
Pleuren rotbraun	hell graubraun
Beine rotgelb	hellbraun
Abdomen bräunlich	bräunlich gelb
die letzten drei Tergite stark glänzend	gleich schwach glänzend wie die vorderen.

Diese Unterschiede mit Ausnahme des ersten betreffen Farberkmale; es ist möglich, dass es sich bei dem von mir untersuchten Individuum um ein noch nicht vollständig ausgefärbtes Tier handelt.

Arista mit Endgabel und oben drei, unten vier Strahlen.

Vorkommen: 1 ♂, Plantage bei Abidjan (IX.1951), über *Raphia*-Strünken.

Das Tier ist deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich.

*Zaprionus arduus* Collart, 1937.

COLLART, 1937 *b* (Beschreibung; Abb. von Vorderfemur und erstem Tarsenglied). Wahrscheinlich ist *Z. tenor* Curran, 1939, synonym mit *Z. arduus*.

Ergänzungen: Wangen hinten  $1\frac{1}{4}$ — $1\frac{1}{5}$  des längsten Augendurchmessers breit. 2 kleine, aber deutliche Präskutellare. Vordere Skutellare konvergent. Sterno-Index 0.5. Auf der distalen Hälfte der Vorderbein-Femora stehen 4 Borsten, von denen die beiden mittleren etwas stärker und länger sind als die äusseren, etwa so, wie durch COLLART in Abb. 4 (1937, S. 6) dargestellt; im Bestimmungsschlüssel schreibt COLLART (S. 8) allerdings, dass die 4 Borsten gleich stark seien. Erstes Tarsenglied der Vorderbeine bei Männchen wie in Abb. 5 von COLLART (1937, S. 6); es handelt sich um eine Bürste aus feinen, gelben und langen Haaren, die  $\frac{7}{10}$  so lang ist wie das Tarsenglied und dieses distal überragt. Eine solche Bürste ist auch bei den Männchen von *Z. vittiger*, *tuberculatus* und *Z. koroleu* vorhanden, fehlt aber bei *Z. neglectus*.

Costal-Index 2.2; 4th vein-Index 1.6; 4c-Index 1.0; 5x-Index 1.3. Kräftige Borsten bis  $\frac{7}{10}$  des dritten Costal-Abschnitts. (1 Flügel gemessen.)

Genitalbogen-Spitze mit 4 Borsten. Forceps ventral mit einer Reihe von 7-8 ungleich starken Borsten, dorsal mit 4-5 starken Borsten, von denen eine etwas abseits, die übrigen in einer Reihe stehen. Diese Teile einschliesslich Analplatte gleichen denen von *Z. ghesquièrei* (Abb. 102, 103) und sind kaum unterscheidbar von denen von *Z. neglectus* (1 ♂ untersucht).

Vorkommen: M'Bettie (VIII.1951) auf Fruchtköder. 1♀, 1♂. Der Enddarm des Männchens enthielt schwärzliche Pilzsporen. Die beiden Individuen deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich.

*Zaprionus neglectus* Collart, 1937.

COLLART, 1937 *b* (Beschreibung; Abbildung von Femur und Tarsen der Vorderbeine).

Ergänzungen: Wangen hinten knapp  $\frac{1}{8}$  des längsten Augendurchmessers. 2 kleine, aber deutliche Präskutellare. Sterno-Index knapp 0.5. Bei den von mir untersuchten Tieren stehen auf der distalen Hälfte der Vorderfemora drei etwa gleichgrosse Borsten, ähnlich wie in Abb. 2 von COLLART (1937, S. 4).

Costal-Index 2.2; 4th vein-Index 1.7—1.8; 4c-Index 1.0—1.1; 5x-Index 1.2—1.4. Kräftige Borsten bis 56—59% des dritten Costal-Abschnitts (2 Flügel von einem ♂ gemessen).

Genitalbogen-Spitze mit 2 Borsten. Analplatte auf eine breite Strecke mit dem Genitalbogen verwachsen. Forceps ventral mit einer Reihe von 7 ungleich starken Borsten, dorsal mit 5 starken Borsten, von denen 4 in einer Reihe stehen. Diese Teile sind kaum unterscheidbar von denen von *Z. arduus*.

Innere Körpermerkmale: Hoden mit zwei inneren, weissgelben und drei äusseren, gelben Windungen. Samenpumpe mit zwei dünnen Divertikeln, die so lang sind wie die hinteren Arme der Malpighischen Gefässe.

Vorkommen: Reservat Banco (VII.1951), auf Fruchtköder, 1 ♀, 1 ♂. Das ♀ sowie das vom ♂ hergestellte Präparat (185) deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich.

#### *Abweichende Form.*

Ein Männchen, das *Z. neglectus* nahesteht oder mit dieser Art identisch ist, wurde in einer Kronröhre von *Ipomoea digitata*, am Strassenrand im Gebiet von Abidjan, X.1951, festgestellt. Es stimmt in allen der wenigen Beschreibungsmerkmale mit *Z. neglectus* überein, auch im Muster der Forcepsbedornung, hat aber gegenüber den von mir gesammelten *Z. neglectus*-Individuen 5 über den ganzen Vorderfemur verteilte Borsten sowie längere zurückgebogene Haare auf den Tarsen der Vorderbeine (Abb. 101). Das Tier sowie Präparat 188 sind deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich.

#### *Zaprionus niabu* n. sp.

(*Niabu* = Negerstamm der Elfenbeinküste.)

Die Art ist dunkel wie *Z. inermis*, doch fehlt ihr der weisse Stirn-Medianstreif, der für *Z. inermis* charakteristisch ist. Die Vorder-Femora tragen lediglich lange Borstenhaare wie bei *Z. inermis*, *Z. ghesquièrei*, *Z. arduus* und *Z. badyi*. Die Flügel sind ziemlich dunkel braun, und eine noch dunklere braune Zone folgt dem Flügelvorderrand.

1 ♀. Arista mit kleiner Endgabel und oben 4, unten 2 Strahlen. Zweites Fühlerglied dorsal dunkel graubraun, lateral silberweiss in der Verlängerung der weissen Stirnstreifen. Drittes Fühlerglied graubraun, 1,7 mal länger als breit, fein und dicht behaart, medianwärts neben der Aristabasis noch mit einem kleinen, silberweissen Fleck. Stirn vorn halb so breit wie der Kopf, =  $\frac{8}{10}$  bis  $\frac{9}{10}$  so breit wie in der Mitte hoch, matt, mit den üblichen zwei schwarzgesäumten Silberstreifen, dazwischen rehbraun. Ozellen gleichfarbig, der Bereich zwischen ihnen schwarz-

braun. Erste und dritte Orbitale gleich lang, zweite über  $\frac{3}{5}$  der anderen beiden. Wangen am untersten Augenrand ca.  $\frac{1}{8}$  des längsten Augendurchmessers. Clypeus, Rüssel und Taster graubraun, Taster mit einer längeren, nach vorn gerichteten Apikalborste. Eine grosse Oralborste. Gesicht graubraun, Clypeus sehr schmal. Augen dunkelrot.

Mesonotum und Skutellum gräulich braun. Sechs Reihen Akrostichalhaare. Zwei Präskutellare. Vordere Skutellare konvergierend. Vier schwarzgesäumte, silberweisse Längsstreifen. Pleuren oben dunkel graubraun, unten schwarzbraun, zwischen diesen beiden Zonen ein hellgrauer Längsstreifen. Sterno-Index 0,5. Beine braun, Femora graubraun. Vorderfemora mit drei bis vier längeren Borstenhaaren. Distales Halterenglied graubraun. Flügelfläche braun, Vorderrand noch etwas dunkler braun gesäumt, Adern dunkelbraun. Kräftige Borsten längs der Costa bis  $\frac{3}{5}$  ihres dritten Abschnitts. Costal-Index 2,0; 4th vein-Index 1,8; 4c-Index 1,2; 5x-Index 1,4 (1 Flügel gemessen).

Die 4 ersten Abdominaltergite sind wenig glänzend, hellbraun, die folgenden stark glänzend, dunkelbraun. Vaginalplatten dunkelbraun.

Körperlänge: ♀ (1) 3,4 mm,

Flügelänge: ♀ (1) 2,9 mm.

Vorkommen: 1 ♀, als Typus deponiert, Waldrand bei M'Bettie, über *Papaya*-Köder, IX.1951.

### *Zaprionus badyi* n. sp.

(*badyi* = Lagune auf djoula.)

♀. In Bezug auf Färbung von Kopf, Thorax und Abdomen gleicht die Art *Z. tuberculatus*, doch ist *Z. badyi* grösser, schlanker und zeigt noch folgende weitere Unterschiede gegenüber *Z. tuberculatus*:

Stirn schmaler und länger, vorn halb so breit wie der Kopf, =  $\frac{7}{10}$  der Stirnhöhe (bei *Z. tuberculatus* über  $\frac{4}{5}$ ). Carina schmaler. Wangen am tiefsten Augenrand  $\frac{1}{8}$  des längsten Augendurchmessers breit, hinten stark zurückweichend. Augen leuchtend hellrot. Sterno-Index 0,5. Femora der Vorderbeine nur mit langen Borstenhaaren, wie bei *Z. inermis*, ohne Tuberkeln und Dornen. Flügelfläche bräunlich, stark glänzend. Der ganze Flügelvorderrand längs der Costa bis über die Mündung der dritten Längsader ist ziemlich breit dunkelbraun gesäumt. Die Costa ist dunkelbraun. Costal-Index 2,1; 4th vein-Index 1,7, 4c-Index 1,1; 5x-Index 1,1 (1 Flügel gemessen). Spermatheken ähnlich wie bei *Z. tuberculatus*.

Körperlänge: ♀ (3) 3,3—4,2 mm, ♂ (1) 3,1 mm,

Flügelänge: ♀ (3) 2,8—3,6 mm.

Vorkommen: 1 ♀, Plantage bei Abidjan, Lagunenufer (VII.1951); 2 ♀, 1 ♂, M'Bettie, Wald (IX.1951); an beiden Fangplätzen auf Fruchtköder.

Es steht ausser Frage, dass *Z. badyi* eine separate Art ist. Sie ist weder nach COLLART, noch nach DUDA 1940 bestimmbar.

Typus (♀) von Abidjan und Paratypen (2 ♀♀) von M'Bettie deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich.

### 7. Genus **Microdrosophila** Malloch, 1921.

WHEELER, 1952 (Diskussion; nach STURTEVANT = *Incisurifrons* Duda; Ergänzungen zur Beschreibung von *M. quadrata*; Eier, innere Morphologie der Weibchen).

Ergänzungen zur Genuscharakteristik. — Beide Orbitalen stehen nahe dem Stirnvorderrand. Wangen sehr schmal. 6—8 Reihen Akrostichalhaare. Sterno-Index ca. 0,6. Erster Costalabschnitt über den distalen Costalbruch hinaus verlängert, ähnlich aber nicht so stark wie bei *Oxystyloptera*. Flügel am Ende der dritten Längsader zugespitzt. Zwei lange Borsten vor dem distalen Costalbruch. 4th vein-Index 3,5—4,9; 4c-Index 2,3—3,1; 5x-Index 3,7—6,4. Vaginalplatten klein, scheibenförmig. Forceps hakenförmig. Hintere Arme der Malpighischen Gefässe mit freien Enden. Hoden fast farblos, proximale Teile miteinander verwachsen, distale Teile dicker, kaum spiralisiert. Eier mit einem Filament, das mehr als doppelt so lang ist wie das Ei selbst (bei *M. mabi*).

#### *Microdrosophila mabi* n. sp.

(*Mabi* = Nebenfluss des Comoé.)

♀. Arista mit kleiner Endgabel und oben 6 bis 7, unten 1 bis 3 Strahlen. Fühler gelbbraun, drittes Fühlerglied etwa so lang wie breit, auffallend lang und weisslich behaart. Stirn vorn etwa  $\frac{1}{2}$  Kopfbreite, = doppelt so breit wie in der Mitte hoch, hell graubraun, etwas glänzend. Stirndreieck breit bis zur Bogennaht reichend. Die Orbitalen erreichen ebenfalls den Stirnvorderrand, sie heben sich kaum von den stark eingengten Stirnstriemen ab. Nur eine proklinierte und eine reklinierte Orbitalborste, beide sind kräftig, die vordere ist  $\frac{3}{5}$  so lang wie die hintere. Beide stehen nahe beisammen im vordersten Stirnteil. Vor-, neben und hinter ihnen stehen einige kleine Frontalhaare. Die Postvertikalen sind gekreuzt und etwas länger als die proklinierten Orbitalen. Gesicht graugelb, Carina in der oberen Hälfte sehr breit und flach, in der unteren Hälfte nicht breiter, aber gerundet, bis zur Oberlippe nasenförmig vorstehend. Nur eine kräftige Oralborste. Taster graubraun mit zwei kräftigen, nach vorn und aussen gerichteten Subapikalborsten, sowie einigen kürzeren Borsten. Wangen hell graugelb, unmittelbar

unter den Augen zurückweichend, hinten mit zwei Borsten. Augen dunkelrot, grob fazettiert, dicht und kurz behaart. Kopf etwas breiter als der Thorax.

Mesonotum und Skutellum gelblich braun, grau bereift, etwas glänzend. Zwei Paar Dorsozentralborsten; das vordere Paar steht vor der Me-

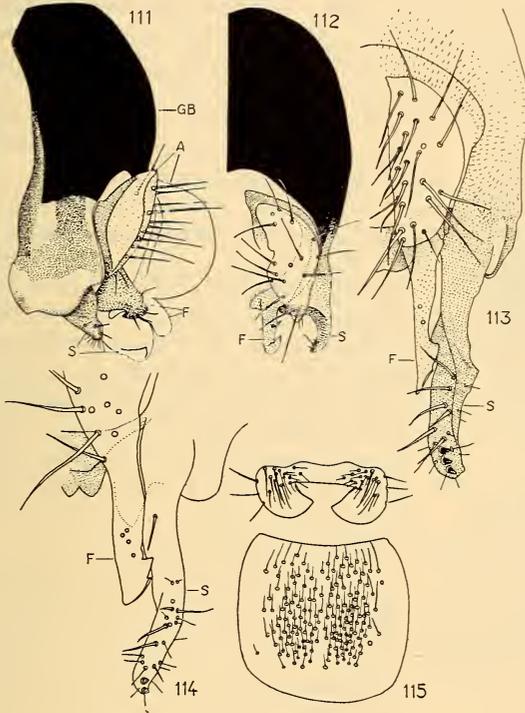


ABB. 111—115.

*Microdrosophila* und *Oxystyloptera*.

Genitalbogen von *M. korogo* (111), *M. mabi* (112), *O. mamaru* (113) und *O. sexsetosa* (114), vergr. 175 ×; A = Analplatte, F = Forceps, GB = Genitalbogen, S = Spitze des Genitalbogens. — Die zwei praegenitalen Sternite des Männchens von *M. korogo* (115), vergr. 94 ×.

sonotummitte, aber noch hinter der Quernaht. 8 Reihen Akrostichalhaare. Die hintersten vier Akrostichalhaare sind etwas verlängert. Vordere Skutellare parallel, hintere divergierend. Eine Humeralborste. Pleuren graubraun. Sterno-Index 0,6. Beine gelbbraun, kurz, kräftig. Apikale auf den Tibien des ersten und zweiten Beinpaares, Präapikale auf den Tibien des zweiten und dritten Beinpaares. Die vier distalen Tarsenglieder der Vorderbeine sind kurz und breit. Distales Halterenglied hell graubraun. Flügelfläche farblos, Adern gelbbraun. Flügel zugespitzt,

ähnlich wie bei *O. mamaru*. Zwei relativ lange Borsten vor dem tief eingeschnittenen zweiten Costalbruch. Subcosta rudimentär. Zweite Längsader aufgebogen, dritte und vierte parallel. Analquerader undeutlich, Axillarvene nur als Falte angedeutet. Costa bis zur vierten Längsader reichend. Kräftige Borsten längs der Costa bis 86—95% ihres dritten Abschnitts. Costal-Index ca. 1,2—1,4, 4th vein-Index 3,5—4,9, 4c-Index 2,3—3,1, 5x-Index 3,7—6,4 (7 Flügel).

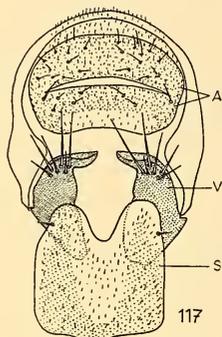
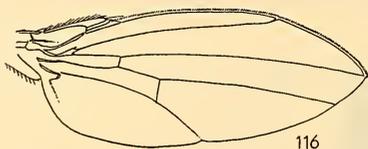


ABB. 116—117.  
*Microdrosophila*  
und *Oxystyloptera*.

Flügel von *O. mamaru* (116), vergr. 19 ×.  
Vaginalplatten (V),  
Analplatten (A) und  
distalster Sternit (S)  
von *M. mabi*, ♀, (117),  
vergr. 175 ×.

Abdominaltergite uniform graubraun, wenig glänzend, etwas bereift. Sternite klein, annähernd quadratisch.

♂. Carina schmal. Beine relativ kurz und kräftig, Sternite gross, quadratisch.

Vaginalplatten (Abb. 117) scheibenförmig, distal mit einigen Borsten und einem quergestellten, medialwärts gerichteten Vorsprung. Ein anderes, sonst nicht unterscheidbares Weibchen zeigt folgende Verhältnisse: distalster Sternit grösser, 1,5 mal so lang und breit wie in Abb. 117 und etwas anders geformt; Vaginalplatten einfach scheibenförmig, ohne den quergestellten End-Fortsatz, und nur mit drei Borsten. Vielleicht handelt es sich bei einem dieser Weibchentypen um *M. korogo*.

Genitalbogen (Abb. 112) dorsal breit, ohne Borsten, fein pubeszent. Die Spitzen sind anders chitinisiert, distal verbreitert zu einem konkaven Bogen, der an der Spitze und nahe seinem medialen Ende einige feine Borsten trägt. Forceps hakenförmig; basal geht er in ein bogen-

förmiges Gebilde über, das der Analplatte von distal bis proximal unterliegt. Ob auch eine Verbindung zwischen Forceps und Genitalbogen besteht, bleibt ungewiss.

Körperlänge: ♀ 2,0—2,3 mm, ♂ (6) 1,5—2,1 mm,  
Flügelänge: ♀ 1,6—2,3 mm, ♂ (6) 1,4—1,8 mm.

Innere Körpermerkmale: Vordere und hintere Arme der Malpighischen Gefässe mit freien Enden. Hoden hell. Die proximalen Teile sind dünn, gerade und miteinander verwachsen. Die distalen Teile sind dicker schlauchförmig, hakenförmig gekrümmt oder mit einer distalen Windung. Samenpumpe ohne Divertikel. Spermatheken farblos. Ventrales Receptaculum dünn schlauchförmig, in zwei parallel zueinander laufenden Schleifen quer unter dem Uterus liegend.

Eier mit einem sehr dünnen Filament von  $2\frac{1}{3}$  Eilänge. In einem basalen Teil (ca.  $\frac{1}{2}$  Eilänge) ist das Filament fein spiralisiert, und der distale Teil (von ca. Eilänge) ist zurückgebogen.

Vorkommen: M'Bettie, selten, über gefällten Bäumen.

Typus (♂) und Paratypen (3 ♀♀, 1 ♂) von M'Bettie sowie Präparat 191 deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich.

Diskussion. — Die Art ist möglicherweise synonym mit *M. quadrata* Sturtevant. STURTEVANT schreibt allerdings nichts von leicht zugespitzten Flügeln und einem leicht über den distalen Costalbruch hinaus verlängerten ersten Costalabschnitt, und im Schlüssel von WHEELER (1952:166) wird *Microdrosophila* von *Dettopsomyia* unterschieden durch die Abwesenheit dieser Merkmale.

*Microdrosophila korogo* n. sp.

(*Korogó* = Negerstamm der Elfenbeinküste.)

♂. Arista mit Endgabel und oben 6, unten 2 Strahlen. Drittes Fühlerglied so lang wie breit, ausser mit der gewöhnlichen, dichten Behaarung mit ca. 15 kleinen, starren, gelben Haaren besetzt, die etwa  $\frac{3}{4}$  so lang sind wie das dritte Fühlerglied. Ganzer Kopf, Thorax und Beine bräunlichgelb, wenig glänzend. Stirn vorn  $\frac{1}{2}$  Kopfbreite =  $1\frac{1}{2}$  mal so breit wie in der Mitte hoch. Die Orbitalleisten reichen vorn breit an die Bogennaht. Das Ozellendreieck ist von den Stirnstriemen kaum unterscheidbar. Die Ozellen sind hell gelbbraun und innen schmal dunkelbraun gesäumt. Nur zwei Orbitalborsten; die proklinierte ist  $\frac{5}{9}$  so lang wie die reklinierte. Beide Orbitalen stehen in der vorderen Stirnhälfte hintereinander, die Distanz zwischen ihnen ist etwa halb so gross wie die Distanz zwischen der reklinierten Orbitalen und der inneren Vertikalborste. In der vorderen Hälfte der Orbitalleisten stehen zerstreut etwa 10 Frontalhaare, die hintersten von ihnen stehen hinter der reklinierten Orbitalen. Grosse gekreuzte Postvertikale. Zwei lange Ozellare. Carina schmal, in der Gesichtsmitte am höchsten, darunter gleichmässig gegen die Oberlippe abfallend. Eine grosse Oralborste, die folgenden spärlichen Oralhaare sind nicht grösser als die Frontalhaare. Wangen hinten stark zurückweichend, mit zwei starken Borsten, auf ihrer ganzen Länge  $\frac{1}{15}$  des grössten Augendurchmessers breit. Taster ausser mit einigen übrigen Haaren mit zwei Subapikalborsten. Augen bräunlich rot, grob fazettiert, dicht behaart.

Vier Dorsozentrale, die Distanz zwischen den vorderen und hinteren ist etwa so gross wie der Abstand zwischen den hinteren beiden. Sechs Reihen Akrostichalhaare, keine Präskutellare. Vordere und hintere Skutellare divergierend. Eine Humeralborste. Sterno-Index 0,5—0,6. Beine relativ kurz und kräftig. Apikalborsten auf den Tibien des ersten und zweiten Beinpaars, Präapikale auf den Tibien des zweiten und dritten Beinpaars. Distales Halterenglied graubraun. Flügelfläche farblos, Adern gelbbraun. Zwei Borsten vor dem distalen Costalbruch. Kräftige Borsten längs der Costa bis  $\frac{9}{10}$  ihres dritten Abschnitts.

Costal-Index 1,3; 4th vein-Index 3,5; 4c-Index 2,4; 5x-Index 4,1 (1 Flügel gemessen).

Abdomen relativ schlank und lang, ähnlich wie bei *Scaptomyza*. Tergite hell graubraun. Sternite relativ gross, hell bräunlich gelb. Der dritte sichtbare Sternit ist der grösste, er ist rechteckig und hat zwei paramediane Felder von vielen schwarzen, distalwärts gerichteten Börstchen (Abb. 115).

Genitalbogen (Abb. 111) ähnlich wie bei *M. mabi*. Spitze scharf abgesetzt, von der Seite gesehen breit, daran setzt ein Fortsatz an, der distal einige Haare trägt. Der Forceps ist nicht hakenförmig, er trägt einige feine Haare und ist proximal deutlich mit den Analplatten verwachsen, jedoch nicht mit dem Genitalbogen. Die Analplatten ragen muschelförmig vor und sind längs ihrer ganzen Basis mit einer Spange verwachsen, die ihrerseits in den Forceps übergeht.

Körperlänge: 1,8—1,9 mm, Flügellänge: 1,6 mm.

Vorkommen: M'Bettie, VIII.1951, über Fallaub (1 ♂); Bimbresso, X.1951, über gefällttem Baum (1 ♂).

Typus (♂) sowie Präparat 192 deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich).

Diskussion. — Die Art unterscheidet sich von *M. mabi* und *M. quadrata* durch die nur 6 Reihen Akrostichalhaare und die etwas schmalere Stirn, sowie von *M. mabi* durch die schmalere Carina.

#### 8. Genus *Oxystyloptera* Duda, 1924.

DUDA stellte das Genus in einem Schlüssel für Genera, die *Mycodrosophila* nahestehen sollen, auf (1924, S. 192). Aus dem Schlüssel lässt sich folgende Genuscharakteristik zusammenstellen:

Flügeleinschnitt vor der Mündung der ersten Längsader auffallend tief. Flügel an der Mündung der dritten Längsader zugespitzt. Nur zwei Paare Dorsozentralborsten, ihr Längenabstand gross. Mindestens 4 Reihen Akrostichalhaare. Costale vor dem distalen Costalbruch auffallend lang und stark. Genotyp: *D. tectifrons* De Meijere, eine andere Art des Genus ist *D. bimaculata* De Meijere. Bei der afrikanischen Art *O. sexsetosa* Duda (1939) sind 3 Paare Dorsozentralen vorhanden.

Ich stellte zwei Arten fest, auf Grund derer sich die Genuscharakteristik folgendermassen ergänzen lässt:

Stirn 1,5—1,6 mal so breit wie hoch. Orbiten breit bis zum Stirnvorderrand reichend. Stirndreieck gross, fast bis zum Stirnvorderrand reichend. Mittlere Orbitalborsten klein, schwach. Arista hinter der Endgabel oben mit 5—8, unten 1—2 Strahlen. Drittes Fühlerglied sehr klein, lang weisslich behaart. Wangen sehr schmal. Nur eine grosse

Orale. *O. mamaru* hat wie *O. sexsetosa* 3 Paare Dorsozentralen. Ca. 10 Reihen Akrostichalhaare. Nur eine Humerale, Sterno-Index 0,6. Hintere Skutellaren parallel. Costal-Index ca. 2; 4th vein-Index 3—5; 5x-Index 2—4. Die kräftigen Borsten auf der Costa reichen ein wenig über die Mündung der 3. Längsader hinaus. Auf dem 6. Tergit stehen ca. 6 vertikal abstehende Hinterrandborsten. Vaginalplatten und äussere männliche Genitalien ähnlich wie bei *Microdrosophila*. Hintere Arme der Malpighischen Gefässe sich terminal berührend, ohne Bildung eines durchgehenden Lumens. Hoden, Spermatheken, ventrales Receptaculum und Eifilamente ähnlich wie bei *Microdrosophila*.

*Oxystyloptera* und *Microdrosophila* stimmen in allen taxonomischen Merkmalen fast oder ganz überein. Sie stehen sich und *Dettopsomyia* so nahe, dass sie eher den Rang von Subgenera von *Dettopsomyia* einnehmen sollten. Gleiches gilt für *Styloptera* und *Pictostyloptera*. Vom Subgenus *Incisurifrons*, welches nach STURTEVANT (1942) mit *Microdrosophila* synonym ist, steht *D. nigri-ventris* eher *Dettopsomyia* nahe, was ebenfalls zeigt, dass *Microdrosophila* und *Dettopsomyia* kaum unterscheidbar sind. Alle diese Genera haben folgende Merkmale gemeinsam:

Stirn breit und niedrig; Orbitalleisten weit nach vorn reichend; mittlere Orbitale klein oder fehlend; 1—3 untere Aristastrahlen; drittes Fühlerglied klein; Tendenz zur Flügelzuspitzung und Verlängerung des ersten Costal-Abschnitts über den distalen Costalbruch hinaus; Costal-Index niedrig (ca. 1—2); 4th vein-Index hoch (ca. 3—6); 5x-Index hoch (ca. 2—6). Andererseits variieren von Genus zu Genus und zum Teil innerhalb einzelner Genera: Anzahl Orale (1—2); Akrostichalhaar-Reihen (2—10); Paare Dorsozentrale (2—3); Mesonotum-Färbung (uniform bis gemustert), Humerale (1—2) und Richtung der hinteren Skutellaren (konvergent, parallel oder divergent).

Die Genera stimmen durch das Vorkommen eines tieferen distalen Costalbruchs mit *Mycodrosophila* überein, doch ist das Merkmal wahrscheinlich nicht homolog zu dem bei *Mycodrosophila*. Nach allen übrigen Merkmalen zu schliessen, stehen die Genera des *Dettopsomyia*-Komplexes in keiner näheren verwandtschaftlichen Beziehung zu *Mycodrosophila*.

#### *Oxystyloptera sexsetosa* Duda, 1939.

Ergänzungen zur Artbeschreibung: Carina schmal, beim Männchen von oben bis unten scharfrückig, beim Weibchen breiter und mit abgeflachtem Rücken. Flügelfläche farblos. Borsten längs der Costa bis etwas über die Mündung der dritten Längsader. Costal-Index 2,1—2,4; 4th

vein-Index 3,1—4,8; 4c-Index 1,7—2,5; 5x-Index 2,6—3,7 (3 Flügel gemessen). Auf dem sechsten Tergit stehen ca. 6 abstehende Hinterrandborsten. Sternite blass gelbbraun. Genitalbogen siehe Abb. 114. Der Forceps ist eine messerförmige Lamelle, die an ihrem Ende dorsal gezackt ist und proximal in die Analplatten übergeht. Hinter den distalen Forcepszacken sind die Basalzellen von 4 Mikroborsten erkennbar. Die Brücke geht deutlich in den Genitalbogen über, dagegen ist die Verbindung von Forceps und Brücke unklar. Vaginalplatten kleine, ovale Scheiben, distal mit einer Gruppe von feinen Borsten.

Körperlänge: ♀ 3,1 mm, 2 ♂♂: 2,6 und 2,7 mm;

Flügelänge: ♀ 2,4 mm, 2 ♂♂: 2,3 und 2,4 mm.

Innere Körpermerkmale: vordere Arme der Malpighischen Gefäße mit freien Enden, hintere Arme terminal sich berührend ohne Bildung eines durchgehenden Lumens. Proximale Hodenteile zu einem unpaaren, trapezförmigen Stück verschmolzen, weisslich gelb. Distale Teile hakenförmig gekrümmt, gelb. Paragonien dick schlauchförmig, etwa so gross wie die Hoden. Keine Samenpumpe zwischen Hoden und Tragplatte des Penis.

Vorkommen: 1 ♀, 2 ♂♂, Plantage bei Adzopé, VIII.1951. Belegmaterial: 1 ♀, 1 ♂, Präparat 197.

Diskussion. — Von der Beschreibung durch DUDA weichen die hier erwähnten Tiere in folgendem ab: Taster mit einer Apikalborste, die etwa so lang und kräftig ist wie die vordere Orbitale, daneben mit ca. 20 schwächeren und kürzeren Borstenhaaren. Wangen hinten mit drei kräftigen Borsten. Die Hinterrandbinden des zweiten und dritten Tergits sind in der Medianen undeutlich verschmälert oder unterbrochen. Verglichen mit den vielen Übereinstimmungen sind diese Unterschiede zu gering, als dass sie dazu berechtigten, die hier beschriebenen Individuen als neue Art zu bewerten.

*Oxystyloptera mamaru* n. sp.

(*Mamaru* = Eigenname auf djoula.)

♀. Arista mit Endgabel und oben 7 bis 8, unten einem bis 2, meist 2 Strahlen. Fühler graubraun, drittes Glied nur wenig länger als breit, mit einer kurzen, dichten Behaarung, und daneben mit spärlichen, längeren Haaren, die  $\frac{1}{2}$  bis  $\frac{3}{5}$  so lang sind wie das dritte Fühlerglied breit. Ganzer Kopf mit Ausnahme der Augen, ganzer Thorax und Beine hell graubraun, wenig glänzend. Stirn vorn  $\frac{1}{2}$  Kopfbreite, =  $1\frac{2}{3}$  so breit wie in der Mitte hoch. Orbiten und Stirndreieck etwas erhöht, gleichfarbig wie die Stirn und nicht stärker glänzend, ihre Begrenzung ist deshalb schwer erkennbar. Die Stirnstriemen sind beidseits des Stirndreiecks markiert durch etwas dunklere, unscharf begrenzte Streifen;

Orbiten breit und bis zur Bogennaht reichend. Stirndreieck gleichseitig und fast bis zur Bogennaht reichend. Erste Orbitale  $\frac{1}{7}$  der dritten. Die zweite Orbitale ist viel feiner als die übrigen und steht ausserhalb und etwas hinter der ersten und ist  $\frac{1}{3}$ — $\frac{2}{5}$  so lang wie diese. Im ganzen vorderen Orbitalbereich stehen zerstreut ca. je 12 Frontalhaare, eines bis 2 hinter der dritten Orbitalen. Die erhöhte Partie zwischen den gelbbraunen Ozellen ist nicht verdunkelt, hingegen sind die Ozellen von innen schmal dunkel gesäumt. 2 grosse Ozellare. 2 kräftige, konvergierende Postvertikale. Alle Kopfborsten sind sehr kräftig, glänzend, schwarz. Am Stirnvorderrand stehen in der Mitte etwa 6 Frontalhaare. Carina kräftig, zwischen den ersten Fühlergliedern schmal, flach bis leicht konkav und auf der gleichen Höhe wie die Stirn beginnend; unten verbreitert sich die Carina, ist gerundet und fällt in den unteren  $\frac{2}{5}$  des Gesichts sanft zur Oberlippe ab. Eine kräftige Orallborste, dahinter stehen ca. 6 Haare, die nicht grösser sind als die Frontalhaare. Taster im distalen Drittel mit ca. 5 Randborsten, von denen 2 präapikale, nach aussen gerichtete Borsten die längsten sind. Wangen sehr schmal, kaum messbar, hinten vom Augenrand an stark zurückweichend und mit 2 kräftigen Borsten besetzt. Augen dunkel bräunlich rot, dicht und kurz behaart.

Mesonotum ganz schwach bereift. Ca. 10 schwer zählbare Reihen Akrostichalhaare. Drei Paar kräftige Dorsozentrale. Der Abstand zwischen den ersten beiden Paaren ist etwas kürzer als der Abstand zwischen den hinteren beiden. Die beiden hinteren Paare stehen hinter der Quernaht, das vorderste Paar davor. Skutellum flach. Vordere Skutellare so lang wie die hinteren, divergierend, hintere Skutellare parallel. Nur eine Humeralborste. Sterno-Index 0,65. Die Pleuren sind oberhalb der Sternopleuren dunkel graubraun. Apikal- und Präapikalborsten auf den Tibien aller drei Beinpaare. Halteren hell graubraun. Flügelhälfte hell gelbbraun, Adern gelbbraun. Die Flügel (Abb. 116) sind schlank und bei der Mündung der dritten Längsader zugespitzt. Der erste Costal-Abschnitt ist distal verdickt, kaum merklich dunkler gelbbraun als die übrigen Adern, und greift ziemlich weit über die Mündung der ersten Längsader hinaus. Alle übrigen Adern sind *Drosophila*-typisch ausgebildet. Zwei Borsten am Ende des ersten Costal-Abschnitts. Kräftige Borsten längs der Costa bis zur Mündung der dritten Längsader oder etwas darüber hinaus. Costal-Index 1,8—2,0 (Costa gemessen von Unterbruch zwischen Costa und erster Längsader, = proximal der Stelle, wo die Costabeborstung nach dem Costalbruch wieder beginnt); 4th vein-Index 3,6—3,9; 4c-Index 2,1—2,3; 5x-Index 2,4—2,6 (3 Flügel).

Abdominaltergite schwärzlich braun, die ersten drei noch etwas heller, dunkelbraun, alle etwas bereift und wenig glänzend. Ausser der gewöhnlichen Behaarung stehen am Hinterrand des zweiten Tergits 2 paramediane Reihen von je 5 nach vorn und medianwärts gerichteten, parallel verlaufenden Borstenhaaren, und auf dem sechsten Tergit sind 4 Randborsten verlängert und stehen senkrecht von der Tergitoberfläche ab. Sternite graugelb bis graubraun, die vorderen gross, annähernd quadratisch, die hinteren kleiner werdend, annähernd oval.

Genitalbogen (Abb. 113) dorsal breit wie bei *M. mabi*; Spitze lang ausgezogen, beborstet, distal mit 3 kurzen, dicken, zahnförmigen Borsten. Forceps schlank messerförmig, unbeborstet, nur medial mit zwei Mikrobörsten; proximal scheint er ohne sichtbare Grenze in die Analplatte überzugehen. Brücke deutlich. Penis distal hakenförmig, Tragplatte lang, dünn und fadenförmig ausgezogen.

Vaginalplatten paarig, = dünne, kleine Scheiben, distal mit 3—4 grösseren und 3 kleinen Borsten.

♂. Tarsen relativ kurz. Augen schwärzlich dunkelrot.

Körperlänge: ♀ (4) 2,8—3,6 mm, ♂ (4) 2,6—3,1 mm,

Flügelänge: ♀ (4) 2,3—2,7 mm, ♂ (4) 2,2—2,6 mm.

Innere Körpermerkmale: Vordere Arme der Malpighischen Gefässe mit freien Enden, hintere Arme terminal sich berührend ohne Bildung eines durchgehenden Lumens. Stiele auffallend dick und etwa halb so lang wie die freien Gabelarme. Hoden völlig farblos, proximale Teile kurz, gerade, dünn, miteinander verwachsen, distale Teile dick, schlauchförmig, terminal umgebogen. Paragonien ähnlich gebildet wie die distalen Hodenteile. Vas deferens relativ lang und kräftig, ohne deutliche Samenpumpe in die Tragplatte mündend. Spermatheken klein, birnförmig, farblos. Ventrals Receptaculum kräftig schlauchförmig, mit  $1\frac{3}{4}$  Schleifen; die  $3\frac{1}{2}$  Schleifenarme verlaufen parallel zueinander, sind miteinander S-förmig gebogen und liegen quer unter dem Uterus. Eier mit zwei vorderen, fadenförmigen Filamenten von ca. doppelter Eilänge. Die Filamente sind in ihrem ersten Drittel relativ kräftig, in ihren letzten  $\frac{2}{3}$  dagegen sehr fein, und auf ihrer ganzen Länge geknäuel und dem Eiende aufliegend.

Vorkommen: spärliche Individuen gefangen mit Streifnetz über Fallaub im Wald, bei Abidjan, Adzopé und M'Bettie.

Diskussion. — Die Art unterscheidet sich von *O. sexsetosa* durch folgendes: Arista mit mehr Strahlen (bei *O. sexsetosa* oben 5-6, unten 2); Kopf, Thorax und Beine dunkler; Carina breiter; Tasterbehaarung; Ende des ersten Costalabschnitts schwach verdunkelt; Abdomen dunkler.

Typus (♂) Adzopé, und Paratypen (3 ♀♀, 2 ♂♂) von Adzopé und Abidjan sowie Präparat 195 deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich.

## 9. Genus *Drosophila* Fallén 1823.

### 10. Subgenus *Dichaetophora* Duda 1940.

Keine der zwei von mir gefundenen Arten des Subgenus *Dichaetophora* scheint mit *D. aberrans* Duda 1940 (bisher einzige Art des

Subgenus) identisch zu sein. Die drei Arten unterscheiden sich in folgendem:

Merkmal	<i>D. aberrans</i> Duda 1940	<i>D. agbo</i>	<i>D. n.sp. aff.</i> <i>aberrans</i>
dunkles Quer- bändchen ober- halb Oberlippe	+	+	—
Augen	nackt	dicht behaart	dicht behaart
2. Oralborste	sehr fein u. kurz	fein und kurz	½ der ersten
Rüssel	gelb	gelbbraun	braun
Mesonotum	mit drei breiten Längsstreifen, der mittlere hin- ten gegabelt	ohne jede Spur solcher Längsstrei- fen, auch nicht im getrockneten Zustand	
gelber Längs- streif auf Pleuren	+	+	—
Halteren	gelb	braun	braun
Tergite	glänzend	wenig glänzend	wenig glänzend
Vaginalplatte	klein, schwarz	gross, braun	gross, braun
Queradern	verdunkelt und deutlich beschattet	nur die distale undeutlich bewölkt	weder bewölkt noch beschattet

Subgenusmerkmale: vordere Dorsozentrale klein, ähnlich wie bei *Mycodrosophila*, dagegen keine Costalverdickung und Verfärbung beim Costalbruch (Subgenus-Definition DUDAS); Augen schief gestellt und hinter den Scheitel reichend, die Ozellaren ausserhalb des Ozellen-dreiecks inseriert (LAMB 1914).

Eine dritte Art von der Elfenbeinküste, *D. suruku*, zeigt in vielen Merkmalen eine Übereinstimmung mit *Dichaetophora* und ist in das Subgenus einzuschliessen, jedoch besitzt sie 4 grosse Dorsozentrale, die Flügeladern sind stark gebogen (Abb. 123) und die Flügelfläche gewellt. In der Subgenus-Charakteristik sollte deshalb das Merkmal der kleinen vorderen Dorsozentralen wegfallen.

*Dichaetophora agbo* n. sp.

(Agboville = Stadt nördlich Abidjan.)

♀, ♂. Arista mit kleiner Endgabel und oben 7 bis 8, unten 3 bis 4 Strahlen. Alle oberen Strahlen, sowie einige der unteren und die Strahlen der Endgabel sind distal stark nach vorn gebogen. Zweites Fühlerglied graugelb, dorsal und aussen graubraun. Drittes Fühlerglied grau,  $1\frac{1}{3}$  mal so lang wie breit, mit langer, weisslicher Behaarung. Stirn flach, vorn  $\frac{1}{2}$  bis  $\frac{3}{5}$  Kopfbreite, = so breit wie in der Mitte hoch, nach hinten sich verbreiternd, hell graubraun, matt. Orbiten, Stirndreieck und Scheitel grau, bereift. Die Orbiten sind schmal und weichen von der dritten Orbitalen an von den Augenrändern nach innen ab, sie sind auf die oberen  $\frac{4}{5}$  der Stirn beschränkt. Ozellenfleck rundlich, nach vorn bis zur Stirnmitte reichend. Erste Orbitale  $\frac{9}{10}$  der dritten, beide weit auseinanderstehend. Die dritte Orbitale steht nur wenig der ersten näher als der inneren Vertikalborste. Zweite Orbitale fein,  $\frac{2}{5}$  der ersten, zwischen der ersten und dritten, aber deutlich etwas ausserhalb deren Verbindungslinie stehend. Postvertikale  $\frac{3}{4}$  der ersten Orbitalen, gekreuzt. Zwei lange Ozellare, die den Stirnvorderrand fast erreichen. Im vorderen, mittleren Stirnbereich stehen etwa 10 Frontalhaare, die teils längs der Bogennaht, teils dahinter undeutlich V-förmig angeordnet sind. Gesicht hellgrau, oberhalb der weisslichen Oberlippe mit einem schwarzgrauen Querbändchen. Carina schmal, kantig, wenig vorstehend, auf die oberen  $\frac{2}{5}$  des Gesichts beschränkt. Nur eine grosse Oralborste. Clypeus schwärzlich wie die Taster, Rüssel graugelb. Taster keulenförmig, mit einer nach aussen gerichteten Subapikalborste und einigen weiteren, kürzeren Haaren. Wangen graugelb, sehr schmal, hinten stark zurückweichend, und am tiefsten Augenrand etwa  $\frac{1}{20}$  des längsten Augendurchmessers breit. Augen annähernd nierenförmig, mit schräg nach vorn unten verlaufendem Längsdurchmesser, leuchtend rot, dicht behaart.

Mesonotum und Skutellum uniform graubraun, über die ganze Fläche weisslich bereift. Ein Paar Dorsozentralen. Zwischen den Dorsozentralen 4 Reihen Akrostichalhaare, in der Mesonotummitte 6 Reihen. Keine Präskutellare. Vordere Skutellare divergent, hintere gekreuzt. 2 Humeralborsten, von denen die obere stärker ist als die untere. Pleuren graugelb mit einem breiten oberen und einem halb so breiten unteren, dunkel graubraunen Längsband. Sterno-Index 0,6. Eine mittlere Sternopleurale ist halb so lang wie die erste. Beine graugelb, Femora distal und Tibien proximal schwach verdunkelt. Apikalborsten auf den Tibien des ersten und zweiten Beinpaares, Präapikale auf den Tibien aller drei Beinpaare. Distales Halterenglied hell graubraun. Flügelfläche leicht graubräunlich, Adern hellbraun. Die distale Querader ist undeutlich bewölkt. Zwei Borsten vor dem distalen Costalbruch. Kräftige Borsten auf der Costa bis 50—66% ihres dritten Abschnitts. Costal-Index

1,9—2,2; 4th vein-Index 2,0—2,1; 4c-Index 1,1—1,3; 5x-Index 2,0—2,3 (4 Flügel gemessen).

Abdomen relativ schmal, ähnlich wie bei *Scaptomyza*. Tergite gelb mit graubraunen Hinterrandbinden, die auf dem dritten bis vierten Tergit in einer breiten Medianpartie am breitesten sind, jedoch in der

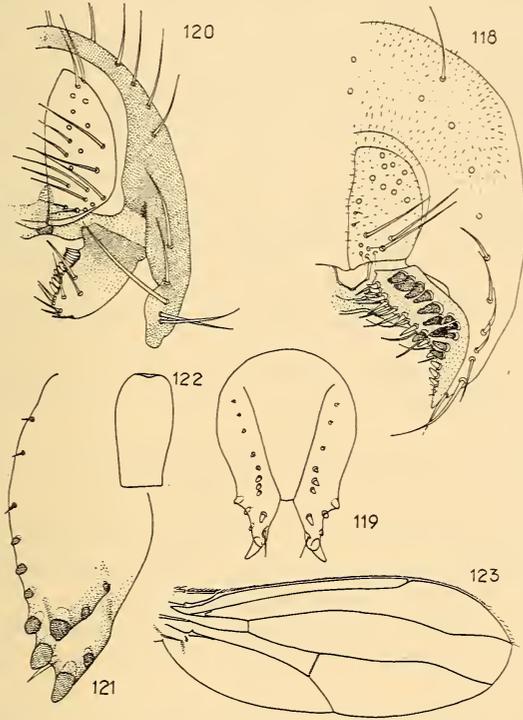


ABB. 118—123.

*Dichaetophora*.

Genitalbogen (118), vergr. 175 × und Vaginalplatten von ventral (119), vergr. 94 × von *D. agbo*. *D. suruku*: Genitalbogen (120) und Vaginalplatte (121), vergr. 175 ×; Spermatheke im Umriss (122), vergr. 94 ×; Flügel (123), vergr. 29 ×.

Medianlinie schmale, undeutliche Ausbuchtungen zeigen. Auf dem zweiten Tergit nimmt die Hinterrandbinde die ganze Tergitbreite ein. Der achte Tergit ist, soweit sichtbar, ganz schwarzbraun. Auf den Tergitseiten sind die Hinterrandbinden gelb unterbrochen, diese Unterbrechung ist etwa so breit wie der dunkel graubraune Saum der Tergitseiten. Der siebente Tergit ist fast ganz gelb, nur der Hinterrand ist schmal und undeutlich dunkler gesäumt. Afterpapille gelblich, Vaginalplatten (Abb. 119) gross, braun, mit dunkleren, nach aussen gerichteten

Spitzen. Sternite klein, annähernd quadratisch, fast farblos. Genitalbogen (Abb. 118) dorsal breit, mit einer mittleren Borstenreihe; Spitze schlank. Forceps mit einer Zahnreihe und längs des Innenrandes mit weiteren Zähnen und Borsten.

Körperlänge: ♀ (3) 2,4—2,7 mm, ♂ (2) 2,0 mm,

Flügelänge: ♀ (3) 1,9—2,1 mm, ♂ (2) 1,9 und 2,0 mm.

Innere Körpermerkmale: Vordere Arme der Malpighischen Gefässe mit freien Enden, hintere Arme terminal miteinander verschmolzen unter Bildung eines durchgehenden Lumens. Hoden gelblich weiss, fast farblos, proximale Teile mit drei Windungen, im Bereich der basalen zwei dünn, im Bereich der letzten dick; distale Teile mit vier Windungen, die nicht rücklaufend um die proximalen angeordnet sind. Samenpumpe ohne Divertikel. Spermatheken sehr klein, birnenförmig, bräunlich, fast farblos, in grossen Epithelkugeln. Ventrals Receptaculum eine regelmässige Spirale von ca. 28 Windungen, unter dem Uterus geknäuel.

Eier kurz oval, mit vier fadenförmigen Filamenten von halber Eilänge.

Vorkommen: M'Bettie, über Fallaub in der Nähe eines Baumstrunks, spärlich.

Typus (♂) sowie Präparat 196 deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich.

*Drosophila* n. s.p., aff. *aberrans* DUDA 1940 (n. sp., aff. BURLA).

Die Art unterscheidet sich von *D. agbo* in folgenden Merkmalen:

♀. Drittes Fühlrglied distal gelb, nicht verdunkelt, ziemlich kurz behaart. Erste Orbitale etwas länger als die dritte. 6 Frontalhaare. Querbändchen oberhalb der Oberlippe hell oder fehlend. Zweite Oralborste halb so lang wie die erste, feiner; Rüssel braun. Augen ziemlich dicht behaart.

Mesonotum median breit, hellbraun, im Bereich der Dorsozentralreihen hellgrau infolge starker, weisslicher Bereifung. Diese Bereifung ist in der vorderen Mesonotumhälfte ausgedehnter als in der hinteren, vorn schliessen die bereiften Zonen fast zusammen. Lateral dieser diffus begrenzten Streifen weisslicher Bereifung ist das Mesonotum graubraun. Skutellum graubraun. Die vorderen Dorsozentralen sind  $\frac{3}{8}$  so lang wie die hinteren, also klein, aber deutlich länger als die dorsozentralen Microchaeten. Vordere Sternopleurale halb so lang wie die dritte; mittlere Sternopleurale  $\frac{7}{8}$  der ersten. Distales Halterenglied braun. Distale Querader unbeschattet. Kräftige Borsten auf der Costa bis  $\frac{2}{5}$  ihres dritten Abschnitts. Costal-Index 2,1; 4th vein-Index 2,0; 4c-Index 1,2; 5x-Index 2,4 (1 Flügel). Sternite gross, quadratisch.

Körperlänge: ♀ (1) 2,6 mm,

Flügelänge: ♀ (1) 2,2 mm.

Vorkommen: mit Streifnetz gefangen über Fallaub, Reservat Banco, IX.1951 (Typus) und Plantage bei Adzopé, VIII.1951 (2 ♀♀).

*Drosophila suruku* n. sp.

(Surukú = Hyäne auf bambara.)

♀, ♂. Arista mit Endgabel und oben 8 bis 9, unten 3 Strahlen. Zweites Fühlerglied bräunlichgelb, lateral dunkler braun; drittes Fühlerglied graugelb,  $1\frac{1}{2}$  mal so lang wie breit, etwas nach dorsal gekrümmt (Dorsalkante schwach konkav, Ventralkante stark konvex), fein und kurz behaart. Stirn vorn  $\frac{4}{7}$  Kopfbreite =  $1\frac{1}{4}$  mal so breit wie in der Mitte hoch, fast matt, braun. Die Orbitalleisten sind heller braun als die Stirn, wenig glänzend, im Bereich der Vertikalborsten erhöht, davor eingengt, vorn von den Augenrändern nach innen abweichend und bis zum vorderen Stirnviertel reichend. Der Ozellenfleck ist lateralwärts erweitert zu einer ovalen Platte, die beidseits die Orbitalleisten erreicht. Diese Platte ist wie die erhöhte Partie zwischen den Ozellen stärker glänzend als die übrige Stirn, etwas erhöht und dunkel gräulich braun. Von der vorderen Ozelle aus führt zudem ein ebenfalls dunkelbraunes, schmales Dreieck bis zum vorderen Stirndrittel. Von vorne gesehen zeigen Platte und Dreieck eine spärliche Bereifung, in der neben allen Regenbogenfarben ein leuchtendes Weiss überwiegt. Gesicht graugelb, matt. Oberlippe breit, stark glänzend. Carina schmal, scharfkantig bis zur Oberlippe vorstehend. Nur eine grosse Oralborste. Taster graugelb, mit zwei feinen Apikalborsten und ca. 20 nicht viel schwächeren Borsten. Rüsselpolster bräunlich orange, goldgelb behaart. Wangen graugelb, am tiefsten Augenrand  $\frac{1}{10}$  des längsten Augendurchmessers breit. Die Augen sind oval, der längste Durchmesser verläuft von oben hinten nach vorn unten. Augen bräunlich rot mit einer dichten, feinen Behaarung, die je nach Blickrichtung weiss glänzt.

Mesonotum und Skutellum dunkelbraun, fein gerausht oder behaart, von vorne gesehen schwach graugelb bereift, ziemlich stark glänzend. 2 Paare Dorsozentrale, die ziemlich weit voneinander entfernt stehen. 4 Reihen feiner Akrostichalhaare. Vordere Skutellare divergierend, hintere gekreuzt. 3 Humeralborsten, von denen die mittlere die stärkste, die obere die schwächste ist. Pleuren oben graubraun, unten graugelb. Sterno-Index 0,5. Coxen und Femora hell graugelb, Tibien und Tarsen dunkler, bräunlich gelb. Distales Halterenglied graugelb, dorsal etwas verdunkelt. Flügel glänzend, bräunlich, etwas gewellt. Adern dunkelbraun, gekrümmt (Abb. 123). Im übrigen ist das Flügelgeäder *Drosophila*-typisch. Eine Borste vor dem distalen Costalbruch. Kräftige Borsten auf der Costa bis  $\frac{2}{3}$  ihres dritten Abschnitts. Costal-Index 1,7; 4th vein-Index 2,2; 4c-Index 1,4; 5x-Index 2,0 (1 Flügel).

Abdominaltergite weisslich gelb, mit dunkelbraunen Hinterrandbinden, die in der Mitte am breitesten sind und fast den Vorderrand erreichen, sich lateralwärts verschmälern und vor dem Tergitseitenrand spitzwinklig enden. Sternite lang rechteckig, farblos. Vaginalplatte glänzend, gross, hellbraun, apikal dunkel, weit vorstehend (Abb. 121).

Genitalbogen (Abb. 120) dorsal, lateral und an der Spitze mit einer mittleren Borstenreihe. Analplatte ventral mit einem verstärkten Rand. Forceps mit 9 braunen Zähnen, distal mit ca. 6 feinen Borsten und hinter den Zähnen mit 3 kräftigeren Feldborsten. Der Forceps ist nirgends mit dem Genitalbogen verbunden, sondern sitzt breit der anders chitinierten Brücke auf, welche ihrerseits nahtlos in den Genitalbogen übergeht.

Körperlänge: ♀ (1) 2,9 mm, ♂ (1) 2,6 mm.

Flügelänge: ♀, ♂ (je 1) 2,1 mm.

Vorkommen: 1 ♀, 1 ♂ gefangen mit Streifnetz über Fallaub, in der Nähe eines Maroké-Baumes (*Mimusops Heckelii*), Wald bei M'Bettie, IX.1951.

Typus (♂) und Paratypus (♀) sowie Präparat 195 deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich.

Verwandschaft: Die Art gehört nach dem Habitus, nach einigen Beschreibungsmerkmalen sowie vor allem nach der Ausbildung der Kopulationsorgane dem Subgenus *Dichaetophora* an. Die Vaginalplatten sind von oben oder unter gesehen ähnlich wie bei *D. agbo*.

#### 11. Subgenus **Hirtodrosophila** DUDA 1923.

FROTA 1945.

DUDA (1939) erwähnt als einzige afrikanische Art, die wahrscheinlich zu *Hirtodrosophila* gehört, *D. spinipes* Lamb 1914. Ich stellte drei Arten des Subgenus fest, die mit *D. spinipes* nicht identisch sind.

Auf *D. akabo* und *D. vina* ist die Subgenus-Charakteristik von FROTA (1945) weitgehend zutreffend. Immerhin sei erwähnt, dass bei einzelnen Individuen die Arista hinter der Endgabel 2 untere Strahlen hat und das lange, dritte Fühlerglied bei den beiden Arten zwar dicht behaart ist, dass aber die auffallend langen Haare eher spärlich sind. *D. sanyi* weicht stärker ab: die Arista hat hinter der Endgabel meist zwei untere Strahlen, der Sterno-Index beträgt 0,6—0,7 und die Carina ist auch im unteren Gesichtsteil deutlich. Bei den 3 Arten wie auch bei *D. jordanensis* Frota beträgt der Costal-Index etwa 2,0 oder weniger (extreme Einzelwerte: 1,6-2,4), während er bei den 5 von PATTERSON (1943) beschriebenen Arten höher ist (2,25—3,8).

Bei den 3 Arten sind die hinteren Arme der Malpighischen Gefäße terminal verschmolzen unter Bildung eines durchgehenden Lumens. Bei *D. akabo* und *D. vina* sind die Hoden spiralisiert und

das ventrale Receptaculum ist ziemlich lang; gleiche Verhältnisse zeigen *D. orbospiracula*, *longala* und *grisea* (PATTERSON und WHEELER, 1942), während *D. duncani* ungewundene Hoden besitzt (PATTERSON, 1943). Die Samenpumpe besitzt keine Divertikel. Die Eier von *D. akabo* besitzen 3 Filamente, von *D. vina* 4. Bei *D. sanyi* sind ebenfalls 4 Filamente vorhanden, doch sitzen je 2 auf einem gemeinsamen, kurzen Stiel.

Von den Kopulationsorganen scheinen die Vaginalplatten sowie das Muster der Forcepsbedornung einheitlich ausgebildet zu sein (Abb. 124-132).

*Drosophila akabo* n. sp.

(*Acabó* = dick auf djoula.)

♀, ♂. Arista mit grosser Endgabel und oben drei, unten einem (ausnahmsweise auch zwei) Strahlen. Zweites Fühlerglied rötlich gelbbraun, drittes bräunlich orange, 2,5 mal so lang wie breit, flach, kurz und dicht behaart und an der Dorsalkante mit ca. 12 Haaren, die fast so lang sind wie das Fühlerglied breit. Stirn matt, längs der Bogennaht im vorderen Viertel hell bräunlich orange, dahinter blass braun, vorn  $\frac{1}{3}$  Kopfbreite (= schmaler als die Stirn hoch ist), nach hinten sich nur wenig verbreiternd, flach. Von vorne gesehen erscheint die ganze Stirn weisslich bereift. Orbitalleisten schmal, den Augenrändern anliegend, schwach glänzend. Stirndreieck undeutlich, klein, von vorne gesehen bereift und stumpfwinklig, von oben gesehen von den Stirnstriemen nicht unterscheidbar. Ozellen gelbbraun wie die Stirn, die erhöhte Partie zwischen ihnen etwas dunkler braun und etwas glänzend. Erste und dritte Orbitale fast gleich lang, weit auseinander gerückt; die dritte Orbitale steht mitten zwischen der ersten und der inneren Orbitalborste. Zweite Orbitale viel feiner,  $\frac{1}{3}$  der andern beiden. Postvertikalen gekreuzt. Ozellarborsten nicht viel weiter als bis zu den vorderen Orbitalen reichend. Im mittleren, vorderen Stirnbereich stehen 16 bis 18 Frontalhaare. Gesicht hell graubraun, gegen die undeutliche Oberlippe hin weisslich. Carina schmal, nur in der oberen Gesichtshälfte vorstehend, scharfkantig gegen die Oberlippe abfallend. Nur eine grosse Oralborste. Taster breit und bucklig, kolbenförmig, braun, mit dichter, sehr feiner Behaarung, weiter mit einem nach vorn gerichteten, subapikalen Borstenhaar und etwa drei Lateralhaaren, die feiner und kürzer sind. Wangen hellbraun, relativ kurz, mit feinen Orbitalhaaren, die etwa  $\frac{1}{5}$  so lang sind wie die grosse Oralborste. Hinten tritt die Wange stark zurück und trägt ein längeres Borstenhaar. Wangenbreite  $\frac{1}{8}$  des längsten Augendurchmessers (gemessen unter den Augen, in der Wangenmitte). Augen hell und leuchtend rot, kaum behaart.

Mesonotum und Skutellum gelbbraun bis hellbraun, gelblich bereift, etwas glänzend, fein lederartig gerunzelt. Zehn bis zwölf schwer zählbare Reihen Akrostichalhaare. Die beiden Dorsozentralborsten stehen relativ weit hinten auf dem schmalen Mesonotum, ihr Längenabstand ist etwa  $\frac{1}{3}$  so gross wie der Breitenabstand. Die vorderen Dorsozentralen sind

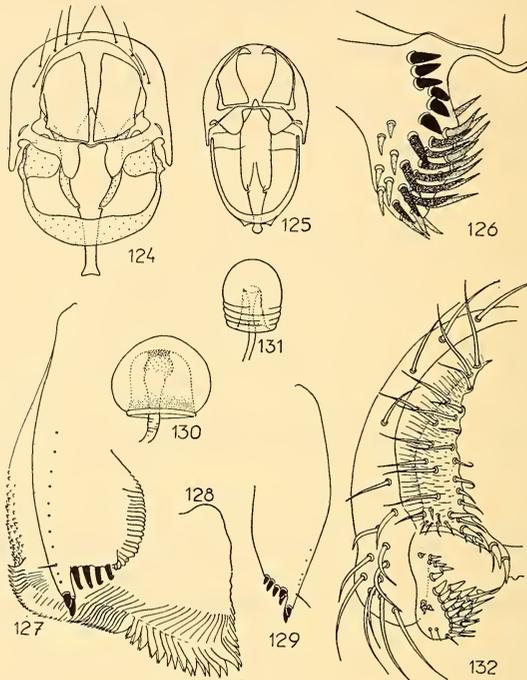


ABB. 124—132.

*Hirtodrosophila*.

Grössen- und Formverhältnisse von Genitalbogen, Forceps, Hypandrium und Penis bei *D. akabo* (124) und der abweichenden Form (125); die Borsten sind teilweise weggelassen, vergr. 58 ×. Forcepsbedornung von *D. akabo* (126), vergr. 283 ×. Vaginalplatte (127), daneben ein herauspräparierter Mittelteil (128) von *D. akabo*; Vaginalplatte von *D. sanyi* (129); Spermatheken von *D. akabo* (130) und *D. vina* (131); vergr. 96 ×. Genitalbogen von *D. vina* (132), vergr. 175 ×.

feiner als die hinteren und nur etwa  $\frac{2}{5}$  so lang. Keine Präskutellaren. Vordere Skutellarborsten konvergierend, hintere gekreuzt. Pleuren hell graugelb. Drei Humeralborsten, von denen die mittlere die stärkste, die obere die schwächste ist. Sterno-Index 0,5. Halteren hellbraun. Beine blass graugelb, wie die Pleuren. Apikalborsten auf den Tibien des zweiten Beinpaars, Präapikale auf den Tibien des dritten Beinpaars. Flügelfläche farblos, Adern braun. Nur eine Borste vor dem distalen

Costalbruch. Kräftige Borsten längs der Costa bis 50—70% ihres dritten Abschnitts. Costal-Index 1,7—2,0; 4th vein-Index 1,5—1,8; 4c-Index 0,9—1,1; 5x-Index 1,5—2,4.

Abdominaltergite hellbraun, ziemlich glänzend, ohne Bindenzeichnung oder auf dem zweiten bis vierten Tergit mit undeutlichen, etwas dunkleren Hinterrandsäumen. Äussere männliche Genitalien (Abb. 124, 126): der Forceps ist durch einen langen, kräftigen Stiel mit dem Genitalbogen verbunden, allerdings besteht zwischen den beiden Teilen eine Naht (im mazerierten und gefärbten Präparat) und die Chitinstruktur der beiden Teile ist verschieden. Spitze des Genitalbogens ohne Borsten. Zwischen den beiden Vaginalplatten (Abb. 127) ragt ein unpaares Chitingebilde (Abb. 128) bogenförmig hervor und bestimmt die Dorsalkontur der Vaginalplatten.

Körperlänge: ♀ 2,2—3,5 mm, ♂ 2,4—2,9 mm,

Flügelänge: ♀ 1,9—2,6 mm, ♂ 2,1—2,5 mm.

Innere Körpermerkmale: Malpighische Gefässe weiss, vordere mit freien Enden; der rücklaufende Teil ist verdickt. Hinteres Gefäss terminal verschmolzen, Lumen durchgehend. Die hinteren und vorderen Gefässe sind etwa gleich lang, und die unpaaren Stiele sind etwa  $\frac{2}{5}$  so lang wie die ganzen Gefässe. Hoden mit farblosen, unspiralisierten, dünnen, proximalen Teilen und einem blass zitronengelben, distalen Teil, dessen acht Windungen rücklaufend um den proximalen Teil angeordnet sind. Paragonien relativ klein, kurz, V-förmig gebogen. Samenpumpe ohne Divertikel. Spermatheken (Abb. 130) hellbraun. Ventrals Receptaculum eine Schlinge, deren beide Arme eng spiralisiert und ineinander verflochten sind mit zusammen ca. 130 Windungen.

Eier (aus dem Ovar präpariert) mit drei kräftigen, fadenförmigen Filamenten, die etwa so lang sind wie das Ei.

Vorkommen: Reservat Banco und M'Bettie, über Pilzen, zum Teil zusammen mit *H. vina*.

Typus (♂) von Banco, Paratypen (2 ♀♀, 2 ♂♂ von Banco, 3 ♀♀, 2 ♂♂ von M'Bettie) sowie Präparate 173 und 174 deponiert im Zoologischen Institut der Universität Zürich.

#### *Abweichende Form.*

Bei einem Teil kleinerer Männchen zeigen sich folgende Unterschiede: der ganze Apparat von Genitalbogen und Hypandrium ist einheitlich kleiner (Abb. 125). Die Parameren setzen tiefer basal am Penis an. Das Hypandrium ist schlanker und länger. Der Genitalbogen hat distal der Forceps-Basis einen kleinen, linearen, medianwärts gerichteten Fortsatz mit einer grossen Borste (in einem Fall mit einer grossen und einer kleinen Borste). Bei den kleinen Weibchen des in Alkohol konservierten Materials sind keine Unterschiede gegenüber den grossen festzustellen.

Die Körpermasse gelten für das Gemisch von *H. akabo* und der abweichenden Form. Die letztere fiel während der Feldarbeit auf, konnte aber nicht sicher unterschieden werden.

*Drosophila vina* n. sp.

(Vina = Pilz auf djoula.)

♀, ♂. Arista mit kleiner Endgabel und oben fünf bis sieben (meist sechs), unten einem (meist einem) bis zwei Strahlen. In Ausnahmefällen fehlt die Endgabel. Zweites Fühlerglied hellbraun, drittes hellbraun bis dunkel graubraun, zweimal so lang wie breit, kurz und dicht behaart, sowie mit spärlichen Borsten, die  $\frac{1}{3}$  bis  $\frac{2}{5}$  so lang sind wie das Fühlerglied breit ist. Stirn matt bis ganz wenig glänzend, rötlich hellbraun, vorn  $\frac{1}{3}$  Kopfbreite, nach hinten sich wenig verbreiternd, flach. Orbiten schmal, erst von der zweiten Orbitalen an von den Augenrändern abweichend, gleichfarbig wie die Stirn, wenig glänzend. Stirndreieck spitzwinklig, unscharf begrenzt, erkennbar an einer schwachen Bereifung, die nur von vorne gesehen sichtbar ist. Bereich zwischen den Ozellen braun bis schwarzbraun. Erste und dritte Orbitale etwa gleich lang, relativ weit auseinander gerückt. Zweite Orbitale in der Mitte zwischen den anderen beiden stehend,  $\frac{1}{2}$  so lang wie diese. Postvertikale gekreuzt. Ozellaren relativ kurz, etwas weiter als bis zu den vorderen Orbitalen reichend. Im vorderen, mittleren Stirnbereich stehen acht Frontalhaare, vier bis sechs davon sind V-förmig angeordnet. Gesicht graugelb, glänzend, etwas bereift. Carina schmal, zwischen den ersten Antennengliedern verdrängt, auf das mittlere Stirndrittel beschränkt. Eine grosse Oralborste. Oberlippe, Clypeus und Rüssel hell gelbgrau. Taster hell gelbbraun oder (bei alten Tieren) dunkel graubraun, abgeflacht, keulenförmig, dicht und fein behaart, mit einer schräg nach vorn aussen gerichteten Apikalborste. Wangen weisslich gelb, hinten mit zwei längeren Borstenhaaren, ca.  $\frac{1}{8}$  des längsten Augendurchmessers breit. Augen leuchtend hellrot, spärlich behaart.

Mesonotum und Skutellum hell graubraun, fein lederartig, wenig glänzend und etwas bereift. 8 Reihen Akrostichalhaare. Keine Präskutellaren, dagegen sind ca. 10 der hintersten Akrostichalhaare verlängert. Vordere Dorsozentrale  $\frac{2}{5}$  der hinteren. Vordere Skutellaren divergierend, hintere stark gekreuzt, zwischen ihnen ist der Skutellumhinterrand stumpfwinkelig zugespitzt. Pleuren hell gelbbraun mit 3 undeutlich begrenzten, graubraunen Längsstreifen: der oberste verläuft von der Flügelbasis bis unterhalb der Schulterbeulen, der mittlere von der Haltere bis in die Mitte des Mesopleurums, der untere durch das obere Drittel des Sternopleurums bis zur Basis der Vordercoxen. Zwei gleich lange Humeralborsten. Sterno-Index ca. 0,5, eine mittlere, viel feinere Sternopleuralborste ist etwa halb so lang wie die vordere. Beine gräulich gelb. Apikalborste auf den Tibien des mittleren Beinpaares, Präapikalborsten auf den Tibien des ersten und dritten Beinpaares. Letztes Halterenglied gelbbraun. Flügelfläche ziemlich stark bräunlich bis graubraun, Adern gelbbraun. Nur eine Borste vor dem distalen Costalbruch. Costal-Index 2,0-2,5; 4th vein-Index 1,7-2,1; 4 c-Index

0,9-1,1; 5 x-Index 1,8-2,4 (8 Flügel gemessen). Kräftige Borsten bis 47-58% des dritten Costal-Abschnitts.

Abdominaltergite graugelb bis graubraun, lederartig geraucht, wenig glänzend, etwas bereift. Die Hinterränder der Tergite sind schmal dunkler gesäumt.

Genitalbogen (Abb. 132) mit 21—29 Borsten. Der laterale Rand des Forceps verdeckt den medialen Rand der Genitalbogen-Spitze. Analplatten auf dem mediodistalen Vorsprung mit 4—6 zahnförmigen Borsten. Vaginalplatten ähnlich geformt und gleich beborstet wie bei *H. akabo* (Abb. 127). (6 ♂♂, 3 ♀♀ untersucht.)

Körperlänge: ♀ 2,0—2,7 mm, ♂ 1,8—2,4 mm.

Flügelänge: ♀ 1,6—2,2 mm, ♂ 1,5—2,1 mm.

Innere Körpermerkmale: Vordere Arme der Malpighischen Gefässe mit freien Enden, hintere Arme terminal verschmolzen, Lumen durchgehend. Die unpaaren Stiele sind etwa  $\frac{1}{5}$  so lang wie die ganzen Gefässe. Hoden fast farblos, gelblich weiss, proximaler Teil basal ungewunden, distal mit zwei Windungen. Distaler Teil spiralisiert mit  $3\frac{1}{2}$  bis 4 Windungen, wobei im Bereich der ersten Windung der Hodenschlauch am dicksten ist. Paragonien relativ gross. Samenpumpe ohne Divertikel. Spermatheken (Abb. 131) hellbraun, fast die ganzen Epithelkugeln ausfüllend. Ventrales Receptaculum dünn, lang, in drei Schleifen gelegt.

Eier mit vier fadenförmigen Filamenten von  $\frac{3}{5}$  Eilänge.

Vorkommen: Reservat Banco und M'Bettie, über Pilzen.

Typus (♂, Banco) und Paratypen (2 ♀♀, 2 ♂♂ von Banco, 3 ♀♀, 1 ♂ von M'Bettie) sowie Präparat Nr. 175 deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich.

Einige etwas kleinere Individuen haben abweichende Flügelindices: Costal-Index 1,6; 4th vein-Index 2,0—2,2; 4c-Index 1,4. Es gelang mir nicht, sie sonst von den übrigen Individuen zu unterscheiden, vielmehr konservierte ich sie zusammen mit den anderen in Alkohol. Es besteht damit immerhin die Vermutung, das eine kryptische Art oder eine abweichende Rasse im Fanggebiet vorhanden ist.

### *Drosophila sanyi* n. sp.

(*Sanyi* = Regen auf djoula.)

♀, ♂. Arista mit Endgabel und oben fünf bis sieben, unten einem bis zwei (meist zwei) Strahlen. Die oberen Strahlen sind distal stark nach vorn gekrümmt. Zweites und drittes Fühlerglied graubraun, drittes 2,1 mal so lang wie breit, mit dichter kurzer und spärlicherer langer Behaarung (diese ist immerhin dichter als bei *H. akabo*), sowie mit vielen Haaren von mittlerer Länge. Die längsten Haare sind etwa halb so lang wie das Fühlerglied breit ist. Stirn, oberer Gesichtsteil mit Carina, Rüssel und Wangen hell graubraun, ganz wenig glänzend, fast matt, leicht bereift. Stirn vorne  $\frac{1}{2}$  Kopfbreite, = 1,2 mal so breit wie in der Mitte hoch. Orbitalleisten schmal, von der dritten Orbitalen an leicht

vom Augenrand nach innen abweichend. Stirndreieck nur von vorne durch stärkere Bereifung erkennbar, vor der vorderen Ozele noch mit einer kleinen Erweiterung, etwas unter die Stirnmitte reichend. Erhöhte Partie zwischen den gelben Ozellen schwarzbraun. Erste Orbitale  $\frac{9}{10}$  der dritten, zweite etwas vor der Mitte zwischen den beiden anderen stehend und halb so lang wie die erste. Der Abstand von der ersten bis zur dritten Orbitalen ist etwas kleiner als der Abstand von der dritten bis zur inneren Vertikalborste. Postvertikale gekreuzt. Die Ozellaren reichen etwa bis zum vorderen Stirndrittel. Im vorderen, mittleren Stirnbereich zehn Frontalhaare, die undeutlich V-förmig angeordnet sind. Carina schmal, oben scharfkantig, unten nicht stark verbreitert, aber etwas gerundet, flach zur breiten Oberlippe abfallend. Untere Gesichtsteile mit Oberlippe dunkelbraun, diese Farbe haben auch die Peristomalleisten, die unterhalb der Wangenplatten verlaufen. Nur eine starke Oralborste. Taster breit, keulenförmig flach, graubraun, mit einer nach aussen gerichteten Apikalborste. Rüssel graubraun. Wangen einschliesslich Peristomalleisten  $\frac{1}{8}$  des längsten Augendurchmessers breit, hinten stark zurückweichend, mit zwei stärkeren Borsten. Augen hellrot, fein und nicht sehr dicht behaart.

Mesonotum und Skutellum graubraun, lederartig gerunzelt, kaum glänzend. Zwei Paar Dorsozentralen, die vorderen  $\frac{2}{5}$  so lang wie die hinteren. Acht Reihen Akrostichalhaare. Keine Präskutellaren. Vordere Skutellare parallel bis leicht konvergierend. Zwei relativ kurze Humeralborsten. Pleuren dunkler graubraun als das Mesonotum. Sterno-Index 0,6—0,7. Ein mittleres, schwach verlängertes Sternopleuralhaar vorhanden. Distales Halterenglied gelbbraun. Beine graubraun bis gelbbraun, schwach dunklere Ringe subapikal auf den Femora und subbasal auf den Tibien. Apikalborsten auf den Tibien des zweiten Beinpaars, Präapikale auf den Tibien des dritten Beinpaars. Flügelfläche graubräunlich, Adern braun. Zwei Borsten vor dem distalen Costalbruch. Kräftige Borsten bis 38—43% des dritten Costal-Abschnitts. Costal-Index 2,0—2,1; 4th vein-Index 1,9—2,1; 4c-Index 1,1—1,2; 5x-Index 1,8—1,9.

Abdominaltergite dunkel graubraun, wenig glänzend, etwas bereift. Sternite graubraun, relativ gross, annähernd quadratisch. Forceps und Analplatten gleichen bezüglich Form und Beborstung denen von *H. akabo* (Abb. 124), dagegen ist die Spitze des Genitalbogens, ähnlich wie bei *H. vina*, breit und trägt 5 Borsten, ausserdem verläuft längs des Hinterrandes des Genitalbogens eine Borstenreihe (auf jeder Seite 6—7 Borsten). Vaginalplatte (Abb. 129) braun, glänzend, breit, distal schwarz beborstet.

Körperlänge: ♀ (2) 2,1—2,7 mm, ♂ (1) 2,1 mm,

Flügelänge: ♀ (2) 1,9—2,3 mm, ♂ (1) 1,7 mm.

Innere Körpermerkmale: vordere Arme der Malpighischen Gefässe mit freien Enden, hintere Arme terminal verschmolzen unter Bildung eines durchgehenden Lumens. Spermatheken hellbraun, kurz birnförmig.

Eier mit vier kräftigen, fadenförmigen Filamenten, die etwa so lang sind wie das Ei selbst. Je zwei von ihnen haben einen kurzen, gemeinsamen Stiel; diese Stiele sind apikal paramedian inseriert.

Vorkommen: 1 ♂, Wald von Banco bei Abidjan, VII.1951, über Pilz; 2 ♀ Wald bei M'Bettie, IX.1951, über Pilz.

Typus (♂) und Paratypus (♀) beide von M'Bettie sowie Präparat Nr. 176 deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich.

## 12. Subgenus **Pholadoris**, STURTEVANT 1942, WHEELER 1949.

*Pholadoris* erwies sich in meinen Fängen als das artenreichste Subgenus von *Drosophila*, indem ihm ca. 1/3 (19 von 54) der von mir festgestellten Arten angehören. Ausser den hier beschriebenen begegnete ich noch mindestens drei weiteren Arten, die aber für die Beschreibung verloren gingen.

Von den 22 afrikanischen *Drosophila*-Arten, die DUDA (1940) bekannt waren, gehören die folgenden 8 dem Subgenus *Pholadoris* an:

*Paradrosophila latifasciaeformis* Duda, 1940; *D. finitima* Lamb, 1914; *D. rufuloventer* Lamb, 1914; *D. lambi* Duda, 1939 (für *D. pallipes* Lamb, Homonym); *D. aterrima* Duda, 1940; *D. triangulifer* Lamb, 1914; *D. caliginosa* Lamb, 1914.

Von diesen Arten kamen *D. finitima* und *D. rufuloventer* nicht in meinen Fängen vor. Die letztere Art steht wahrscheinlich *D. aterrima* nahe oder ist mit ihr identisch. *Paradrosophila latifasciaeformis* ist ziemlich sicher mit *D. finitima* var. *gracilipes* synonym. Von einer Art, die wie *D. caliginosa* schwarze Femora und Tibien hat sowie eine ganz schwarze Stirn, fand ich in M'Bettie einige Exemplare, doch gingen sie später verloren. Obwohl kein Belegmaterial vorhanden ist, scheint es mir sicher, dass *D. caliginosa* im Fanggebiet vorkommt. *D. latifasciaeformis* und *D. aterrima* fand ich mit Sicherheit, während *D. triangulifer* und *D. lambi* unter Vorbehalt mit zwei meiner Arten identifiziert werden können. Nach DUDA's und meinen Befunden ist demnach mit mindestens 25 *Pholadoris*-Arten zu rechnen, und es ist anzunehmen, dass das äthiopische Gebiet noch viele andere beherbergt. Man wird am ehesten auf weitere Arten stossen, wenn man über den verschiedensten wildwachsenden Früchten sammelt, denn mit Ausnahme von *D. latifasciaeformis* erwiesen sich alle *Pholadoris*-Arten im

Gebiet der Elfenbeinküste als ökologisch eng an bestimmte Substrate gebunden (S. 6-10).

Um der Schaffung neuer Synonyme nach Möglichkeit vorzubeugen, verglich ich ebenfalls die 22 Arten, die DUDA (1924) in seinem Subgenus *Paradrosophila* zusammengefasst hat und von denen etwa die Hälfte als *Pholadoris*-arten aufzufassen sind. *D. brunnea* und *D. pugionota* sind mit einiger Sicherheit mit zwei der afrikanischen *Pholadoris*-Arten identifizierbar. *D. latifascia* de Meijère, welche Art nach DUDA (1940, S. 22/23) vielleicht identisch ist mit *Paradrosophila latifasciaeformis* Duda 1940, besitzt dunkle Flügel ähnlich wie *D. dibi* (S. 126). Auch die Flügelindices, berechnet nach der kleinen Abb. 61 in DUDA 1924 weisen zur *latifasciaeformis*-Gruppe: Costal-Index 1,6; 4th vein-Index 2,6; 4 c-Index 1,5; 5 x-Index 2,2. Andererseits bestehen folgende Unterschiede:

	<i>D. latifascia</i> nach DUDA 1940 (S. 23)	<i>D. dibi</i>
Präskutellaren	kräftig	fein in der ganzen <i>latifasciaeformis</i> -Gruppe
Körperlänge	2,5 mm (lebendes Material ?)	1,8-2,5 mm, lebend
Hüften und Schenkel	schwarzbraun	gelbbraun
Zweiter Tergit	zentral gelb unterbrochen	ganz braunschwarz, median unscharf begrenzt graubraun.

Allein aus diesen Angaben geht hervor, dass *D. latifascia* nicht mit *D. dibi* identisch ist.

WHEELER stellte 1949 eine Reihe von morphologischen Merkmalen zusammen, in denen sich die ihm bekannten Arten des Subgenus gleichen, und nahm eine Unterteilung des Subgenus in zwei Artgruppen vor. Ein Vergleich meines afrikanischen Materials mit der Darstellung WHEELERS ergibt folgendes:

#### A. Einordnung in Artgruppen.

16 afrikanische Arten gehören der *mirim*-Gruppe Wheelers an. Da ich *D. mirim* als synonym mit *D. latifasciaeformis* betrachte,

erwähne ich im folgenden die Gruppe als *latifasciaeformis*-Gruppe. Die *victoria*-Gruppe hat keine Vertreter.

Die 16 Arten haben folgende Züge gemeinsam: drei grosse Sternopleuralborsten; Wangen schmal ( $\frac{1}{8}$  bis  $\frac{1}{20}$  des längsten Augendurchmessers breit); zweite Orbitale ca.  $\frac{1}{2}$  der dritten; Stiele der Malpighischen Gefässe lang (so lang oder fast so lang wie die hinteren Gabelarme); Hoden ungewunden; ventrales Receptaculum etwa so lang wie die Spermathekenstiele oder kürzer; Genitalbogen ohne deutlichen Absatz, ausserdem nur dorsal und an den Spitzen spärlich beborstet.

Die 16 Arten lassen sich in zwei Gruppen einteilen:

1. *latifasciaeformis*-Gruppe — umfasst die Arten über dem Strich in Tab. 3, ausschliesslich *D. aterrima* und *D. brunnea*, aber einschliesslich *D. adyukru*. Die Gruppenmerkmale sind: feine, nur schwer erkennbare Spermatheken-Poren (S. 121). Flügel-Indices (Tab. 3). In dieser Gruppe sind zwei Typen vereinigt:

a) *latifasciaeformis*-Typ — umfasst *D. latifasciaeformis*, *D. dibi*, *D. agamse* und *D. framire*. Merkmale: Thorax schwach oder nicht glänzend, gelbbraun bis braun. Zwischen den vorderen Dorsozentralen nur 6 Reihen Akrostichalhaare, weiter vorn bei einigen Arten 8 Reihen.

b) *mokonfim*-Typ — umfasst die übrigen Arten der *latifasciaeformis*-Gruppe. Merkmale: Mesonotum ziemlich stark bis sehr stark glänzend, schwarz. Acht Reihen Akrostichalhaare schon auf der Höhe der vorderen Dorsozentralen (mit Ausnahme von *D. mokonfim* selbst). Dieser Typ ist möglicherweise identisch mit der *victoria*-Gruppe WHEELERS.

2. *saba*-Gruppe — umfasst die Arten unter dem Strich in Tab. 3. Gruppenmerkmale: Mesonotum schwach glänzend, gelbbraun bis schwarzbraun. Tergite uniform schwarzbraun bis schwarz. Vordere Skutellare konvergierend. Präskutellare gross und deutlich, ca.  $\frac{3}{5}$  der vorderen Dorsozentralen lang. Relativ grosse Arten. Spermatheken mit deutlich sichtbaren Poren (S. 121).

Drei Arten des Subgenus lassen sich in keine Gruppen einordnen; sie weichen in folgenden Merkmalen ab:

*D. aterrima*. — Gesicht und Rüssel schwarz wie ganzer Kopf, Thorax und Tergite; Aristastrahlen auffallend kurz; ebenfalls relativ kurz und dick sind die Kopfborsten; Stiele der Malpighischen Gefässe kurz,  $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{4}$  der hinteren Gabelarme (= länger als bei Arten der *victoria*-Gruppe); Eier ohne Filamente.

*D. brunnea*. — Mesonotum fast matt, mit Längsstreifen; nur zwei lange Sternopleurale; distale Hodenteile lang, schlauchförmig, herauspräpariert sind sie gestreckt, in situ jedoch in eine bis zwei Windungen gelegt. Ventrals Receptaculum etwa doppelt so lang wie die Spermathekenstiele. Weisser Apikalfleck auf dem Mesonotum. Stiele der Malpighischen Gefäße  $\frac{2}{3}$  der hinteren Gabelarme.

Vorkommen: auf Palmsaft.

*D. akaju*. — Mesonotum matt, mit weissen Längsstreifen (die Art imitiert *Zaprionus*); zwischen den vorderen Dorsozentralen nur vier Reihen Akrostichalhaare, wenig davor sechs Reihen. Nur zwei lange Sternopleurale. Zweite Orbitale fein,  $\frac{1}{5}$  der dritten.

Diese drei Arten besitzen neben den abweichenden Merkmalen genügend Züge, die ihre Einordnung in das Subgenus legitimieren, mindestens stehen sie *Pholadoris* näher als einem anderen Subgenus. Alle drei sind scheinbar ökologisch stärker spezialisiert als die übrigen Arten.

#### B. Variation innerhalb der Merkmale, die für das Subgenus typisch sind.

(Es werden nur diejenigen Merkmale aus der Liste WHEELERS herausgegriffen, in denen das afrikanische Material etwas Neues bringt).

**Körperfarbe, Glanz:** alle Übergänge kommen vor von hell braungelbem Thorax (*D. latifasciaeformis*) bis tief-schwarzem (*mokonfim*-Typ). Die Tergite sind entweder einheitlich hell (*D. framire*), dunkel (fast alle Arten) oder zeigen gelbe Vorderrandbinden, die entweder durchgehend sind (*D. latifasciaeformis*, *D. agamse*, *D. akaju*) oder in der Mitte schwarz unterbrochen sind (*D. mokonfim*, *D. moronu*, *D. lambi*).

**Akrostichalhaare:** bei vielen Arten sind zwischen den vorderen Dorsozentralen 6 Reihen Akrostichalhaare (bei *D. akaju*: 4) zählbar, wenig weiter vorn 8 Reihen. Nur zwei Arten, *D. dibi* und *D. agamse*, haben auch vor den Dorsozentralen 6 Reihen Akrostichalhaare. Bei der *latifasciaeformis*-Untergruppe variiert das Merkmal, dagegen sind beim *mokonfim*-Typ (mit Ausnahme von *D. mokonfim* selbst) schon zwischen den vorderen Dorsozentralen 8 Reihen zählbar.

**Vordere Skutellare:** Es besteht keine Einheitlichkeit in Bezug auf dieses Merkmal, ausser in der *saba*-Gruppe.

Propleurale: alle Arten haben unmittelbar über der Basis der Vordercoxen eine feine Propleurale<sup>1</sup>. Eine solche beobachtete ich nur noch bei Arten von *Leucophenga*, *Phortica* und *Chymomyza*.

Flügel-Indices:

Die extremen Einzelwerte für die Indices sind: Costal-Index 1,1 bei *D. senufo* bis 2,2 bei *D. saba*, *D. uebe* und *D. pugionota*; 4th vein-Index 1,5 bei *D. saba* bis 3,4 bei *D. aterrima*; 4c-Index 0,9 bei *D. saba* und *D. uebe*, bis 2,7 bei *D. aterrima*; 5x-Index 1,1 bei *D. bangi* bis 3,4 bei *D. latifasciaeformis*.

Für den Costal-Index gibt WHEELER die gleichen Extremwerte an, während sie für die anderen Indices durch die hier gegebenen Angaben weiter auseinander gerückt werden.

TABELLE 3. — Durchschnitt der Flügelindices (Pholadoris), nach an- oder absteigendem Wert geordnet.

Costal-Index	4th vein-Index	4c-Index	5x-Index
1,28 <i>aterrima</i>	3,03 <i>brunnea</i>	2,00 <i>aterrima</i>	2,64 <i>latifasc.</i>
1,39 <i>senufo</i>	2,89 <i>aterrima</i>	1,86 <i>brunnea</i>	2,56 <i>brunnea</i>
1,40 <i>framire</i>	2,52 <i>mokonfim</i>	1,64 <i>lambi</i>	2,55 <i>aterrima</i>
1,45 <i>triangulifer</i>	2,51 <i>lambi</i>	1,61 <i>triangul.</i>	2,40 <i>triangul.</i>
1,47 <i>lambi</i>	2,50 <i>latifasciaef.</i>	1,57 <i>latifasciaef.</i>	2,33 <i>mokonfim</i>
1,57 <i>latifasciaef.</i>	2,46 <i>moronu</i>	1,56 <i>mokonfim</i>	2,32 <i>moronu</i>
1,58 <i>mokonfim</i>	2,44 <i>dibi</i>	1,56 <i>moronu</i>	2,30 <i>dibi</i>
1,58 <i>moronu</i>	2,40 <i>triangulifer</i>	1,52 <i>framire</i>	2,28 <i>lambi</i>
1,58 <i>brunnea</i>	2,33 <i>agamse</i>	1,50 <i>agamse</i>	2,20 <i>agamse</i>
1,59 <i>agamse</i>	2,24 <i>framire</i>	1,49 <i>dibi</i>	2,13 <i>framire</i>
1,64 <i>dibi</i>	2,12 <i>senufo</i>	1,42 <i>senufo</i>	1,95 <i>senufo</i>
1,72 <i>mbettie</i>	2,00 <i>mbettie</i>	1,26 <i>mbettie</i>	1,70 <i>anyi</i>
1,76 <i>anyi</i>	1,97 <i>anyi</i>	1,19 <i>anyi</i>	1,64 <i>mbettie</i>
1,82 <i>bangi</i>	1,90 <i>pugionota</i>	1,17 <i>bangi</i>	1,60 <i>pugionota</i>
1,86 <i>saba</i>	1,88 <i>bangi</i>	1,11 <i>pugionota</i>	1,57 <i>saba</i>
1,95 <i>pugionota</i>	1,78 <i>uebe</i>	1,08 <i>saba</i>	1,53 <i>bangi</i>
1,99 <i>uebe</i>	1,66 <i>saba</i>	1,04 <i>uebe</i>	1,42 <i>uebe</i>

Ordnet man die Indices nach an- oder absteigendem Wert (Tab. 3) in der Weise, dass *D. aterrima* immer an das eine Ende der Reihen zu liegen kommt, so erhält man vier morphologische Reihen, in denen einige positive Korrelationen einen Hinweis auf

<sup>1</sup> Ich wurde von Dr. Wheeler auf dieses Merkmal aufmerksam gemacht: persönliche Mitteilung 1949.

die relative Verwandtschaftsnähe der Arten geben. Die beiden Artgruppen (S. 117), die sich durch Habitusmerkmale voneinander abgrenzen lassen, sind durch einen Strich separiert. Bei allen vier Indices zeigen innerhalb dieser Reihen eine gleiche oder ähnliche Lage: *D. aterrima*, *D. triangulifer*, *D. latifasciaeformis*, *D. moronu*,

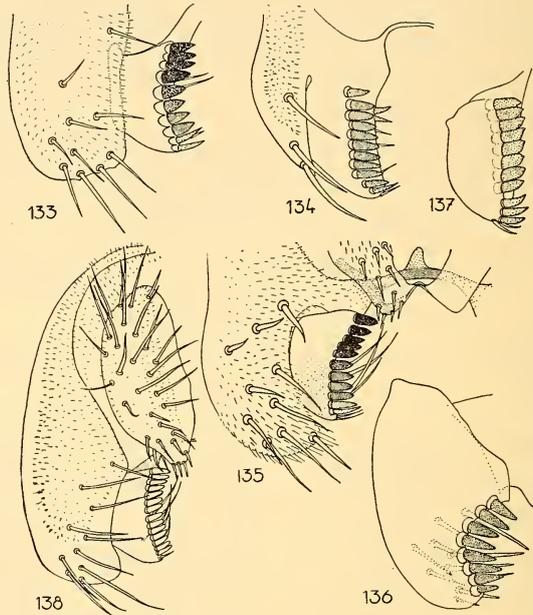


ABB. 133—138.

*Pholadoris*.

Forcepsregion von *D. dibi* (133), *D. framire* (134), *D. senuso* (135), *D. anyi* (136) und *D. uebe* (137), vergr. 365 ×. Genitalbogen von *D. saba* (138), vergr. 175 ×.

*D. agamse*, *D. mbettie*, *D. anyi*, *D. saba* und *D. uebe*. Ohne diesen morphologischen Reihen zu grossen Wert für die Beurteilung des Evolutionsverlaufs zu messen zu wollen, kann doch vermutet werden, dass z. B. von *D. uebe* und *D. mbettie*, *D. mbettie* den Arten der *latifasciaeformis*-Gruppe näher steht.

Länge der mittleren Orbitalen: sie beträgt im allgemeinen  $\frac{1}{2}$  der dritten, mit folgenden Ausnahmen: bei *D. aterrima*  $\frac{3}{5}$  bis  $\frac{3}{4}$  der dritten, bei *D. akaju*  $\frac{1}{5}$  der dritten. Bei *D. adyukru* fehlt die erste Orbitale, die erste reklinierte ist  $\frac{1}{3}$  der

hinteren reklinierten lang. Bei einem Teil der Männchen von *D. pugionota* ist die proklinierte Orbitale auffallend verdickt und steht fast senkrecht von der Stirn ab.

Zweite Oralborste: bei *D. anyi* ist die zweite Orale so lang wie die erste (Vibrisse), die dritte Orale ca.  $\frac{1}{2}$  der ersten. Bei allen anderen Arten ist die zweite Orale relativ kurz und fein.

Wangenbreite:  $\frac{1}{8}$  bis  $\frac{1}{20}$  des längsten Augendurchmessers.

Frontalhaare: bei allen Arten sind einige Frontalhaare (von 4 bei *D. adyukru* bis ca. 30 bei *D. bangi* und *D. mbettie*) im vorderen, mittleren Stirnbereich vorhanden, und ein Teil von ihnen ist V-förmig angeordnet, doch glänzt die Zone, auf der sie stehen, bei keiner Art.

Spermatheken: Die Spermatheken sind bei allen Arten klein, nicht viel breiter als die Stiele, und liegen in grossen Epithelkugeln. Bei allen Arten der *saba*-Gruppe sowie bei *D. aterrima* sind im mikroskopischen, ungefärbten Präparat Poren in der Wandung erkennbar, bei den übrigen Arten sind sie wahrscheinlich zu klein, als dass sie ohne Färbung und Immersionsobjektiv gesehen werden könnten. Bei *D. mbettie* (Abb. 156) sind ausser den Poren noch feine, von der Kapsel abstehende Stifte oder Röhren erkennbar. Der Innentubus fehlt bei einigen Arten (z. B. *D. agamse*, *D. moronu*), bei anderen Arten (*D. mbettie*, *D. pugionota*) ragt er aus der Kapsel heraus. Eine stärkere Chitinisierung basal am Spermathekenstiel zeigen *D. dibi* (Abb. 144) und *D. lambi*.

Vaginalplatten: bei allen Arten ausser *D. aterrima* und *D. mokonfim* hat die Vaginalplatte ausser den Randborsten noch wenige Feldborsten.

Genitalbogen: bei *D. brunnea* ist der ganze Genitalbogen behaart, zudem ist ein hornförmiger Absatz entwickelt und der untere Rand ist nach innen umgeschlagen. Diese Verhältnisse deuten auf eine nähere Beziehung zur *victoria*-Gruppe. Bei allen anderen Arten trägt der Genitalbogen nur dorsal und an den Spitzen eine kleinere Anzahl von Borsten (dorsal ist die Borstenzahl je nach Art gerade oder ungerade), und ein deutlicher Absatz fehlt.

AnaIplatten: bei allen Arten ausser *D. framire*, *D. dibi* und *D. mokonfim* sind die Borsten auf dem ventralen Ende insoweit abgewandelt, als sie ventralwärts gerichtet und kleiner und feiner als die übrigen sind.

Hypandrium: an der ventralen, distalen Kante, im Bereich der Penis-Einlenkung, stehen bei allen Arten Borsten, nämlich 6 bei *D. brunnea* und 2 bei allen übrigen Arten. Diese Borsten sind im allgemeinen etwa so lang wie das Hypandrium

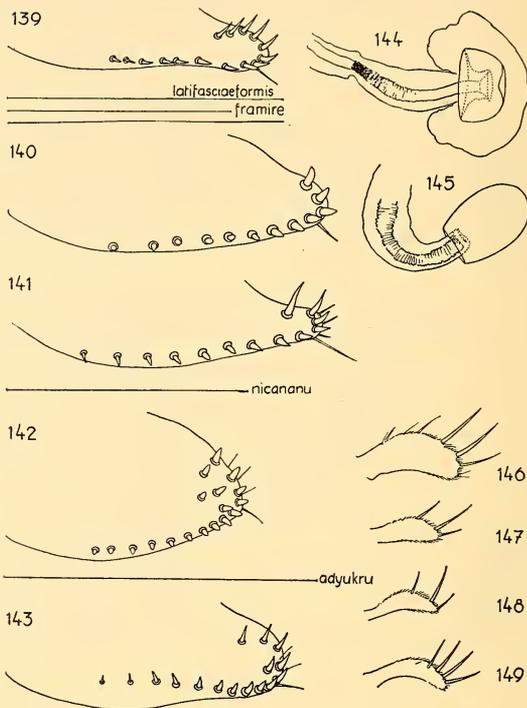


ABB. 139—149.

*Pholadoris.*

Vaginalplatten von *D. dibi* (139), *D. mokonfim* (140), *D. triangulifer* (141), *D. senufo* (142) und *D. pugionota* (143). Striche<sup>1</sup> = relative Länge der Vaginalplatten der betreffenden Arten; Spermatheken von *D. dibi* (144) und *D. mokonfim* (145), vergr. 175×. — Taster von *D. saba* (146), *D. latifasciaeformis* (147), *D. agamse* (148) und *D. dibi* (149), vergr. 58×.

selbst (gemessen vom proximalen Ende bis zur Basis dieser Borsten); etwa  $\frac{4}{5}$  so lang wie das Hypandrium sind sie bei *D. senufo*, *D. aterrima*, etwa  $\frac{1}{3}$  bei *D. framire* und  $\frac{1}{4}$  bei *D. anyi*.

Malpighische Gefäße: bei *D. brunnea* sind die unpaaren Stiele  $\frac{2}{3}$  der hinteren Gabelarme, bei *D. aterrima* noch

<sup>1</sup> Der unbezeichnete Strich oberhalb Abb. 140 gilt für *D. agamse* und der mit « *nicananu* » berechnete für *D. lambi*.

kürzer,  $\frac{1}{3}$  bis  $\frac{1}{4}$  der Gabelarme, dagegen bei allen anderen Arten etwa so lang wie die Gabelarme. Bei *D. latifasciaeformis* und *D. dibi* sind die Werte verschieden für Männchen und Weibchen, bei den anderen Arten wurde darauf nicht geachtet.

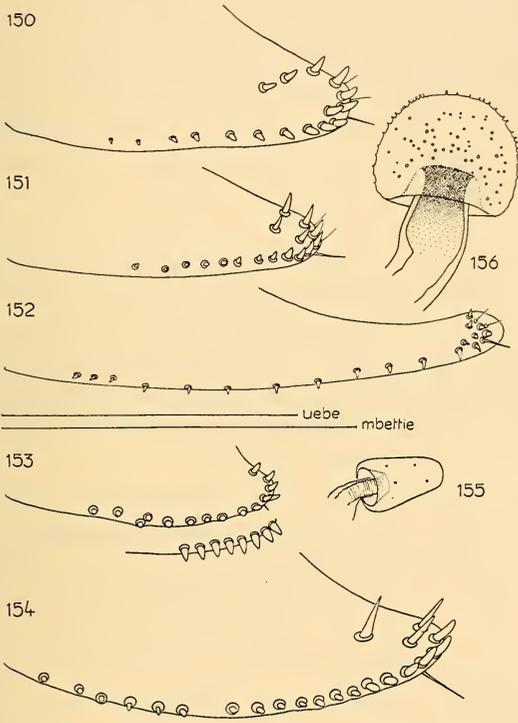


ABB. 150—156.  
*Pholadoris.*

Vaginalplatten von *D. saba* (150), *D. bangi* (151), *D. anyi* (152), *D. aterrima* (153), unten die Randborsten im Profil, und *D. brunnea* (154); Spermatheke von *D. aterrima* (155); vergr. 175 ×. Spermatheke mit Poren von *D. mbettie* (156); vergr. 365 ×.

**H o d e n :** Die Hodenfarbe variiert von blassgelb über orange bis braun. Die Farbe ist artspezifisch, ändert sich aber innerhalb gewisser Grenzen mit dem Alter der Tiere. Werden die Hoden in Wasser herauspräpariert, so hellen sich die dunklen Farben auf. Die Form der distalen Teile ist bei einigen Arten elliptisch, bei anderen verkehrt keulenförmig oder rübenförmig. *D. brunnea* hat lange, schlauchförmige distale Hodenteile. Die proximalen Hoden-

teile sind basal mehr oder weniger innig und auf ein mehr oder weniger langes Stück miteinander verwachsen und basal oft erweitert; diese Verhältnisse sind artspezifisch.

Ei-Filamentzahl: 0 bei *D. aterrima*; 1 bei *D. uebe* und *D. pugionota*; 3 bei *D. mbettie*; 3 bis mehr bei den anderen Arten. Länge der Filamente in Bezug auf die Eilänge: 0,3 bei *D. anyi*, 0,5 bei *D. triangulifer*, 0,6 bei *D. senufo*, ca. 1,0 bei den meisten übrigen Arten, 1,4—1,5 bei *D. saba* und *D. mbettie*. Eifarbe: bei *D. triangulifer* sind die Eier gelblich, und bei einer Art, die mir für die Beschreibung verloren ging, waren sie hell bräunlichgelb. Bei allen übrigen Arten sind die Eier weiss.

Vorkommen: *D. latifasciaeformis* ist weitgehend Kultur-gänger, sie wurde zusammen mit *D. ségyi* und den häufigsten *Zaprionus*-Arten mit Regelmässigkeit über Fruchtködern gefangen, sehr selten auch über Pilzen und wildwachsenden Früchten. Alle anderen sind Wildarten. Die Arten der *saba*-Gruppe sowie *D. brunnea* kamen in grosser Zahl auf Palmsaft vor (S. 9), einige von ihnen auch auf Fruchtködern, allerdings selten. Die Arten des *mokonfim*-Typs kamen auf wildwachsenden Früchten vor und auf Pilzen, *D. moronu* wurde ausschliesslich auf *Conopharyngia durissima* gefunden, *D. mokonfim* auf der gleichen Frucht und ausserdem auch auf Pilzen, *D. triangulifer* auf Baumsäften zusammen mit *Chymomyza*, *D. senufo* auf Palmsaft und *D. lambi* ausser auf Wildfrüchten auch auf Orangen. *D. agamse* kam in grösserer Konzentration auf den Früchten der Oelpalme vor, *D. framire* selten auf Palmsaft, *D. dibi* selten auf Palmsaft und häufig auf Baumpilzen. *D. akaju* wurde über einem gefällten Baum gefunden. *D. aterrima* scheint ausschliesslich Blütenbesucher zu sein (S. 10). Eine Art, die *D. triangulifer* nahe steht, wurde in einigen Exemplaren in der Blüte von *Aframomum* gefunden, sie ging aber für die Beschreibung verloren. Es wird aus diesen Funden wahrscheinlich, dass die meisten Arten wildbiotopisch sind.

*Drosophila latifasciaeformis* Duda, 1940..

*Drosophila finitima* Lamb. var. *gracilipes* Duda, 1940: 39, non *Drosophila finitima* Lamb, 1914.

*Paradrosophila latifasciaeformis* Duda, 1940: 22.

*Drosophila mirim* Dobzhansky und Pavan, 1943: 62.

*Drosophila (Pholadoris) baeomyia* Wheeler, 1949: 145<sup>1</sup>.

Eine gewisse Übereinstimmung mit *D. finitima* besteht, doch zeigt diese Art folgende, von *D. latifasciaeformis* abweichende Merkmale (LAMB 1914: 340): Orbiten und das kleine Stirndreieck glänzend; Arista mit Endgabel und oben vier, unten zwei Strahlen; Akrostichalhaare nur bis wenig hinter die vorderen Dorsozentralen, dahinter ist das Mesonotum nackt; vordere Skutellaren lang; Costal-Index (nach Flügelbild) 1,7; 4th vein-Index 2,3; 4c-Index 1,4; 5x-Index 2,0; Tergite braunschwarz bis schwarz, manchmal blasser an der Basis. Das von DUDA (1940) beschriebene Vergleichsexemplar (♀) von *D. finitima* hat dagegen alle Merkmale von *D. latifasciaeformis* und passt demnach nicht zur Beschreibung, die LAMB von seiner Art gab. Es ist gut möglich, dass LAMB ein Artgemisch zugrunde lag, von dem *D. latifasciaeformis* die vielen Fundstellen ergab, während die Beschreibung nach einer mir unbekanntem Art, die wahrscheinlich der *mokonfim*-Gruppe angehört, verfasst wurde.

Die afrikanischen Individuen stimmen mit den neueren, guten Artbeschreibungen in DOBZHANSKY und PAVAN (1943) und WHEELER (1949) überein, doch sind noch folgende Ergänzungen möglich:

Stirndreieck von oben gesehen ca.  $\frac{1}{3}$  so lang wie die Stirn, von vorne gesehen ca.  $\frac{1}{2}$ . Die Borsten sind bei jungen Tieren gelbbraun bis braun, und nur bei alten Tieren schwarz. (Diese Beobachtungen sollen meine Ansicht begründen, dass *D. latifasciaeformis* und *var. gracilipes* Duda identisch sind). Taster siehe Abb. 147.

Zwischen den vorderen Dorsozentralen 6 Reihen Akrostichalhaare, unmittelbar davor 8 Reihen. Vordere Skutellare  $\frac{3}{5}$  so lang wie die hinteren. Eine feine Propleuralborste. Flügel: kräftige Borsten auf 68—75% des dritten Costal-Abschnitts. Costal-Index 1,3—1,7; 4th vein-Index 2,3—2,7; 4c-Index 1,4—1,8; 5x-Index 2,3—3,4.

Körperlänge: ♀ 1,8—2,2 mm. ♂ 1,5—1,8 mm.

Flügelänge: ♀, ♂ 1,8—2,1 mm.

Vaginalplatten (relative Länge in Abb. 139) ähnlich wie bei *D. saba*, mit 13—15 Rand- und Saumborsten (3 ♀♀). Genitalbogen, Analplatte und Forceps ähnlich wie bei *D. saba* (vgl. auch Hsu, 1949). Genitalbogen dorsal mit 2, an jeder Spitze mit 5—9 Borsten. Analplatte mit 22—25 Borsten, von denen die kleinen Borsten auf dem Ventralende ventralwärts gerichtet sind. Forceps mit einer Reihe von 7—10 spitzen Zähnen, mediodistal mit einer feinen Borste und auf der Unterseite mit 2—5 nicht viel stärkeren Feldborsten. Hypandrium mit 2 grossen Borsten (5 ♂♂ untersucht).

<sup>1</sup> Synonym mit *D. mirim* laut persönlicher Mitteilung von Herrn Dr. M.R. Wheeler.

Die Hinterstigmen der Larven sitzen auf einem schwanzartigen Körperfortsatz von variabler Länge. Vordere Puppenspirakel mit 6 weit divergierenden Ästen.

Die Art ist leicht züchtbar auf Bananen- und Maisfutter.

Vorkommen: häufig an allen Fangplätzen, über Fruchtköder, wildwachsenden Früchten und Palmsaft (Tab. 2). DUDA (1940) gibt unter den von ihm verwendeten Synonymen weitere Fundorte in Afrika an. *D. latifasciaeformis* ist im aethiopischen Gebiet wahrscheinlich Kulturfolger und weit verbreitet. Die Typen DE MEIJERES stammen aus Java.

Belegmaterial (3 ♀♀, 3 ♂♂; Präparate 13, 139, 140) deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich.

*Drosophila dibi* n. sp.

(Dibi = Dunkelheit auf djoula.)

♀, ♂. Arista mit grosser Endgabel und oben 3 bis 4 (meist 4), unten 1 bis 2 (meist 2) Strahlen. Alle oberen Strahlen sind distal nach vorn gekrümmt. Zweites Fühlerglied gelbbraun, drittes dorsal und apikal graubraun, 1  $\frac{2}{3}$  mal so lang wie breit, fein und kurz behaart. Stirn vorne  $\frac{2}{5}$  Kopfbreite, = so breit wie in der Mitte hoch, im vorderen Drittel gelbbraun, dahinter gräulich braun, mit schwachem Seidenglanz. Die schmalen, den Augen anliegenden Orbitalleisten und das gleichseitige Stirndreieck sind gleichfarbig wie die Stirn, glänzen aber stärker. Erste Orbitale  $\frac{3}{4}$  der dritten, zweite Orbitale auswärts der ersten stehend und halb so lang wie diese. Postvertikale  $\frac{3}{4}$  so lang wie die erste Orbitalborste, gekreuzt. Im vorderen, mittleren Stirnbereich stehen 18 Frontalhaare. Alle Kopfborsten sind schwarz, auch bei jungen Tieren. Gesicht graubraun, Oberlippe etwas heller. Carina oben schmal, mit flachem Rücken, unten etwas verbreitert, gerundet, nasenförmig bis zur Oberlippe vorstehend. Nur eine starke Oralborste. Taster und Rüssel graugelb. Taster (Abb. 149) schlank, in der distalen Hälfte mit vier Lateralborsten, von denen die zwei mittleren die stärksten sind. Wangen gelbbraun, vorn und hinten  $\frac{1}{15}$  des längsten Augendurchmessers breit. Augen dunkelrot, fein und nicht sehr dicht behaart.

Mesonotum braungelb bis braun, schwach gelblich bereift, wenig glänzend. Skutellum dunkler braun bis schwarzbraun. Pleuren graubraun, dunkler als das Mesonotum. Sechs Reihen Akrostichalhaare. Zwei feine Präskutellare. Vordere Skutellare fast so lang wie die hinteren, parallel bis divergierend. Zwei Humeralborsten, die unteren stärker und länger als die oberen. Eine feine Propleurale. Erste und zweite Sternopleurale 0,8 der dritten. Coxen und Femora gelbbraun, Tibien und Tarsen braun. Distales Halterenglied gelbbraun. Flügelfläche dunkel graubräunlich (eine relativ dunkle Flügelfarbe ist auch bei mutmasslich jungen Tieren sichtbar). Adern dunkelbraun. Zwei Borsten vor dem distalen Costalbruch. Kräftige Borsten auf 64—73%

des dritten Costal-Abschnitts. Costal-Index 1,5—1,8; 4th vein-Index 2,3—2,6; 4c-Index 1,4—1,6; 5x-Index 2,0—2,7.

Abdominaltergite braunschwarz, wenig glänzend. Erster Tergit sowie eine unscharf begrenzte Zone des zweiten Tergits heller, graubraun. Sternite annähernd quadratisch, farblos. Vaginalplatte (Abb. 139), braun, ziemlich spitz mit 15 Randborsten, von denen die distalen relativ lang sind. Genitalbogen dorsal mit 5, an jeder Spitze (Abb. 133) mit 8—11 Borsten. Analplatte mit 18—23 Borsten. Forceps mit einer Reihe von 7—10 Zähnen, mediodistal mit 1—3 kurzen Borsten und auf der Innenseite mit 2—4 sehr feinen Langborsten. Hypandrium mit 2 langen Borsten (5 ♂♂ untersucht).

Körperlänge: ♀ 2,0—2,5 mm, ♂ 1,8—2,0 mm,

Flügelänge: ♀ 1,8—2,1 mm, ♂ 1,6—1,8 mm.

Innere Körpermerkmale: Hoden dunkler gelb als bei *D. latifasciaeformis*, leicht orange. Spermatheken (Abb. 144) pilzhutförmig, niedriger als bei *D. latifasciaeformis*, dunkelbraun. Die Spermathekenstiele sind unterteilt, die distale Hälfte ist basal stärker chitiniert und gleich gefärbt wie die Spermathekenkapseln. Alle übrigen Merkmale gleichen denen von *D. latifasciaeformis*.

Diskussion. — *D. dibi* gleicht sehr stark *D. latifasciaeformis*, doch bestehen unter anderem folgende Unterschiede:

Merkmale	<i>D. latifasciaeformis</i>	<i>D. dibi</i>
Vorkommen	Kulturgänger; auf Früchten, Palmstrunk	Wildart, auf Pilzen
Aethernarkose	sehr resistent	empfindlich
Flügelfläche	farblos	graubräunlich
Adern	bräunlichgelb	braun bis dunkelbraun
Tergitseitenrand	breit, hell	ohne helle Zone
Kopfborsten	braun	schwarz
Pleuren	bräunlichgelb wie Mesonotum	graubraun, dunkler als das Mesonotum
Augen	hellrot	dunkelrot
Stirndreieck und Orbiten	matt, bereift	glänzender als die übrige Stirn
Vordere Skutellare	relativ kurz, konvergierend	so lang wie die hinteren, parallel bis divergierend
Gesicht Höhe: Breite	1:1	1,6:1
Taster (Abb. 147, 149)	relativ breit, 3 längere Borsten	schlank, 4 längere Borsten

*D. dibi* könnte auch mit *D. finitima* Lamb verwechselt werden. *D. finitima* hat aber eine nicht bis zur Oberlippe reichende Carina, eine matte Stirn, ein hell graugelbes Gesicht und leicht gelbliche Flügel.

Vorkommen: zusammen mit *Mycodrosophila* und *D. diama* über Baumpilzen (Reservat Banco), weiter zusammen mit *Chymomyza* und *Z. koroleu* über gefällten Bäumen (M'Bettie und Bimbresso).

Typus (♂) und Paratypen (3 ♀♀, 3 ♂♂; Präparat 149) aus M'Bettie deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich.

*Drosophila framire* n. sp.

(Framiré = gelbe Holzart.)

♂. Arista mit Endgabel und oben 4, unten 2 Strahlen. Zweites Fühlerglied gelbbraun, drittes hell graubraun,  $1\frac{1}{5}$  mal so lang wie breit, kurz und fein behaart. Stirn vorn  $\frac{2}{5}$  Kopfbreite, = so breit wie in der Mitte hoch, fein gerunzelt, etwas glänzend, hell graubraun, im vorderen Viertel heller braun. Orbiten und Stirndreieck etwas bereift. Die erhöhte Partie zwischen den Ozellen glänzt etwas stärker und ist dunkel graubraun. Erste und dritte Orbitale gleich lang, zweite ausserhalb der ersten und auf gleicher Höhe wie sie stehend, halb so lang wie die anderen beiden. Gesicht hell graubraun. Carina schmal, nach unten sich kaum verbreiternd, zwischen den ersten Fühlergliedern stark eingeengt. Nur eine grosse Orale. Taster bräunlich gelb, mit einer feinen Apikalborste und dahinter etwa 2 bis 3 Lateralborsten, von denen die distalste die längste ist. Wangen bräunlich gelb, am tiefsten Augenrand  $\frac{1}{12}$  des längsten Augendurchmessers breit. Augen dunkelrot, fein und nicht sehr dicht behaart.

Mesonotum und Skutellum gelbbraun, Pleuren oben dunkler, graubraun, unten gelbbraun. Zwischen den vorderen Dorsozentralen sechs Reihen Akrostichalhaare, kurz davor acht Reihen. Zwei kleine Präskutellare. Vordere Skutellare parallel. Zwei Humeralborsten. Eine feine Propleurale. Vordere Sternopleurale 0,6 der dritten, mittlere Sternopleurale 0,7 der dritten. Beine graugelb bis gelbbraun. Flügelfläche fast farblos, ganz wenig grau, Adern gelbbraun. Zwei Borsten vor dem distalen Costalbruch. Kräftige Borsten auf 64—75% des dritten Costalabschnitts. Costal-Index 1,3—1,5; 4th vein-Index 2,1—2,4; 4c-Index 1,4—1,7; 5x-Index 1,7—2,5.

Abdominaltergite etwas glänzend, schwach bereift, dunkelbraun. Die grossen, dunkelorange Hoden schimmern durch und lassen die Tergite dunkel braunrot erscheinen. Sternite relativ gross, annähernd quadratisch, hell graubraun.

♀. Tergite uniform graubraun, die hinteren dunkler als die vorderen, ohne helle Seiten- oder Vorderränder wie bei *D. latifasciaeformis*. Vaginal-

platte (relative Länge in Abb. 139) stumpfer als bei *D. dibi*, mit 12 kleinen, gelben Randborsten. Genitalbogen dorsal mit 4, auf jeder Spitze mit 3—5 (meist 3) Borsten. Analplatte mit 20—22 Borsten. Forceps (Abb. 134) mit 11—13 braunen, relativ langen Zähnen. Mediodistal und auf der Innenseite stehen 6—8 kurze Borsten, von denen die 2 proximalsten besonders kurz, ausserdem dunkel und zahnförmig sind. Hypandrium mit 2 gelben, kräftigen, aber kurzen Borsten von ca.  $\frac{1}{3}$  Hypandriumlänge (5 ♂♂ untersucht).

Körperlänge: ♀ (4) 2,1—2,5 mm, ♂ 1,5—1,9 mm,

Flügelänge: ♀ (4) 1,8—2,1 mm, ♂ 1,5—1,7 mm.

Innere Körpermerkmale: Vordere Arme der Malpighischen Gefässe frei, hintere Arme terminal sich berührend, ohne Bildung eines durchgehenden Lumens. Die Stiele sind halb so lang wie die freien Gabelarme. Hoden dunkel orange, fast bräunlich rot, beim Sezieren hellen sie rasch auf und werden orange. Die proximalen Teile sind schlauchförmig, auf ihrer ganzen Länge fast gleich stark, sich nach distal nur schwach verengend; sie sind im basalen Fünftel miteinander verklebt, aber nicht verdickt. Distale Teile verkehrt keulenförmig. Spermatheken klein, kugelig, graubraun, in grossen Epithelkugeln. Ventrales Receptaculum fingerförmig, kräftiger und etwas länger als die Spermathekenstiele.

Eier mit sieben bis neun (meist sieben) dünnen, fadenförmigen Filamenten von  $1\frac{1}{8}$  Eilänge.

Vorkommen: über Früchten von *Elaeis guineensis*, Plantage bei Abidjan (S. 8), sehr selten über Palmsaft (Abidjan).

Typus (♂) und Paratypen (2 ♀♀, 3 ♂♂) von Abidjan sowie Präparat 150 deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich.

### *Drosophila agamse* n. sp.

(Agámse = dünn auf gouro.)

♀, ♂. Arista mit kleiner Endgabel und oben 4, unten 2 (ausnahmsweise 3) Strahlen. Alle oberen Strahlen sind distal nach vorn gekrümmt, die proximalen am stärksten. Zweites Fühlerglied gelbbraun, dorsal graubraun verdunkelt; drittes Fühlerglied graubraun,  $1\frac{2}{5}$  mal so lang wie breit, ziemlich lang behaart (etwa so lang wie bei *D. fima*, Abb. 169, S. 166). Stirn vorne  $\frac{2}{5}$  Kopfbreite, =  $1\frac{1}{8}$  mal so breit wie in der Mitte hoch, nach hinten sich nur wenig verbreiternd, im vorderen Drittel gelbbraun, dahinter hell graubraun, schwach seidenglänzend. Die Orbitalleisten und das gleichseitige Stirndreieck heben sich durch Bereifung von der Stirn ab, beide erreichen fast die helle, vordere Stirnpartie. Ozellen rötlichbraun. Erste Orbitale  $\frac{2}{3}$  der dritten. Zweite Orbitale ausserhalb der ersten stehend, halb so lang wie diese. Postvertikale gekreuzt. Zwei lange Ozellare, ca. 12 Frontalhaare. Gesicht graubraun. Carina schmal, unten wenig breiter als oben, gerundet bis abgeflacht. Eine grosse Oralborste. Taster (Abb. 148) schlank, hell graubraun, mit einer kleinen Apikalborste und zwei bis vier Lateral-

borsten von abnehmender Länge, von denen die erste die längste Tasterborste ist. Wangen hell graubraun, glänzend, in der Mitte  $\frac{1}{12}$  des längsten Augendurchmessers breit, hinten zurückweichend und mit zwei längeren Borsten.

Mesonotum und Skutellum braun, graugelb bereift, fein geraucht, wenig glänzend. Sechs Reihen Akrostichalhaare. Zwei Präskutellarborsten. Vordere Skutellare parallel bis divergent, hintere gekreuzt. Pleuren oben dunkler graubraun als das Mesonotum, unten hell graubraun. Zwei Humeralborsten, von denen die untere die längere ist. Vordere Sternopleurale 0,5—0,7 der hinteren, mittlere 0,4—0,6 der hinteren. Über der Basis der Vordercoxen steht eine feine Propleurale. Distales Halterenglied graugelb. Beine braun. Deutliche Apikalborsten an den Tibien des zweiten Beinpaares, Präapikale an den Tibien aller drei Beinpaare. Flügel hell graubräunlich, Adern gelbbraun. Zwei Borsten vor dem distalen Costalbruch. Kräftige Borsten auf 61—70% des dritten Costal-Abschnitts. Costal-Index 1,5—1,7; 4th vein-Index 2,1—2,6; 4c-Index 1,4—1,7; 5x-Index 1,9—2,4.

Abdominaltergite mit gelber, ziemlich glänzender Basis und graubraunen, bereiften, breiten Hinterrandbinden. Diese Binden sind auf dem zweiten bis vierten Tergit in der Mitte mehr oder weniger deutlich unterbrochen oder ausgebuchtet, und erreichen auf den Körperseiten die Tergitvorderränder. Sternite graugelb, breit rechteckig. Vaginalplatte hellbraun, spitz vorstehend, mit 17—19 schlanken Randborsten. Genitalbogen dorsal mit 3, an jeder Spitze mit 7—10 Borsten. Analplatte mit 21—23 Borsten; auf dem ventralen Ende sind sie fein und ventralwärts gerichtet. Forceps mit 13—14 braunen, kurzen, zylindrischen Zähnen. Die distalen 3—4 sind schlanker, länger und heller, sie gehören wahrscheinlich der Distalgruppe an, stehen aber in gleicher Reihe wie die Zähne. Auf der Innenseite des Forceps stehen 2 kurze, feine Feldborsten. Hypandrium mit 2 langen Borsten (2 ♂♂ untersucht).

Körperlänge: ♀ 1,9—2,5 mm, ♂ (7) 1,7—2,3 mm,

Flügelänge: ♀ 1,7—2,0 mm, ♂ (7) 1,5—1,9 mm.

Innere Körpermerkmale: die Malpighischen Gefäße sind relativ kurz und dick, die vorderen haben freie Enden, die hinteren sind terminal einander genähert, ohne Bildung eines durchgehenden Lumens. Vordere und hintere Gefäße sitzen auf langen Stielen, die so lang oder etwas länger sind als die freien Gabelarme. Hoden gelblich weiss bis hell graugelb. Proximale Teile schlauchförmig, im basalen Drittel miteinander verschmolzen. Distale Teile verkehrt keulenförmig, kurz. Samenpumpe ohne Divertikel. Spermatheken klein, kugelig, hell graubraun. Ventrales Receptaculum kurz, fingerförmig, so lang wie die Spermathekenstiele.

Eier mit fünf bis sechs fadenförmigen Filamenten, die etwa so lang sind wie das Ei selbst.

Vorkommen: die Art kommt nicht auf ausgelegten Fruchtköder. Sie wurde gefangen mit dem Streifnetz über am Boden liegenden Früchten der Oelpalme (*Elaeis guineensis*), VII.1951, Sekundärwald bei Abidjan (der

Kropf und das Rectum aller Tiere waren gefüllt mit dem orangen, öligen Saft der kleinen Palmfrüchte); im gleichen Wald auch auf *Raphia*-Strunk (IX.1951).

Typus (♂), Paratypen (3 ♀♀, 2 ♂♂) von Abidjan sowie Präparat 148 deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich.

*Drosophila mokonfim* n. sp.

(Moconfim = Neger auf djoula.)

♀, ♂. Arista mit grosser Endgabel und oben 4, unten 2 langen Strahlen (ausnahmsweise oben 5, unten 3 Strahlen). Alle oberen Strahlen sind distal nach vorn gebogen. Zweites und drittes Fühlerglied braun, drittes dorsal und apikal dunkel graubraun,  $1\frac{3}{5}$  mal so lang wie breit, fein und kurz behaart. Stirn vorne  $\frac{1}{3}$  Kopfbreite, nach hinten sich wenig verbreiternd, im vorderen Drittel braun, matt. In den oberen  $\frac{2}{3}$  der Stirn finden sich die breiten Orbitalleisten, das gleichseitige, grosse Stirndreieck und die schmalen Stirnstriemen. Das Stirndreieck reicht vorne bis zum hellen Stirnteil, die Orbiten reichen noch etwas weiter nach vorn. Die Stirnstriemen sind wenig glänzend und dunkelbraun, die Orbiten und das Stirndreieck sind scharf abgegrenzt, stark glänzend und tiefschwarz mit Blaugrünschimmer. Zweite Orbitale  $\frac{1}{2}$  der ersten oder  $\frac{1}{3}$  der zweiten. Die Distanz zwischen der ersten und dritten Orbitale ist halb so gross wie die Distanz zwischen der dritten Orbitalen und inneren Vertikalen. Postvertikale gekreuzt. Ca. 16 Frontalhaare stehen teils am vorderen Stirnrand, teils V-förmig angeordnet dahinter, wobei etwa 4 auf den dunkelbraunen Stirnstriemen stehen. Nur eine starke Oralborste. Gesicht dunkelbraun. Carina oben sehr schmal, in der unteren Hälfte wenig verbreitert, nasenförmig vorstehend, gleichmässig gerundet, bis fast zur Oberlippe reichend. Clypeus, Taster und Rüssel dunkel graubraun. Taster in der distalen Hälfte mit ca. 5 Lateralborsten, von denen die zweitäusserste (subapikale) die längste ist. Wangen dunkelbraun, vorne und hinten gleich schmal, hinten mit 2 längeren Borsten;  $\frac{1}{10}$  des längsten Augendurchmessers breit. Augen bräunlich rot, kurz und spärlich behaart.

Mesonotum und Pleuren stark glänzend, Skutellum fein lederartig, weniger glänzend. Ganzer Thorax tief schwarz, Mesonotum und Skutellum mit Blauschimmer. Pleuren mit Blaugrünschimmer. Das Mesonotum ist, von der Seite gesehen, stark gerundet. Das Skutellum ist in der vorderen Hälfte etwas eingedrückt, in der hinteren Hälfte stark gewölbt.

Auf der Höhe der vorderen Dorsozentralen 6 Akrostichalhaare, weiter vorne 8 Reihen. Die letzten beiden Akrostichalhaare stehen wenig hinter den hinteren Dorsozentralen und sind deutlich verlängert, erreichen aber mit ihren Spitzen den Skutellumrand nicht. Vordere Skutellarborsten divergent, hintere gekreuzt. Zwei Humeralborsten, die untere stärker als die obere. Unmittelbar über den Vordercoxen steht

eine feine Propleuralborste. Sterno-Index ca. 0,8; eine mittlere Sterno-pleuralborste vorhanden, die fast so lang ist wie die vordere. Vordercoxen, Femora der vorderen und mittleren Beinpaare, sowie distale Hälfte der Femora des hinteren Beinpaares schwarzbraun, übrige Partien der Beine mehr oder weniger blass gelbbraun. Apikalborsten an den Tibien des ersten und zweiten Beinpaares, Präapikale an den Tibien aller drei Beinpaare. Letztes Halterenglied weisslich. Flügelfläche bräunlich, Adern hell gelbbraun. Zwei Borsten vor dem distalen Costalbruch, der erste Costal-Abschnitt ist apikal schwach verdunkelt. Kräftige Borsten auf 65—75% des dritten Costal-Abschnitts. Costal-Index 1,5—1,7; 4th vein-Index 2,3—2,8; 4c-Index 1,4—1,8; 5x-Index 2,1—2,6.

Abdominaltergite der ♂♂ uniform tiefschwarz mit Violettsschimmer. Tergite I bis III dorsal fein geraut und wenig glänzend, die Seiten dieser Tergite, sowie die Tergite V bis VII glatt, stark glänzend. Sternite klein, die vorderen farblos, die hinteren immer dunkler werdend, der letzte Sternit schwarzbraun.

♀: Bezüglich Farbe und Glanz wie beim ♂, jedoch auf Tergit III und IV weisslich gelbe Vorderrandzonen, die paramedian am breitesten sind, aber die Tergitseiten nicht erreichen. Erster Tergit in der Mitte weisslich, nur an den Seiten grau, zweiter Tergit mit einer schmalen, medianen Aufhellung. Alle Sternite, bis auf den letzten, hellgrau bis farblos. Vaginalplatte (Abb. 140) vorstehend, braun, mit 12—13 kräftigen, braunen Randborsten (5 ♀♀ untersucht). Genitalbogen dorsal mit 4—5 Borsten, an der Spitze mit 8—10 Borsten. Analplatte mit 17—20 Borsten. Forceps ähnlich wie bei *D. dibi*, mit einer Reihe von 10 kleinen Zähnen, mediodistal mit 1—2 kurzen Borsten, auf der Innenseite mit einer kurzen Feldborste. Hypandrium mit 2 langen Borsten (5 ♂♂ untersucht).

Körperlänge: ♀ 2,2—2,5 mm, ♂ 1,9—2,3 mm.

Flügelänge: ♀ 1,7—2,1 mm, ♂ 1,5—1,8 mm.

Innere Körpermerkmale: Die vorderen Malpighischen Gefässe sind relativ kurz und haben freie Enden; der gemeinsame Stiel beträgt etwa  $\frac{1}{3}$  der Gesamtlänge; die Gabelarme sind in ihrem distalen Drittel zurückgebogen. Hintere Malpighische Gefässe mit sich berührenden Enden, ohne durchgehendes Lumen; Stiele  $\frac{2}{5}$  der Gesamtlänge. Hoden bräunlich-orange, nicht spiralisiert. Proximaler Teil schlauchförmig, die distalen  $\frac{2}{5}$  abgewinkelt; distaler Teil elliptisch. Die Paragonien sind relativ gross, grösser und dicker als die Hoden, V-förmig gebogen. Samenpumpe relativ klein, sehr weit distal, ohne Divertikel. Spermatheken (Abb. 145) dunkelbraun, oval. Ventrals Receptaculum schlauchförmig, unspiralisiert, etwa so lang wie die Spermathekenstiele.

Eier mit 6 bis 9 dünnen, fadenförmigen Filamenten von  $\frac{3}{4}$ — $\frac{9}{10}$  Eilänge.

Vorkommen: selten über Fruchtköder, etwas häufiger über gefällten Bäumen und wildwachsenden Früchten (Tab. 2); an allen Fangplätzen.

Typus (♂), Paratypen (3 ♀♀, 2 ♂♂), sowie Präparate 17, 19, 22 und 151 deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich.

*Drosophila triangulifer* Lamb, 1914.*Drosophila triangulifera* Lamb. Duda 1940.

♀, ♂. *D. triangulifer* unterscheidet sich von *D. mokonfim* in folgenden Merkmalen:

Arista mit Endgabel und oben 3 bis 4, unten 2 Strahlen. Der basale obere Strahl ist distal nach vorne gebogen. Orbiten schmaler, den Augenrändern anliegend.

Mesonotum braunschwarz, ohne Blauschimmer. Zwischen den vorderen Dorsozentralen acht Reihen Akrostichalhaare. Vordere Skutellare parallel. Auch die Femora des hinteren Beinpaares sind auf ihrer ganzen Länge schwarzbraun. Tibien und Tarsen aller Beinpaare braun. Flügel kürzer und breiter, heller bräunlich. Kräftige Borsten auf 69—77% des dritten Costal-Abschnitts. Costal-Index 1,2—1,6; 4th vein-Index 2,2—2,7; 4c-Index 1,5—1,8; 5x-Index 2,0—2,7.

Alle Abdominaltergite einschliesslich des ersten uniform schwarz. Alle Sternite schwärzlich. Vaginalplatte (Abb. 141) distal schmaler und mit längeren Randborsten. Genitalbogen, Analplatte und Forceps ähnlich wie bei *D. moronu*. Borsten: Genitalbogen dorsal 4, Spitze 10 bis 11; Analplatte 24—25, von denen eine Gruppe auf dem ventralen Ende kurz, fast dornförmig ausgebildet und ventralwärts gerichtet ist. Forceps mit 7—8 kleinen, schwarzen Zähnen, mit einer mediodistalen, kurzen Borste und auf der Innenseite einer längeren Feldborste. Hypandrium mit 2 langen Borsten (2 ♂♂ untersucht).

Körperlänge: ♀ (8) 2,0—2,5 mm, ♂ (4) 1,8—2,0 mm,

Flügelänge: ♀ (8) 1,5—1,9 mm, ♂ (4) 1,6—1,7 mm.

Innere Körpermerkmale: Stiele der Malpighischen Gefässe so lang wie die Gabelarme. Hoden braun, nicht spiralisiert. Die proximalen Teile sind im basalen Drittel erweitert und haften aneinander. Distale Teile verkehrt keulenförmig. Spermatheken hellbraun.

Eier leicht aber deutlich gelblich, mit sieben fadenförmigen Filamenten von halber Eilänge.

Diskussion. — Die von mir untersuchten Individuen stimmen nicht ganz überein mit der Originalbeschreibung: LAMB schreibt nichts über die Färbung der Tibien, so dass geschlossen werden könnte, sie seien weisslich wie die Tarsen. Weiter soll *D. triangulifer* 6 Reihen Akrostichalhaare haben, und die Stirn ist orange. DUDA (1940) untersuchte ein Belegexemplar und beschreibt die Tibien als gelb, während er 8 Reihen Akrostichalhaare zählt. Die Flügelindices, nach Fig. 28 in LAMB berechnet, passen genau zu den von mir berechneten Werten.

Vorkommen: *D. triangulifer* erwies sich als ökologisch getrennt von *D. mokonfim*; sie wurde fast ausschliesslich auf frisch gefällten und ent-rindeten Baumstämmen festgestellt, vor allem über Tiaman (*Entandrophragma angolense*), zusammen mit Arten von *Chymomyza*. M'Bettie, IX.1951 und Bimbresso, X.1951.

Belegmaterial (4 ♀♀, 2 ♂♂ von M'Bettie, 1 ♀ von Bimbresso; Präparat 152) deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich.

*Drosophila moronu* n. sp.

(Moronú = Stamm der Elfenbeinküste.)

♀, ♂. Arista mit grosser Endgabel und oben 4, unten 2 langen Strahlen. Die proximalen 2 oberen Strahlen sind in ihrem distalen Viertel nach vorne gebogen. Zweites Fühlerglied gelbbraun, drittes gleichfarbig, wenig länger als breit, kurz behaart. Stirn vorne  $\frac{1}{3}$  bis  $\frac{2}{5}$  Kopfbreite, nach hinten sich verbreiternd, matt, vorderes Drittel hell gelbbraun, dahinter dunkelbraun. Orbiten glänzend, dunkelbraun, vorne wenig von den Augenrändern abweichend. Das gleichseitige Stirndreieck reicht zusammen mit den Orbiten bis zu der vorderen, hellen Stirnzone, es ist schwarz und glänzt noch stärker als die Orbiten. Erste Orbitale knapp  $\frac{9}{10}$  der dritten, zweite Orbitale feiner,  $\frac{1}{2}$  der dritten. Post-vertikale gekreuzt. Hinter der Bogennaht stehen drei bis fünf Frontalhaare, dahinter sind acht bis zehn weitere Frontalhaare mehr oder weniger gleichmässig in zwei divergierenden Reihen angeordnet. Carina oben sehr schmal, unten mässig verbreitert, gerundet, nasenförmig vorstehend, nicht ganz bis zur Oberlippe reichend. Gesicht hell graubraun. Eine starke Oralborste, die dahinterstehenden sind viel feiner und etwa ein Drittel so lang wie die erste. Taster und Rüssel hell gelbbraun. Taster schlank, keulenförmig, Innenkante konkav; in der distalen Hälfte stehen vier Lateralborsten, von denen die zweite die längste, die dritte die zweitlängste ist. Wangen hell graubraun, hinten stark zurückweichend, hinten  $\frac{1}{11}$  des längsten Augendurchmessers breit. Augen dunkel bräunlich rot, dicht und kurz behaart.

Mesonotum ziemlich glänzend, etwas bereift, schwarz, mit schwachem Blauschimmer. Skutellum fein lederartig gerunzelt, schwarz. Das Mesonotum ist seitlich oberhalb der Quernaht aufgehellt, dunkelbraun, die Pleuren sind gelbbraun bis schwarzbraun. Acht Reihen Akrostichalhaare. Zwei kleine, aber deutliche Präskutellare. Vordere Skutellare konvergierend. Zwei Humerale, von denen die untere die stärkere und längere ist. Drei grosse Sternopleurale, von denen die beiden vorderen gleich lang sind. Sterno-Index 0,7. Unmittelbar über den Vordercoxen steht eine feine Propleuralborste. Beine graugelb bis gelbbraun. Distales Halterenglied weisslich. Apikalborsten auf dem ersten und zweiten Beinpaar, Präapikale auf den Tibien aller drei Beinpaare. Flügelfläche gelblich, Adern gelbbraun. Zwei Borsten vor dem distalen Costalbruch.

Kräftige Borsten auf 62—72% des dritten Costal-Abschnitts. Costal-Index 1,3—1,7; 4th vein-Index 2,2—2,8; 4c-Index 1,3—1,8; 5x-Index 2,0—2,6.

Abdominaltergite der ♂♂ dunkelbraun bis schwarz; blassgelb sind der erste Tergit und eine breite, basale Medianpartie auf dem zweiten bis vierten Tergit. Der zweite Tergit ist in einer breiten Medianpartie ganz hell, während die dunkle Hinterrandbinde des dritten Tergits median nur schmal aufgehellt ist. Die Basalhälfte der Tergite sowie die Tergitseiten sind stark glänzend, die distalen Tergithälften sind matt.

Abdominaltergite der ♀♀ blass gelb mit dunkelbraunen bis schwarzen Hinterrandbinden, die auf dem zweiten Tergit in der Medianen sehr breit unterbrochen sind, auf dem dritten Tergit schmaler und auf dem vierten Tergit in der Medianen nur noch sehr undeutlich aufgehellt sind. Erster Tergit ganz hell. Die schwarzen Hinterrandbinden erreichen die Seitenränder der Tergite nicht ganz. Die gelben, vorderen Tergithälften sind glänzend, die hinteren, dunklen Hälften sind matt. Vaginalplatten ähnlich wie bei *D. mokonfim*, braun, mit ca. 10 gelbbraunen Randborsten. Genitalbogen dorsal mit 4, an der Spitze mit 8—11 Borsten. Analplatte mit 25—26 Borsten; auf dem ventralen Ende sind die Borsten klein und nach ventral gerichtet. Forceps mit 7—8 hellbraunen Zähnen, mit 2 mediodistalen, kurzen Borsten und 1—2 Felddorsten auf der Innenseite. Hypandrium mit 2 langen Borsten (4 ♂♂ untersucht).

Sternite klein, farblos.

Körperlänge: ♀ 1,9—2,6 mm, ♂ 1,6—2,2 mm,

Flügelänge: ♀ 1,7—1,9 mm, ♂ 1,5—1,8 mm.

Innere Körpermerkmale: vordere Malpighische Gefäße mit freien Enden, hintere Arme terminal genähert, ohne durchgehendes Lumen. Die vorderen und hinteren Gefäße sitzen auf langen Stielen, die etwas länger sind als die Gabelarme. Hoden blass orange, nicht spiralisiert. Proximale Teile schlauchförmig, in ihrer basalen Hälfte parallel zueinander verlaufend. Distale Teile elliptisch bis verkehrt und kurz keulenförmig. Paragonien gross, länger als die Hoden, V-förmig. Samenpumpe weit distal, klein, ohne Divertikel. Spermatheken dunkelbraun, kugelig. Ventrals Receptaculum fingerförmig, kürzer als die Spermathekenstiele.

Eier mit fünf, sechs oder sieben fadenförmigen Filamenten von ca.  $\frac{9}{10}$  Eilänge.

Vorkommen: gefangen Ende Juli 1951 mit Streifnetz über Früchten von *Conopharyngia durissima* (S. 8) die auf dem Waldboden lagen, im Reservat Banco.

Verwandtschaft: die Art gehört zum Subgenus *Pholadoris* und ist möglicherweise synonym mit *D. pallipes* Lamb 1914 (vgl. S. 136) = *lambi* Duda 1940.

Typus (♂), Paratypen (4 ♀♀, 3 ♂♂) von Reservat Banco sowie Präparat 153 deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich.

*Drosophila lambi* Duda, 1940.*Drosophila pallipes* Lamb, 1914 (Homonym, Duda 1940.)

♀, ♂. Die Art gleicht *D. mokonfim*, auch fast alle inneren Körpermerkmale sind identisch, doch bestehen folgende Unterschiede:

Arista mit Endgabel und oben 4 bis 5 (meist 4), unten 2 bis 3 (meist 2) Strahlen. Zweites Fühlerglied und vorderstes Stirndrittel gelbbraun. Stirn vorn  $\frac{2}{5}$  bis  $\frac{1}{2}$  Kopfbreite. 10 bis 15 Frontalhaare. Gesicht hell graubraun. Clypeus graubraun. Taster und Rüssel bräunlich gelb. Wangen braun,  $\frac{1}{12}$  des längsten Augendurchmessers breit. Augen schwärzlich rot mit grünlichem Schimmer.

Mesonotum fein gerauht oder behaart, glänzend. Pleuren schwarzbraun, kaum glänzend. Vordere Skutellaren parallel bis divergent. Beine mit Coxen bräunlich gelb. Kräftige Borsten auf 64—71% des dritten Costal-Abschnitts. Costal-Index 1,2—1,8; 4th vein-Index, 2,3—2,8; 4c-Index 1,3—2,0; 5x-Index 2,0—2,5.

Zweiter bis fünfter Tergit vorne glänzend, hinten matt, ganzer sechster Tergit stark glänzend. Sternite farblos, der letzte graubraun. Vaginalplatte dunkelbraun. Genitalbogen dorsal mit 6—7, an der Spitze mit 8—11 Borsten. Analplatte mit 22—28 Borsten; auf dem ventralen Ende sind sie kurz und ventralwärts gerichtet. Forceps mit 7—9 Zähnen, die in der Form von proximal bis distal gleich variieren wie bei *D. senufo*, ausserdem mit 1—2 kurzen, mediodistalen Borsten und auf der Innenseite 2—3 (meist 2) langen Feldborsten. Hypandrium mit 2 Borsten, die etwas länger sind als das Hypandrium selbst (4 ♂♂ untersucht).

Verglichen mit den Verhältnissen bei *D. senufo* (Abb. 135) weicht *D. lambi* unter anderem in folgendem ab: unterer Rand der Genitalbogenspitze frei von Pilosität. Brücke nur mit medianer Verdickung, jedoch ohne dorsalen Fortsatz. Die Verdickungsleiste am ventralen Ende der Analplatten fehlt.

Körperlänge: ♀ 2,0—2,5 mm, ♂ 1,6—2,0 mm,

Flügelänge: ♀ 1,6—2,1 mm, ♂ 1,5—1,8 mm.

Verwandtschaft: Die Art besitzt auch die kleine Propleuralborste und gehört zum Subgenus *Pholadoris*; sie ist möglicherweise nicht mit aller Sicherheit identifizierbar mit *D. pallipes* Lamb 1914 = *lambi* Duda 1940 (vgl. auch S. 135).

Vorkommen: über Humus, abgeschälten Bäumen und über Früchten im Urwald bei M'Bettie, teils ziemlich häufig. Die Art kommt in wenigen Streiffängen zusammen mit *D. mokonfim* vor, die bei M'Bettie selten ist. Weiter über Orangen in Hausnähe, Plantage bei Adzopé und über gelben Beeren auf dem Waldboden im Reservat Banco.

Belegmaterial (3 ♀♀, 4 ♂♂ von M'Bettie; 1 ♀ von Abidjan; 2 ♀♀, 4 ♂♂ von Adzopé; Präparat 154) deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich.

*Drosophila senúfo* n. sp.

(Senúfo = Negerstamm der Elfenbeinküste.)

♀, ♂. Arista mit kleiner Endgabel und oben 4, unten 2 (ausnahmsweise 3) Strahlen. Zweites Fühlerglied rötlichbraun, dorsal schwärzlich. Drittes Fühlerglied graubraun, etwa zweimal so lang wie breit, fein, behaart. Stirn vorne  $\frac{2}{5}$  Kopfbreite, = so breit wie in der Mitte hoch, nach hinten sich kaum verbreiternd, fein geraucht, seidig schimmernd, schwarz. Oberhalb der Bogennaht ist die Stirn bei jüngeren Exemplaren unscharf begrenzt schwärzlich rotbraun. Die Orbitalleisten sind schmal, etwas gröber geraucht als die Stirn und ganz wenig stärker glänzend. Das grosse Ozellendreieck glänzt stärker als die Orbiten, aber nicht so stark wie bei *D. lambi*; es reicht bis zum vorderen Stirnviertel, die Orbiten noch etwas weiter. Erste und dritte Orbitale gleich lang, zweite ausserhalb der ersten stehend, feiner, ca.  $\frac{2}{5}$  der anderen beiden. Postvertikale gekreuzt. Einige Frontalhaare im vorderen, mittleren Stirnbereich, sie sind wegen der schwarzen Stirnfarbe kaum zählbar. Gesicht graubraun. Carina schmal, oben mit flachem Rücken, unten gerundet, bis zur Oberlippe reichend. Oberlippe dunkel graubraun, Clypeus schwarz, Taster und Rüssel bräunlich gelb. Nur eine grosse Oralborste. Taster mit einem kleinen Apikalhaar, dahinter mit einem längeren, nach aussen gerichteten Lateralhaar, weiter hinten mit einem etwas kürzeren Haar. Wangen dunkel graubraun, vorne und hinten gleich breit, =  $\frac{1}{12}$  des längsten Augendurchmessers. Augen dunkelrot, kurz und dicht behaart.

Mesonotum schwarz, mit leichtem Bronceschimmer, etwas glänzend, feinst geraucht oder bereift. Skutellum schwarz, matt. Acht Reihen Akrostichalhaare. Zwei sehr kleine Präskutellare wie bei *D. lambi*. Vordere Skutellare konvergierend. Zwei Humeralborsten. Pleuren schwarzbraun, etwas bereift, kaum glänzend. Vordere Sternopleurale 0,65 der dritten, mittlere Sternopleurale 0,75 der dritten. Beine mit den Coxen bräunlich gelb. Apikalborsten auf den Tibien der ersten und zweiten Beinpaare, Präapikale auf den Tibien aller drei Beinpaare. Flügelfläche farblos, Adern braun. Zwei Borsten vor dem distalen Costalbruch. Kräftige Borsten auf 65—75% des dritten Costal-Abschnitts. Costal-Index 1,1—1,6; 4th vein-Index 2,0—2,4; 4c-Index 1,2—1,7; 5x-Index 1,7—2,2.

Abdominaltergite der ♂♂ uniform schwarz. Bei ♀♀ und bei jüngeren ♂♂ ist der erste Tergit gelbbraun und die folgenden Tergite sind zunehmend dunkler werdend dunkelbraun. Der zweite Tergit hat in der Medianlinie eine unscharf begrenzte Aufhellung. Bei ♀♀ und ♂♂ sind die Seitenränder aller Tergite farblos. Dieser farblose Saum ist bei einigen Tieren relativ breit, bei anderen schmal, kaum erkennbar. Die Breite dieses Saums ist wahrscheinlich nicht abhängig vom Alter des Tieres. Sternite klein, annähernd quadratisch, farblos. Vaginal-

platte (Abb. 142) breit gerundet, braun, glänzend. Genitalbogen dorsal mit 2—4, an der Spitze (Abb. 135) mit 7—10 Borsten. Die feinen Haare, die Genitalbogen und Analplatte überziehen, sind auf der Genitalbogen-Spitze zottig lang. Analplatte mit 29—31 Borsten; an der ventralen Schmalseite sind die Analplatten mit einander verbunden und lateral nach innen umgebogen oder durch eine Chitinleiste verstärkt. Forceps in eine Ausbuchtung des Genitalbogens eingelassen, mit 11—14 schwarzbraunen, zylinderförmigen Zähnen, welche distalwärts schlanker werden und ohne scharfe Grenze in die Distalgruppe (1—3 Borsten) übergehen. Auf der Innenseite stehen 4—6 lange Feldborsten. Brücke mit einem kleinen, medianen Fortsatz nach dorsal. Hypandrium mit 2 feinen Borsten, die nur etwa  $\frac{4}{5}$  so lang sind wie das Hypandrium selbst.

Körperlänge: ♀ 1,6—2,2 mm, ♂ 1,4—1,9 mm,

Flügelänge: ♀ 1,5—1,8 mm, ♂ 1,3—1,6 mm.

Innere Körpermerkmale: Vordere Arme der Malpighischen Gefässe mit freien Enden, hintere Arme terminal sich berührend ohne Bildung eines durchgehenden Lumens. Hoden weisslich gelb, proximale Teile auf ihrer ganzen Länge etwa gleich dünn, basal nur ein kurzes Stück miteinander verwachsen. Spermatheken klein, kugelig, dunkelbraun. Ventrals Receptaculum etwa so lang wie die Spermathekenstiele.

Eier mit vier fadenförmigen Filamenten von  $\frac{3}{5}$  Eilänge.

Vorkommen: über Strünken von gefällten Palmen (Tab. 2), M'Bettie, VIII.1951.

Typus (♂), Paratypen (4 ♀♀, 3 ♂♂) sowie Präparat 155 deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich.

### *Drosophila adyukru* n. sp.

(Adjoukrou = Stamm der Elfenbeinküste.)

2 ♀♀. Arista mit grosser Endgabel und oben 4 bis 5, unten 2 Strahlen. Zweites Fühlerglied hellbraun, drittes schwärzlich braun, wenig länger als breit, fein und kurz behaart. Ganze Stirn stark glänzend, vorderes Drittel braun, nach hinten dunkler werdend, Scheitel schwarz. Das grosse Stirndreieck ist scharf begrenzt, schwarz und wie die Orbiten noch stärker glänzend als die übrige Stirn. Das Stirndreieck reicht bis etwas vor die Stirnmitte. Die Orbiten weichen kaum von den Augenrändern nach innen ab und reichen bis zum vorderen  $\frac{1}{5}$  der Stirne. Die Bogennaht ist beidseits oberhalb des zweiten Antennengliedes dachartig vorgezogen. Nur zwei Orbitalen vorhanden, beide rekliniert. Die erste Orbitale steht genau an dem Platz, wo bei anderen *Drosophila*-Arten die erste reklinierte Orbitale steht, nämlich nahe am Augenrand, weit vorn auf den Orbiten und dort, wo die Aussenränder der Orbiten nach innen vom Augenrand abweichen; sie ist  $\frac{1}{3}$  so lang wie die hintere. Die hintere Orbitale ist fast so lang wie die inneren Vertikalborsten. Postvertikale gross, gekreuzt. Zwei grosse Ozellare, die den Stirn-

vorderrand erreichen. Etwa vier Frontalhaare im mittleren, vorderen Stirnbereich. Gesicht glänzend, dunkel graubraun bis schwärzlich braun. Carina matt, hell graubraun, oben zwischen den ersten Antennengliedern stark eingengt, darunter verbreitert, aber doch relativ schmal, gerundet, auf die oberen  $\frac{3}{4}$  des Gesichts beschränkt. Clypeus schwarzbraun, glänzend, Rüssel hell graubraun. Taster kolbenförmig, etwas gebogen, schwärzlich braun, im apikalen Viertel mit drei Borsten, von denen die vorderste etwa halb so lang ist wie die anderen beiden. Eine starke Oralborste, die folgenden Oralen sind viel feiner und etwa  $\frac{1}{3}$  so lang wie die erste. Wangen hinten mit zwei längeren Borsten, vorne und hinten  $\frac{1}{6}$  des längsten Augendurchmessers breit. Augen dunkelrot, spärlich behaart.

Mesonotum schwarz, stark glänzend. Skutellum schwarz, weniger glänzend als das Mesonotum, lederartig gerunzelt, von vorne gesehen mit Bronceschimmer. Pleuren dunkel schwarzbraun bis schwarz, stark glänzend. Zwei Paare Dorsozentrale, die vorderen sind etwa halb so lang wie die hinteren. Acht Reihen Akrostichalhaare. Keine Präskutellare. Vordere Skutellare halb so lang wie die hinteren, konvergierend, hintere gekreuzt. Zwei Humerale, die untere stärker als die obere. Sterno-Index ca. 0,8. Eine mittlere Sternopleurale ist fast so lang wie die vordere. Eine feine Propleuralborste vorhanden. Distales Halterenglied fast weiss. Beine braun, alle Femora schwarz. Apikalborsten an den Tibien des ersten und zweiten Beinpaares, Präapikalborsten auf den Tibien aller drei Beinpaare. Flügelfläche farblos, Adern braun. Zwei Borsten vor dem distalen Costalbruch, Kräftige Borsten auf 72—74% des dritten Costal-Abschnitts. Costal-Index 1,6—1,7; 4th vein-Index 2,1—2,3; 4c-Index 1,3—1,5; 5x-Index 1,7—1,8 (2 Flügel gemessen).

Abdominaltergite uniform schwarzbraun oder schwarz; die ersten vier Tergite sind fein gerunzelt und glänzen kaum, die folgenden Tergite glänzen stark. Sternite klein, quadratisch, farblos, das distalste graubraun. Vaginalplatte (relative Länge in Abb. 143) ähnlich wie bei *D. saba*, wenig vorstehend, mit 15—16 gelben, schlanken, ziemlich langen Rand- und Feldborsten.

Körperlänge: 1 ♀ 2,4 mm.

Flügelänge: 1 ♀ 2,2 mm.

Innere Körpermerkmale: Spermatheken birnförmig, dunkel graubraun. Das distalste Stück der Stiele ist wie bei *D. mbettie* (Abb. 156) stark chitiniert und dunkel wie die Spermathekenkapsel.

Verwandtschaft: Mit Ausnahme der fehlenden proklinierten Orbitalen sind alle Merkmale *Drosophila*-typisch ausgebildet. *D. adyukru* gehört zum Subgenus *Pholadoris*.

Vorkommen: 1 ♀ im Wald bei der Plantage bei Abidjan, Mitte Juli 1951. 1 ♀ im Reservat Banco, Ende Juli 1951.

Typus (♀, von Abidjan) und Paratypus (♀, Reservat Banco) sowie Präparat 158 deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich.

*Drosophila pugionota* de Meijere 1914.*Pugiodrosophila* Duda 1924.

♀, ♂. Arista mit Endgabel und oben 3 bis 4 (meist 3), unten 2 bis 3 (meist 2) Strahlen. Alle unteren und oberen Strahlen sind distal stark nach vorne gebogen. Zweites Fühlerglied hellbraun, drittes graubraun,  $1\frac{1}{3}$  mal so lang wie breit, kurz behaart. Stirn vorne knapp halb so breit wie der Kopf, = so lang wie in der Mitte hoch, nach hinten sich kaum verbreiternd. Die ganze Stirn ist lederartig gerunzelt und stark seidenglänzend, im vorderen Drittel ist sie braun, dahinter dunkelbraun bis schwarzbraun. Die Orbitalleisten heben sich kaum von der Stirne ab, von oben gesehen sind sie kaum merklich grau bereift. Stirndreieck schmal, fast schwarz, kaum erkennbar, wie die Orbitalleisten vorn bis zum helleren Stirndrittel reichend. Vordere Orbitale  $\frac{9}{11}$  so lang wie die dritte. Die zweite Orbitale ist viel feiner, sie steht ausserhalb der ersten und auf gleicher Höhe wie sie und ist halb so lang wie die dritte Orbitale. Bei einem Teil der Männchen 31% in M'Bettie ist die vorderste Orbitale nur wenig prokliniert oder steht sogar senkrecht auf der Stirn, zudem ist sie verdickt. Das Merkmal ist (bezüglich Stärke und Stellung der Borste) verschieden expressiv. Zwei Individuen wurden beobachtet, die auf der einen Seite die normal dünne, proklinierte Borste tragen, auf der andern Seite die verdickte, aufrechte, und somit Mosaiks darstellen. Bei Weibchen wurde das Merkmal nie festgestellt, dagegen bei Männchen von M'Bettie wie auch von Abidjan.

Die wenigen Frontalhaare sind wegen des starken Glanzes der Stirn kaum sichtbar. Gesicht hell graubraun. Carina zwischen den ersten Fühlergliedern sehr schmal, darunter mässig erweitert und gerundet (wie bei *D. bangi*). Nur eine starke Oralborste. Clypeus graubraun. Rüssel und Taster bräunlich gelb. Taster schlank und gebogen wie bei *D. bangi*, in der distalen Hälfte mit vier bis fünf Lateralhaaren, von denen das distale das kürzeste ist, das darauffolgende das längste. Wangen hellbraun, vorne und hinten  $\frac{1}{15}$  bis  $\frac{1}{20}$  des längsten Augendurchmessers. Augen dunkelrot, dicht und kurz behaart.

Mesonotum und Skutellum hellbraun wie bei den dunkleren *D. saba*-Individuen, etwas bereift, fein gerunzelt, wenig glänzend bis auf einen undeutlichen Medianstreif, der zwischen den Dorsozentralen am deutlichsten ist (ähnlich wie bei *D. bangi*). Acht Reihen Akrostichalhaare. Zwei Präskutellare. Vordere Skutellare konvergierend. Zwei Humeralborsten, von denen die untere länger ist als die obere. Mesopleuren graubraun, übrige Pleuren hellbraun. Eine Propleuralborste. Vordere Sternopleurale  $\frac{2}{3}$  der dritten, mittlere Sternopleurale  $\frac{7}{9}$  der dritten. Beine gelbbraun bis hellbraun. Distales Halterenglied gelbbraun. Flügelfläche farblos, Adern gelbbraun. Zwei Borsten vor dem distalen Costalbruch. Kräftige Borsten auf 55—62% des dritten Costal-Abschnitts. Costal-Index 1,7—2,2; 4th vein-Index 1,8—2,0; 4c-Index 1,0—1,2; 5x-Index 1,4—1,8.

Abdominaltergite schwarzbraun bis schwarz, je nach Beleuchtung bereift erscheinend oder ziemlich stark glänzend. Erster Tergit sowie eine schmale Medianzone des zweiten Tergits hell graubraun. Die Seitenränder der Tergite sind bei den ♀♀ farblos. Diese farblose Zone ist fast doppelt so breit wie bei *D. bangi* und *D. saba*. Sternite von mittlerer Grösse, annähernd quadratisch, farblos. Vaginalplatte (Abb. 143) braun, wenig vorstehend, mit 15—17 Rand- und Felddorsten (4 ♀♀ untersucht). Genitalbogen dorsal mit 5, auf den Spitzen mit 8—11 Borsten. Analplatte mit 18—24 Borsten; die drei ventralsten sind kürzer, aber kräftiger als die übrigen und ventralwärts gerichtet. Forceps mit 10—12 zuckerhutförmigen Zähnen, mediodistal mit 1—2 feinen Borsten und auf der Innenseite mit 2—4 kräftigen und langen Felddorsten. Hypandrium mit 2 grossen Borsten (4 ♂♂ untersucht).

Körperlänge: ♀ 2,3—2,8 mm, ♂ 2,0—2,5 mm,

Flügelänge: ♀ 2,0—2,3 mm, ♂ 1,8—2,0 mm.

Innere Körpermerkmale: Vordere Arme der Malpighischen Gefässe frei, hintere terminal sich berührend ohne Bildung eines durchgehenden Lumens. Die Stiele sind so lang wie die hinteren Gabelarme. Hoden weisslich gelb, die proximalen Teile in ihrem ersten Drittel miteinander verwachsen, in ihrem letzten Fünftel sehr dünn, die distalen Teile verkehrt keulenförmig. Spermatheken klein, kugelig, dunkel graubraun. Ein distales, kurzes Stück des Spermathekenstiels ist ebenfalls chitiniert und graubraun. Ventrals Receptaculum etwa halb so lang wie die Spermathekenstiele.

Eier mit einem fadenförmigen Filament von  $1\frac{1}{4}$  Eilänge.

*D. pugionota* gleicht den unausgefärbten Individuen von *D. bangi*, doch besitzen sie einige Merkmale, die eine Unterscheidung ermöglichen. So heben sich bei *D. bangi* das Stirndreieck und die Orbiten durch Bereifung deutlich von der Stirn ab, während bei *D. pugionota* die Stirn viel uniformer strukturiert und gefärbt ist, und zudem dunkler und gröber gerausht ist und stärker glänzt.

Vorkommen: über Strünken gefällter Palmen (M'Bettie Tab. 2; Abidjan).

Belegmaterial (3 ♀♀, 4 ♂♂; 5 ♂♂ mit grosser vorderer Orbitalen; 1 Mosaik-♂; Präparate 146 und 147) von M'Bettie deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich.

DUDA (1924) gründete für die Art ein eigenes Subgenus (*Pugiodrosophila*), ohne Erwähnung der Angabe DE MEIJERES, dass nur ein Teil der Männchen die verdickte und aufgerichtete Orbitale besitzt.

### *Drosophila saba* n. sp.

(Sabá = braun auf djoula.)

♀, ♂. Arista mit Endgabel und oben 4 (ausnahmsweise 5), unten 2 bis 3 (meist 2) langen Strahlen. Die beiden oberen, proximalen Arista-

strahlen sind in ihrem terminalen Viertel stark nach vorn gekrümmt. Zweites Fühlerglied gelbbraun, drittes Fühlerglied hell graubraun,  $1 \frac{2}{3}$  mal so lang wie breit. Stirn vorne halb so breit wie der Kopf,  $= 1 \frac{1}{4}$  mal so breit wie in der Mitte hoch, hinten erst von der dritten Orbitalen an breiter werdend, fein gerauht, etwas glänzend, im vorderen Drittel gelbbraun, dahinter braun. Die Orbitalleisten und das Stirndreieck heben sich nur durch eine etwas andere Oberflächenstruktur von der Stirn ab. Die Orbitalleisten weichen kaum von den Augenträgern ab und reichen bis zu der helleren Stirnpartie. Das gleichseitige Stirndreieck reicht nicht ganz so weit nach vorn wie die Orbiten. Die erhöhte Partie zwischen den gelbbraunen Ozellen ist dunkelbraun. Die erste Orbitale ist so lang wie die dritte, die mittlere Orbitale halb so lang wie die anderen beiden, auf gleicher Höhe wie die erste und ausserhalb dieser stehend. Postvertikale gekreuzt. Im vorderen, mittleren Stirnbereich stehen ca. 20 Frontalhaare, die teils über der Bogennaht in einer Reihe, teils dahinter undeutlich V-förmig angeordnet sind. Gesicht hell gelbbraun; bei alten Tieren ist der untere Carinateil dunkler, graubraun. Carina in den oberen  $\frac{2}{5}$  ziemlich breit, wobei der flache Rücken auf gleicher Höhe wie die Stirn liegt. Untere  $\frac{3}{5}$  der Carina noch etwas breiter, gerundet oder leicht abgeflacht, bis zur breiten Oberlippe reichend. Zweite Oralborste  $\frac{1}{3}$  der ersten und viel feiner. Clypeus graubraun, Rüssel und Taster gelbbraun. Taster aussen stark gerundet und dick, innen gerade und scharfkantig, apikal lateral mit drei bis vier Borsten, von denen die apikale die kürzeste, die dahinter stehende die längste ist (Abb. 146) Wangen gelbbraun, vorne und hinten gleich breit, hinten mit zwei längeren Borsten,  $\frac{1}{12}$  des längsten Augendurchmessers breit. Augen leuchtend rot, dicht und kurz behaart.

Mesonotum und Skutellum uniform gelbbraun bis hellbraun, fein gerauht, schwach glänzend. 8 Reihen Akrostichalhaare. 2 deutliche Präskutellarborsten. Vordere Skutellare konvergent. Zwei Humeralborsten, die obere etwas feiner und kürzer als die untere. Mesopleuren graubraun, die übrigen Pleurenbereiche gelbbraun. Vordere und mittlere Sternopleuralborsten  $\frac{2}{3}$  der dritten. Eine sehr feine, aber relativ lange Propleuralborste steht unmittelbar über den Vordercoxen. Beine gelbbraun bis hellbraun. Femora der Vorderbeine dunkler, bei alten Tieren schwarzbraun. Distales Halterenglied hell gelbbraun. Apikale auf den Tibien des ersten und zweiten Beinpaars, Präapikale auf den Tibien aller drei Beinpaare.

Flügelfläche farblos, Adern gelblich braun. 2 Borsten vor dem zweiten Costalbruch. Kräftige Borsten auf 56—69% des dritten Costalabschnitts. Costal-Index 1,7—2,2; 4th vein-Index 1,5—1,8; 4c-Index 0,9—1,2; 5x-Index 1,3—1,9.

Abdominaltergite etwas glänzend, graubraun bis schwarzbraun. Erster Tergit, die Basis des zweiten Tergits sowie eine schmale Medianpartie auf dem zweiten Tergit heller. Bei den ♀♀ sind die Tergitseiten schmal farblos. Sternite gross, quadratisch bis breit rechteckig, hell gelbbraun, letzte zwei Sternite dunkler. Vaginalplatte (Abb. 150) braun,

wenig vorstehend, mit einer Langborste und 16—19 Rand- und Feldborsten (4 ♀♀).

Genitalbogen (Abb. 138) dorsal mit 4 Borsten, die breit gerundeten Spitzen mit 11—13 Borsten. Analplatte mit 30—34 Borsten, ventrales Ende mit einer Gruppe kurzer, ventralwärts gerichteter Borsten. Forceps mit einer Reihe von 14—18 randständigen Zähnen, mediobasal mit 1—2 feinen, kurzen Borsten und auf der Unterseite 5—7 dorsalwärts gerichteten, langen Borsten. Hypandrium an der dorsalen Kante mit 2 starken Borsten, die etwa so lang sind wie das Hypandrium selbst (4 ♂♂ untersucht).

Körperlänge: ♀ 2,8—3,4 mm, ♂ 2,5—2,9 mm,

Flügelänge: ♀ 2,2—2,6 mm, ♂ 2,0—2,4 mm.

Innere Körpermerkmale: Malpighische Gefässe farblos, vordere mit freien Enden, hintere mit sich berührenden Enden, ohne Bildung eines durchgehenden Lumens. Hintere und vordere Malpighische Gefässe mit Stielen, die so lang sind wie die beiden Arme der vorderen Gefässe. Hoden orange, proximale Teile schlauchförmig, im letzten Fünftel sehr dünn, im basalen Drittel miteinander verwachsen und erweitert. Distale Teile verkehrt keulenförmig. Samenpumpe weit distal, klein, ohne Divertikel. Spermatheken dunkelbraun, klein, hutförmig, wenig breiter als die Stiele, in grossen Epithelkugeln. Ventrales Receptaculum fingerförmig, etwa so lang wie die Spermathekenstiele.

Eier mit drei oder vier fadenförmigen Filamenten von  $1\frac{2}{5}$  Eilänge.

Vorkommen: zusammen mit *D. latifasciaeformis* häufig an allen Fangplätzen, auf Fruchtköder und Palmsaft (Tab. 2).

Typus (♂, M'Bettie), Paratypen (3 ♀♀, 3 ♂♂, M'Bettie; 3 ♀♀, 4 ♂♂, Abidjan) sowie Präparate 12 und 138 deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich.

Die Bestimmung nach STURTEVANT führt zu *Drosophila florum* 1921. Die Artbeschreibung von *D. florum* ist sehr kurz gehalten, und es ist deshalb schwer, die beiden Arten auseinander zu halten. Sie sind aber höchstwahrscheinlich nicht identisch, denn es bestehen Unterschiede in der Körpergrösse (*D. florum*: 2,2 mm) und im Costal-Index (*D. florum*: 2,5).

### *Drosophila bangi* n. sp.

(Bangis = Palmwein im Sprachgebrauch des ganzen bereisten Gebiets.)

♀, ♂. Arista mit grosser Endgabel und oben 4, unten 2 Strahlen. Die 3 oberen proximalen Aristastrahlen sind in ihrem terminalen Drittel stark nach vorne gebogen. Zweites Fühlerglied dunkelbraun, drittes schwarzbraun, 1,5 mal so lang wie breit, fein behaart. Stirn vorne etwas weniger als  $\frac{2}{5}$  Kopfbreite, = so breit wie in der Mitte hoch, nach hinten sich verbreiternd, schwach glänzend, in den oberen  $\frac{3}{4}$  dunkelbraun bis schwarzbraun, im unteren Viertel heller braun. Stirndreieck und Orbiten je nach Blickrichtung etwas stärker glänzend als die Stirn oder bereift.

Das Stirndreieck ist gleichseitig, scharf begrenzt und reicht vorne bis zur Stirnmitte. Ozellen hellbraun. Orbitalleisten von den zweiten Orbitalen an von den Augenrändern nach innen abweichend und bis zur helleren Stirnpartie reichend. Erste Orbitale fast so lang ( $^{10/11}$ ) wie die dritte, die mittlere Orbitale halb so lang wie die dritte, eine Spur vor der ersten und ausserhalb dieser stehend. Postvertikale gekreuzt. Im vorderen, mittleren Stirnbereich stehen etwa 20 bis 30 Frontalhaare, einige davon sind V-förmig angeordnet. Erste Oralborste stark, die zweite feiner, ca.  $\frac{2}{5}$  der ersten. Gesicht graubraun. Carina zwischen den ersten Führgliedern schmal, mit flachem Rücken; in den unteren  $\frac{3}{5}$  ist die Carina unten nur relativ breiter, gleichmässig gerundet, fast bis zur Oberlippe reichend und weiter vorstehend. Untere und obere Carinapartie sind ziemlich deutlich voneinander abgesetzt. Oberlippe und Clypeus graubraun wie das Gesicht, Taster und Rüssel etwas heller. Taster schlank, Innenkante konkav, Aussenkante konvex. Distal und lateral stehen vier stärkere Borsten, von denen die distalste die kleinste ist und die unmittelbar dahinterstehende die grösste. Wangen dunkelbraun, vorne und hinten gleich breit, hinten stark zurückweichend und mit zwei stärkeren Borsten,  $\frac{1}{15}$  des längsten Augendurchmessers breit. Augen dunkelrot, dicht und kurz behaart.

Mesonotum und Skutellum braun bis fast schwarz, fein gerauht, etwas bereift, wenig glänzend. Ein undeutlich begrenzter Medianstreif auf dem Mesonotum im Bereich der 4 inneren Akrostichalreihen ist weniger bereift und eine Spur dunkler. Pleuren dunkelbraun bis schwarz, ebenso die Coxen und Femora. Tibien und Tarsen braun. Zwischen den Dorsozentralen 6 Reihen Akrostichalhaare, weiter vorn 8. 2 Präskutellarborsten, die etwa halb so lang sind wie die vorderen Dorsozentralborsten. Vordere Skutellare konvergent. Zwei Humeralborsten, die obere etwas feiner und kürzer als die untere. Drei grosse Sternopleuralborsten, von denen die beiden vorderen gleich lang sind; Sterno-Index 0,8. Eine sehr feine Propleuralborste, unmittelbar über den Vordercoxen. Apikale auf den Tibien des ersten und zweiten Beinpaares, Präapikale auf den Tibien aller drei Beinpaare. Flügelfläche farblos, Adern gelbbraun. 2 Borsten vor dem distalen Costalbruch. Kräftige Borsten auf 65—73% des dritten Costal-Abschnitts. Costal-Index 1,6—2,0; 4th vein-Index 1,6—2,1; 4c-Index 1,1—1,3; 5x-Index 1,1—1,7. Halteren blass graubraun.

Abdominaltergite schwarzbraun bis schwarz, wenig glänzend wie der Thorax. Bei den ♀♀ sind die Seitenränder schmal, farblos, vor allem auf dem 3.—6. Tergit. Erster Tergit, sowie eine schmale Medianpartie auf dem zweiten Tergit sind heller. Sternite klein, länger als breit, farblos oder graubraun.

Vaginalplatte (Abb. 151) mit 16—20 Rand- und Feldborsten (3 ♀♀). Männliche Kopulationsorgane ähnlich wie bei *D. saba* (Abb. 138). Genitalbogen dorsal mit 4 Borsten, an den Spitzen mit 11—14 Borsten. Analplatte mit 29—33 Borsten, von denen eine Gruppe kleinerer Borsten auf dem ventralen Ende nach ventral gerichtet ist. Forceps mit

einer Reihe von 10—12 Zähnen, dazu mediodistal mit 2—4 Borsten von ungleicher Stärke und auf der Innenseite mit 3—4 langen Feldborsten.

Körperlänge: ♀ 2,5—2,9 mm, ♂ 2,5—2,9 mm,

Flügelänge: ♀ 2,0—2,4 mm, ♂ 2,0—2,3 mm.

Innere Körpermerkmale: Malpighische Gefässe farblos, vordere mit freien Enden, hintere mit aneinander liegenden Enden, ohne Bildung eines durchgehenden Lumens. Vordere und hintere Malpighische Gefässe mit langen Stielen, die etwa so lang sind wie die beiden Arme der hinteren Gefässe. Hoden bei jungen Tieren gelb, bei älteren Tieren hell ockergelb, nicht spiralisiert. Die proximalen Teile sind schlauchförmig und in ihrem basalen Drittel miteinander verwachsen. Die distalen Teile sind annähernd elliptisch. Paragonien schlauchförmig, V-förmig gebogen. Samenpumpe sehr klein und weit distal angelegt, ohne Divertikel. Spermatheken dunkel graubraun, klein, kugelig, kaum breiter als die Stiele, in grossen Epithelkugeln. Ventrales Receptaculum fingerförmig, etwa so lang oder etwas länger als die Spermathekenstiele.

Eier (aus dem Ovar präpariert) mit 6 dünnen, fadenförmigen Filamenten, die so lang oder wenig länger sind als das Ei selbst.

Vorkommen: auf dem Saft gefällter Palmen, häufig in M'Bettie (Tab. 2), Adzopé und Abidjan, ausserdem selten auf Fruchtköder.

Verwandtschaft: *D. bangi* unterscheidet sich von *D. saba* in folgendem: bei *D. bangi* sind Kopf, Mesonotum und Beine braun bis dunkelbraun, und das Mesonotum zeigt einen etwas dunkleren oder stärker glänzenden Medianstreif. Bei *D. saba* sind Kopf und Thorax uniform gelbbraun oder hellbraun und die Vorderfemora sind bei ausgefärbten Tieren schwärzlich braun und kontrastieren mit dem gelbbraunen Mesonotum. Die Sternite sind bei *D. bangi* sehr klein und farblos, bei *D. saba* grösser, breiter und gelbbraun. Die Stirn ist bei *D. bangi* deutlich schmaler als bei *D. saba*.

Typus (♂), Paratypen (3 ♀♀, 3 ♂♂) sowie Präparat 141 deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich.

### *Drosophila anyi* n. sp.

(Anyi = Negerstamm der Elfenbeinküste.)

♀, ♂. Arista mit Endgabel und oben 4, unten 2 Strahlen. Die oberen Strahlen sind distal kaum nach vorn gekrümmt. Zweites Fühlerglied braun, beim ♂ dorsal mit zwei bis mehr auffallend kräftigen, schwarzen, nach vorn oder dorsal gerichteten Borsten (Abb. 160). Länge, Dicke und Zahl dieser Borsten sind nicht konstant. Bei einigen Männchen ist dieses Muster schwach entwickelt, fehlt aber bei keinem Männchen vollständig. Drittes Fühlerglied graubraun,  $1\frac{1}{3}$  mal so lang wie breit, fein und kurz behaart. Stirn vorn fast  $\frac{1}{2}$  Kopfbreite =  $1\frac{1}{7}$  mal so breit wie in der Mitte hoch, im vorderen Drittel hellbraun, dahinter dunkelbraun bis schwarz, kaum glänzend. Orbitalleisten und Ozellendreieck gleichfarbig wie die Stirn, sich von ihr je nach Beleuchtung durch Bereifung oder

stärkeren Glanz abhebend, schwarzbraun. Die Orbitalleisten sind relativ breit und reichen vorn bis zur hellen Stirnzone. Das Ozellendreieck ist scharf begrenzt, gleichseitig, relativ gross und reicht fast so weit nach vorn wie die Orbitalleisten. Erste und dritte Orbitale gleich lang. Zweite Orbitale feiner, nicht ganz halb so lang wie die anderen beiden ( $\frac{5}{11}$ ), ausserhalb der ersten und auf gleicher Höhe wie sie stehend. Ozellen dunkelbraun, die erhöhte Partie zwischen ihnen ist schwarz-

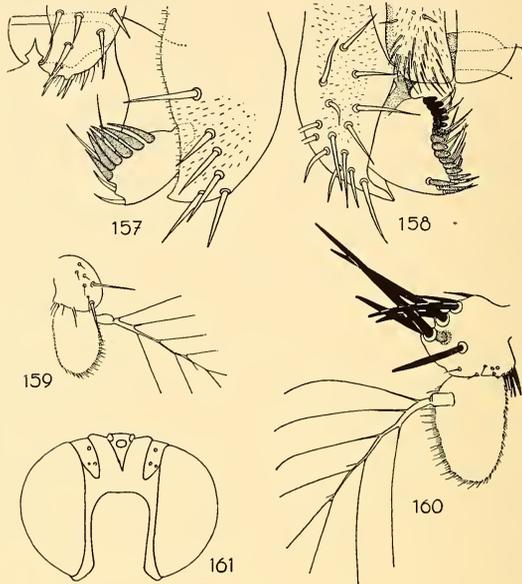


ABB. 157—161.

*Pholadoris.*

Forcepsregion von *D. aterrima* (157), vergr. 365 ×, und *D. brunnea* (158), vergr. 175 ×. — Fühler von *D. aterrima* (159) und *D. anyi*, ♂ (160), vergr. 96 ×. — Kopf von *D. uebe* (161), vergr. 29 ×.

braun. Postvertikale gekreuzt. 17 bis 22 Frontalhaare. Gesicht graubraun. Carina unterhalb der zweiten Antennenglieder kräftig verbreitert, ca. dreimal so breit wie bei *D. bangi*, abgeflacht bis seicht gefurcht. Oberlippe und Clypeus graubraun wie das Gesicht, Rüssel hellbraun, Taster gelbbraun. Die Taster sind dicker als bei *D. bangi*, die Innenkante fast gerade, kaum konkav; eine bis zwei feine Apikalhaare von der Stärke einiger übriger Tasterhaare, dahinter eine kräftige, nach aussen gerichtete Subapikalborste und eine etwas schwächere Lateralborste weiter basal. 2 kräftige, etwa gleich lange Oralborsten; die darauffolgende ist auch relativ kräftig und etwa halb so lang. Wangen braun, am tiefsten Augenrand  $\frac{1}{9}$  des längsten Augendurchmessers breit. Augen dunkelrot, spärlich behaart.

Mesonotum und Skutellum uniform dunkel graubraun bis schwarz, fein gerauht, schwach glänzend. Zwischen den vorderen Dorsozentralen 8 Reihen Akrostichalhaare. Die Präskutellaren sind fast  $\frac{2}{3}$  so lang wie die vorderen Dorsozentralen. Vordere Skutellare konvergent. 2 Humeralborsten, von denen die untere etwas länger ist als die obere. Schultern braun, Pleuren graubraun, heller als das Mesonotum. Propleuralborste ziemlich lang und kräftig. Vordere Sternopleurale 0,7 der dritten, mittlere Sternopleurale 0,8 der dritten. Vordercoxen sowie die Basis der Femora hellbraun, übriger Teil der Femora schwärzlich braun, Tibien dunkelbraun, Tarsen braun. Halteren gelblich weiss. Flügelfläche farblos, Adern gelbbraun. Zwei Borsten vor dem distalen Costalbruch. Kräftige Borsten auf 71—78% des dritten Costal-Abschnitts. Costal-Index 1,5—1,9; 4th vein-Index 1,9—2,1; 4c-Index 1,1—1,3; 5x-Index 1,5—2,0.

Abdominaltergite uniform schwarzbraun bis schwarz, von vorne gesehen fast matt, von der Seite gesehen ziemlich stark glänzend. Der erste Tergit sowie eine schmale Medianpartie des zweiten Tergits sind heller, graubraun.

Die Sternite sind graubraun, die hintersten schwarzbraun, breit rechteckig, grösser als bei *D. bangi*. Vaginalplatten (Abb. 152,) apikal sehr schlank, weit vorstehend, hellbraun, glänzend, distal über die Borstenbasis hinaus noch etwas verlängert; Borsten relativ klein. Genitalbogen dorsal mit 5 Borsten, an den Spitzen mit 15—16 Borsten. Analplatte ähnlich beborstet wie bei *D. saba*. Forceps (Abb. 136) mit einer gebogenen Reihe von 8—9 Zähnen und auf der Unterseite mit 4—7 kurzen und 4—5 langen Feldborsten. Hypandrium mit 2 feinen, gelben Borsten von ca.  $\frac{1}{4}$  Hypandriumlänge (5 ♂♂ untersucht).

Körperlänge: ♀ 2,4—3,1 mm, ♂ 2,0—2,7 mm,

Flügelänge: ♀ 2,0—2,3 mm, ♂ 1,8—2,1 mm.

Innere Körpermerkmale: Vordere Arme der Malpighischen Gefässe mit freien Enden; die Enden der hinteren Gefässe berühren sich ohne Bildung eines durchgehenden Lumens. Die Stiele der Malpighischen Gefässe sind so gross wie die vorderen freien Arme. Hoden orange, proximale Teile im basalen Drittel nicht miteinander verwachsen, basal am dicksten, dann allmählich dünner werdend, im letzten Fünftel deutlich abgesetzt, sehr dünn. Die distalen Teile sind verkehrt keulenförmig. Spermatheken klein, pilzhutförmig, graubraun. Ventrals Receptaculum fingerförmig, kürzer als die Spermathekenstiele.

Eier mit acht feinen, fadenförmigen Filamenten von nur  $\frac{1}{3}$  Eilänge.

Vorkommen: häufig über Palmsaft (M'Bettie, Tab. 2 und Abidjan), sehr selten über Fruchtköder.

Typus (♂), Paratypen (3 ♀♀, 3 ♂♂) sowie Präparat 144 deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich.

Diskussion. — Nach DUDA (1924, S. 205) besitzt *D. parapunctipennis* Duda eine sehr dünne und spitze Legeröhre (gemeint sind wohl Vaginalplatten), doch stimmt diese Art mit *D. anyi* nicht

überein (ersichtlich aus dem Schlüssel; DUDA gab keine Artbeschreibung). *D. anyi* stimmt in einigen Merkmalen überein mit *D. hirtipes* Lamb (1914), dagegen besitzt sie keine auffallenden Haare an den Vordertarsen.

*Drosophila uebe* n. sp.

(Uébé = Negerstamm der Elfenbeinküste.

*D. uebe* unterscheidet sich von *D. bangi* in folgenden Merkmalen:

♀, ♂. Alle oberen Aristastrahlen sind in ihrem distalen Drittel nach vorn gebogen. Stirn vorn  $\frac{2}{5}$  Kopfbreite, heller als bei *D. bangi*, rötlich-braun, seidig schimmernd, nach dem Scheitel hin nicht dunkler werdend. Zwischen Ozellendreieck und Orbiten ist die Stirn im oberen Teil emporgewölbt, von vorne gesehen erscheint beidseitig des Ozellendreiecks ein Buckel (Abb. 161). Das Ozellendreieck ist schwärzlich und reicht bis zum vorderen Stirndrittel, es ist sehr schmal, so dass die Stirnstriemen gegen den Scheitel hin nicht eingengt werden. Erste Orbitale  $\frac{3}{4}$  der dritten, zweite Orbitale  $\frac{1}{2}$  der dritten. Ca. 10 kleine Frontalhaare. Gesicht braun. Carina mit schmalem, flachem Rücken, nach unten sich kaum verbreiternd; kein Absatz zwischen dem unteren Teil und dem oberen, der durch die ersten Fühlerglieder etwas eingengt ist. Oberlippe braun wie das Gesicht, Clypeus graubraun. Zweite Orale  $\frac{1}{4}$  der ersten und viel feiner. Wangen hellbraun,  $\frac{1}{20}$  des längsten Augendurchmessers breit. Augen leuchtend rot, die kurze und dichte Behaarung ragt kaum über die Ommatidien hinaus.

Mesonotum und Skutellum uniform braun. Obere Humeralborste knapp  $\frac{5}{6}$  so lang wie die untere. Pleuren, Coxen und Femora graubraun. Flügelfläche hell bräunlich. Kräftige Borsten auf 68—77% des dritten Costal-Abschnitts. Costal-Index 1,8—2,2; 4th vein-Index 1,6—2,2; 4c-Index 0,9—1,3; 5x-Index 1,2—1,6.

Distales Halterenglied gelbbraun. Sternite klein, annähernd quadratisch, die vorderen grau, die hinteren schwärzlich.

Vaginalplatte (relative Länge in Abb. 152), ähnlich wie bei *D. bangi* (Abb. 151) mit ca. 17 gelben Borsten. Genitalbogen dorsal mit 5—7 Borsten, an den Spitzen mit 6—8 Borsten. Analplatte ähnlich wie bei *D. saba*, mit 23—33 Borsten. Forceps (Abb. 137) mit einer Reihe von 7—9 zylinderförmigen Zähnen, distal nach einer kleinen Lücke mit 2—3 schlankeren, kräftig zahnförmigen Borsten, mediodistal noch mit 2—3 schwächeren Borsten, auf der Unterseite mit 1—3 längeren Feldborsten. Hypandrium wie bei *D. saba* mit 2 kräftigen, langen Borsten.

Körperlänge: ♀ 2,5—3,1 mm, ♂ 2,5—2,9 mm,

Flügelänge: ♀ 2,0—2,5 mm, ♂ 2,0—2,5 mm.

Innere Körpermerkmale: Vordere Arme der Malpighischen Gefäße mit freien Enden, hintere terminal sich berührend, Lumen nicht durch-

gehend. Stiele etwa so lang wie die freien Arme. Hoden weisslich gelb, proximale Teile in ihrem basalen Drittel stark erweitert und miteinander verwachsen. Spermatheken kugelig, klein, graubraun, mit warziger Oberfläche. Ventrales Receptaculum kürzer als die Spermathekenstiele.

Eier mit einem basal kräftigen, nach distal sich gleichmässig verjüngenden Filament von  $1\frac{1}{4}$  Eilänge.

Vorkommen: über Palmsaft (M'Bettie, Tab. 2, und Abidjan).

Typus (♂), Paratypen (3 ♀♀, 3 ♂♂) sowie Präparat 144 deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich.

*Drosophila mbettie* n. sp.

(M'Bettie = Negerstamm der Elfenbeinküste.)

Arista mit Endgabel und oben 3 bis 4 (meist 4), unten 2 bis 3 (meist 2) Strahlen. Alle oberen Strahlen, sowie bisweilen auch die unteren und die der Endgabel sind distal nach vorn gekrümmt. Zweites Fühlrglied hellbraun, dorsal leicht verdunkelt. Drittes Fühlrglied graubraun,  $1\frac{1}{3}$  mal so lang wie breit, fein und kurz behaart. Stirn vorn etwas mehr als die halbe Kopfbreite, =  $1\frac{1}{3}$  mal so breit wie in der Mitte hoch, im vorderen Drittel längs der Bogennaht gelbbraun, dahinter dunkler braun, fein gerunzelt, mit schwachem Glanz. Die relativ breiten Orbitalleisten und das gleichseitige Stirndreieck heben sich kaum von der Stirn ab. Die dritte Orbitalborste steht auf einem flachen Höcker. Die Orbitalleisten reichen vorn bis zum hellen Stirndrittel, das Stirndreieck bis zur Stirnmitte. Die erhöhte Partie zwischen den Ozellen ist dunkelbraun. Die erste und dritte Orbitale sind gleich lang, die zweite Orbitale ist feiner, sie steht ausserhalb der ersten und etwa auf gleicher Höhe mit ihr und ist halb so lang wie die anderen beiden. Postvertikale gekreuzt. 2 lange Ozellare, die den Stirnvorderand erreichen. Im vorderen, mittleren Stirnbereich stehen 20 bis 30 Frontalhaare, die teils längs der Bogennaht, teils V-förmig angeordnet sind. Bei einigen Individuen stehen die obersten Frontalhaare auf der Höhe der vorderen Ozellen. Gesicht hell graubraun, ziemlich grob gerunzelt. Carina zwischen den zweiten Fühlrgliedern sehr breit, mit flachem Rücken, nach unten noch breiter werdend, etwas mehr vorstehend und gerundet, bis fast zur Oberlippe reichend. Die Carina ist bei *D. mbettie* breit knollenförmig, während sie bei *D. anyi* eher dreieckig ist. Clypeus graubraun, Rüssel und Taster gelbbraun. Taster ziemlich breit wie bei *D. anyi*, mit drei Lateralhaaren, von denen das apikalste das längste ist, sowie mit ca. 30 kürzeren Haaren. Nur eine kräftige Oralborste, die folgenden sind etwa  $\frac{1}{3}$ — $\frac{2}{5}$  so lang wie die erste. Wangen gelbbraun, hinten stark zurückweichend mit zwei längeren Borsten, unter dem tiefsten Augenrand  $\frac{1}{8}$  des längsten Augendurchmessers breit. Augen dunkelrot, dicht behaart.

Mesonotum und Skutellum uniform hellbraun bis gräulich braun, leicht bereift, fein gerunzelt, das Skutellum etwas gröber gerunzelt, nur

schwach glänzend. 8 Reihen Akrostichalhaare. 2 kräftige Präskutellare, die  $\frac{3}{5}$  so lang sind wie die vorderen Dorsozentralen. Vordere Skutellare konvergent. 2 Humeralborsten, von denen die untere die längere ist. Pleuren oben graubraun, Sternopleuren gelbbraun. Eine feine Propleurale. Vordere Sternopleurale  $\frac{3}{4}$  der dritten, die mittlere Sternopleurale etwas länger als die erste. Coxen und Femora gelbbraun, Tibien und Tarsen hellbraun. Distales Halterenglied hell gelbbraun. Flügelfläche farblos, Adern gelbbraun. Zwei Borsten vor dem distalen Costalbruch. Proximal auf dem zweiten Costal-Abschnitt sowie längs des ganzen vierten Costal-Abschnitts stehen einige ziemlich lange, feine Haare. Kräftige Borsten auf 55—65% des dritten Costal-Abschnitts. Costal-Index 1,6—1,9; 4th vein-Index 1,7—2,2; 4c-Index 1,0—1,4; 5x-Index 1,4—1,9.

Abdominaltergite dunkel graubraun bis schwarzbraun, fein gerunzelt, kaum glänzend, hinterste bereift. Der erste Tergit ist etwas heller, ebenso eine schmale Medianlinie auf dem zweiten Tergit. Die Seitenränder sowie die Vorderränder aller Tergite sind etwas heller, je nach Alter der Tiere farblos bis dunkel graubraun. Sternite relativ gross, quadratisch oder breit rechteckig wie bei *D. saba*, hell gelbbraun, hintere graubraun. Vaginalplatte (relative Länge in Abb. 153,) braun, kaum vorgestreckt, mit 20—23 Rand- und Feldborsten (3 ♀♀). Genitalbogen, Analplatte und Forceps ähnlich wie bei *D. saba* (Abb. 138). Borsten: Genitalbogen dorsal 12—13, an der Spitze 6—7; Analplatte 36 (die kleineren, ventralen nach ventral gerichtet). Forceps mit einer Reihe von 8—10 spitzen, konischen Zähnen, darunter (auf der Innenseite) mit 1—3 langen Feldborsten und mediodistal mit 1—4 kürzeren Borsten, von denen ähnlich wie bei *D. uebe* (Abb. 137) 1—3 so gross und kräftig sind wie die Zähne, in Farbe und Form aber etwas von den Zähnen abweichen und nicht genau in deren Reihe stehen. Hypandrium mit 2 feinen, hellen Borsten, die aber wie bei anderen Arten so lang sind wie das Hypandrium selbst (4 ♂♂ untersucht).

Körperlänge: ♀ 2,0—2,9 mm, ♂ 2,1—2,5 mm,

Flügelänge: ♀ 1,9—2,4 mm, ♂ 2,0—2,1 mm.

Innere Körpermerkmale: Vordere Arme der Malpighischen Gefässe mit freien Enden, hintere terminal sich berührend ohne Bildung eines durchgehenden Lumens. Stiele so lang wie die vorderen Gabelarme. Hoden weisslich gelb, die proximalen Teile im ersten Drittel erweitert und verschmolzen, im letzten Fünftel sehr dünn, die distalen Teile breit verkehrt keulenförmig. Spermatheken (Abb. 156) klein, hutförmig, graubraun, mit feinen, nach aussen mündenden Stiftchen. Ein kurzes, distales Stück der Spermathekenstiele ist gleich chitinisiert und gefärbt wie die Kapsel. Ventrals Receptaculum kürzer als die Spermathekenstiele.

Eier mit drei dünnen, fadenförmigen Filamenten von  $1\frac{1}{2}$  Eilänge.

Vorkommen: über Palmsaft (M'Bettie, Tab. 2), ziemlich selten.

Typus (♂), Paratypen (4 ♀♀, 3 ♂♂) von M'Bettie sowie Präparat 145 deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich.

*Drosophila aterrima* Duda, 1940.

♀, ♂. Arista mit kleiner Endgabel und oben 3 bis 4 (meist 4), unten 2 Strahlen. Alle Strahlen sind gerade und ungewöhnlich kurz (Abb. 159). Fühler schwärzlich braun. Drittes Fühlerglied 1,4 mal so lang wie breit, fein und kurz behaart. Stirn vorn  $\frac{1}{3}$  Kopfbreite, nach hinten sich verbreiternd. Vordere 2 Stirndrittel schwärzlich braun, lederartig gerunzelt, ganz wenig glänzend; die Stirnstriemen werden gegen den Scheitel immer dunkler bis tiefschwarz, sind etwas feiner gerunzelt und glänzen etwas mehr. Bei älteren Tieren ist die Stirn uniform schwarz. Orbiten und Stirndreieck schwarz, glänzend, weniger lederartig gerunzelt als die Stirn. Ozellen schwarzbraun. Das schmale, scharf begrenzte Stirndreieck reicht bis zum vordersten Stirndrittel, die Orbiten erreichen die Bogennaht fast ganz. Erste und dritte Orbitale gleich lang, zweite  $\frac{3}{5}$  bis  $\frac{3}{4}$  der anderen beiden. Postvertikale gekreuzt. Alle Stirnborsten sind relativ kurz und dick. Wegen der dunklen Stirnfarbe sind die Frontalhaare nicht gut zählbar, es stehen ca. 6 im vorderen, mittleren Stirnteil. Gesicht und Rüssel uniform schwarzbraun. Carina nasenförmig, relativ schmal, gerundet, bis zur Oberlippe reichend. Nur eine starke Oralborste. Taster in der distalen Hälfte mit ca. 4 Randborsten, von denen die zweite und dritte von aussen die stärksten sind. Wangen schwarzbraun,  $\frac{1}{8}$  des längsten Augendurchmessers breit. Augen schwärzlich dunkelrot, kurz und dicht behaart.

Mesonotum, Skutellum und Pleuren schwarz. Mesonotum ziemlich glänzend, fein lederartig gerunzelt. 6 Reihen Akrostichalhaare zwischen den vorderen Dorsozentralen, kurz davor acht Reihen. Zwei deutliche Präskutellare. Skutellum gröber gerunzelt, etwas weniger glänzend. Vordere Skutellare halb so lang wie die hinteren, konvergierend, hintere Skutellare gekreuzt. Zwei Humeralborsten. Eine feine Propleurale, unmittelbar über der Coxenbasis. Pleuren wie das Mesonotum. Sterno-Index ca. 0,8. Eine mittlere Sternopleurale ist so lang und kräftig wie die vordere. Coxen, Femora und Tibien schwarzbraun bis schwarz. Tarsen hellbraun. Apikalborsten auf den Tibien des ersten und zweiten Beinpaars, Präapikale auf den Tibien aller drei Beinpaare. Distales Halterenglied hell graubraun. Flügelfläche farblos, Adern blass bräunlich-gelb. Eine stärkere Borste vor dem distalen Costalbruch. Kräftige Borsten auf 70—75% des dritten Costal-Abschnitts. Costal-Index 1,2—1,4; 4th vein-Index 2,5—3,4; 4c-Index 1,7—2,7; 5x-Index 2,1—3,1.

Abdominaltergite schwarz, fein lederartig, etwas glänzend.

Vaginalplatten (Abb. 153) stark vorstehend, braun, mit feinem, kurzem Langhaar und 12—16 schwarzen, kleinen aber kräftigen Randborsten. Genitalbogen-Spitze (Abb. 157) mit 6—9 Borsten, Analplatte mit 21—23 Borsten. Auf der ventralen Schmalseite ist die Analplatte nach innen umgelegt. Forceps mit 5—6 langen, braunen Zähnen, distal mit 2—3 schwächeren Borsten und auf der Innenseite mit 2—3 langen

Feldborsten. Hypandrium mit 2 schwachen Borsten, die etwas kürzer sind als das Hypandrium selbst (5 ♂♂ untersucht).

Innere Körpermerkmale: Vordere Arme der Malpighischen Gefässe frei, hintere terminal einander genähert ohne Bildung eines durchgehenden Lumens. Vordere und hintere Gefässe sind fast gleich lang und ihre Stiele sind  $\frac{1}{4}$  bis  $\frac{1}{5}$  so lang wie die ganzen Gefässe. Hoden orange, proximale Teile schlauchförmig, in ihren basalen  $\frac{1}{4}$  aneinander liegend. Distale Teile verkehrt keulenförmig. Samenpumpe weit distal, ohne Divertikel. Spermatheken (Abb. 155) klein, schwarzbraun, hoch hutförmig. Ventrals Receptaculum fingerförmig, etwa so lang wie die Spermathekenstiele.

Eier ohne Filamente.

Körperlänge: ♀ 1,4—1,8 mm, ♂ 1,4—1,7 mm,

Flügelänge: ♀ 1,3—1,7 mm, ♂ 1,3—1,6 mm.

Vorkommen: in jeder Kronröhre von *Ipomea involuata* (häufiges Unkraut) halten sich mit Regelmässigkeit einige (bis ca. 10) Individuen von *D. aterrima* auf und ernähren sich wahrscheinlich vom Nektar, der von zahlreichen gestielten Drüsen geliefert wird, die am Grund der Antherenfilamente sitzen. Eier und Larven von *D. aterrima* wurden in den Blüten nicht gefunden. (Abidjan, Anfang August 1951.) Später stellte ich die Art noch in Blüten von *Hibiscus sumatrensis* (Abidjan), *Canna indica* und *Datura* spec. (M'Bettie) fest (vgl. S. 10).

Verwandtschaftsbeziehungen: Die Art gehört dem Subgenus *Phaladoris* an, zeigt aber auch Beziehungen zu *Phloridosa*, da sie filamentlose Eier besitzt, die Aristastrahlen kurz sind und die Art in Blüten lebt.

DUDA hat die Art nach einem einzigen Männchen beschrieben. Die von mir untersuchten Individuen weichen von seiner Beschreibung in folgendem ab:

Merkmal	<i>D. aterrima</i> Duda 1940 S. 48/50	Material von der Elfenbeinküste
Ozellen Präskutellare Distales Halterenglied Tarsen	weisslich fehlend schwarz gelb	schwarzbraun klein aber deutlich hell graubraun hellbraun

*D. aterrima* ist möglicherweise identisch mit *D. rufuloventer* Lamb. Die Beschreibung der letzteren Art passt gut auf die von mir untersuchten Individuen, ausser dass bei *D. rufuloventer* die Fühler dunkel gelbrot, die Adern bräunlich sind und die Stirn ziemlich glänzend ist. Weiterhin stimmt *D. aterrima* in fast allen Merkmalen mit *Adrosophila minuta* Séguy (1938) überein, doch hat die letztere Art nach SÉGUY zwei Sternopleurale, die mittlere

Orbitale ist nur halb so lang wie die anderen beiden und die Beine („pattes“, sind eventuell nur die Tarsen gemeint?) sind gelb. *D. rufuloventer* und *A. minuta* besitzen jedoch wie *D. aterrima* auffallend kurze Kopf- und Thoraxborsten, und da die wenigen Unterschiede auf Ungenauigkeiten in der Untersuchung beruhen können, ist eine Synonymie nicht ausgeschlossen.

Belegmaterial (3 ♀♀, 3 ♂♂) von Plantage bei Abidjan sowie Präparate 157 und 167 deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich.

*Drosophila brunnea* de Meijere, 1911.

♀, ♂. Arista mit Endgabel und oben 3 bis 4 (meist 4), unten 2 Strahlen. Die oberen Strahlen sind distal schwach nach vorne gebogen. Zweites Fühlerglied graubraun, distal gelbbraun. Drittes Fühlerglied hell graugelb,  $1\frac{1}{4}$  mal so lang wie breit, ziemlich lang behaart. Stirn vorne  $\frac{2}{5}$  Kopfbreite, =  $1\frac{1}{10}$  mal so breit wie in der Mitte hoch, matt, hell rehbraun, mit Ausnahme von zwei parallel zueinander verlaufenden, helleren Streifen, die von der vorderen Orbitalen an die Augenränder begleiten. Von oben gesehen sind diese Streifen gelblich weiss wie die dritten Fühlerglieder, von der Seite und von vorne gesehen weiss. In der oberen Stirnmitte befinden sich zwischen den Augenrändern und den hellen Streifen schmal keilförmige, dunkel graubraune Zonen. Die Orbitalleisten und das kleine Ozellendreieck sind kaum erkennbar. Die erhöhte Partie zwischen den hellbraunen Ozellen ist schwarzbraun, gerunzelt und glänzt wenig. Erste Orbitalborste  $1\frac{1}{10}$  der dritten, zweite Orbitale  $\frac{1}{2}$  der dritten, etwas vor der Mitte zwischen den anderen beiden und nur eine Spur ausserhalb der ersten stehend. Postvertikale gekreuzt. Ca. 20 Frontalhaare, teils längs der Bogennaht, teils darüber undeutlich V-förmig angeordnet. Carina braun, ebenso eine schmale Medianzone auf der Oberlippe unterhalb der Carina. Der übrige Bereich des Gesichts und der Oberlippe ist graugelb. Carina oben sehr schmal, scharfkantig, in der unteren Hälfte sich mässig verbreiternd und zur Oberlippe abfallend. Nur eine kräftige Oralborste. Clypeus graubraun. Palpen bräunlich gelb mit einer längeren, nach aussen gerichteten Subapikalborste und dahinter zwei etwas schwächeren Lateralborsten. Wangen vorn hellbraun, hinten dunkelbraun, hinten mit drei längeren Borsten, am tiefsten Augenrand  $\frac{1}{15}$  des längsten Augendurchmessers breit. Augen rot, kurz behaart.

Mesonotum dunkelbraun mit 3 schwarzbraunen Längsstreifen, von denen der mittlere der breiteste ist. Bei alten Individuen ist das ganze Mesonotum schwarzbraun. Es glänzt kaum und hat eine Bereifung, die je nach Blickrichtung verschiedene Muster zeigt. Skutellum ziemlich stark gewölbt, fein gerunzelt, wenig glänzend, schwarzbraun bis schwarz, apikal zwischen den hinteren Skutellaren mit einem grossen, runden, gelblich weissen Fleck. Das Chitin ist im Bereich des hellen

Flecks völlig farblos und durchsichtig, und die gelblichweisse Farbe stammt vom darunterliegenden Gewebe. 8 Reihen Akrostichalhaare. Zwei Präskutellare. Vordere Skutellare parallel. Zwei Humeralborsten, von denen die obere etwas stärker ist als die untere. Die seitlichen Mesonotumränder und die Schultern sind aufgehellt, die Pleuren sind schwarzbraun, etwas bereift. Nur zwei Sternopleuralborsten, Sterno-Index 0,7. Eine Propleurale. Coxen, Femora und Tibien schwarzbraun, Tarsen gelbbraun bis dunkelbraun. Distales Halterenglied gelblich weiss. Flügelfläche hell bräunlich, Adern hellbraun. 2 Borsten vor dem distalen Costalbruch. Kräftige Borsten auf 57—66% des dritten Costal-Abschnitts. Costal-Index 1,4—1,7; 4th vein-Index 2,8—3,2; 4c-Index 1,7—2,0; 5x-Index 2,1—2,8.

Abdominaltergite der ♂♂ uniform schwarzbraun bis schwarz. Bei den ♀♀ ist der erste Tergit sowie eine breite Medianzone auf dem zweiten Tergit bräunlich gelb, der übrige Teil des zweiten Tergits, sowie der ganze dritte Tergit sind schwarzbraun. Die Tergite IV bis VI sind hell graugelb und haben schwarzbraune Hinterrandbinden, die in der Medianlinie breit sind und fast bis zum Vorderrand reichen. Sternite relativ klein, annähernd quadratisch, schwarzbraun. Vaginalplatte (Abb. 154) hellbraun, mit 22—26 Rand- und Feldborsten. Der Genitalbogen ist dorsal, lateral und ventral (Abb. 158) beborstet (23—28 Borsten auf jeder Seite). Der Absatz ist hornförmig vorgezogen und der untere Rand nach innen umgeschlagen, beides ähnlich wie bei Arten der *fima*-Gruppe. Analplatte mit 43—45 Borsten. Auf dem ventralen Ende ist der Rand entweder nach innen umgeschlagen oder durch eine Chitinleiste verstärkt, ähnlich wie auch bei *D. senujo*; in diesem Bereich sind die Borsten klein und ventralwärts gerichtet. Forceps mit 11—14 kleinen, schwarzbraunen Zähnen und auf der Innenseite mit 8—14 langen Feldborsten. Mediodistal stehen 6—10 kurze Borsten, 1—2 davon hinter der Zahnreihe; diese hinteren Distalborsten sind stark und dunkel, die übrigen am Rand oder auf der Innenseite des Forceps sind schwächer und heller. Hypandrium mit 6 langen Borsten (4 ♂♂ untersucht).

Körperlänge: ♀ 2,6—3,0 mm, ♂ 2,1—2,7 mm,

Flügelänge: ♀ 2,2—2,5 mm, ♂ 2,0—2,3 mm.

Innere Körpermerkmale: Malpighische Gefässe mit weissem Exkret, vordere Arme mit freien Enden, hintere Arme terminal sich berührend ohne Bildung eines durchgehenden Lumens. Die unpaaren Stiele sind  $\frac{2}{3}$  so lang wie die hinteren Gabelarme. Hoden rostrot, die proximalen Teile sind dünn, schlauchförmig und in ihrem basalen Fünftel miteinander verschmolzen, so dass ein unpaares Basalstück entsteht, das nicht dicker ist als die Gabelarme. Die distalen Teile sind dicker als die proximalen, aber ebenfalls dünn, lang und schlauchförmig und in situ in ein bis zwei Windungen gelegt. Samenpumpe ohne Divertikel. Spermatheken klein, niedrig pilzhutförmig, hell graubraun. Ventrales Receptaculum etwa doppelt so lang wie die Spermathekenstiele, kräftig, quer unter dem Uterus verlaufend.

Eier (aus dem Ovar präpariert) mit 4, ausnahmsweise 5 fadenförmigen Filamenten von  $1\frac{1}{9}$  Eilänge. Alle Filamente sind terminal ein kurzes Stück hakenförmig zurückgebogen.

Vorkommen: über Palmsaft in M'Bettie (Tab. 2).

Verwandschaft: die Art gehört zum Subgenus *Pholadoris*.

Belegmaterial (4 ♀♀, 4 ♂♂), M'Bettie; Präparat 156 deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich.

*Drosophila akaju* n. sp.

(Acajou = Mahagoni-Art, *Khaya ivorensis*).

1 ♀. Arista mit Endgabel und oben 4, unten 2 Strahlen. Die proximalen oberen Strahlen sind distal stark nach vorne gekrümmt. Zweites Fühlrglied hellbraun, vorne lateral gelblich weiss. Drittes Fühlrglied gelblich weiss,  $1\frac{1}{2}$  mal so lang wie breit, weisslich und ziemlich lang behaart. Stirn vorne  $\frac{2}{5}$  Kopfbreite, = so breit wie in der Mitte hoch, nach hinten sich kaum verbreiternd, flach. Die schmalen Orbitalleisten reichen etwa bis zur Stirnmitte, sie sind dunkel schwarzbraun. Einwärts der Orbiten und in der vorderen Stirnhälfte den Augenrändern folgend, verlaufen auf der Stirn zwei parallele, leuchtend weisse Streifen, in der Fortsetzung von zwei paramedianen, weissen Streifen auf dem Mesonotum. Zwischen diesen Streifen ist die Stirn rehbraun, matt, auf dem Scheitel etwas dunkler. Das Stirndreieck ist klein, kaum erkennbar. Die erhöhte Partie zwischen den Ozellen ist schwarzbraun. Die erste Orbitale steht etwas hinter der Stirnmitte, sie ist gleich lang oder eine Spur länger als die dritte Orbitale. Die dritte Orbitale steht nur wenig vor der Mitte zwischen der ersten Orbitalen und der inneren Vertikalborste. Die zweite Orbitale ist fein, etwa  $\frac{1}{5}$  so lang wie die anderen beiden; sie steht etwas hinter der Mitte zwischen den anderen beiden. Postvertikale gekreuzt. Längs der Bogennaht stehen 4 Frontalhaare, dahinter 8 weitere, V-förmig angeordnet. Carina in der oberen Hälfte schmal, scharfkantig, unten mässig verbreitert, gerundet, flach zur Oberlippe abfallend. Die Carina ist hellbraun, das Gesicht beidseits der Carina ist weisslich, unterhalb der Carina graubraun. Nur eine grosse Orale. Clypeus graubraun. Taster gelblich, in der distalen Hälfte mit 3 nach aussen gerichteten Lateralborsten, von denen die proximalste die kürzeste, die distalste die längste ist. Wangen vorne und hinten gelbbraun, in der Mitte graubraun, am tiefsten Augenrand  $\frac{1}{20}$  des längsten Augendurchmessers breit. Augen leuchtend hellrot, dicht und kurz behaart.

Mesonotum matt, braun, mit 4 silberweissen, schwarzbraun gesäumten Längsstreifen wie bei *Zaprionus*. Zwischen den beiden mittleren Streifen ist das Mesonotum vorne dunkelbraun, hinten schwarzbraun wie das Skutellum. Von hinten gesehen sind diese silberweissen Streifen in den hinteren  $\frac{2}{5}$  des Mesonotums nach lateral verbreitert, das heisst, der äussere, dunkle Saum der Längsstreifen schimmert

ebenfalls silberweiss. Diese Streifen setzen sich geradlinig auf das Skutellum fort in Form von zwei schwachen, unscharf begrenzten, weisslichen Längsflecken, die zwischen den hinteren und vorderen Skutellaren den Skutellumrand erreichen. Zwischen den hinteren Skutellaren ein kleiner, etwa  $\frac{1}{3}$  des Raums einnehmender, runder, weisser Apikalfleck. Hintere Dorsozentrale vorne konvergent, apikal parallel. Zwischen den vorderen Dorsozentralen 4 Reihen Akrostichalhaare, weiter vorne 6 Reihen. 2 Präskutellare, die  $\frac{3}{4}$  so lang sind wie die vorderen Dorsozentralen. Vordere Skutellare parallel, hintere gekreuzt. Zwei Humeralborsten. Oberer Pleurenteil bis unterhalb der Sternopleuralborsten dunkelbraun, darunter gelbbraun. Eine feine Propleurale. Sterno-Index 0,8. Coxen und Femora gelbbraun, Tibien und Tarsen braun. Apikal- und Präapikalborsten auf den Tibien aller drei Beinpaare. Distales Halterenglied weisslich. Flügelfläche leicht bräunlich, fast farblos, Adern gelbbraun. Zwei Borsten vor dem distalen Costalbruch. Kräftige Borsten auf der Costa bis 55% ihres dritten Abschnitts. Costal-Index 1,9; 4th vein-Index 2,6; 4c-Index 1,5; 5x-Index 2,3 (1 Flügel gemessen).

Erster bis sechster Tergit bräunlich gelb, auf dem zweiten bis sechsten Tergit breite, schwarzbraune Hinterrandbinden. Auf dem zweiten Tergit ist die Hinterrandbinde in der Körpermedianen ausgebuchtet, auf den drei folgenden Tergiten reicht die Hinterrandbinde in der Medianen sowie an den Tergitseiten zum Vorderrand, so dass schmale, paramediane, gelbe Vorderrandflecken entstehen. Siebenter Tergit schwarz, Afterpapille hellbraun. Auf dem dritten und vierten Tergit sind die Hinterrandbinden nahe dem Seitenrand hinten halbkreisförmig ausgebuchtet. Sternite relativ gross, breit rechteckig bis quadratisch, farblos. Vaginalplatte hellbraun, glänzend, spitz vorstehend.

Körperlänge 2,6 mm, Flügellänge 2,3 mm.

Verwandtschaft: gehört wahrscheinlich zum Subgenus *Pholadoris*.

Vorkommen: 1 ♀ über gefällten Bäumen, M'Bettie. IX.1951, zusammen mit *D. dyaramankana* und *M. bombax*.

Typus deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich.

### 13. Subgenus **Sophophora** Sturtevant.

#### a) *Melanogaster*-Gruppe, STURTEVANT 1942.

Fünf Arten wurden registriert. Zwei davon sind Kulturgänger (*D. melanogaster*, *D. ananassae*), eine Art ist wildbiotopisch (*D. nikananu*) und die zwei übrigen Arten (*D. séguyi*, *D. yakuba*) kommen in Wild- wie in Kulturbiotopen vor. *D. simulans* trat in meinen Fängen nie auf, dagegen stellte ich die Art in Material fest, das im Tanganjika-Gebiet gesammelt worden war.

*D. yakuba* gleicht stark *D. melanogaster*, und unausgefärbte Individuen von *D. yakuba* können leicht mit *D. nikananu* verwechselt werden. In Zweifelsfällen ist die Unterscheidung auf Grund der äusseren Genitalien der Männchen gut möglich.

*Drosophila ananassae* Doleschall 1858.

PATTERSON 1943.

Die im Gebiet der Elfenbeinküste gefangenen Tiere stimmen in allen Einzelheiten mit der Beschreibung in PATTERSON überein. Die Art war häufig in der Küche und in anderen Wohnräumen bei Abidjan, Adzopé und M'Bettie, und zwar auf gekochten Maiskolben, auf *Carica papaya* und auf einer ca. 2 Tage alten Aufschwemmung von Trockenhefe. In Wildbiotopen wurde sie nie festgestellt.

*Drosophila melanogaster* Meigen, 1830.

Syn. *D. ampelophila* Loew, 1862, in DUDA, 1940.

Nach DUDA 1940 wurde die Art festgestellt in Algier, Kapland, Eritrea, Seychellen, Kilimandjaro, Teneriffa, Uganda, Pretoria, Nossibé, Okahandja und Togo. Ich fand nur wenige Individuen, und zwar ausschliesslich in Hausnähe auf Fruchtköder, Abfällen und auf gärendem Kokosnussaft, bei Abidjan, Adzopé und M'Bettie. Es ist möglich, dass die Art in einigen Fällen mit *D. yakuba* verwechselt wurde.

*Drosophila séguyi* Smart, 1945.

*Drosophila subobscura* Séguy, 1938; Homonym.

*Drosophila montium* de Meijere, Duda 1940 (ausführliche Beschreibung der afrikanischen Form).

Ergänzung zu den Artbeschreibungen:

♂. Arista mit Endgabel und oben 4—6 (meist 4), unten 3 Strahlen. Drittes Fühlrglied  $1\frac{2}{3}$  mal so lang wie breit, graugelb bis dunkel graubraun. Die untere Gesichtshälfte ist glänzend und von unten gesehen schneeweiss. Sechs Reihen Akrostichalhaare zwischen den vorderen Dorosozentralen, weiter vorne 7—8 Reihen. Vordere Skutellare konvergent. Sterno-Index ca. 0,55. Eine mittlere Sternopleuralborste vorhanden, die  $\frac{2}{3}$  bis  $\frac{4}{5}$  so lang ist wie die erste. Proximaler Geschlechtskamm mit 14—19 Borsten, distaler mit 12—17 Borsten. Flügelfläche hell bräunlichgelb. Adern braun. Zwei Borsten vor dem distalen Costalbruch. Kräftige Borsten bis 41—52 % des dritten Costal-Abschnitts.

Costal-Index 1,6—2,4 (M = 1,88); 4th vein-Index 2,5—3,2 (M = 2,80); 4c-Index 1,3—2,0 (1,63); 5x-Index 2,4—3,1 (2,76); gemessen: 10 Flügel von 5 ♀♀ und 5 ♂♂.

Abdomen gelb, heller als der Thorax, glänzend. Schmale, in der Mitte nicht unterbrochene, braune Hinterrandbinden auf dem zweiten

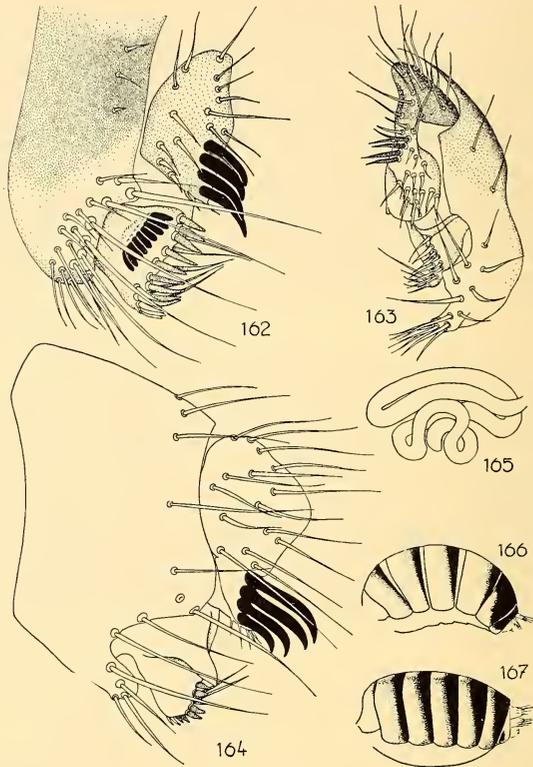


ABB. 162—167.

*Sophophora, melanogaster-Gruppe.*

Genitalbogen von *D. ségyi* (162), *D. yakuba* (163) und *D. nikananu* (164), vergr. 175 ×. — Ventrales Receptaculum von *D. yakuba* (165), vergr. 70 ×. — Abdomen der Weibchen von *D. yakuba* (166) und *D. melanogaster* (167), vergr. 15 ×.

bis fünften Tergit. Diese Hinterrandbinden sind auf den vorderen Tergiten braun und werden nach hinten zunehmend dunkler, auf dem 5. Tergit sind sie dunkelbraun bis schwarz, die Hinterrandbinde des 5. Tergits ist zudem in der Medianen schmal nach vorn erweitert. Sechster Tergit ganz schwarz.

Genitalbogen (Abb. 162) dunkelbraun, die Enden hellbraun, ohne Absatz, mit 22—35 Borsten längs des Hinterrandes, von denen einige

Randborsten auf der Höhe des Forceps weitabstehend und auffallend lang sind. Analplatten heller braun als der angrenzende Teil des Genitalbogens, distal mit 4—5 medianwärts gerichteten, schwarzen, sehr kräftigen Zähnen. Die distale Partie der Analplatte, auf der diese Zähne stehen, ist bezüglich Färbung und Oberflächenstruktur von der proximalen Partie leicht verschieden, sonst sind aber die beiden Teile in keiner Weise voneinander getrennt. Forceps basal mit einer geraden Reihe von 4—9 ( $M = 6.2$ ) kurzen, schwarzen Zähnen und längs des Hinterrandes mit 22—24 Borsten, von denen drei Sorten unterscheidbar sind: *a*) eine Reihe von relativ kräftigen Borsten längs des ganzen Randes (punktiert in Abb. 162); *b*) distal eine Reihe von etwa 6 schwächeren Borsten; *c*) lange Randborsten, die auf dem Rand oder der Innenseite des Forceps stehen, nach vorn gerichtet sind und konvergieren. (7 Genitalbogen-Präparate ausgewertet.)

♀. Ohne Geschlechtskämme. Gesicht blassgelb. Dunkle Hinterrandbinden auf dem zweiten bis fünften Tergit. Sechster Tergit gelb. Bei einem Teil der Weibchen sind der sechste und siebente Tergit schwarzbraun. Auf den Hinterrändern der dritten bis fünften Tergite nach hinten gerichtete, dicke, schwarze Haare, die besonders lang und auffallend auf dem vierten und fünften Tergit sind. Vaginalplatten hellbraun bei den hellen Weibchen, dunkelbraun bei den dunklen Weibchen, mit schwacher Langborste und 12—15 Randborsten.

Körperlänge: ♀ 2,0—2,6 mm, ♂ 1,7—2,5 mm.

Flügelänge: ♀ 1,8—2,1 mm, ♂ 1,4—1,9 mm.

Innere Körpermerkmale: Vordere und hintere Arme der Malpighischen Gefäße mit freien Enden. Hoden hell schwefelgelb, proximaler Teil distal erweitert und mit einer Windung, distaler Teil mit  $2\frac{1}{2}$  Windungen. Samenpumpe ohne Divertikel. Spermatheken birnförmig bis kugelig, nicht chitiniert. Ventrales Receptaculum schlauchförmig, geknäuelt, in Form einer Kappe dem ventralen, proximalen Uterusende aufliegend. Der Knäuel besteht aus drei querliegenden Schleifen, d. h. es lassen sich fünf bis sechs nebeneinander liegende Schleifenarme zählen, von denen jeder eine Anzahl kleinere, unregelmässige Windungen besitzt.

Eier mit zwei kräftigen, von der Basis an gleichmässig dünner werdenden Filamenten, die knapp so lang sind wie das Ei selbst. Puppen hellbraun. Vordere Spirakel mit neun weit abstehenden, geraden, dornähnlichen, dunkelbraunen Ästen. Horn-Index 11—12.

Vorkommen: SÉGUY beschrieb Männchen von Kenya, DUDA ebenfalls Männchen von Uganda, Durban und Barberton. Im Gebiet der Elfenbeinküste war die Art häufig an allen Fangplätzen, vor allem über Fruchtköder, weiter fand ich sie in einem Muster von Arusha, Tanganjika-Gebiet, coll. Dr. F. Ernst.

Diskussion. — *D. ségyi* steht *D. auraria* nahe. Von den Beschreibungen von *D. montium* durch KIKKAWA und PENG (1938)

und PAVAN und DA CUNHA (1947) weicht *D. séguyi* in einer Reihe von Merkmalen deutlich ab, stimmt dagegen mit der Beschreibung von *D. montium* durch DUDA (1940) gut überein. Wie in einer später erscheinenden Arbeit<sup>1</sup> dargestellt werden soll, ist die Art auch nicht identisch mit *D. montium* DE MEIJERE von Java.

Belegmaterial (5 helle und 5 dunkle ♀♀, 5 ♂♂, alle von Abidjan; Präparate 8, 10, 11 und 20) deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich.

*Drosophila nikananu* n. sp.

(Nikananú = klein auf gouro.)

♀, ♂. Arista mit Endgabel und oben 5 bis 7 (meist 5), unten 3 bis 4 (meist 3) Strahlen. Zweites Fühlerglied gelbbraun, drittes Fühlerglied hell graubraun,  $1\frac{1}{2}$  mal so lang wie breit, ziemlich lang behaart. Stirn vorne  $\frac{1}{3}$ — $\frac{2}{5}$  Kopfbreite = kaum breiter als in der Mitte hoch, nach hinten sich wenig verbreiternd, matt, hell gelbbraun. Etwa 8 Frontalhaare. Ozellendreieck klein, etwas glänzend, zwischen den Ozellen hellbraun bis fast schwarz. Orbitale schmal, vorne von den Augenrändern nach innen abweichend, ziemlich glänzend. Die Bogennaht ziemlich schmal gerundet, gelb gesäumt. Vordere Orbitalborste etwas kürzer als die dritte, beide stehen ziemlich nahe beisammen, und die Distanz zwischen ihnen ist etwa halb so gross wie die Distanz zwischen der dritten Orbitalen und der inneren Vertikalborste. Zweite Orbitale fein, ca.  $\frac{1}{3}$  der dritten. Postvertikale gekreuzt. Drei grosse Oralborsten. Gesicht gelbbraun. Carina schmal, wenig vorstehend, gerundet, fast bis zur Oberlippe reichend. Taster schmal mit einer schräg nach aussen gerichteten Apikalborste. Wangen gelbbraun,  $\frac{1}{12}$  des längsten Augendurchmessers breit. Augen leuchtend hellrot, dicht und fein behaart.

Mesonotum, Skutellum und Pleuren hell gelbbraun. 6—8 Reihen Akrostichalhaare. Vordere Skutellare konvergent. Zwei Humeralborsten, die untere länger als die obere. Sterno-Index ca. 0,6. Eine mittlere, feine Sternopleuralborste ist etwa  $\frac{3}{4}$  bis  $\frac{4}{5}$  so lang wie die erste. Beine heller als der Thorax. Apikalborsten an den Tibien des ersten und zweiten Beinpaares, Präapikale an den Tibien aller drei Beinpaare. Distal am ersten Tarsenglied der männlichen Vorderbeine ein kleiner schwarzer Geschlechtskamm, ähnlich dem von *D. melanogaster*, aus 6—12 (M = 7,96) Borsten bestehend. Flügelfläche bräunlich, Adern gelbbraun. Zwei Borsten vor dem distalen Costalbruch. Dritter Costal-Abschnitt bis 43—52% mit kräftigen Borsten besetzt. Costal

<sup>1</sup> «Distinction between four species of the *melanogaster* group, *Drosophila séguyi*, *D. montium*, *D. kikkawai* n. sp., and *D. auraria*»; im Druck bei der Zeitschrift Rev. Brasil. de Biol.

Index 1,5—2,0 (M = 1,8); 4th vein-Index 2,5—2,8; 4c-Index 1,5—1,8; 5x-Index 2,3—3,4. Halteren hellbraun.

Abdominaltergite hell gelbbraun, gelblicher und heller als der Thorax. Auf dem zweiten bis vierten Tergit schmale, braune Hinterrandbinden, die vorne diffus begrenzt sind und lateral die Tergitränder nicht ganz erreichen. Genitalbogen (Abb. 164) dorsal breit, ventral median stark ausgebuchtet, von dorsal bis ventral mit ca. 17 Borsten auf jeder Seite. Forceps basal mit grossem, flachem, dreieckförmigem und spitz vorstehendem Zahn, am Rand mit 7 zahnförmigen Borsten, von denen 5 in einer Reihe und 2 distal auf der Innenseite des Forceps stehen, ausserdem innen mit 3 langen Randborsten, die nach vorne gerichtet sind und distal mit ca. 5 kleinen Borsten. Der sekundäre Forceps ist der Analplatte angelagert oder mit ihr verwachsen, er trägt 3—5 (meist 4) kräftige, schwarze Zähne. Die Vaginalplatten sind fast farblos und tragen ausser der Langborste 12 bis 15 blassgelbe Randborsten.

Körperlänge: ♀ 1,8—2,3 mm, ♂ 1,6—2,1 mm,

Flügelänge: ♀ 1,6—2,1 mm, ♂ 1,6—1,8 mm.

Innere Körpermerkmale: Malpighische Gefässe farblos, vordere und hintere Arme mit freien Enden. Hoden dünn, schlauchförmig, zitronengelb. Proximaler Teil ungewunden, nur distal gekrümmt. Distaler Teil etwas dicker als der proximale, mit  $1\frac{3}{4}$  Windungen und tangential abstehendem Ende. Paragonien relativ gross. Samenpumpe ohne Divertikel. Spermatheken sehr schwach chitiniert, hell bräunlich bis farblos, birnförmig. Ventrals Receptaculum dünn, schlauchförmig, mit  $1\frac{1}{2}$  kleinen und  $1\frac{1}{2}$  längeren Schleifen, die alle parallel zu einander verlaufen und quer unter dem Uterus angeordnet sind.

Eier mit 2 Filamenten von ca.  $\frac{3}{5}$  Eilänge. Die Filamente sind in ihren distalen  $\frac{2}{3}$  stark verbreitert und blattförmig flach, dort  $\frac{1}{5}$  so breit wie das Filament lang ist.

Puppen hellbraun. Vordere Spirakel mit 9—10 Ästen. Horn-Index 9—12.

Vorkommen: an allen Fangplätzen, auf Fruchtköder.

Typus (♂), Paratypen (4 ♀♀, 2 ♂♂) sowie Präparate 14, 21, 23-26 deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich.

### *Drosophila yakuba* n. sp.

(Yakouba = Stamm der Elfenbeinküste.)

♂. Arista mit Endgabel und oben 5 bis 6, unten 2 bis 3 Strahlen. Fühler gelb, drittes Glied  $1\frac{2}{3}$  mal so lang wie breit, graugelb. Stirn schmal, vorne etwa  $\frac{1}{2}$  Kopfbreite, =  $1\frac{2}{5}$  mal so breit wie in der Mitte hoch, gelb. Ozellendreieck bräunlich, glänzend. Orbitalleisten etwas glänzend und vorne von den Augenrändern abweichend. Zweite Orbitale fast  $\frac{1}{2}$  der ersten oder  $\frac{2}{5}$  der dritten. Erste und zweite Orale nahezu gleich lang. Carina schmal, auf ihrer ganzen Länge gleich breit, wenig vorstehend, bis zur Oberlippe reichend. Gesicht gelb. Wangen gelb, auf

ihrer ganzen Länge sehr schmal, unmittelbar unter den Augen ca.  $\frac{1}{11}$  des längsten Augendurchmessers breit. Augen leuchtend rot, mit spärlichen, feinen, gelben Haaren.

Mesonotum und Skutellum ziemlich glänzend, bräunlichgelb. Pleuren und Beine gleichfarbig, etwas blasser. 8 Reihen Akrostichalhaare. Vordere Skutellare konvergent. Sterno-Index ca. 0,6. Eine mittlere Sternopleurale vorhanden, ca.  $\frac{4}{5}$  so lang wie die vordere und feiner. Apikale auf den Tibien des ersten und zweiten Beinpaares, Präapikale auf den Tibien aller drei Beinpaare. Geschlechtskämme mit 6—7 (M = 6,7) schwarzen, gebogenen Borsten distal auf dem ersten Tarsenglied der Vorderbeine. Flügelfläche farblos bis hell bräunlich. Adern hellbraun. Kräftige Costalborsten bis  $\frac{2}{5}$ — $\frac{1}{2}$  des 3. Costal-Abschnitts. Zwei längere Borsten vor dem 2. Costalbruch.

	Costal-Index	4th-vein-Index	4c-Index	5x-Index
♀	1,8—2,6 (M=2,2)	2,3—2,8 (2,52)	1,1—1,5 (1,36)	1,8—2,3 (2,1)
♂	1,8—2,3 (M=2,0)	2,4—3,0 (2,6)	1,3—1,7 (1,5)	2,2—2,6 (2,36)

(M = Mittelwert)

Abdomen gelb, mit dunkelbraunen, fast schwarzen Hinterrandbinden auf dem zweiten bis vierten Tergit. Diese Binden sind schmal, vorne diffus begrenzt und in der Körpermitte am breitesten. Fünfter und sechster Tergit glänzend, schwarz.

Der Genitalbogen (Abb. 163) gleicht in seiner Form dem von *D. melanogaster* (Hsu 1949), doch stehen längs des Hinterrandes nur 18—21 Borsten, die zudem auf die distalen  $\frac{2}{3}$  des Genitalbogens beschränkt sind. Nahe der Spitze hat der Hinterrand einen relativ kleinen, annähernd dreieckförmigen Vorsprung; die entsprechende Struktur ist bei *D. melanogaster* haken- oder trapezförmig und grösser. Die Analplatte besteht aus drei Teilen: der dorsale Teil ist oval, normal beborstet und entspricht der Analplatte von *D. melanogaster*; der ventrale Teil ist kürzer als der dorsale, aber gleich breit, er ist nierenförmig, heller pigmentiert und gleich dicht, aber kürzer beborstet als der dorsale Teil. Diese beiden Teile sind verbunden durch eine schmale Brücke, die 6—7 starke, medianwärts gerichtete Borsten trägt; die Borsten der linken und rechten Brücke sind schwer lösbar ineinander verhakt. Der ventrale Teil der Analplatte könnte dem „sekundären Clasper“ anderer Arten (Hsu 1949) entsprechen. Der Forceps ist kürzer als bei *D. melanogaster*, er trägt zwei Reihen Borsten, von denen die Randborsten länger sind als die unmittelbar dahinter stehenden, lateraleren. Distal steht eine verlängerte Randborste, die wie bei *D. melanogaster* nach vorne gerichtet ist.

♀. Schwarze Hinterrandbinden auf dem zweiten bis fünften Tergit. Sechster Tergit fast ganz schwarz, gelb nur an den seitlichen, vorderen Ecken (Abb. 166). Siebenter Tergit bis auf schmale Seitenränder ganz

schwarz. Vaginalplatte mit Langborste und 11—15 ( $M = 13,2$ ) Randborsten (12 Zählungen).

Körperlänge: ♀ 1,8—2,3 mm, ♂ 1,6—1,9 mm,

Flügelänge: ♀ 1,6—1,9 mm, ♂ 1,4—1,7 mm.

Innere Körpermerkmale: Malpighische Gefässe farblos; vordere und hintere Arme mit freien Enden. Hoden gelblich, fast farblos, proximaler Teil distal keulenförmig erweitert, ungewunden, distaler Teil eine Spirale mit  $2\frac{1}{2}$  Windungen, wovon die letzte halbe Windung weit ist. Vas deferens unterhalb der Einmündung der Paragonien weit, gegen die Samenpumpe hin dünner werdend. Samenpumpe ohne Divertikel. Spermatheken klein, pilzhutförmig, braun. Ventrals Receptaculum mit drei nebeneinanderliegenden Schlingen, von denen die dritte die kleinste ist (Abb. 165).

Eier mit 2 kräftigen Filamenten, die etwa so lang sind wie das Ei.

Puppen blass gelbbraun. Vordere Spirakel mit 6 Ästen. Horn-Index ca. 12.

Vorkommen: die Art ist häufig auf Fruchtköder an allen Fangplätzen. Sie ist ökologisch getrennt von *D. melanogaster*, denn sie kommt fast nur in Wildbiotopen vor, während *D. melanogaster* fast ausschliesslich in oder nahe bei Häusern gefangen wurde. Im Kulturland können allerdings beide Arten nebeneinander vorkommen (wenige Fälle beobachtet). Immerhin verhält sich *D. yakuba* eher wie eine autochthone Art, während *D. melanogaster* zweifellos eingeschleppt ist.

Verwandtschaft: In Bezug auf Wangenbreite, Thoraxform und Färbung gleicht *D. yakuba* stark *D. simulans*. Die äusseren männlichen Genitalien weichen aber deutlich ab von den Verhältnissen bei *D. simulans* und *D. melanogaster*, und die Geschlechtskämme haben eine niedrigere Borstenzahl ( $M = 9,22$  bei *D. melanogaster*; BONNIER 1951). Weiter abweichend ist die Färbung des sechsten bis achten Tergits bei Weibchen (Abb. 166).

Typus (♂), Paratypen (3 ♀♀, 2 ♂♂) sowie Präparate 2-7 und 48 deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich.

Nach DUDA 1940 führt die Bestimmung zu *D. ampelophila* Loew, 1862. Diese Art ist nach DUDA 1935 (und 1940 ?) synonym mit *fasciata* Meigen, 1830 = *melanogaster* Meigen, 1830. DUDA gibt noch eine Reihe weiterer Synonyme (1940) mit Fangplätzen in Afrika an. Es ist möglich, dass *D. yakuba* identisch ist mit einer dieser Arten, die DUDA als Synonyme auffasst.

## b) *Fima*-Gruppe.

Zehn Arten, die der *melanogaster*-Gruppe nahe stehen, bilden auf Grund der meisten ihrer Körpermerkmale eine klar abgrenzbare Gruppe.

Gruppenmerkmale: Orbitalleisten, Mesonotum und Tergite mit Hochglanz. Körper-Grundfarbe graugelb bis hellbraun, Tergite, Meso-

notum und Pleuren gleichfarbig oder ganz oder teilweise schwarz. Sterno-Index 0,4—0,6. Genitalbogen mit nach innen umgelegter Spitze. Isolierter sekundärer Forceps vorhanden, mit grossem, schwarzem Zahn (Abb. 175, 184, 185, 187 und 189). Zwischen den beiden distalen Randborsten der Vaginalplatten besteht eine charakteristische Lücke (Abb. 178, 179). Spermatheken mit basalem Wulst (Abb. 180). Ventrales Receptaculum ziemlich lang, mehr oder weniger regelmässig spiralisiert oder in Schleifen gelegt. Bei *D. fima* sind die Hinterstigmen der Larven und Puppen zu einer unpaaren, teleskopartigen Röhre vereinigt (Abb. 181), in welcher die beiden Lumina allerdings getrennt vorhanden sind, und apikal an der Stigmaröhre befindet sich ein Kranz feiner Haare.

Folgende Merkmale hat die *fima*-Gruppe mit der *melanogaster*-Gruppe gemeinsam: Hoden mehr oder weniger stark spiralisiert. Zweite Orbitalborste  $\frac{1}{3}$  bis  $\frac{1}{4}$  der dritten. Zwei lange Oralborsten. Wangen schmal ( $\frac{1}{10}$  bis  $\frac{1}{20}$  des längsten Augendurchmessers breit). Vordere Skutellarborsten konvergierend. Männchen mit oder ohne Geschlechtskämmen.

Die beiden Artgruppen weichen auch im Costal-Index voneinander ab (Tab. 4): bei der *melanogaster*-Gruppe beträgt der durchschnittliche Costal-Index bei den meisten Arten etwa 2,0, bei der *fima*-Gruppe etwa 1,3. Ausnahmen machen *D. ananassae* (zu tiefer Index für die *melanogaster*-Gruppe) und *D. abure* (gleicher Index wie *D. ananassae*, = etwas zu hoch für die *fima*-Gruppe). Bei der *fima*-Gruppe stehen die schwarzen Costalbörstchen auf etwa 60% des dritten Costal-Abschnitts, bei der *melanogaster*-Gruppe auf etwas weniger als 50%. Auch in diesem Fall bilden *D. ananassae* und *D. abure* Ausnahmen.

TABELLE 4. Costal-Index und Bereich des dritten Costal-Abschnitts, der mit kräftigen, schwarzen Borsten besetzt ist, bei Arten der *fima*- und *melanogaster*-Gruppe.

Art	Flügel ge- messen	Ge- schlecht	Costal- Index	Durch- schnitt	Borsten auf 3. Costal- Abschn. in %	Durch- schnitt in %	
melanogaster Gruppe	<i>D. melanogaster</i>	10	♂+♀	2,4—2,7	2,54	31—40	34,1
	<i>D. séguyi</i>	10	♂	1,6—2,4	1,88	42—56	48,4
	<i>D. yakuba</i>	10	♂+♀	1,8—2,6	2,18	39—53	43,6
	<i>D. yakuba</i>	10	♂	1,8—2,3	2,00	40—50	44,3
	<i>D. nikananu</i>	10	♂+♀	1,5—2,0	1,79	43—52	47,7
fima-Gruppe	<i>D. ananassae</i>	10	♂	1,3—1,6	1,45	52—60	56,4
	<i>D. fima</i>	10	♂	1,1—1,3	1,17	57—66	60,8
	<i>D. kulango</i>	10	♂+♀	1,2—1,4	1,30	56—66	62,4
	<i>D. abron</i>	10	♂	1,1—1,4	1,21	58—69	63,8
	<i>D. abure</i>	10	♂+♀	1,4—1,5	1,47	44—57	50,5
	<i>D. iroko</i>	5	♂	1,3—1,4	1,34	56—64	60,2
	<i>D. akai</i>	10	♂	1,2—1,5	1,30	61—66	64,1
	<i>D. alladian</i>	10	♂	1,2—1,5	1,27	55—62	58,6
	<i>dyula</i> -Komplex	10	♂	1,2—1,4	1,31	51—64	59,3

Die *fima*-Gruppe ist mit keiner der Untergruppen identisch, die HSU (1949) und WHEELER (1949) bei der *melanogaster*-Gruppe unterschieden. Am ehesten besteht eine nähere Beziehung zu *D. ananassae*. So gelten einige, wenn auch nicht alle Merkmale im Bereich der Kopulationsorgane, die nach MALOGOLOWKIN (1948) *D. ananassae* von *D. melanogaster* unterscheiden, auch für die *fima*-Gruppe. Trotzdem sehe ich davon ab, *D. ananassae* in die *fima*-Gruppe einzubeziehen, denn in den Habitusmerkmalen, in der Ausbildung der Vaginalplatten und der hinteren Larvenspirakel besteht keine Uebereinstimmung, und weiterhin fehlt bei der *fima*-Gruppe der bei *D. ananassae* so auffallende Penismantel.

Alle Arten der *fima*-Gruppe, denen ich begegnete, sind wildbiotopisch. Sie kamen selten auf Fruchtköder, häufiger auf wildwachsenden Früchten vor. Die grösste Ansammlung von Arten und Individuen beobachtete ich über *Ficus spec.* (S. 8).

Drei Untergruppen lassen sich unterscheiden: die *fima*-Untergruppe, der *akai*- und der *dyula*-Komplex.

Die Habitus-Unterschiede sind innerhalb der Gruppe so gering, dass es schwierig ist, die Arten im Schlüssel auseinander zu halten; bei einigen sind nur die Männchen sicher bestimmbar (*D. akai*, *D. alladian*, *dyula*-Komplex), bei anderen nur die Weibchen (*D. fima*, *D. kulango*, *D. abure*).

Möglicherweise ist *D. lucida* Séguy (1938) eine Art der *fima*-Gruppe, doch kann sie mit keiner der hier beschriebenen Arten sicher identifiziert werden.

#### *Drosophila fima* n. sp.

(Fiman, in französischer Aussprache = schwarz auf djoula.)

♀, ♂. Arista mit kleiner Endgabel und oben 5 bis 6 (meist 5), unten 2 bis 3 (meist 3) Strahlen. Zweites Fühlerglied gelbbraun, drittes grau-gelb, 1,5 mal so lang wie breit, mit relativ langen Haaren (Abb. 169). Stirn vorn fast  $\frac{1}{2}$  Kopfbreite, = 1,2 mal so breit wie in der Mitte hoch, matt, längs der Bogennaht hell gelbbraun, in den oberen  $\frac{3}{4}$  ockergelb bis rehbraun. Orbiten breit, mit Hochglanz, je nach Blickrichtung gleichfarbig wie die Stirn oder dunkelbraun, vorne nur wenig von den Augenrändern abweichend, die helle Stirnzone fast erreichend. Stirndreieck kaum glänzend, zwischen den Ozellen schwarz, unscharf begrenzt, kaum die halbe Höhe der Stirn einnehmend. Die Orbitalborsten stehen nahe beisammen im vordersten Teil der Orbitalleisten. Die Distanz zwischen der ersten und dritten Orbitalen ist  $\frac{1}{3}$  bis  $\frac{1}{5}$  so gross

wie die Distanz zwischen der dritten Orbitalen und der inneren Vertikalborste. Erste Orbitale  $\frac{7}{10}$  der dritten. Die zweite Orbitale steht ausserhalb der ersten, auf gleicher Höhe oder etwas vor ihr, sie ist sehr fein und  $\frac{1}{3}$  bis  $\frac{1}{2}$  so lang wie die erste Orbitale. Zwei grosse Ozellarborsten. Postvertikale gekreuzt. Über der Bogennaht stehen 2 bis 4 medianwärts gerichtete, feine Frontalhaare. Gesicht hell graugelb. Carina bei ♂♂ schmal, scharfkantig, bei ♀♀ breiter, mit flachem Rücken, nur im oberen Gesichtsteil vorstehend. Taster schmal, braun, mit einer

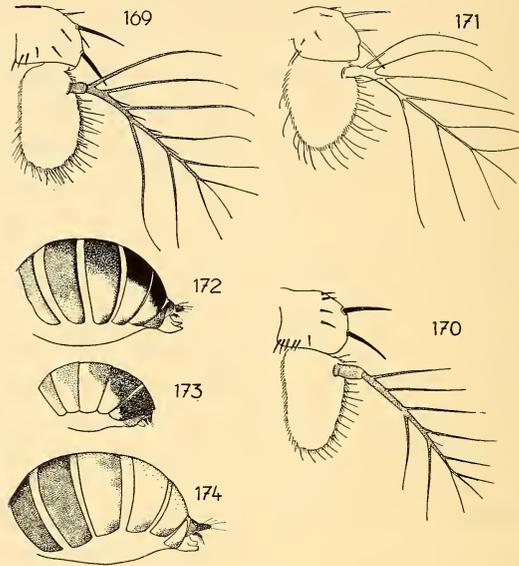


ABB. 169—174.

*Sophophora, fina-Gruppe.*

Fühler von *D. fina* (169), *D. abure* (170) und *D. akai* (171), vergr. 96 ×. —  
Abdomen der Weibchen von *D. abron* (172), *D. iroko* (173) und *D. kulango* (174), vergr. 46 ×.

schräg nach vorn gerichteten Apikalborste und mit ca. 20 feineren Borsten. Zweite Oralborste  $\frac{4}{5}$  der ersten, die übrigen viel schwächer und kürzer. Wangen gelbbraun, hinten  $\frac{1}{12}$  des längsten Augendurchmessers breit. Augen weinrot, spärlich behaart.

Mesonotum dunkelbraun bis schwarz, bei jungen Tieren in der vorderen Hälfte heller, stark glänzend. Skutellum schwarz, weniger glänzend, hinten stark gewölbt, sehr fein behaart. Pleuren gelbbraun. 6 Reihen Akrostichalhaare. Keine Präskutellaren. Die hintersten Akrostichalhaare stehen wenig hinter den hinteren Dorsozentralen. Vordere Skutellarborsten konvergent, hintere gekreuzt. Zwei Humeralborsten, die untere stärker und länger als die obere. Sterno-Index 0,5. Die mittlere Sternopleurale ist sehr fein und knapp  $\frac{1}{2}$  der ersten. Beine

hell gelbbraun. Apikale auf den Tibien des ersten und zweiten Beinpaars, Präapikale auf den Tibien aller drei Beinpaare. Halteren hell gelbbraun. Flügelfläche leicht bräunlich, fast farblos, Adern gelbbraun. Zwei Borsten vor dem distalen Costalbruch. Kräftige Borsten auf 57 bis 66% des dritten Costal-Abschnitts. Costal-Index 1,1—1,3 (1,17); 4th vein-Index 2,0—2,4 (2,23); 4c-Index 1,6—1,8 (1,72); 5x-Index 1,9—2,2 (2,09). (10 Flügel von 10 ♂♂ gemessen.)

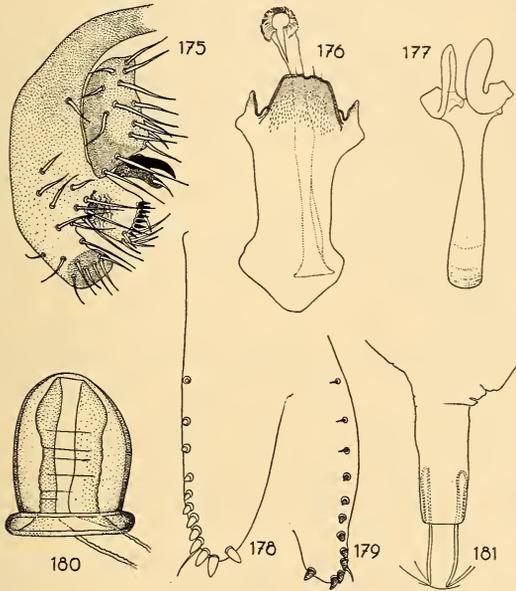


ABB. 175—181.

*Sophophora, fima-Gruppe.*

Genitalbogen von *D. fima* (175), vergr. 175×. — Hypandrium von *D. fima* (176) und *D. dyula*, Form B (177), vergr. 96×. — Vaginalplatte von *D. fima* (178) und *D. abron* (179), vergr. 175×. — Spermatheke von *D. fima* (180), vergr. 283×. — Stigmenröhre der Larve von *D. fima* (181), vergr. 58×.

Abdominaltergite stark glänzend, schwarz, erster und Basis des zweiten Tergits dunkel graubraun. Sternite klein, fast farblos.

Genitalbogen (Abb. 175) breit, glänzend, graubraun. Der untere Rand ist breit nach innen umgelegt; ein Absatz fehlt. Im ventralen Teil stehen 16—22 Borsten, von denen drei Randborsten, die unmittelbar hinter dem Forceps stehen, die längsten sind. Forceps mit einer Reihe von 7—9 schwarzen, kurzen Zähnen, sowie distal und auf der Unterseite mit 7—10 braunen Borsten, von denen die 2 bis 3 längsten nach dorsal gerichtet sind und eine kurze, starke, isoliert stehende Borste, die nach ventral gerichtet ist. Der Forceps ist basal vielfach und scharfkantig gefaltet, und dorsal geht er nahtlos in den Genitalbogen

über. Ein sekundärer Forceps ist ventral der Analplatte angelagert; er trägt dorsal einen auffallend grossen, schwarzen Zahn und ventral eine Borste. Auf den Analplatten stehen 11—15 Borsten (17 ♂♂ untersucht). Hypandrium breit; distal neben einer kleinen, medianen Ausbuchtung mit je zwei feinen Randborsten (Abb. 176).

Vaginalplatte gelb (Abb. 178), mit einer Langborste und 9—13 Randborsten (6 ♀♀ untersucht).

Körperlänge: ♀ 1,9—2,4 mm, ♂ 1,7—2,1 mm,

Flügelänge: ♀ 1,6—2,2 mm, ♂ 1,5—1,9 mm.

Innere Körpermerkmale: hintere und vordere Arme der Malpighischen Gefässe mit freien Enden. Hoden gelb bis hell orange, mit einer inneren und 1 ½ äusseren Windungen. Samenpumpe relativ gross, ohne Divertikel. Spermatheken hellbraun, hutförmig, etwa 1 ½ mal so lang wie breit, mit einem Wulst an der Basis (Abb. 180). Ventrals Receptaculum eine Spirale von ca. 8 immer grösser werdenden Windungen, die so gegeneinander verschoben sind, dass ein flaches, birnförmiges Gebilde entsteht, das das ventrale, proximale Uterusende bedeckt.

Eier mit zwei feinen, fadenförmigen Filamenten, die so lang sind wie die Eier selbst.

Larven hinten mit einer teleskopartig verschiebbaren Röhre, in der die beiden Tracheenstämme getrennt bis zur scheinbar oder wirklich unpaaren Stigmenöffnung verlaufen. Dieses Hinterstigma trägt apikal einen Kranz zurückgerichteter, feiner Haare (Abb. 181).

Puppen blass gelbbraun. Vordere Spirakel mit 8—9 rosettenartig abstehenden Ästen, die so lang sind wie der Spirakelstamm, und zwei halb so langen, feineren Ästen, die aussen neben den zwei vordersten grossen Ästen stehen. Horn-Index ca. 4,0. Wie die Larve hat die Puppe nur ein unpaares Hinterstigma, das röhrenartig vorgeschoben ist und apikal einen Kranz zurück gerichteter, feiner, starrer Haare trägt.

Vorkommen: gefangen an allen Fangplätzen, auf Fruchtköder.

Typus (♂), Paratypen (3 ♀♀, 2 ♂♂) von Abidjan sowie Präparate 49—51 und 74 deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich.

### *Drosophila abure* n. sp.

(Abouré = Stamm der Elfenbeinküste.)

♀, ♂. Arista mit Endgabel und oben 4 bis 6, unten 2 bis 3 (meist 2) geraden Strahlen, die kürzer sind als die Aristastrahlen anderer Arten der Gruppe (Abb. 170). Zweites Fühlerglied braungelb, drittes graugelb, 1,3 mal so lang wie breit, fein und nicht so lang behaart wie bei *D. fima*. Stirn vorne halb so breit wie der Kopf, = 1,3 mal so breit wie in der Mitte hoch, matt, braungelb. Die Orbiten sind schmal (auf dem Scheitel  $\frac{2}{3}$  so breit wie die Stirnstriemen), stark glänzend, im Bereich der Orbitalen etwas gerunzelt und reichen bis wenig vor die Stirnmitte. Stirndreieck klein, kaum sichtbar, die erhöhte Partie zwischen den braunen Ozellen ist etwas glänzend, braun. Erste Orbitale  $\frac{3}{4}$  der dritten,

beide stehen nahe beisammen. Zweite Orbitale ausserhalb der ersten stehend, fein,  $\frac{1}{3}$  der ersten. Postvertikale gekreuzt. Über der Carina ca. vier Frontalhaare. Gesicht graugelb, Carina schmal, aber doch breiter als bei anderen Arten der Gruppe, oben mit flachem, unten mit leicht gerundetem Rücken, auf die oberen  $\frac{2}{3}$  des Gesichts beschränkt. Die zweite Orale ist  $\frac{7}{8}$  so lang wie die erste und gleich stark. Taster keulenförmig, mit einer schräg nach vorn gerichteten Apikalborste. Wangen braungelb, am tiefsten Augenrand  $\frac{1}{10}$  des längsten Augendurchmessers breit. Augen hellrot, spärlich behaart.

Mesonotum, Skutellum und Pleuren hellbraun, Beine gelbbraun. Mesonotum stark glänzend, Skutellum lederartig gerunzelt, weniger glänzend, Pleuren feiner gerunzelt als das Skutellum, noch schwächer glänzend. Zwischen den vorderen Dorsozentralen sechs Reihen Akrostichalhaare, kurz davor acht Reihen. Keine Präskutellare. Vordere Skutellare konvergierend, hintere gekreuzt. Zwei Humeralborsten, die obere etwas schwächer und kürzer als die untere. Sterno-Index 0,5. Apikalborsten auf den Tibien der 1. und 2. Beinpaare, Präapikale auf den Tibien aller drei Beinpaare. Distales Halterenglied gelbbraun. Flügel relativ breit, Flügelfläche farblos, Adern blass gelblich. Zwei Borsten vor dem distalen Costalbruch. Kräftige Borsten auf 44—57% des dritten Costal-Abschnitts. Costal-Index 1,4—1,5, 4th vein-Index 2,1—2,6, 4c-Index 1,4—1,7, 5x-Index 1,9—2,5.

Vordere Tergite graubraun, hintere dunkler werdend, hinterste dunkel schwarzbraun bis schwarz, alle stark glänzend. Sternite klein, quadratisch, farblos. Vaginalplatte hellbraun, glänzend, gleich ausgebildet wie bei *D. abron*, mit Langborste und 13—14 Randborsten (1 ♀ untersucht).

Äussere männliche Genitalien gleich ausgebildet wie bei *D. fima* (Abb. 175), mit folgenden Unterschieden: 9—11 schwarze Forcepszähne, 6—8 (meist 6) distale Forcepsborsten, und ohne die isolierte, nach ventral gerichtete Borste. Der schwarze, grosse Zahn auf dem sekundären Forceps ist schlanker als bei *D. fima*. Analplatte einheitlich gefärbt und gewölbt, ohne Absatz zwischen mittlerem und lateralem Teil. Genitalbogen mit nur 13—16 Borsten (2 ♂♂ untersucht).

Körperlänge: ♀ (9) 2,1—2,6 mm, ♂ (5) 1,9—2,2 mm.

Flügelänge: ♀ (9) 1,8—2,1 mm, ♂ (5) 1,9—2,0 mm.

Innere Körpermerkmale: Vordere und hintere Arme der Malpighischen Gefässe mit freien Enden. Proximale Hodenteile basal sehr dünn, den Paragonien folgend, farblos, dann mit 3 Windungen, dicker, orange. Distale Teile aprikosenfarbig, mit 7 apikalwärts immer enger werdenden Spiralwindungen, um die proximalen Windungen rücklaufend angeordnet, und mit langem, freiem Ende. Paragonien dünn, lang, distal hakenförmig gebogen. Spermatheken sehr klein, hutförmig, blass bräunlich, fast farblos. Ventrals Receptaculum ein dichter, runder Knäuel von vielen (ca. 20) gleichmässigen Windungen oder Schleifen, dem Uterus aufliegend.

Eier mit zwei fadenförmigen, aber starken, hinteren Filamenten von halber Eilänge.

Vorkommen: Waldrand bei M'Bettie, auf Früchten von *Ficus mucosa* (?) IX.1951, zusammen mit *D. akai*.

Typus (♀), Paratypen (3 ♀♀, 2 ♂♂) von M'Bettie sowie Präparate 42, 43 und 45 deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich.

*Drosophila abron* n. sp.

(Abron = Stamm der Elfenbeinküste.)

Die Art unterscheidet sich von *D. abure* in folgenden Merkmalen:

♀, ♂. Arista mit normal langen Strahlen; die proximalen drei oberen sind auf ihrer ganzen Länge schwach aber gleichmässig nach vorne gebogen. Drittes Fühlerglied 1,6 mal so lang wie breit, so lang behaart wie bei *D. fima*. Stirn hellbraun (dunkler als bei *D. abure*), feinst gekörnt und ganz leicht glänzend. Erste und zweite Oralborste gleich lang. Der ganze Kopf sowie Pleuren, Flügel und Beine sind dunkler. Mesonotum hellbraun. Die Flügel sind schmal wie bei *D. akai*. Kräftige Borsten auf 58—69% des dritten Costal-Abschnitts. Costal-Index 1,1 bis 1,4; 4th vein-Index 2,3—2,4; 4c-Index 1,6—1,9; 5x-Index 2,3—3,1 (von 5 ♀♀ und 5 ♂♂ zusammen 10 Flügel gemessen).

Abdomen, ♀ (Abb. 172): erster Tergit gelbbraun, zweiter und dritter gräulich braun, die Seiten etwas heller, vierter bis sechster Tergit im medianen Drittel schwarzbraun, in den lateralen Dritteln bräunlich gelb. Siebenter Tergit braun. Auf dem vierten bis sechsten Tergit sind die Hinterecken ebenfalls braun. Vaginalplatte (Abb. 179) gelb, mit feiner Langborste und 11—13 Randborsten. (5 ♀♀ untersucht.)

♂: Abdominaltergite uniform schwarz. Die äusseren Genitalien gleichen denen von *D. fima* (Abb. 175), doch bestehen folgende Unterschiede: 7—10 Forcepszähne; 6—8 distale Borsten auf dem Forceps, wobei die isolierte, distalwärts gerichtete Borste fehlt; die Analplatten sind bezüglich Färbung und Wölbung einheitlich, sie zeigen keine Zweiteilung wie bei *D. fima*.

Körperlänge: ♀ 1,9—2,4 mm, ♂ 1,8—2,0 mm,

Flügelänge: ♀ 1,8—2,1 mm, ♂ 1,7—1,9 mm.

Innere Körpermerkmale: ♀ wie bei *D. abure*. Hoden aprikosenfarbig, mit 2 inneren und 5 äusseren Windungen.

Eier mit 2 fadenförmigen, kräftigen, hinteren Filamenten von  $\frac{4}{5}$  Eilänge.

Vorkommen: nur festgestellt in M'Bettie, dort häufig auf wilden Feigen (S. 8), zusammen mit *D. abure* und *D. akai*, sowie seltener auf Fruchtköder.

Durch Ansetzen von vielen ♀♀ auf zerdrückten Feigen gelang es, einige spärliche Nachkommen zu züchten. Die gefangenen Individuen wurden etwa einen Monat lang am Leben erhalten, sie zeigten während

dieser Zeit kein Nachdunkeln des Mesonotums und der hellen Teile der Tergite.

Typus (♀), Paratypen (3♀♀, 4♂♂) von M'Bettie sowie Präparate 29-31, 38 und 39 deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich.

*Drosophila iroko* n. sp.

(Iroko = Eingeborenennamen eines Baumes, bei dem die Art zuerst gefunden wurde.)

♀. Arista mit Endgabel und oben 5 bis 6, unten 2 bis 3 Strahlen. Die proximalen 3 oberen oder alle oberen Strahlen sind distal nach vorne gekrümmt. Drittes Fühlerglied 1,5 mal so lang wie breit, so lang behaart wie bei *D. fima*. Stirn gelbbraun, vorne etwas heller als hinten, matt. Orbitalleisten dunkelbraun, glänzend, im Bereich der Orbitalborsten fein gerunzelt, parallelrandig, hinten so breit oder etwas schmaler als die Stirnstriemen. Erste Orbitale  $\frac{3}{4}$  der dritten, zweite Orbitale  $\frac{1}{4}$  der dritten. Clypeus relativ breit, oben und unten gleich breit, Rücken leicht abgeflacht. Oberlippe und Clypeus gerunzelt. Zwei gleich lange Orale. Taster schlank, mit einer nach vorn aussen gerichteten, relativ langen Apikalborste. Wangen am tiefsten Augenrand  $\frac{1}{12}$  des längsten Augendurchmessers breit. Augen leuchtend hellrot, dicht behaart.

Mesonotum schwarz, stark glänzend. Skutellum schwarz, fein gerunzelt, fein gelblich behaart, weniger glänzend als das Mesonotum. Acht Reihen Akrostichalhaare. Vordere Skutellare konvergierend. Zwei Humeralborsten, die untere länger als die obere. Pleuren schwarzbraun, dicht grau bereift, etwas glänzend. Sterno-Index 0,5—0,6. Beine und distales Halterenglied gelbbraun. Flügelfläche schwach bräunlich, Adern braungelb. Kräftige Borsten auf 56—64% des dritten Costal-Abschnitts. Costal-Index 1,3—1,4; 4th vein-Index 1,8—2,5; 4c-Index 1,4—1,7; 5x-Index 2,1—2,6 (5 Flügel von 5 ♀♀ gemessen).

Erster Abdominaltergit hellbraun, zweiter und dritter dunkelbraun. Vierter bis sechster Tergit gelb mit brauner Medianzone, die auf dem vierten Tergit ziemlich hell, auf dem sechsten Tergit dunkel ist. Siebenter Tergit und Afterpapille dunkelbraun (Abb. 173). Alle Tergite glänzen stark. Vaginalplatte bräunlich, glänzend, vorstehend, mit einer Langborste und 11—12 Randborsten, ähnlich angeordnet wie bei *D. abron* (1 ♀ untersucht).

Körperlänge: ♀ (6) 2,1—2,5 mm,

Flügelänge: ♀ (6) 1,9—2,2 mm.

In allen übrigen äusseren Merkmalen gleicht *D. iroko* den anderen Arten der Gruppe.

Vorkommen: Abidjan, ausgefärbte Individuen, gefangen über *Raphia*-Strunk. Eine Population offenbar einheitlich unausgefärbter Tiere wurde in M'Bettie gefunden, am Fuss eines hohen Macoré-Baumes (*Mimusops Heckelii*). Alle Tiere aus M'Bettie hatten einen gelbbraunen Thorax.

Typus (♀), Paratypen (4 ♀♀, 3 ♂♂) von M'Bettie sowie Präparate 58 und 61 deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich.

*Drosophila kulango* n. sp.

(Kulango = Stamm der Elfenbeinküste.)

*D. kulango* unterscheidet sich von *D. fima* in folgenden Merkmalen:

♀, ♂. Stirn einschliesslich Orbitalleisten und Stirndreieck hellbraun. Augen hellrot. Mesonotum vorn braun, hinten einschliesslich Skutellum dunkelbraun. Bei älteren Tieren ist das Skutellum schwarzbraun und auf dem Mesonotum erscheint ein schwarzbrauner Medianstreif, der sich hinten verbreitert und den ganzen Bereich zwischen den Dorsozentralen ausfüllt, seitlich davon ist ein etwas hellerer, durch die Quernaht unterbrochener Längsstreif sichtbar. 8 Reihen Akrostichalhaare. Pleuren dunkel graubraun, so dunkel oder dunkler als das Mesonotum, dies auch bei unausgefärbten Individuen. Beine hell graubraun. Costal-Index 1,2—1,4, 4th vein-Index 1,9—2,6, 4c-Index 1,4—1,9, 5x-Index 1,8—2,4. Kräftige Borsten auf 56—66% des dritten Costal-Abschnitts.

Abdominaltergite ♂♂: vordere graubraun, die hinteren Tergler schwarzbraun bis schwarz. ♀♀ (Abb. 174): zweiter und dritter Tergit graubraun, vordere Seitenranddecken etwas heller, vierter hell graugelb, mit graubrauner Hinterrandbinde, die in der Medianlinie am breitesten ist; fünfter und sechster Tergit ganz farblos oder hell graugelb. Auf dem vierten bis sechsten Tergit sind die hinteren Seitenrandflecken verdunkelt. Afterpapille dunkel, graubraun. Vaginalplatte blass graugelb, mit Langborste und 11—13 Randborsten. Vaginalplatten und Borsten sind heller als bei *D. fima*, dagegen besteht auch die Lücke zwischen den beiden distalsten Borsten (5 ♀♀ untersucht).

Im Bereich der äusseren männlichen Genitalien bestehen zwischen *D. fima* und *D. kulango* folgende Unterschiede:

	<i>D. fima</i>	<i>D. kulango</i>
Primäre Zähne auf Forceps	7—9 (M=7,9)	7—10 (M=8,3)
Sekundäre Forcepsborsten	7—10	9—12
Borsten auf Analplatte	11—15	12—16
Borsten auf Genitalbogen	16—22	19—26

Für den Forceps von *D. fima* ist eine relativ kräftige, braune Borste typisch, die isoliert unter den primären Forcepszähnen steht und distalwärts gerichtet ist. Diese Borste fehlt bei *D. kulango*, d. h. es sind zwei Borsten der Distalgruppe mehr oder weniger deutlich distalwärts gerichtet, sie sind aber relativ klein und stehen nicht isoliert. Die Borsten der Distalgruppe sind zudem deutlich weiter voneinander entfernt, als dies bei *D. fima* der Fall ist.

Körperlänge: ♀ 2,0—2,7 mm, ♂ 2,0—2,2 mm,

Flügelänge: ♀ 1,9—2,3 mm, ♂ 1,9—2,0 mm.

Innere Körpermerkmale: 2  $\frac{1}{2}$  distale, hell graugelbe Hodenwindungen und 1 bis 1  $\frac{1}{2}$  proximale, goldgelbe Windungen. ♀ wie bei *D. fima*.

Vorkommen: ziemlich selten auf Fruchtköder, bei M'Bettie. Auch voll ausgefärbte ♀♀ zeigen die charakteristische Tergitzzeichnung.

Typus (♀), Paratypen (3 ♀♀, 4 ♂♂) sowie Präparate 28, 47, 52 und 53 deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich.

*Drosophila akai* n. sp.

(Acaci = schön auf djoula.)

♂. Arista mit Endgabel und oben 5 bis 6 (meist 5), unten 2 bis 3 (meist 2) langen Strahlen. Die proximalen 3 bis 4 oberen Strahlen sind distal gleichmässig nach vorne gekrümmt. Zweites Fühlerglied gelbbraun, drittes gleichfarbig oder eine Spur grauer,  $1\frac{2}{5}$  mal so lang wie breit, Dorsalkante konvex, lang und weisslich behaart (Abb. 171). Stirn gelbbraun, vorne knapp  $\frac{1}{2}$  so breit wie der Kopf, = so breit wie in der Mitte hoch, nach hinten sich verbreiternd im vorderen Viertel längs der Bogennaht matt und weisslich braun, dahinter mit schwachem Seidenglanz, hellbraun. Scheitelplatten ziemlich breit, vorne von den Augenträgern kaum abweichend, mit Hochglanz, je nach Blickrichtung gleichfarbig wie die Stirn oder dunkler. Stirndreieck klein, unscharf begrenzt, zwischen den Ozellen dunkelbraun bis schwarz. Erste Orbitale ganz wenig länger als die dritte. Postvertikale gekreuzt. 2 lange Ozellaren, die die Bogennaht erreichen. Auf dem vorderen Stirnrand ca. 4 feine Frontalhaare. Gesicht graugelb. Carina ein gerader, scharfkantiger Kiel, wenig vorstehend, nur etwas unter die Gesichtsmitte reichend. Erste und zweite Orale etwa gleich lang, relativ fein. Die folgenden Peristomalhaare sind viel kürzer und feiner. Palpen und Rüssel hell gelbbraun. Palpen mit einem feinen aber langen, rechtwinklig abstehenden Apikalhaar. Wangen gelb, am tiefsten Augenrand  $\frac{1}{20}$  des längsten Augendurchmessers, hinten zurückweichend. Augen leuchtend hellrot, spärlich behaart.

Mesonotum schwarz, stark glänzend. Skutellum lederartig fein gerunzelt, stark gewölbt und gerundet, schwarz. Pleuren je nach Alter hell gelbbraun oder dunkler, graubraun. Sechs Reihen Akrostichalhaare. Vordere Skutellare konvergent. Keine Präskutellaren. 2 Humeralborsten, die untere fast doppelt so lang und stärker als die obere. Sternonindex ca. 0,4. Beine blass gelbbraun. Auf dem ersten und zweiten Tarsenglied der Vorderbeine je 2 Geschlechtskämme (Abb. 182 und Tab. 5). Apikalborsten auf den Tibien des ersten und zweiten Beinpaars, Präapikale auf den Tibien aller drei Beinpaare. Halteren gelbbraun. Flügel schlank, Flügelfläche farblos bis bräunlich, Adern braun. Zwei Borsten vor dem distalen Costalbruch. Kräftige Borsten auf

61—66% des dritten Costal-Abschnitts. Costal-Index 1,2—1,5; 4th vein-Index 2,2—2,9; 4c-Index 1,5—2,0; 5x-Index 2,2—2,8.

Abdominaltergite uniform schwarz, stark glänzend. Genitalbogen (Abb. 184) breit, schwarz, glänzend, distal umgelegt, ohne Absatz, mit 11—16 Borsten im distalen Bereich. Auf dem Forceps 4 Gruppen von Borsten: a) eine Reihe von 5—6 schwarzen Zähnen, ziemlich weit

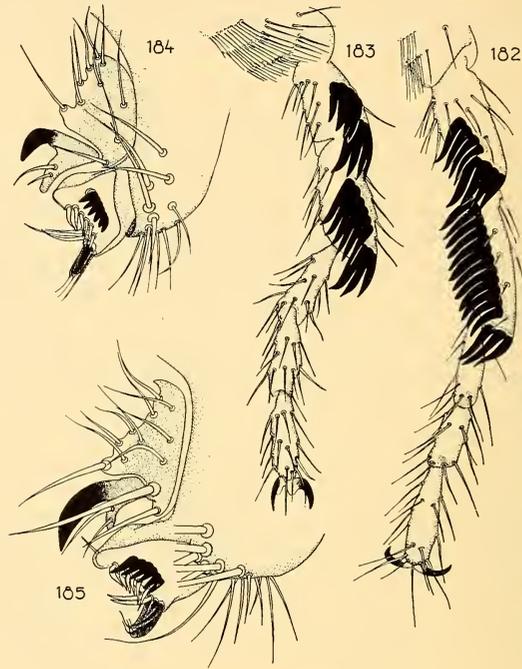


ABB. 182—185.

*Sophophora, fima-Gruppe.*

Vorderbein des Männchens von *D. akai* (182) und *D. alladian* (183). — Genitalbogen von *D. akai* (184) und *D. alladian* (185). Vergr. 175 ×.

basal; b) eine Reihe von 5—6 Randborsten; c) 3 lange, dorsalwärts gerichtete Randborsten; d) eine distale Gruppe von schätzungsweise 4 eigenartigen Borsten. Sie sind basal kolbenförmig, distal fein ausgezogen und stehen so nah beisammen, dass sie bei schwacher Vergrößerung wie ein einziger Zahn aussehen. Ein sekundärer Forceps ist der Analplatte angelagert und trägt einen grossen Zahn sowie 2 Borsten. Analplatte mit 9—13 Borsten (14 Zählungen von 7 ♂♂).

Körperlänge: 1,8—2,1 mm,

Flügelänge: 1,7—2,0 mm.

Innere Körpermerkmale: Vordere und hintere Arme der Malpighischen Gefässe mit freien Enden. Hoden gelb, proximale Teile basal dünn



Costal-Index 1,2—1,5; 4th vein-Index 2,2—2,6; 4c-Index 1,6—2,0; 5x-Index 2,1—2,8. Kräftige Borsten auf 55—62% des dritten Costal-Abschnitts.

Äussere Genitalien (Abb. 185): Genitalbogen mit 17—26 Borsten. Forceps mit *a*) 6 schwarzen Zähnen; *b*) mit 5—7 Randborsten; *c*) mit 3 zurückgebogenen Borsten, von denen eine sehr lang ist und so stark dorsalwärts abgedreht ist, dass sie unter dem Forceps versteckt liegt; *d*) mit der eigenartigen Gruppe von Distalborsten. Der schwarze Zahn auf dem sekundären Forceps ist stärker. Analplatte mit 11—14 Borsten, von denen die zweitdistalste auffallend lang und stark ist und die Borsten an den zwei ventralen Ecken ebenfalls stärker und länger sind als die übrigen (5 ♂♂ untersucht, je 7—9 Zählungen).

Vorkommen: Plantage bei Abidjan und Reservat Banco, spärlich auf Fruchtköder, z. T. zusammen mit *D. akai*.

Beim ganzen untersuchten Material bestehen keine Übergänge zwischen *D. akai* und *D. alladian*; auf Grund der Mesonotumfarben, des dritten Geschlechtskamms und vor allem der äusseren Genitalien sind die Arten eindeutig unterscheidbar. Dies ergab sich jedoch erst bei der späteren morphologischen Untersuchung, während bei der Feldarbeit die beiden Formen wohl erkannt und separiert, aber nicht als getrennte Arten aufgefasst wurden.

Typus (♂), Paratypen (1♀, 1♂) sowie Präparate 32, 35 und 37 deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich.

#### Der *dyula*-Formenkomplex.

Bei Abidjan und M'Bettie wurden zusammen 7 Männchen gefangen, die *D. akai* stark gleichen, jedoch die in Abb. 186 dargestellten Geschlechtskämme besitzen. Bei der späteren Untersuchung des konservierten Materials stellte sich heraus, dass es sich um *drei* Formen handelt, die sich in den äusseren männlichen Genitalien deutlich unterscheiden (Abb. 187-192).

Bei dem geringen untersuchten Material konnten zwischen den drei Genitalbogen- und Forceps-Typen keine Übergänge festgestellt werden. Die drei Formen gehören kaum einer einzigen polymorphen Art an, denn eine derartige intraspezifische Variation im Bereich der äusseren, männlichen Genitalien ist unwahrscheinlich, um so mehr, als es sich um sympatrische Formen handelt.

Die Formen bilden vermutlich einen Komplex von drei kryptischen Arten. In den meisten taxonomischen Merkmalen sind sie einheitlich ausgebildet. So konnten in Bezug auf die äussere Morphologie keine Unterschiede festgestellt werden.

Von 5 ♂♂ des Komplexes wurden 10 Flügel gemessen. Es ergaben sich folgende Indices: Costal-Index 1,2—1,4; 4th vein-Index 2,5—2,8; 4c-Index 1,8—2,0; 5x-Index 2,4—2,8; kräftige Borsten auf 51—64% des dritten Costal-Abschnitts.

Auf den Vorderbeinen der 5 Männchen hatte ein einziger proximaler Geschlechtskamm 4 Zähne, alle übrigen 3 Zähne.

Bei allen drei Formen ist der gruppentypische, schwarze Zahn auf dem sekundären Forceps relativ lang und ausserdem abgeflacht und stark gebogen (Abb. 187, 189). Das Hypandrium ist schmal spatelförmig und schwarzbraun (Abb. 177). Dem Penis fehlt der distale Haarschopf, und er ist auf seiner ganzen Länge dünn stabförmig.

Zwei konservierte Männchen von M'Bettie wurden aufgeweicht und sezziert. Ihre inneren Körpermerkmale zeigten folgende Verhältnisse: vordere und hintere Arme der Malpighischen Gefässe mit freien Enden. Hoden spiralisiert, mit 1—1 ½ proximalen und 2 distalen Windungen. Samenpumpe ohne Divertikel.

Das bei Abidjan gefundene Männchen wurde beschrieben als *D. dyula*. Zwei Weibchen, die vom gleichen Fang stammten und in allen Merkmalen mit dem Männchen übereinstimmten, wurden als zur gleichen Art gehörig betrachtet und in die Artbeschreibung miteinbezogen. Die bei M'Bettie gefundenen Männchen wurden in folgender Gegenüberstellung von *D. akai* abgegrenzt:

	<i>D. akai</i>	<i>dyula</i> -ähnliche Arten
Orale	die zweite etwas kürzer und feiner als die erste, beide relativ schwach	erste und zweite gleich lang und gleich stark, stärker als bei <i>D. akai</i>
Orbitalleisten	breit, hinten etwa doppelt so breit wie die Stirnstriemen	schmäler, hinten so breit wie die Stirnstriemen
Dritte Orbitale in Bezug auf Orbitalleisten-Medianlinie	ausserhalb dieser Linie stehend	auf der Medianlinie stehend.
Taster-Apikalborste	fein, rechtwinklig abstehend, nach aussen gerichtet	kräftiger, schräg nach vorn aussen gerichtet
Skutellum	nur schwach gerunzelt, nicht bereift, stark glänzend	stark gerunzelt, fein behaart, von vorne gesehen gelblich bereift, wenig glänzend
Obere Humeralborste	feiner und kürzer als die untere	fast gleich lang und gleich stark wie die untere
Mesopleuren	oben gerunzelt, unten stark glänzend	oben und unten gerunzelt, nur schwach glänzend

Auf Grund dieses Vergleiches war es möglich, aus dem *akai-dyula*-Artgemisch, dem ich in M'Bettie im Fang über Feigen begegnete, auch die Weibchen mit einiger Wahrscheinlichkeit zu unterscheiden.

*Drosophila dyula* n. sp.

(Djoula = Negerstamm im Sudan.)

Arista mit Endgabel und oben 5, unten 3 Strahlen. Die 2 proximalen oberen Strahlen sind in ihren distalen  $\frac{2}{5}$  stark nach vorne gebogen, die 2 folgenden Strahlen weniger deutlich und nur an der Spitze gekrümmt. Fühler gelbbraun, drittes Glied länger als breit, mit weissen Haaren besetzt, die etwa so lang sind wie bei *D. akai*. Stirn vorne  $\frac{2}{5}$  Kopfbreite, nach hinten sich verbreiternd, matt, im vorderen Viertel oder Fünftel, längs der Bogennaht, hell und leuchtend gelbbraun, dahinter gegen den Scheitel dunkler werdend. Orbiten ziemlich breit, vorne kaum von den Augenrändern abweichend, dunkelbraun, mit Hochglanz. Stirndreieck undeutlich begrenzt, klein, etwas glänzend, zwischen den Ozellen dunkelbraun bis schwarz. Erste Orbitale  $\frac{4}{5}$  der dritten, nahe bei ihr stehend. Zweite Orbitale fein, nieder liegend, ausserhalb und neben der ersten stehend,  $\frac{1}{3}$  der ersten. Spitzen der Postvertikalen gekreuzt. Am Stirnvorderrand stehen 2 bis 4 feine Frontalhaare. Carina schmal, wenig vorstehend, kantig, auf die oberen  $\frac{3}{5}$  des Gesichts beschränkt. Gesicht weisslich. Zweite Orale  $\frac{4}{5}$  der ersten und etwas schwächer, die übrigen Oralborsten sind viel feiner. Clypeus blass braun, Taster und Rüssel hell gelbbraun. Taster mit schräg nach vorn gerichteten, subapikalen Borstenhaaren und ca. 6 feineren Lateralhaaren. Wangen hell gelbbraun, hinten mit einem längeren, aber schwachen Borstenhaar, dort stark zurückweichend; in der Wangenmitte ca.  $\frac{1}{10}$  des längsten Augendurchmessers breit. Augen bräunlich rot, von unten gesehen leuchtend hellrot, kurz und dicht behaart.

Mesonotum stark glänzend, tief schwarz, mit Blauschimmer. Skutellum abgeflacht, lederartig gerunzelt, kaum glänzend, feinst behaart, schwarzbraun. Pleuren ziemlich glänzend, schwarzbraun. Acht Reihen Akrostichalhaare. Die hintersten beiden Akrostichalhaare stehen auf der Höhe der hinteren Dorsozentralen und sind etwas verlängert. Vordere Skutellarborsten konvergierend. Zwei Humeralborsten, die untere ist länger als die obere. Sterno-Index 0,4 bis 0,5. Beine gelbbraun. Auf dem ersten und zweiten Tarsenglied der männlichen Vorderbeine stehen distal drei klauenartige, schwarze Haare (Abb. 186), Vorderfemora der Männchen innen mit ca. 20 feinen, langen Borstenhaaren. Apikalborsten auf den Tibien des ersten und zweiten Beinpaares, Präapikale auf den Tibien aller drei Beinpaare. Halteren graugelb. Flügelfläche blass bräunlich, Adern braun. Zwei Borsten vor dem distalen Costalbruch.

Abdominaltergite stark glänzend, tiefschwarz. Sternite klein, grau-gelb, distale drei Sternite der ♀♀ dunkler, graubraun. Intersegmentalhaut grau.

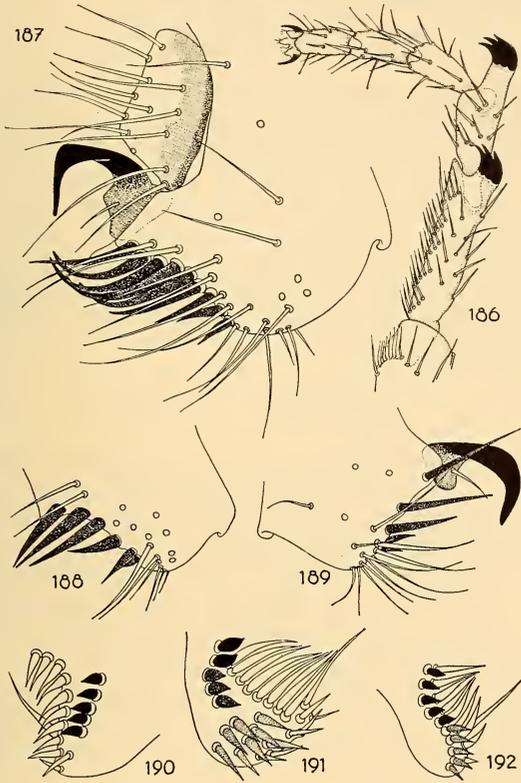


ABB. 186—192.

*Sophophora*, *fima*-Gruppe, *dyula*-Formenkomplex.

Vorderbein des Männchens von *D. dyula*, typisch für die 3 Formen (186), vergr. 175 ×. — Genitalbogen von Form A (187); Borstenbesatz des Genitalbogen-Hinterrandes von *D. dyula* (188) und Form B (189); vergr. 175 ×. — Forceps-Bedornung von *D. dyula* (190), Form A (191) und B (192), vergr. 283 ×.

Genitalbogen (Abb. 188), über dem Forceps mit einer Reihe von ca. 7 ziemlich dicht stehenden und sehr starken Randborsten, deren Spitzen konvergieren (bei Form A sind sie einheitlich nach dorsal gerichtet). Ausserdem hat der Genitalbogen ca. 22 andere Borsten. Auf dem Forceps (Abb. 190) steht basal eine gerade Reihe von 5 gleichartigen, schwarzen Zähnen. Die Distalgruppe des Forceps zählt 4 braune Borsten, von denen eine lang und dorsalwärts gerichtet ist. Längs des inneren Forcepsrandes stehen 9 Borsten (1 ♂ untersucht).

Körperlänge: 2 ♀♀: 2,2 und 2,4 mm, 1 ♂: 1,9 mm,  
 Flügellänge: 2 ♀♀: 1,8 und 2,2 mm, 1 ♂: 1,9 mm.  
 Vorkommen: Plantage Abidjan, VII.1951.

#### Abweichende Form A

Genitalbogen-Hinterrand (Abb. 187) auf der Höhe des Forceps mit einer dichten Pallisade von 8—10 starken, schwarzbraunen Randborsten. Ausserdem trägt der Genitalbogen ca. 24—28 (schwer zählbare) Borsten. Der Forceps (Abb. 191) hat drei Gruppen von Borsten: 1) eine geknickte Reihe von 5—6 (meist 5) kurzen Zähnen, von denen die zwei proximalen zwiebelartig und kurz sind, die zwei distalen gerade und braun, 2) eine distale Gruppe von 12—15 zerstreut stehenden, längeren, braunen Borsten, 3) eine Pallisade von 9—10 langen, konvergierenden Randborsten, deren Reihe von der unter 1) genannten stark divergiert (2 ♂♂ untersucht).

#### Abweichende Form B.

Genitalbogen (Abb. 189) über dem Forceps mit 4—5 Randborsten, die stärker sind als die ca. 19—23 anderen Borsten des Genitalbogens; sie stehen weit auseinander und sind viel schwächer als bei Form A. Auf dem Forceps (Abb. 192) stehen in einer gekrümmten Reihe 5—7 schwarze Zähne und in ihrer Fortsetzung distal anschliessend 3—5 braune Borsten der Distalgruppe, die insgesamt 7 Borsten zählt. Parallel zur Zahnreihe verläuft eine Pallisade von 7—9 langen, konvergierenden Randborsten (2 ♂♂ untersucht).

Typus von *D. dyula* sensu stricto: ♂ von Abidjan; Paratypen (3 ♀♀, 1 ♂) sowie Präparate 40, 41, 44, 46, 54-57 vom Formengemisch; dieses Material deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich.

### 14. Subgenus **Drosophila** Fallén, Sturtevant 1942.

#### *Drosophila repleta* Wollaston 1858.

Einige Individuen in einem Abort in Agboville; mehrere Individuen über gärendem Kaffee und über Wein, Adzopé; VIII.1951.

#### *Drosophila iri* n. sp.

(Iri = Holz auf djoula.)

♂. Arista mit Endgabel und oben 4 bis 7 (meist 5), unten 2 bis 3 (meist 2) Strahlen. Zweites Fühlerglied dunkelbraun, drittes dunkel graubraun, so lang wie breit, flach, nur kurz und fein behaart. Stirn

vorne  $\frac{1}{2}$  Kopfbreite, =  $1 \frac{3}{8}$  mal so breit wie in der Mitte hoch, matt, dunkel kaffeebraun. Orbiten von der dritten Orbitalen an von den Augenrändern abweichend, fein lederartig, etwas glänzend. Stirndreieck unscharf begrenzt, wenig glänzend wie die Orbiten. Die erhöhte Stirnpartie zwischen den Ozellen ist braunschwarz und relativ gross. Ozellen dunkelbraun. Erste Orbitale ca.  $\frac{4}{5}$  der dritten, zweite feiner,  $\frac{1}{2}$  der dritten. Postvertikale konvergierend, höchstens die Spitzen gekreuzt. Innere Vertikalborsten stark konvergierend, gekreuzt. Lange Ozellarborsten, die den Stirnvorderrand erreichen. Im vorderen, mittleren Stirnteil ca. 20 relativ lange Frontalhaare, von denen etwa 8 längs des Stirnvorderrandes stehen und weitere 6 bis 8 in 2 Längsreihen angeordnet sind, die nach hinten konvergieren. Gesicht dunkelbraun. Carina oben breit beginnend, darunter etwas eingeengt durch die zweiten Fühlerglieder (welche reihig behaart sind), sich nach unten zunehmend stark verbreiternd, bis zur Oberlippe reichend. Die Carina ist oben flach, unten nur leicht abgeflacht. 3 bis 5 starke Orale vorhanden, daneben und dahinter stehen ca. 8 etwas kürzere und schwächere, aber immerhin relativ grosse Peristomalhaare. Oberlippe, Taster und Rüssel graubraun. Taster mit ca. 50 (Schätzung) feinen, aber relativ langen Borstenhaaren, von denen 3 mediodistale Lateralhaare die längsten sind. Rüssel lateral-apikal mit Gruppen von je ca. 12 Borstenhaaren, die denen auf den Tastern gleichen. Wangen braun, hinten mit 2 stärkeren Borsten, und dort stark zurückweichend, am tiefsten Augenrand (Wangenmitte) ca.  $\frac{1}{6}$  des längsten Augendurchmessers breit. Augen dunkelrot, dicht und kurz behaart.

Mesonotum und Skutellum fein lederartig, etwas bereift, wenig glänzend, dunkelbraun. Bei helleren Tieren erkennt man auf dem Mesonotum einen breiten, schwärzlichen Medianstrich, der die 4 inneren Akrostichalreihen umfasst und seitlich davon 2 sehr dünne, schwarze Längsstriche, die von den Dorsozentralen aus nach vorne verlaufen. Der ganze, hintere Mesonotumbereich zwischen den Dorsozentralen ist ebenfalls schwarzbraun, sodass eine Zeichnung entsteht, die dem *trident*-Muster von *D. melanogaster* gleicht. 8 Reihen Akrostichalhaare. Vor dem Skutellum sind die letzten vier nebeneinander stehenden Akrostichalhaare länger als die übrigen. Vordere Skutellare konvergierend, hintere gekreuzt. Zwei Humeralborsten, von denen die obere etwas länger ist. Pleuren dunkelbraun, bereift. Sterno-Index 0,8—0,9. Distales Halterenglied hell graubraun. Beine braun. Tibien und Tarsen, vor allem der Vorderbeine, mit langen, feinen, zurückgebogenen Haaren besetzt. Apikalborsten auf den Tibien des ersten und zweiten Beinpaares, Prä-apikalborsten auf den Tibien aller drei Beinpaare. Flügelfläche bräunlich, Adern braun. Zwei Borsten vor dem relativ breiten, distalen Costalbruch. Kräftige Borsten längs der Costa bis 76—86% ihres dritten Abschnitts. Costal-Index 1,8—2,2; 4th vein-Index 2,1—2,4; 4c-Index 1,2—1,4; 5x-Index 1,4—1,7.

Abdominaltergite schwarz, erster und eine schmale Medianlinie des zweiten Tergits etwas heller. Sternite sehr gross, breit, rechteckig,

dunkel graubraun. Intersegmentalhaut graubraun. Der Penis steht oft weit vor, ist schwarz und hat das Aussehen eines nach vorne umgelegten Stachels.

Spitze des Genitalbogens (Abb. 193) zahnförmig. Genitalbogen nur im Bereich des Forceps beborstet, jedoch wie Teile des Forceps und wie die Analplatten mit ziemlich langer Pubeszenz. Forceps mit einer Reihe von 6—7 (meist 6) ziemlich langen Zähnen sowie distal und auf

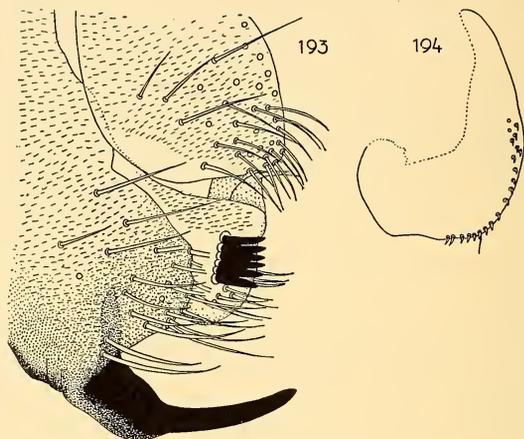


ABB. 193—194.

*D. iri.*

Genitalbogen (193), vergr. 175 ×; Vaginalplatte (194), vergr. 94 ×.

der Innenseite mit 6—7 Borsten. Analplatte ausser den übrigen Borsten mediodistal mit einer Gruppe von kürzeren Borsten.

♀. Taster weniger beborstet. Sternite kleiner; Vaginalplatte braun, siehe Abb. 194.

Körperlänge: ♀ 2,7—3,6 mm, ♂ 2,8—3,4 mm,

Flügelänge: ♀ 2,5—3,0 mm, ♂ 2,4—2,7 mm.

Innere Körpermerkmale: Malpighische Gefässe farblos mit weissem Exkret. Vordere Arme frei, hintere terminal verschmolzen, Lumen durchgehend. Hoden: proximaler Teil im ersten Drittel farblos, dünn, dann gelb mit erst einem erweiterten, geraden Stück und apikal einer Windung; distaler Teil gelb mit  $1\frac{1}{2}$  dicken Windungen. Samenpumpe mit zwei zarten Divertikeln, wahrscheinlich ohne Lumen, von  $\frac{1}{2}$ — $\frac{3}{5}$  Pumpenlänge. Spermatheken klein, nicht breiter als die Stiele, hutförmig, hellgrau, fast farblos, in grossen Epithelkugeln. Ventrales Receptaculum eine unregelmässige Spirale von ca. 7 Windungen.

Eier (aus dem Ovar präpariert) mit 4 fadenförmigen Filamenten, von denen die hinteren dicker sind als die vorderen, von  $\frac{2}{3}$  Eilänge.

Vorkommen: am häufigsten unter Gebüsch unmitelbar am Ufer der Lagune bei Abidjan, über Fruchtköder. Adzopé: am Ufer eines kleinen Weihers über Fruchtköder, sowie am Waldrand über Beeren.

Typus (♂) von Adzopé, Paratypen (1 ♀, 1 ♂ von Adzopé, 4 ♀♀ von M'Bettie, 1 ♀, 2 ♂♂ von Abidjan) sowie Präparate 1 und 212 deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich.

*Drosophila fraburu* n. sp.

(Fraburú = Baum auf djoula.)

♀, ♂. Arista mit Endgabel und oben 5 bis 7, unten 3 (ausnahmsweise 2) Strahlen. Zweites Fühlerglied braun, drittes graubraun,  $1\frac{1}{2}$  mal so lang als breit, fein und kurz behaart. Stirn vorne wenig schmaler als die halbe Kopfbreite, =  $1\frac{1}{4}$  mal so breit wie in der Mitte hoch, matt, uniform braun, Orbiten von der zweiten Orbitalen an nach innen abweichend, etwas glänzend. Stirndreieck undeutlich, durch eine Bereifung, die nur von vorne sichtbar ist, sich von der Stirn abhebend. Die Partie zwischen den Ozellen ist schwarz, etwas glänzend. Vordere Orbitale  $\frac{4}{5}$  der dritten, zweite Orbitale feiner,  $\frac{3}{4}$  der ersten. Postvertikale gekreuzt. Im vorderen, mittleren Stirnbereich stehen etwa 20 Frontalhaare. Gesicht graubraun. Carina kräftig, vorstehend, unten ziemlich breit, oben mit flachem Rücken, unten seicht gefurcht, bis zur Oberlippe reichend. Zweite Orale etwas schwächer und  $\frac{2}{3}$  so lang wie die erste. Taster graubraun, breit keulenförmig, mit einem nach vorne gerichteten, subapikalen Borstenhaar, sowie mit 20 bis 30  $\frac{1}{3}$  bis  $\frac{1}{2}$  so langen Haaren. Wangen braun, unter den Augen (Wangenmitte)  $\frac{1}{8}$  des längsten Augendurchmessers, hinten stark abfallend und mit 3 Borsten, von denen eine fast so lang und kräftig ist wie die erste Orale. Augen hell weinrot, dicht und kurz behaart.

Mesonotum und Skutellum ziemlich glänzend, braun, etwas bereift. 8 Reihen Akrostichalhaare. Die hinteren Akrostichalhaare sowie einige Dorsozentralhaare sind verlängert. Vordere Skutellarborsten konvergierend, hintere gekreuzt. Zwei gleich lange Humeralborsten. Pleuren dunkel graubraun, bereift. Sterno-Index 0,75; keine lange mittlere Sternopleurale vorhanden. Beine graubraun bis dunkelbraun. Apikalborsten auf den Tibien des ersten und zweiten Beinpaars, Präapikale auf den Tibien aller drei Beinpaare. Distales Halterenglied graubraun. Flügelfläche bräunlich, Adern braun. Zwei Borsten vor dem distalen Costalbruch. Kräftige Borsten längs der Costa bis  $\frac{4}{5}$  ihres dritten Abschnitts. Costal-Index 2,0—2,1; 4th vein-Index 2,1—2,4; 4c-Index 1,2—1,4; 5x-Index 1,5—1,6 (3 Flügel).

Abdominaltergite dunkelbraun, je nach Blickrichtung ziemlich stark glänzend oder graugelb bereift. Sternite relativ gross, breit rechteckig, hell graubraun.

Spitze des Genitalbogens (Abb. 195) basal verbreitert und mit langen Borsten besetzt, apikal zu einem kräftigen Zahn ausgezogen.

Forceps annähernd rechteckig, dorsal und medial mit einer Zahnreihe, distal mit einer dichten Gruppe von Borsten. Genitalbogen, Analplatten und Forceps sind pubeszent.

Vaginalplatten schwarz, stark gerundet.

Die zwei zu Präparaten verarbeiteten Weibchen zeigen zwei verschiedene Vaginalplatten (Abb. 196, 197): die obere Vaginalplatte ist

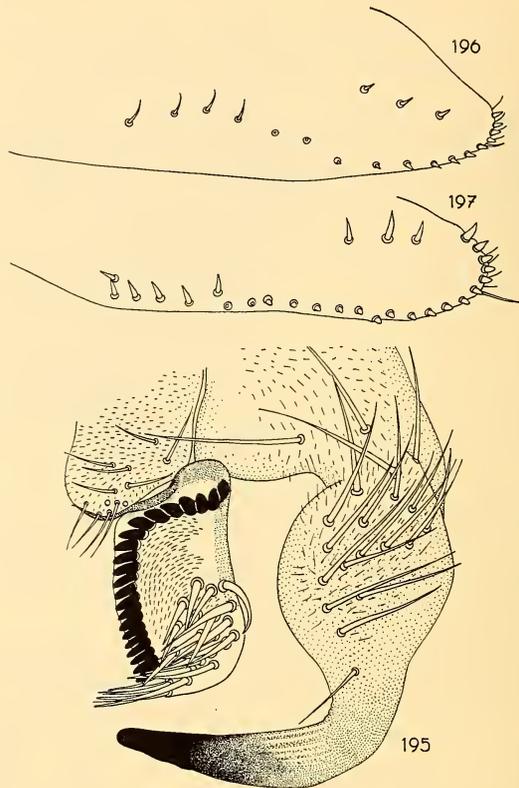


ABB. 195—197.

*D. fraburu*.

Genitalbogen (195); Vaginalplatte von Form A (196) und B (197).  
Vergr. 175 ×.

breiter als die untere und eine distale, dunkle Partie ist grösser, weiter sind weniger Randborsten vorhanden und die Langborste ist kleiner. Beide Platten sind jedoch etwa gleich lang und kräftig, besitzen ein ähnliches Borstenmuster und apikal 4 ziemlich lange, feinste Borsten.

Körperlänge: ♀ (7) 3,3—3,9 mm, ♂ (5) 3,3—3,7 mm,

Flügelänge: ♀ (7) 3,0—3,2 mm, ♂ (5) 2,8—3,2 mm.

Innere Körpermerkmale: Vordere Arme der Malpighischen Gefässe mit freien Enden, hintere Arme terminal miteinander verschmolzen oder verklebt, Lumen wahrscheinlich nicht durchgehend. Hoden mit  $2\frac{1}{2}$  distalen, dicken, orangen Windungen, die in einer Ebene liegen. Der erste Fünftel des basalen Teils ist dünn und farblos, dann folgt eine dicke, orange Windung. Spermatheken sehr klein, kugelig, farblos, in grossen Epithelkugeln. Ventrals Receptaculum relativ kurz, basal ungewunden, distal mit sechs bis sieben Spiralwindungen.

Eier mit vier fadenförmigen Filamenten, die so lang sind wie das Ei selbst.

Vorkommen: 1 ♀ Plantage bei Abidjan, Lagunenufer (VII.1951); 1 ♀ Plantage bei Adzopé, neben Teich (VIII.1951); 6 ♀♀, 5 ♂♂ M'Bettie, neben Bach und am Ufer des Comoé (IX.1951). Auffallend ist das Vorkommen in der Nähe eines Gewässers. An allen diesen Fangplätzen wurde die Art auf Fruchtköder gefangen.

Typus (♂), Paratypen (5 ♀♀, 2 ♂♂) sowie Präparate 199 und 210 deponiert im Zoologische Museum der Universität Zürich.

*Drosophila dumuya* n. sp.

(Dumuya = Eigenname.)

♀, ♂. Arista mit Endgabel und oben 3 bis 4, unten 2 bis 3 Strahlen. Ganzer Kopf gelbbraun. Drittes Fühlerglied  $1\frac{3}{10}$  mal so lang wie breit, fein behaart. Stirn vorne fast  $\frac{3}{5}$  Kopfbreite, =  $1\frac{1}{3}$  mal so breit wie in der Mitte hoch, nach hinten sich wenig verbreiternd, ganz schwach glänzend. Orbiten schmal, schon hinter der dritten Orbitalen von den Augenrändern nach innen abweichend. Das ziemlich grosse, gleichseitige Stirndreieck ist unscharf begrenzt, es hebt sich wie die Orbiten nur durch Bereifung von der Stirn ab. Die erhöhte Partie zwischen den gelbbraunen Ozellen ist dunkelbraun. Erste Orbitale  $\frac{3}{4}$  der dritten, zweite viel feiner,  $\frac{1}{3}$  der dritten. Postvertikale gekreuzt. Vorn im mittleren Stirnteil 6 bis 8 Frontalhaare, undeutlich V-förmig angeordnet. Carina oben und unten breit, nasenförmig, bis zur Oberlippe reichend, mit flachem Rücken. Nur eine starke Orale; die übrigen Oralborsten sind  $\frac{1}{2}$  bis  $\frac{1}{3}$  so lang wie die erste und viel feiner. Taster mit einem nach vorne gerichteten Apikalhaar, ein bis drei kürzeren, subapikalen Lateralhaaren und einigen schwächeren Haaren. Wangen graubraun, auf ihrer ganzen Länge sehr breit, hinten mit 2 stärkeren Borsten und dort  $\frac{2}{5}$  des längsten Augendurchmessers breit. Augen bräunlich rot, dicht behaart.

Ganzer Thorax gelbbraun. Mesonotum fein bereift, etwas glänzend. Skutellum fein lederartig gerunzelt. Sechs Reihen Akrostichalhaare. Keine Präskutellarborsten. Vordere Skutellare konvergierend. Zwei Humeralborsten, die untere kürzer und schwächer als die obere. Pleuren mit drei schmalen, undeutlichen, bräunlichen Längsstreifen. Sterno-

Index 0,7—0,8. Beine gelbbraun. Apikale an den Tibien des ersten und zweiten Beinpaars, Präapikale an den Tibien des ersten und dritten Beinpaars. Letztes Halterenglied hellbraun. Flügelfläche farblos, Adern blass gelbbraun. Eine starke dorsale und eine schwächere ventrale Borste vor dem distalen Costalbruch. Kräftige Borsten auf der Costa bis 36—47% ihres dritten Abschnitts. Costal-Index 2,2—2,5; 4th vein-Index 2,2—2,4; 4c-Index 1,1—1,2; 5x-Index 1,8—2,0 (4 Flügel).

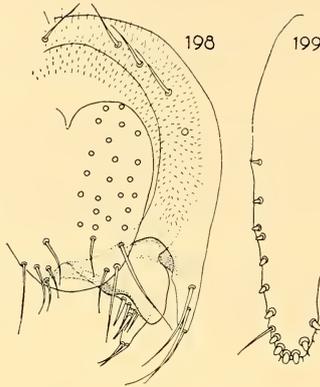


ABB. 198—199.

*D. dumuya*.

Genitalbogen (198) und Vaginalplatte (199), vergr. 175 ×.

Abdominaltergite hell gelbbraun, etwas stärker gelb als das Mesonotum, schwach glänzend. Auf dem zweiten bis fünften Tergit graubraune, schmale, undeutliche und unscharf begrenzte Hinterrandbinden, die in der Medianlinie schmal unterbrochen sind. Genitalbogen, Analplatten und Penis der ♂♂ uniform hell bräunlichgelb, wie die Tergite.

Genitalbogen (Abb. 198) dorsal und an der Spitze beborstet. Forceps von aussen nach innen: a) eine unbeborstete Scheibe, b) eine Reihe von 4 Borsten, c) ein kegelförmiger Fortsatz, der distal 2 feine Borsten und basal eine stärkere

trägt. Die beiden Forcipes sind durch eine Brücke miteinander verbunden. Eine zweite brückenartige Bildung verbindet die beiden Genitalbogenhälften im Bereich des hinteren Analplattenrandes und ist wahrscheinlich mit diesen verwachsen. Im gefärbten Präparat erscheinen die beiden Analplatten median miteinander verschmolzen.

Vaginalplatte (Abb. 199) hellbraun, spitz vorstehend.

Körperlänge: ♀ (4) 2,4—2,7 mm, ♂ (3) 2,2—2,4 mm,

Flügelänge: ♀ (4) 2,0—2,4 mm, ♂ (3) 1,7—2,2 mm.

Innere Körpermerkmale: Vordere Arme der Malpighischen Gefässe mit freien Enden, hintere Arme terminal miteinander verschmolzen unter Bildung eines durchgehenden Lumens. Hoden schwefelgelb, proximale Teile basal miteinander verwachsen, ungewunden, distale Teile mit sechs gleichmässigen Windungen. Spermatheken kurz, spindelförmig, in der Mitte schwach bauchig erweitert, gross, farblos. Ventrals Receptaculum basal ein kurzes Stück gerade, dann mit 8 Spiralwindungen, die kegelförmig angeordnet sind, distal anschliessend mit 2 langen, dünnen Schleifen, deren 4 Arme parallel verlaufen und apikal noch mit etwa 2 Spiralwindungen, die um die Basis des Spiralen-Kegels gelegt sind.

Eier mit 4 fadenförmigen Filamenten von  $1\frac{1}{8}$  Eilänge.

Vorkommen: 1 ♀, 1 ♂ Plantage bei Abidjan, Lagunenufer, auf Fruchtköder (VII.1951); 3 ♀♀, 2 ♂♂ Reservat Banco, auf Frucht von *Conopharyngia durissima* (IX.1951).

Typus (♂), Paratypen (1 ♀, 1 ♂) von Abidjan sowie Präparat 208 deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich.

*Drosophila baole* n. sp.

(Baolé = Negerstamm der Elfenbeinküste.)

1 ♂. Arista mit kleiner Endgabel und oben 5, unten 2 und 3 Strahlen. Die letzten dieser oberen und unteren Strahlen entspringen etwa auf gleicher Höhe wie die Endgabel. Zweites Fühlerglied gelbbraun, dorsal ein wenig verdunkelt. Drittes Fühlerglied braun, so breit wie lang, fein behaart. Stirn vorne  $\frac{3}{5}$  Kopfbreite = breiter als hoch, nach hinten sich wenig verbreiternd, graubraun, matt. Orbitalleisten wenig dunkler, etwas erhöht und wenig glänzend, vorne von den Augenrändern nach innen abweichend. Stirndreieck nur von vorne erkennbar durch feine Bereifung, gleichseitig, gross, bis zum vorderen Stirndrittel reichend. Die erhöhte Partie zwischen den Augen ist ziemlich gross, etwas glänzend und etwas dunkler als die Stirnstriemen. Vordere Orbitale  $\frac{3}{4}$  der dritten. Mittlere Orbitale aussen neben der vorderen stehend,  $\frac{3}{5}$  der dritten. Zwei lange Ocellarborsten. Äusserste Spitze der relativ grossen Postvertikalen gekreuzt. Im vorderen, mittleren Stirnbereich stehen etwa 35 ziemlich lange Frontalhaare, die in drei horizontalen bis konvergierenden Reihen mehr oder weniger gleichmässig angeordnet sind. Vor den mittleren Orbitalborsten laufen gleichmässige Reihen von 6 bis 8 längeren Haaren nach vorn. Gesicht graubraun. Carina oben auf gleicher Höhe wie die Stirn beginnend, zwischen den ersten Antennengliedern stark eingeengt, aber trotzdem noch relativ breit, flach bis konkav. Darunter ist die Carina vorgewölbt, stark verbreitert, etwas abgeflacht, dunkler, bis zur Oberlippe reichend. Zweite Oralborste  $\frac{1}{2}$  bis  $\frac{3}{5}$  der ersten, feiner, dahinter und daneben stehen noch wenige ebenfalls relativ lange Borstenhaare. Taster hell graubraun, breit kolbenförmig, mit ca. 50 längeren Haaren, von denen ein subapikales, nach vorne gerichtetes Haar das längste ist. Wangen hell graubraun, hinten mit drei längeren Borsten und ca.  $\frac{1}{3}$  des längsten Augendurchmessers breit. Augen bräunlich rot, kurz und dicht behaart.

Das Mesonotum ist fein, das Skutellum gröber lederartig gerunzelt. Mesonotum und Skutellum braun, etwas grau bereift, wenig glänzend. 6 bis 8 Reihen Akrostichalhaare (beim Typentier sind auf der rechten Körperseite 3 Dorsozentrale vorhanden, links 2, und als weitere Borsten-Missbildung ist die linke, hintere Skutellarborste verkümmert). Einige verlängerte Dorsozentralhaare. Keine Präskutellarborsten. Vordere Skutellare konvergierend. Zwei etwa gleich lange Humeralborsten. Pleuren oben schwärzlichbraun, unten heller, graubraun. Sterno-Index ca. 0,9; die hintere Sternopleuralborste ist an der Basis viel kräftiger als die vordere. Ein mittleres, sternopleurales Borstenhaar ist etwa  $\frac{1}{3}$  so lang wie die erste Sternopleurale. Zwischen und unter den beiden Sternopleuralen stehen ca. 30 Haare von der Länge der Frontalhaare.

Distales Halterenglied bereift. Beine gelblichbraun. Apikalborsten an den Tibien des ersten und zweiten Beinpaars, Präapikalborsten an den Tibien aller 3 Beinpaare. Flügelfläche bräunlich, Adern braun. 2 Borsten vor dem distalen, tiefen Costalbruch. Kräftige Borsten längs der Costa bis ca.  $\frac{7}{8}$  ihres dritten Abschnittes. Costal-Index 2,2; 4th vein-Index 2,0; 4c-Index 1,4; 5x-Index 1,6.

Abdominaltergite uniform dunkelbraun, fein gerunzelt, wenig bereift, ziemlich glänzend. Sternite gross, quadratisch, gelbbraun. Genitalbogen-Spitze (Abb. 200) stark beborstet, apikal in einen Dorn auslaufend.

Körperlänge: ♂ (1) 3,3 mm,

Flügelänge: ♂ (1) 2,9 mm.

Vorkommen: Lagunenufer, Plantage bei Abidjan auf Fruchtködern (VII.1951).

Verwandschaft: Die Art gleicht in vielen taxonomischen Merkmalen *D. iri*, doch bestehen einige ausschlaggebende Unterschiede (Wangenbreite, dritte Orbitale, Frontalhaare, Orale, Farbe des Mesonotums, Haare unterhalb Sternopleuren bei *D. baole*, Penis).

Typus sowie Präparat 200 (Genitalbogen der Type) deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich.

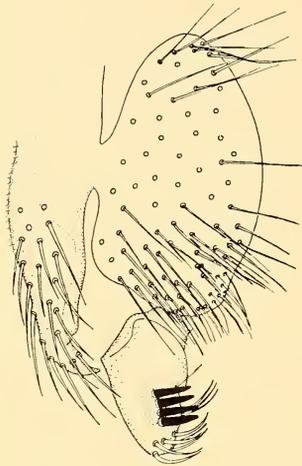


ABB. 200.

*D. baole*.

*Drosophila pruinosa* Duda 1940 ?

(? Burla.)

Genitalbogen, vergr. 175 ×.  
Der Forceps ist aus seiner normalen Stellung verschoben.

♀, ♂. Arista mit kleiner Endgabel und oben 6 bis 7, unten 4 langen Strahlen. Stirn ziemlich flach, matt, vorne ca.  $\frac{2}{5}$ — $\frac{1}{2}$  Kopfbreite, hinten breiter; uniform hell

gelbbraun. Ozellendreieck unscharf begrenzt, zwischen den Ozellen dunkelbraun. Orbiten gleichfarbig wie die Stirn, kaum glänzend, von den dritten Orbitalen an nach innen abweichend, relativ schmal, bis auf  $\frac{1}{3}$  Stirnhöhe die Bogennaht erreichend. Von der Seite oder von vorne gesehen hat die ganze Stirn oder einzelne Partien (je nach Blickrichtung und Beleuchtung) einen starken, weisslichen Seidenschimmer, deutlicher beim ♂ als beim ♀. Erste Orbitale  $\frac{4}{5}$  der dritten, zweite Orbitale in der Mitte oder etwas vor der Mitte zwischen beiden stehend,  $\frac{1}{2}$  der ersten. Postvertikale gekreuzt. Vorne 6—12 Frontalhaare. Zweites und drittes Fühlerglied gelbbraun, an der Kante wenig dunkler,  $1\frac{1}{2}$  bis 2 mal so lang wie breit und fein behaart. Carina nasenförmig, bis zur Oberlippe reichend, oben auf gleicher Höhe wie die Stirn beginnend und im obersten Viertel flach, weiter unten sehr kräftig, hoch, breit gerundet. Gesicht, Clypeus, Taster und Rüssel hell

gelbbraun. Oberlippe etwas vorgewölbt, ziemlich breit, mit einer längsten, nach vorne gerichteten Apikalborste, zwei etwas schwächeren medioidistalen Lateralborsten und ca. 12 kleineren Borstenhaaren. Nur eine grosse Oralborste, die übrigen viel feiner und ca.  $\frac{1}{3}$  so lang wie die erste. Wangen gelbbraun, hinten ca.  $\frac{1}{6}$  des längsten Augendurchmessers. Augen leuchtend hell rot, nicht sehr dicht behaart.

Mesonotum und Skutellum hellbraun, etwas bereift, wenig glänzend. Pleuren blasser, graubräunlich. Beine gelbbraun. 8 Reihen Akrostichalhaare. Keine Präskutellare. Vordere Skutellare konvergent. 2 Humerale, von denen die untere stärker und länger als die obere ist. Sterno-Index 0,6—0,7, eine mittlere Sternopleurale vorhanden, die etwas feiner ist als die erste und etwa  $\frac{2}{3}$  so lang wie diese. Erstes Tarsenglied des ♂ auf seinen distalen  $\frac{2}{3}$  mit einer ziemlich grossen Bürste aus feinen, gelben Haaren. Zweites Tarsenglied mit einer Ansammlung von ca. 12 geraden, schwarzen Börstchen. Apikalborsten auf den Tibien des ersten und dritten Beinpaares, Präapikale auf den Tibien aller 3 Beinpaare. Flügelfläche bräunlich, Adern braun. Proximale Querader schwärzlich, distale Querader beschattet. Zwei Borsten vor dem distalen Costalbruch. Kräftige Borsten auf Costa bis 46—56% ihres dritten Abschnitts. Costal-Index 3,3—3,6; 4th vein-Index 1,4—1,7; 4c-Index 0,6—0,7; 5x-Index 1,0—1,3. Proximale Querader schwärzlich, distale Querader beschattet.

Abdominaltergite bräunlich gelb. Zweiter und dritter Tergit mit sehr blassen, schmalen, vorn unscharf begrenzten und in der Medianlinie schmal ausgebuchteten, hellbraunen Hinterrandbinden. Sternite gleichfarbig wie die Tergite, blasser, ziemlich gross, quadratisch bis breit rechteckig, lateral mit kräftigeren, nach aussen gerichteten Haaren.

Spitze des Genitalbogens (Abb. 201) muschelförmig, mit ca. 20 randständigen Borsten. Genitalbogen dorsal pubeszent. Analplatte dicht mit langen, kräftigen Borsten besetzt; distal stehen auf einem kleinen Vorsprung einige kurze, ventralwärts gerichtete Borsten. Forceps schmal, mit einer Reihe von 10—13 Zähnen, innen mit einigen dorsalwärts gerichteten Langborsten und auf dem Hinterrand mit 3—5 Mikro-

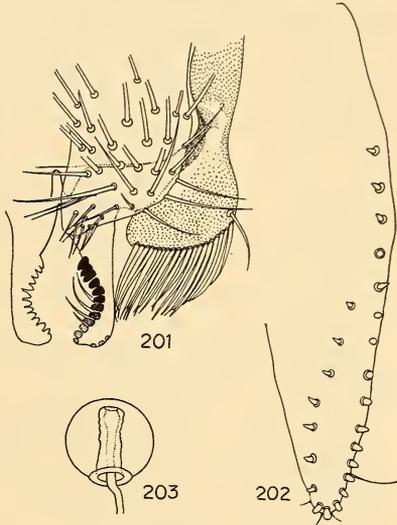


ABB. 201—203.

*D. pruinosa.*

Genitalbogen (201), Vaginalplatte (202), vergr. 175 ×; Spermatheke (203), vergr. 94 ×.

borsten, von denen nur die Basalzellen gut sichtbar sind. Vaginalplatte (Abb. 202) lang, schlank, gelb.

Körperlänge: ♀ 3,5—4,2 mm, ♂ 2,8—3,7 mm,

Flügelänge: ♀ 2,9—3,3 mm, ♂ 2,3—3,1 mm.

Innere Körpermerkmale: Vordere Arme der Malpighischen Gefässe mit freien Enden, hintere Arme terminal miteinander verschmolzen, Lumen durchgehend. Distaler Teil der Hoden blass zitronengelb, mit  $3\frac{1}{2}$  bis 4 Windungen, die zurücklaufend um die Windungen des proximalen Hodenteils angeordnet sind. Proximale Hodenteile viel blasser gelb, fast farblos, dünn, basal ein Stück weit miteinander verschmolzen und nur distal spiralisiert, mit 3 Windungen. Paragonien gross, N- oder V-förmig gekrümmt. Spermatheken (Abb. 203) kugelig, blass braun. Ventrales Receptaculum schlauchförmig, unregelmässig spiralisiert mit ca. 20 Spiral- oder anderen Windungen und einem zurücklaufenden, unspiralisierten aber stark gekrümmten Ende.

Eier mit 4 fadenförmigen Filamenten. Die vorderen Filamente sind  $\frac{9}{10}$  so lang wie das Ei, die hinteren sind basal etwas kräftiger und  $1\frac{1}{4}$  mal so lang wie das Ei.

Puppen braun; vordere Spirakel schwarz, dünn, mit 18—19 hell gelbbraunen Spirakelästen von verschiedener Grösse. Hinterstigma blass braungelb, weit vorgestreckt.

Bei *D. pruïnosa* ist nach DUDA der 5. Tergit meist mehr oder weniger verdunkelt, der 6. Tergit ganz schwarz oder schwarzbraun und die Afterglieder des ♂ sind schwarz, mit 2 dolchförmigen Anhängen. Bei der von mir gefangenen Form ist das ganze Hinterleibsende gelb.

Vorkommen: gefangen im Reservat von Banco, Ende Juli 1951; die Art kam spärlich auf Fruchtköder (Bananen, Ananas) vor, häufiger abends (ca. 5% des Gesamtfanges) als morgens (weniger als ein Prozent).

Belegmaterial (3 ♀♀, 3 ♂♂) sowie Präparate 16 und 205 deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich.

## 15. Nicht klassifizierte Arten.

### *Drosophila kuoni* n. sp.

(Kuóni = Perle auf mossi.)

♀. Arista mit Endgabel und oben 4 bis 5, unten 2 bis 3 Strahlen. Zweites Fühlerglied gelbbraun, drittes hell graubraun,  $1\frac{1}{3}$  mal so lang wie breit, fein behaart. Stirn vorne  $\frac{2}{5}$  Kopfbreite, =  $1\frac{1}{2}$  mal so breit wie in der Mitte hoch, hellbraun, matt, flach. Orbiten sehr schmal, von der dritten Orbitalen an stark von den Augenrändern abweichend, nur bis etwa zur Stirnmitte reichend. Das Stirndreieck hebt sich nur durch leichte Bereifung von der Stirn ab und reicht bis zur Stirnmitte; der Bereich zwischen den Ozellen glänzt und ist dunkelbraun. Erste Orbitale  $\frac{7}{11}$  der dritten, zweite zwischen den anderen beiden und ganz

wenig ausserhalb deren Verbindungslinie stehend,  $\frac{1}{4}$  der dritten. Postvertikale so lang und etwas kräftiger als die erste Orbitale, gekreuzt. Im vorderen, mittleren Stirnbereich stehen etwa 14 Frontalhaare. Gesicht, Oberlippe, Clypeus, Taster und Rüssel hell graubraun. Carina breit, im oberen Drittel mit flachem Rücken, darunter gerundet, etwa von der Gesichtsmitte an zur Oberlippe abfallend. Zweite Oralborste  $\frac{2}{3}$  der ersten. Taster mit einem nach vorne gerichteten Apikalhaar und zwei bis drei etwas schwächeren Lateralhaaren. Wangen graugelb, am tiefsten Augerand  $\frac{1}{14}$  des längsten Augendurchmessers breit. Augen hellrot, oben dicht, unten spärlich, schwarz und ziemlich lang behaart.

Mesonotum braun, mit Hochglanz. Skutellum leicht gerunzelt, feinst behaart, dunkelbraun, stark glänzend. 8 Reihen Akrostichalhaare. Keine Präskutellare. Vordere Skutellare parallel bis konvergierend, hintere gekreuzt. Zwei Humeralborsten. Pleuren weisslich gelb. Sterno-Index 0,5—0,6. Coxen und Femora weisslich gelb, Tibien hellbraun, Tarsen dunkler braun. Apikalborsten auf den Tibien des ersten und zweiten Beinpaares, Präapikalborsten auf den Tibien aller drei Beinpaare. Distales Halterenglied bräunlich gelb. Flügelfläche bräunlichgelb, Adern braungelb. Die Costa ist in ihrem vierten Abschnitt nur noch undeutlich sichtbar. Eine Borste vor dem distalen Costalbruch. Kräftige Borsten auf der Costa bis 38% ihres dritten Abschnitts. Costal-Index 3,2—3,3; 4th vein-Index 1,4; 4c-Index 0,7; 5x-Index 1,4 (2 Flügel gemessen).

Erster Abdominaltergit und die Basis des zweiten Tergits braungelb, der Hinterrand des zweiten Tergits und die übrigen Tergite dunkel graubraun. Die Seiten aller Tergite sind aufgehellt, und alle Tergite glänzen stark. Sternite braungelb, relativ gross, breit rechteckig. Vaginalplatte (Abb. 204) hellbraun, gross, distal breit, vorstehend.

Körperlänge: ♀ (2) 2,3 und 2,6 mm,

Flügelänge: ♀ (2) 2,2 und 2,5 mm.

Innere Körpermerkmale: Vordere Arme der Malpighischen Gefässe mit freien Enden, hintere Arme terminal verschmolzen unter Bildung eines durchgehenden Lumens. Spermatheken birnförmig, relativ gross, blass bräunlich. Ventrals Receptaculum eine regelmässige Spirale von ca. 90 Windungen, die von proximal nach distal enger und feiner werden.

Eier mit vier fadenförmigen Filamenten; die hinteren  $\frac{3}{4}$ , die vorderen  $\frac{3}{5}$  so lang wie das Ei.

Vorkommen: 2 ♀♀, Reservat Banco, 1 ♀ über Baumpilz, das andere über Frucht von *Conopharyngia durissima*, IX.-X.1951.

Typus (♀) sowie Präparat 209 deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich.

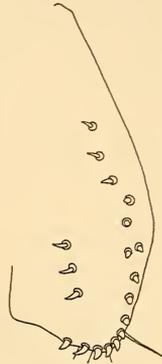


ABB. 204.

*D. kuoni*.

Vaginalplatte,  
vergr. 175 ×.

*Drosophila diama* n. sp.

(Diamá = weiss, hell auf djoula.)

♀, ♂. Arista mit grosser Endgabel und oben 3 bis 5 (meist 4), unten 2 langen Strahlen. Alle oberen Strahlen sind distal stark nach vorne gebogen. Die Arista ist im basalen Viertel gelbbraun, im übrigen Teil braun bis schwarz. Zweites Fühlerglied gelblich weiss, bereift, drittes Fühlerglied hell braungelb bis braun, 1,5 mal so lang wie breit, sehr dicht, fein weissgelb und ziemlich lang behaart (nicht so lang wie bei *D. fima*, Abb. 169). Stirn matt, längs der Bogennaht gelblichweiss, die Stirnstriemen hellbraun. Die Orbitalleisten und das grosse, gleichseitige Stirndreieck heben sich nur durch eine starke Bereifung von der Stirne ab. Das Stirndreieck reicht vorne bis zur hellen Stirnzone. Die erhöhte Partie zwischen den braunen Ozellen ist schwarzbraun, bereift. Der Hinterkopf ist dunkelbraun, ebenso zwei Dreiecke, auf denen die Vertikalborsten stehen und die mit ihren Spitzen bis neben die 3. Orbitale reichen. Dritte Orbitale  $\frac{5}{6}$  der ersten, in der Mitte zwischen der ersten Orbitalen und der inneren Vertikalborste stehend. Die zweite Orbitale ist viel feiner,  $\frac{1}{3}$  der dritten, und steht wenig vor der Mitte zwischen der ersten und dritten Orbitalen. Postvertikale gekreuzt. Ocellarborsten relativ kurz, wenig weiter als bis zur ersten Orbitalen reichend. 6—8 feine Frontalhaare sind im vorderen Stirnteil V-förmig angeordnet. Gesicht graubraun, stark bereift. Carina schmal, oben und unten gleich breit, beim ♂ kantig, beim ♀ etwas breiter und abgeflacht, nasenförmig vorstehend, auf die oberen  $\frac{2}{3}$  des Gesichts beschränkt. Nur eine grosse Oralborste. Taster braun, ausser einer feinsten Behaarung mit einem nach vorne gerichteten, präapikalen Borstenhaar und einem kürzeren Lateralhaar. Wangen graugelb bis graubraun, hinten mit einem längeren Borstenhaar und dort  $\frac{1}{12}$  des längsten Augendurchmessers breit. Augen bei jungen Tieren leuchtend hellrot, bei alten Tieren weinrot, fast nicht behaart.

Mesonotum matt, dunkelbraun bis schwarzbraun. Durch hellere Farbe oder Bereifung heben sich ab: a) 3 schmale Längsstreifen (zwischen den Dorsozentralen), von denen der mittlere bis fast zum Skutellum reicht und die beiden paramedianen Streifen vorne breiter und deutlicher sind als der mittlere und hinten nur bis zu den vorderen Dorsozentralen reichen; b) ausserhalb der Dorsozentralen hinter der Quernaht 2 Längswische, vor der Quernaht ein breiter Fleck; c) auf dem Skutellum an der Basis grössere Lateralflecken und zwischen den hinteren Skutellaren ein gelbbereifter dreieckförmiger Fleck. Die Pleuren sind ebenfalls dunkelbraun und hellbraun gefleckt, oder undeutlich längsgestreift. Das Sternopleurum ist fast ganz dunkelbraun. 4 Reihen Akrostichalhaare. Zwei Paare Dorsozentrale, die vorderen sind etwa halb so lang wie die hinteren. Das Skutellum ist ziemlich stark gewölbt. Vordere Skutellare konvergierend, hintere gekreuzt. Sterno-Index ca. 0,5. Beine graugelb

bis graubraun, mit braunen Zonen. Die Vordercoxen sind vorne apikal dunkelbraun, die Coxen der übrigen Beine sind ebenfalls ausgedehnt dunkel gefleckt. Die Femora sind basal dunkelbraun, in der Mitte hell, und haben einen subapikalen dunklen Ring. Auf den Vorderfemora ist diese dunkle Zeichnung sehr ausgedehnt und kräftig, auf den Femora der Mittelbeine überwiegt die helle Farbe und die dunkle Zeichnung ist schwach, und auf den Femora der Hinterbeine sind die dunklen und hellen Zonen am deutlichsten getrennt. Tibien mit undeutlichem dunklerem Basisring. Apikalborsten auf den Tibien des 1. und 2. Beinpaares, Präapikale auf den Tibien aller drei Beinpaare. Äusserstes Halterenglied hell graubraun. Flügelfläche farblos bis gelblich, Adern hell gelbbraun. Nur eine Borste vor dem distalen Costalbruch. Kräftige Borsten längs der Costa bis 42—52% ihres dritten Abschnitts. Costal-Index 1,4—1,8; 4th vein-Index 1,3—1,7; 4c-Index 1,0—1,3; 5x-Index 1,1—1,5.

Abdominaltergite gelb, zum Teil hell graugelb bereift, auf dem 2. bis 6. Tergit mit paramedianer, dünner, brauner, U-förmiger Zeichnung und braunen Säumen an den Tergitseiten, die auf dem ersten Tergit

am deutlichsten sind und auf den hinteren Tergiten schmaler und heller werden. Bei alten Tieren ist die dunkle Zeichnung auf den Tergiten breiter und schwarzbraun, und der sechste Tergit ist fast ganz schwarz.

Vaginalplatte (Abb. 206) breit, braun. Genitalbogen (Abb. 205) längs des ganzen Hinterrandes mit Borsten. Analplatten ausser der normalen Beborstung ventral mit 6—7 kräftigen, ventralwärts gerichteten Borsten, die auf einer quer verlaufenden Chitinleiste stehen und einen Kamm bilden. Forceps mit einer Reihe von 8—9 Zähnen, medial mit 5—6 langen, dorsalwärts gerichteten Borsten und mit ca. 7 kürzeren Borsten. Der Forceps ist deutlich mit dem Genitalbogen verwachsen, hingegen ist die Brücke in ihrem mittleren Teil kaum erkennbar (2 ♂♂).

Die Kopulationsorgane von 2 kleineren Männchen zeigten folgende abweichende Verhältnisse: der Genitalbogen ist deutlich kleiner; Analplatten distal mit nur 5—6 Kammborsten; Forceps mit nur 5—6 Zähnen und 3-4 dorsalwärts gerichteten Langborsten, die alle in einer Reihe stehen.

Körperlänge: ♀ 2,3—2,7 mm, ♂ 1,9—2,4 mm,

Flügelänge: ♀ 2,0—2,3 mm, ♂ 1,8—2,1 mm.

Innere Körpermerkmale: Malpighische Gefässe weiss oder farblos, vordere mit freien Enden, hintere mit terminal verschmolzenen Armen

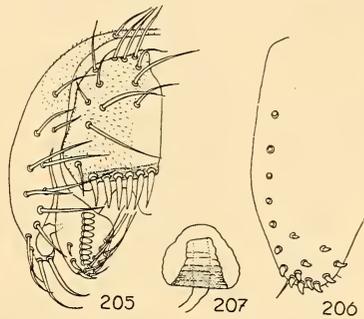


ABB. 205—207.

*D. diama.*

Genitalbogen (205), Vaginalplatte (206) und Spermatheke (207) vergr. 175 ×.

und durchgehendem Lumen. Gabelarme der vorderen und hinteren Gefässe auf kurzen Stielen, die etwa  $\frac{1}{8}$  so lang sind wie die ganzen Gefässe.

Hoden zitronengelb, distaler Teil mit drei Spiralwindungen, die in einer Ebene liegen; proximale Teile dünn schlauchförmig, in ihrem basalen Achtel miteinander verschmolzen, distal mit 2—3 Windungen. Die relativ grossen Paragonien sind W-förmig gebogen, wobei die 4 Schenkel nicht in einer Ebene liegen. Oberhalb der Eintrittsstelle der Paragonien erweitert sich das Vas deferens zu zwei kleinen Ampullen, zwischen denen das unpaare Basalstück der proximalen Hodenteile einmündet. Samenpumpe ohne Divertikel.

Ventrales Receptaculum relativ kräftig, schlauchförmig, mit einem langen, proximalen, ungewundenen Teil, der bis zur Hälfte der Ovarien reicht, anschliessend mit einem halb so langen, zurückgebogenen Teil und apikal mit einem Knäuel, das gebildet wird aus zwei längeren Schleifen, deren vier Arme stark gekrümmt sind, aber parallel zueinander verlaufen. Spermatheken (Abb. 207) klein, gelbbraun.

Eier mit 2 derben Filamenten von  $\frac{4}{5}$  Eilänge, die distal abgeflacht und etwas verbreitert sind.

Vorkommen: die Art kommt nicht auf den Fruchtköder; sie wurde im Reservat Banco (bei Abidjan) in grosser Zahl über Hutpilzen verschiedener Art gefangen (VII.1951).

Typus (♂) und Paratypen (4 ♀♀, 3 ♂♂) von Reservat Banco, sowie Präparat 206 deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich.

Verwandtschaft: die Art gehört wahrscheinlich zum Subgenus *Drosophila*.

*Drosophila tibudu* n. sp.

(Tibudú = Blume auf mossi.)

♀, ♂. Arista mit Endgabel und oben 5 bis 7 (meist 6), unten 2 Strahlen. Zweites Fühlerglied basal dunkel graubraun, in der distalen Hälfte hellbraun. Drittes Fühlerglied schwarzbraun, 1,6 mal so lang wie breit, fein behaart. Stirn vorne fast  $\frac{1}{2}$  Kopfbreite, =  $\frac{9}{10}$  so breit wie in der Mitte hoch, nach hinten sich wenig verbreiternd. Die Stirn ist dunkel graubraun und fast matt, an den Vorderecken ist sie etwas aufgehell, graugelb. Von vorne gesehen heben sich die Orbiten und das Stirndreieck durch einen schwachen, grauen Schimmer von der übrigen Stirn ab, sie reichen bis zum vorderen Stirnviertel. Von oben gesehen erscheint auf der Stirn ein grosses, dunkelbraunes, gleichseitiges Dreieck, dessen Basis den ganzen Scheitel bildet und dessen Spitze die Bogennaht erreicht. An der Spitze dieses Dreiecks stehen einige Frontalhaare genau auf der Grenze zwischen dem Dreieck und den hellgrauen, vorderen Seitenpartien der Stirn. Die Orbiten sind relativ schmal und weichen vorne nicht von den Augenrändern ab. Das Stirndreieck ist gleichseitig. Erste und dritte Orbitale gleich lang, zweite in der Mitte zwischen den beiden anderen stehend, etwa  $\frac{1}{4}$  so lang und viel feiner.

Postvertikale gekreuzt. Gesicht schwarzbraun wie die dritten Fühlerglieder, matt, das unterste Viertel glänzt und ist weisslich. Carina schmal, scharfkantig, auf die oberen  $\frac{3}{4}$  des Gesichts beschränkt. Nur eine starke Oralborste. Taster schlank keulenförmig, basal blass bräunlichgelb, distal verdunkelt, mit einer schräg nach vorne gerichteten Apikalborste und weniger kürzeren Haaren. Wangen dunkelbraun, die Hinterecke mit zwei Borstenhaaren und hell graugelb, am untersten Augenrand  $\frac{1}{20}$  des längsten Augendurchmessers breit. Augen leuchtend rot, dicht und kurz behaart.

Mesonotum und Skutellum schwarzbraun, fein gerunzelt, schwach gelblich bereift mit Ausnahme der Mittellinie. Das Skutellum hat apikal zwischen den hinteren Skutellaren einen runden, leuchtend weissen Fleck, gleich wie bei *D. brunnea*. 6 Reihen Akrostichalhaare. Keine Präskutellare. Vordere Skutellare divergierend. 2 Humeralborsten. Pleuren schwarzbraun, mit einer helleren, diffusen, graugelben Längsbinde über dem Sternopleurum. Sterno-Index 0,4—0,47; die erste Sternopleurale ist viel feiner als die hintere; eine mittlere Sternopleurale ist 0,45 mal so lang wie die vordere. Beine gelbbraun, mit dunkelbraunen bis schwarzbraunen Ringen an der Basis der Vordercoxen, der Femora und der Tibien,

sowie subapikal an den Femora. Die Vorder- und Mittelcoxen sind ebenfalls dunkelbraun. Apikalborsten auf den Tibien des ersten und zweiten Beinpaares, Präapikale auf den Tibien aller drei Beinpaare. Flügelfläche leicht bräunlich, fast farblos, Adern braun (Abb. 210). Die Analquerader fehlt, die Analis ist schwach entwickelt. 2 Borsten vor dem distalen Costalbruch. Kräftige Borsten auf der Costa bis 44—53% ihres dritten Abschnitts. Costal-Index 1,0—1,1 (der dritte Costal-Abschnitt ist gleichlang oder länger als der zweite; dies kommt im Costal-Index nicht zum Ausdruck, da nicht die wirklichen Längen der Aderabschnitte, sondern die geraden Verbindungslinien zwischen deren Endpunkten gemessen werden. Diese Sehne fällt beim stark gebogenen dritten Costal-Abschnitt viel zu kurz aus); 4th vein-Index 1,5—2,1; 4c-Index 1,4—1,8; 5x-Index 1,4—2,4 (7 Flügel gemessen).

Abdominaltergite ähnlich gezeichnet wie bei *D. diama*. Sie sind bräunlich gelb und haben dunkelbraune bis schwarzbraune Hinterrand-

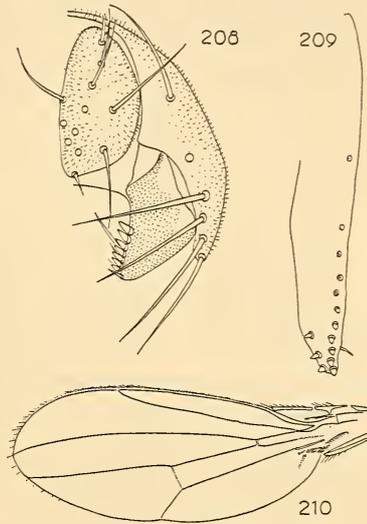


ABB. 208—210.

*D. tibuda.*

Genitalbogen (208), vergr. 283 ×;  
Vaginalplatte (209), vergr. 175 ×;  
Flügel (210), vergr. 29 ×.

binden, die median schmal unterbrochen oder ausgebuchtet sind. Auf dem zweiten und dritten Tergit reichen die Hinterrandbinden in einem breiten, paramedianen Bereich fast bis zum Vorderrand, nur lateral haben sie kurz vor den Seitenrändern schräge, längliche, gelbe Flecken. Auf den folgenden Tergiten sind die Hinterrandbinden paramedian breit U-förmig, dazu sind die Seitenränder und die Hinterecken ebenfalls dunkel. Sternite klein, hell gelbbraun, fast farblos.

Genitalbogen (Abb. 208) seitlich und an der Spitze beborstet. Forceps tiefer reichend als die Spitze des Genitalbogens, durch eine schmale Spange mit dem Genitalbogen verwachsen, mediodistal mit einer Reihe von ca. 7 spitzen Zähnen, und auf der Innenseite mit einer feinen und einer starken, dorsalwärts gerichteten Borste. Auf dem Forceps eines zweiten Männchens stehen auf der Innenseite ca. 5 kräftige, dorsalwärts gerichtete Borsten.

Vaginalplatte (Abb. 209) sehr schlank, glänzend, braun.

Körperlänge: ♀ (7) 1,7—2,0 mm, ♂ (7) 1,3—1,9 mm,

Flügelänge: ♀ (7) 1,6—1,8 mm, ♂ (7) 1,1—1,7 mm.

Innere Körpermerkmale: Vordere Arme der Malpighischen Gefäße mit freien Enden, hintere terminal miteinander verschmolzen, Lumen durchgehend. Die unpaaren Stiele sind kurz. Hoden dünn, schlauchförmig, spiralisiert. Die distalen Teile mit  $5\frac{1}{2}$  bis sechs weiten Windungen, die rücklaufend um die ca. 5 Windungen des proximalen Teils angeordnet sind. Die ersten 2 Windungen der distalen Teile sind schwefelgelb, die folgenden blassgelb; die proximalen Teile sind blassgelb bis farblos. Spermatheken relativ gross, sphärisch, gelbbraun, an der Basis schmal dunkelbraun. Ventrals Receptaculum eine feine Spirale mit vielen Windungen.

Vorkommen: 7 ♀♀, 7 ♂♂, Wald bei M'Bettie, in Blüten von *Aframomum crispdatum*, VIII.-IX.1951.

Typus (♂), Paratypen (2 ♀♀, 2 ♂♂) sowie Präparat 211 deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich.

### *Drosophila dyaramankana* n. sp.

(*Dyaramankána* = Leopard auf bambara.)

♂. Arista mit Endgabel und oben 4 bis 5 (meist 4), unten 2 bis 3 langen Strahlen. Zweites Fühlerglied braun, drittes basal hell graubraun, distal weisslich gelb,  $1\frac{3}{5}$  mal so lang wie breit, fein und kurz behaart. Stirn vorne halb so breit wie der Kopf, = wenig breiter als in der Mitte hoch, matt. Von oben gesehen ist der übrige Teil der Stirn gelb bis bräunlich gelb und die Vorderecken sind weisslich gelb. Flach von vorne gesehen erscheinen durch weisslich gelbe Bereifung zwei mehr oder weniger parallel zueinander verlaufende Streifen, die vorne die Augenränder und weiter hinten die Orbiten begleiten. Erste Orbitale etwa  $\frac{3}{4}$  der dritten, die beiden stehen nahe beieinander. Die zweite

Orbitale steht ausserhalb und etwas hinter der ersten, sie ist viel feiner und etwa  $\frac{1}{3}$  so lang wie die erste. Postvertikale gekreuzt. Im vorderen, mittleren Stirnbereich etwa 4 Frontalhaare. Gesicht graugelb bis graubraun. Die Carina ist etwas dunkler, schmal und auf die oberen  $\frac{4}{5}$  des Gesichts beschränkt. Bei einigen Individuen ist sie scharfkantig, bei anderen gerundet. Zweite Oralborste  $\frac{2}{5}$  der ersten, feiner. Clypeus schwärzlich braun. Taster hell graubraun, mit einer nach vorne gerichteten Apikalborste und einigen kürzeren Borsten. Die Wangen sind weisslich gelb, die darunter verlaufenden Peristomalleisten, auf denen die Orbitalborsten stehen, sind graubraun. Am tiefsten Augenrand sind die Wangen  $\frac{1}{10}$  des längsten Augendurchmessers breit; auf der hinteren Wangenecke stehen 3 bis 4 längere Borstenhaare. Augen hellrot, fein und dicht behaart.

Mesonotum und Pleuren gelb bis gelbbraun mit folgender schwarzbrauner Zeichnung: zwischen den 4 mittleren Dorsozentralreihen verläuft ein Medianstreif, der sich von vorne nach hinten zunehmend verbreitert; ausserhalb der Dorsozentralen verläuft ein graubrauner Längsstreif und im Bereich der Supraalarborsten ein dunkelbrauner, schmaler Streif. Zwischen diesen

beiden seitlichen Streifen ist das Mesonotum hell graubraun. Unterhalb der Notopleuralnaht, sowie im Bereich der Sternopleuralborsten verlaufen noch 2 weitere, schwarzbraune Längsstreifen, von denen der untere der breitere ist. Der Thorax zeigt also 9 dunkle Längsbinden, und die hellen Streifen dazwischen sind je nach Blickrichtung entweder gelbbraun, schwach glänzend, oder gelblich weiss, matt. Skutellum gelbbraun mit einem kleinen, dunklen medianen Basisfleck, in der Verlängerung des Mesonotum-Medianstreifs, sowie jederseits mit einem grossen, auffallenden, fast schwarzen Seitenfleck, der die Basis der vorderen und hinteren Skutellaren verbindet. 4 Dorsozentralborsten. 6 Reihen Akrostichalhaare. 2 kleine, aber deutliche Präskutellare, die wenig hinter den hinteren Dorsozentralen stehen. Vordere Skutellare divergierend, hintere gekreuzt. Zwei relativ kleine Humeralborsten, von denen die obere etwas stärker als die untere ist. Sterno-Index 0,5—0,6; eine mittlere Sternopleurale ist  $\frac{2}{5}$  so lang wie die vordere. Beine gelbbraun, Femora des vorderen und mittleren Beinpaars median etwas verdunkelt, Hinterfemora mit braunen Median- und Subapikalringen. Apikalborsten auf den Tibien des ersten und zweiten Beinpaars, Präapikalborsten auf den Tibien des ersten und dritten Beinpaars. Flügelfläche farblos, Adern braun. Zwei kleine Borsten vor dem distalen Costalbruch. Kräftige Borsten längs der

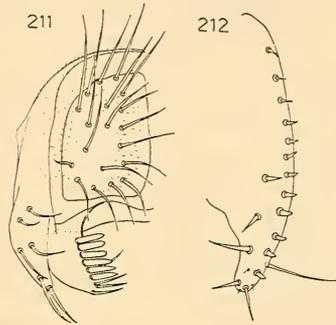


ABB. 211—212.

*D. dyaramankana*.

Genitalbogen (211), vergr. 283×;  
Vaginalplatte (212), vergr. 175×.

Costa bis 32—45% ihres dritten Abschnitts. Costal-Index 1,4—1,7; 4th vein-Index 2,0—2,7; 4c-Index 1,3—1,7; 5x-Index 2,1—2,6.

Erster Abdominaltergit gelb, zweiter bis vierter gelbbraun mit breiten, schwarzbraunen Hinterrandbinden, die in der Medianlinie mehr oder weniger breit unterbrochen oder ausgebuchtet sind und paramedian ebenfalls verschmälert sind. Fünfter und sechster Tergit schwarz. Sternite relativ gross, farblos. Äussere männliche und weibliche Genitalien siehe Abb. 211 und 212.

Körperlänge: ♀ 1,6—2,1 mm, ♂ 1,3—1,7 mm,

Flügelänge: ♀ 1,4—1,9 mm, ♂ 1,2—1,6 mm.

Innere Körpermerkmale: Vordere Arme der Malpighischen Gefässe mit freien Enden, hintere terminal miteinander verschmolzen, Lumen durchgehend. Hoden blassgelb, ziemlich dick und kurz schlauchförmig, proximale Teile mit etwa einer Windung, distale Teile mit  $2\frac{1}{2}$  Windungen. Spermathekenkapseln farblos. Ventrals Receptaculum dünn, lang, schlauchförmig, mit vier Schleifen, die quer und mehr oder weniger parallel zueinander unter dem Uterus verlaufen.

Eier mit vier zarten, basal breiten Filamenten, die hinteren zwei von  $\frac{1}{4}$  Eilänge, die vorderen kürzer.

Vorkommen: in Blüten von *Aframomum crispdatum* (S. 10), M'Bettie; über am Boden liegenden Früchten von *Turraeanthus africana*, *Conopharyngia durissima*, über *Raphia*-Strunk und gefällten Bäumen (Tab. 2), M'Bettie, Bimbresso und Reservat Banco, in allen Fällen spärlich.

Typus (♂), Paratypen (4 ♀♀, 3 ♂♂) sowie Präparat 207 deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich.

### *Drosophila sogo* n. sp.

(Sógo = wild auf djoula.)

♀, ♂. Arista mit Endgabel und oben 4 bis 7, unten 1 bis 2 Strahlen. Bei einer Arista war keine Endgabel ausgebildet, in diesem Fall wurden oben 6, unten 3 Strahlen gezählt. Zweites Fühlerglied graubraun, drittes dunkelbraun, fast zweimal so lang wie breit, dicht und lang behaart. Stirn vorne  $\frac{2}{5}$  Kopfbreite, =  $1\frac{1}{8}$  mal so breit wie in der Mitte hoch, nach hinten sich nur wenig verbreiternd, dunkelbraun bis schwarzbraun mit schmalem, hellerem Vorderrand, matt. Die Orbitalleisten, das Stirndreieck und der Scheitel sind grau bereift. Beidseits des Stirndreiecks zeigen die Stirnstriemen je nach Beleuchtung einen Kupferschimmer. Von vorne gesehen reicht eine durch graue Bereifung sich abhebende Medianpartie in der Verlängerung des Stirndreiecks bis zur Bogennaht. Von oben gesehen sind Stirndreieck und Orbiten auf die oberen  $\frac{3}{5}$  der Stirn beschränkt. Die Ozellen sind dunkelbraun, und die Partie zwischen ihnen ist stark erhöht. Erste und dritte Orbitale gleich lang, die zweite steht etwas vor der Mitte zwischen den beiden, ausserhalb der ersten, sie ist etwa  $\frac{1}{3}$  so lang wie die anderen beiden und viel

feiner. Postvertikale gekreuzt. Gesicht braun. Carina schmal, mit gerundetem Rücken, auf die oberen  $\frac{3}{4}$  des Gesichts beschränkt. Nur eine starke Oralborste. Clypeus und Taster dunkelbraun, Rüssel braun. Taster schlank, geschweift kolbenförmig, mit einer nach vorne gerichteten Apikalborste und etwa 4 kleineren Lateralborsten. Wangen dunkel graubraun, hinten mit 3 längeren Borsten, am tiefsten Augensrand  $\frac{1}{25}$  des längsten Augendurchmessers breit. Augen leuchtend rot, mit vereinzelt Haaren.

Mesonotum und Skutellum schwarzbraun, matt. Von oben gesehen sind der hintere Mesonotumrand und eine grössere Apikalpartie des Skutellums gelbbraun bereift, von vorne gesehen erscheint diese Bereifung auf dem ganzen Mesonotum und Skutellum. 6 Reihen Akrostichalhaare. Vordere Skutellare konvergierend. Zwei Humeralborsten. Pleuren schwarzbraun, bereift, mit einem schmalen, diffusen, hell graugelben Längsstreifen oberhalb des Sternopleurums. Sterno-Index 0,6. Beine braun, Coxen, Femora und Tibien der Vorderbeine dunkelbraun. Die Femora und Tibien der Mittel- und Hinterbeine haben dunkelbraune Basal- und Subapikalringe. Apikalborsten auf den Tibien des ersten und zweiten Beinpaars, Präapikale auf den Tibien aller drei Beinpaare. Distales Halterenglied gelbbraun. Flügelfläche farblos, Adern hellbraun. Zwei Borsten vor dem distalen Costalbruch. Kräftige Borsten auf 61 bis 67% des dritten Costal-Abschnitts. Costal-Index 1,0—1,2; 4th vein-Index 1,6—1,7; 4c-Index 1,4—1,5; 5x-Index 1,0—1,3 (6 Flügel gemessen).

Erster Tergit braun, zweiter bis vierter Tergit braun mit schwarzbraunen, breiten Hinterrandbinden, die auf dem zweiten Tergit in der Medianen vorne breit ausgebuchtet sind. Fünfter und sechster Tergit ganz schwarzbraun. Der Hinterrand des dritten Tergits und der Vorder- und Hinterrand des vierten Tergits sind stark bereift, so dass eine leuchtend gelblich weisse, schmale Querbinde in der Mitte des Abdomens entsteht. Sternite annähernd quadratisch, hell graubraun. Spitze des Genitalbogens (Abb. 213) abgestumpft. Forceps mit einer Reihe von 6—7 dunkelbraunen Zähnen, distal mit 1—2 Borsten und auf der Unterseite mit 2 Randborsten. Analplatte dorsal mit sehr langen Borsten. Hypandrium ähnlich wie bei *M. fracticosta*. Vaginalplatte dunkelgrau mit wenig vorstehend, mit 8—9 Randborsten, einer Feldborste und distal mit einer dorsalen und einer ventralen Langborste. Die Randborsten und die Feldborste sind dünn und lang, etwa halb so lang wie die Langborsten. Distal stehen zwischen den Randborsten zwei feine Borstenhaare.

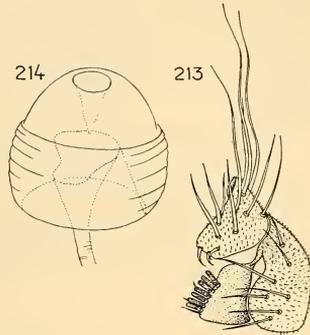


ABB. 213—214.

*D. sogo*.

Genitalbogen (213), vergr. 175×; Spermatheke (214), vergr. 283×.

Körperlänge: ♀ (1) 2,1 mm, ♂ (7) 1,7—2,0 mm,

Flügelänge: ♀ (1) 2,0 mm, ♂ (7) 1,6—1,9 mm.

Innere Körpermerkmale: die freien Enden der vorderen Malpighischen Gefässe sind apikal streckenweise knollig erweitert und zurückgebogen. Die hinteren Arme sind terminal verschmolzen unter Bildung eines durchgehenden Lumens. Die unpaaren Stiele sind kurz. Das Exkret ist weisslich.

Hoden gelb, dünn schlauchförmig. Proximale Teile basal ungewunden, distal mit zwei Spiralwindungen. Distale Teile mit  $3\frac{1}{2}$  Spiralwindungen, von denen die  $1\frac{1}{2}$  letzten weit sind und in einer Ebene liegen; Samenpumpe mit zwei ungleich langen, dicken, fingerförmigen Divertikeln. Spermatheken (Abb. 214) dunkel graubraun, Kapselwand unterteilt in eine basale, wulstige und eine distale, halbkugelige Partie; apikal eine tiefe Einbuchtung; Innentubus mit asymmetrischer, weiter Öffnung.

Verwandtschaft: die Art zeigt Beziehungen zu *Mycodrosophila*.

Vorkommen: 1 ♀, 7 ♂♂, M'Bettie, Wald, in Blüten von *Aframomum crispdatum* (VIII.1951).

Typus (♂), Paratypen (1 ♀, 2 ♂♂) sowie Präparat 129 deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich.

### *Drosophila suma* n. sp.

(Sumá = Schatten auf djoula.)

♀, ♂. Arista mit grosser Endgabel und oben 2 bis 3 (meist 2) Strahlen, unten einem Strahl. Alle Strahlen sind distal nach vorne gebogen. Fühler dunkel graubraun wie das Gesicht, die Taster und der Rüssel. Drittes Fühlerglied 1,8 mal so lang wie breit, = kaum länger als das zweite Glied, fein und kurz behaart. Stirn vorne  $\frac{1}{3}$  Kopfbreite, =  $\frac{3}{4}$  so breit wie in der Mitte hoch, nach hinten divergierend, matt, schwarzbraun. Die Orbitalleisten sind schmal, sie weichen von der zweiten Orbitalen an von den Augenrändern ab und reichen bis zum vorderen  $\frac{1}{4}$  der Stirn. Ozellendreieck gross, etwas weniger weit nach vorne reichend als die Orbitalleisten. Ozellen dunkelbraun. Die erste Orbitalborste steht relativ nahe am Stirnvorderrand, die dritte Orbitale ebenso nahe am Scheitel. Die zweite Orbitale steht etwas vor der Mitte zwischen den anderen beiden. Die erste Orbitale ist  $\frac{4}{5}$  so lang wie die dritte, die zweite  $\frac{7}{8}$  so lang wie die erste. Postvertikale gekreuzt. 2 grosse Ozellarborsten, die parallel zueinander nach vorne gerichtet sind. Im vorderen mittleren Stirnbereich stehen etwa 6 ziemlich grosse Frontalhaare. Gesicht schmal und hoch, keine Carina. Nur eine grössere Orbalborste. Taster geschweift keulenförmig, braun, mit einer nach vorne gerichteten Subapikalborste und ca. 5 kürzeren Randborsten. Wangen  $\frac{1}{20}$  des längsten Augendurchmessers breit. Augen dunkel, schwärzlich weinrot, spärlich behaart.

Mesonotum und Skutellum schwarzbraun bis schwarz, matt, von vorne gesehen bräunlich bereift. Je nach Blickrichtung sind ein breiter Medianstreif und 2 schmalere Streifen im Bereich der Dorsozentralen erkennbar. Vordere Dorsozentrale klein, hintere nahe dem Skutellum stehend. Sechs Reihen Akrostichalhaare. Keine Präskutellare. Vordere Skutellare schwach konvergierend. 2 Humeralborsten. Pleuren oberhalb einer geraden, schrägen Linie, die von der Halterenbasis zur Basis der Vordercoxen verläuft, schwarzbraun, darunter graugelb. Sterno-Index 0,5.

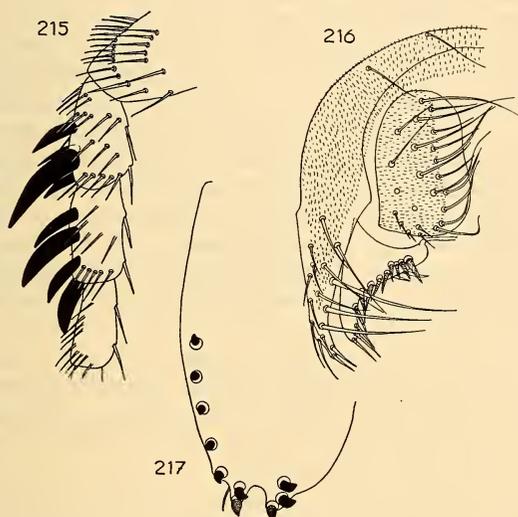


ABB. 215—217.

*D. suma.*

Dornen auf den Tarsen der Vorderbeine, ♀ ♂ (215), Genitalbogen (216), Vaginalplatte (217). Vergr. 175 ×.

Beine hell graugelb. Klauen sowie ein Dornenbesatz auf dem ersten und zweiten Tarsenglied der Vorderbeine (♀♀ und ♂♂) (Abb. 215) schwarz. Alle übrigen Börstchen und Haare blass gelbbraun. Apikalborsten auf den Tibien des zweiten Beinpaares, Präapikale auf den Tibien des dritten Beinpaares. Distales Halterenglied schwarzbraun, mit einem helleren Sektor wie bei *M. fracticosta* (Abb. 43). Flügelfläche dunkel bräunlich grau, die Costalzelle, sowie ein schmaler Saum längs der Costa noch dunkler. Adern schwarzbraun. Das Ende des ersten Costal-Abschnitts ist weder verdickt noch dunkler gefärbt als die übrigen Adern, auch ist der zweite Costalbruch nicht tiefer als bei *Drosophila*. Eine kleine Costale am Ende des ersten Costal-Abschnitts, die nicht viel länger ist als die übrigen Costalborsten. Kräftige Borsten auf 24—27% des dritten Costal-Abschnitts. Costal-Index 2,7—3,2; 4th vein-Index 1,3—1,6; 4c-Index 0,7—0,8; 5x-Index 1,0—1,4 (6 Flügel gemessen).

Erster bis sechster Tergit dorsal schwarzbraun bis schwarz, lateral graugelb. Die Grenzlinie zwischen der dunklen und hellen Farbe ist die Fortsetzung der entsprechenden Linie auf den Pleuren. Bei den ♀♀ ist der siebente Tergit dorsal und hinten breit ausgebuchtet, so dass dorsal nur der achte Tergit sichtbar ist, lateral ist er stark verbreitert. Achter Tergit graubraun, Afterpapille dunkler. Die Tergite sind je nach Blickrichtung matt oder schwach glänzend. Sternite relativ gross, quadratisch, farblos. Genitalbogen siehe Abb. 216. Vaginalplatten (Abb. 217) breit, hell graubraun, glänzend.

Körperlänge: ♀ (8) 1,9—2,5 mm, ♂ (7) 1,6—2,0 mm,

Flügelänge: ♀ (8) 1,7—2,1 mm, ♂ (7) 1,6—1,9 mm.

Innere Körpermerkmale: Vordere Arme der Malpighischen Gefässe terminal zurückgebogen und etwas erweitert, mit freien Enden. Hintere Arme terminal miteinander verschmolzen unter Bildung eines durchgehenden Lumens. Weiter proximal ist ein Paar gleichaussehender Gefässe vorhanden, ähnlich wie bei *M. nigerrima*. Diese akzessorischen Gefässe sind länger als die vorderen Malpighischen Gefässe, sie sind mit den vorderen Malpighischen Gefässen sowie mit der Darmwand durch Tracheen verbunden, hingegen sind sie beidseits blind endigend und ihr Lumen kommuniziert weder mit dem des Darms noch der Malpighischen Gefässe.

Distale Hodenteile dick schlauchförmig, mit einer Spiralwindung, schwefelgelb. Proximale Teile basal farblos, sackförmig erweitert, in der distalen Hälfte nach einer starken Einschnürung schwefelgelb, dick, ungewunden. Paragonien relativ gross, dick, apikal hakenförmig gebogen. Samenpumpe ohne Divertikel.

Spermatheken winzig, bei 100-facher Lupenvergrößerung kaum erkennbar, kugelig, farblos, auf dünnen Stielen. Ventrals Receptaculum kräftig, schlauchförmig, von proximal nach apikal sich gleichmässig erweiternd, in 2 ½ distalwärts länger werdenden Schlingen quer unter dem Uterus verlaufend.

Eier ohne Filamente.

Typus (♂), Paratypen (2 ♀♀, 2 ♂♂) sowie Präparate 125-127 deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich.

Verwandtschaftsbeziehungen: die Art hat ausser der auffallenden Bedornung der Vorderfemora und der schwarzen Klauen noch eine Reihe weiterer Merkmale gemein mit *D. spinipes* Lamb 1914, ist aber nicht mit ihr identisch. Wahrscheinlich sind die beiden Arten nächst verwandt und stehen *Mycodrosophila* nahe.

*Lissocephala sanu* n. sp.

(Sanú = Gold auf mossi.)

♀, ♂. Arista mit kleiner Endgabel und oben 5 bis 6 (meist 5), unten 2 bis 3 (meist 3) Strahlen. Fühler wie die Stirn und die Taster hell bräunlich-gelb. Drittes Fühlerglied doppelt so lang wie breit, fein

behaart. Stirn vorn etwa halb so breit wie der Kopf =  $1\frac{1}{5}$  mal breiter als in der Mitte hoch, stark glänzend. Die Orbiten und das gleichseitige Stirndreieck reichen bis wenig vor die Stirnmitte, sie heben sich kaum von der übrigen Stirn ab. Vordere und hintere Orbitale gleich lang, beide stehen nahe beisammen. Die zweite Orbitale ist sehr fein, nur etwa  $\frac{1}{5}$  so lang wie die anderen beiden und steht ausserhalb der ersten und etwas hinter ihr. Postvertikale etwa  $\frac{3}{5}$  so lang wie die vordere Orbitale, gekreuzt. Gesicht weisslich gelb. Carina oben schmal, nach unten sich kräftig verbreiternd, bis zur Oberlippe vorstehend. Nur eine kräftige Orale, dahinter ca. sechs viel feinere und kürzere Oralhaare. Taster keulenförmig, mit einer feinen Apikalborste und etwa drei Lateralborsten, von denen die distalste die kräftigste ist. Wangen weisslich gelb, am tiefsten Augenrand  $\frac{1}{9}$  des längsten Augendurchmessers breit. Augen weinrot mit gelbgrünem Glanz, nicht behaart.

Mesonotum und Pleuren braungelb, stark glänzend. Skutellum fein lederartig gerunzelt und etwas weniger glänzend. Zwei Paar Dorsozentrale, ihr Längenabstand  $\frac{3}{5}$  des Querabstandes. Acht Reihen Akrostichalhaare. Keine Präskutellare. Vordere Skutellare parallel, hintere gekreuzt. Zwei Humeralborsten, die obere etwas länger als die untere. Sterno-Index 0,8. Beine hell bräunlichgelb. Apikalborsten auf den Tibien des ersten und zweiten Beinpaares, Präapikale auf den Tibien des zweiten und dritten Beinpaares. Distales Halterenglied braungelb. Flügelfläche farblos. Adern blass braungelb. Die Costa ist bis zur Mündung der dritten Längsader schwärzlich und schmal schwärzlich gesäumt (Abb. 218). Die fünfte Längsader wird distal schwach und dünn, erreicht aber den Flügelrand. Alle Adern sind *Drosophila*-typisch. Zwei Borsten vor dem distalen Costalbruch. Kräftige Borsten auf der Costa bis zur Mündung der dritten Längsader. Costal-Index 1,1—1,2; 4th vein-Index 1,8—2,2; 4c-Index 1,3—1,6; 5x-Index 0,9—1,2.

Erster Abdominaltergit, sowie eine undeutliche Medianzone auf dem zweiten Tergit graubraun, der übrige Teil des ersten Tergits sowie alle übrigen Tergite schwarz, stark glänzend, je nach Blickrichtung und Lichteinfall mit metallischem Violett-, Grün- oder Bronzeschimmer. Sternite länglich, schmal, farblos, distalster bei Weibchen schwärzlich. Eine Vaginalplatte ist nicht erkennbar; der 7. Tergit bildet eine Röhre, die in den 6. Tergiten eingeschoben ist und wahrscheinlich bei der Eiablage als Legeröhre vorgeschoben wird. Äussere männliche Genitalien: Genitalbogen (Abb. 219, 220) dorsal schmal, ventral breit, auf der Höhe des Forceps mit hornförmigem Vorsprung. Im Gebiet dieses Vorsprungs und weiter distal stehen einige feine Borsten. Der Forceps ist eine kleine rundliche Platte, auf der distal 6 Borsten stehen. Proximal sind ca. 3 feinste, haarförmige Borsten erkennbar. Der Forceps geht median in eine schmale Brücke über.

Körperlänge: ♀ 2,9—3,7 mm, ♂ 2,4—3,1 mm,

Flügelänge: ♀ 2,3—2,6 mm, ♂ 2,0—2,4 mm.

Innere Körpermerkmale: Vordere Arme der Malpighischen Gefässe mit freien Enden, hintere terminal sich berührend, kein durchgehendes

Lumen. Hoden ziegelrot, ungewunden. Die proximalen Teile sind miteinander verschmolzen (Abb. 221). Paragonien proximal dick, distal zurückgebogen und dünn. Ausser den Paragonien sind noch zwei weitere Drüsenpaare vorhanden: ein Paar dick keulenförmiger Drüsen, die fast so lang sind wie die Paragonien, sowie ein Paar kleinerer, fingerförmiger Drüsen. Spermatheken blass graugelb, fast farblos, sehr klein, kugelig, in grossen, gleichmässigen Epithelkugeln, auf sehr dünnen Stielen.

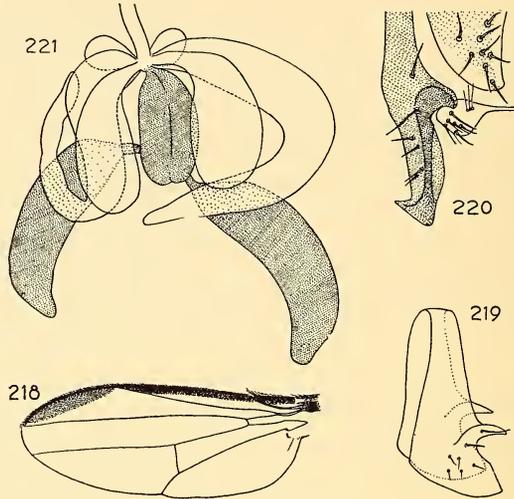


ABB. 218—221.

*Lissocephala sanu*.

Flügel (218), vergr. 19 ×; Genitalbogen (219), vergr. 94 ×; Forcepsregion (220), vergr. 175 ×; Hoden mit 3 Paaren akzessorischer Drüsen (221), vergr. 67 ×.

Ventrales Receptaculum kräftig, etwa doppelt so lang wie die Spermathekenstiele, nur basal leicht gekrümmt, nach dorsal gerichtet. Vagina S-förmig gebogen. Eier ohne Filamente.

Vorkommen: anfangs September, M'Bettie, zahlreich auf reifenden wilden Feigen (S. 8) an den Ästen. Auf den am Boden liegenden Früchten war die Art nur spärlich vertreten.

*D. sanu* trägt in der Ruhelage die Flügel nicht gefaltet, sondern nach schräg oben und hinten gerichtet und vibriert mit ihnen ähnlich wie *Chymomyza*.

*L. sanu* weicht von der kurzen Beschreibung von *L. unipuncta* Malloch (1929) nur in der Flügelzeichnung ab. *D. bicolor* var. *unipuncta* Duda (1940) ist wahrscheinlich identisch mit *L. unipuncta*, da beide in den erwähnten Beschreibungsmerkmalen und

der Flügelzeichnung übereinstimmen. Zwischen *D. bicolor* var. *unipuncta* und *L. sanu* bestehen die folgenden Unterschiede:

Merkmale	<i>D. bicolor</i> (DUDA 1940)	<i>D. sanu</i>
Körperlänge	2 mm	2,4—3,7 mm
Stirndreieck	bis zum vorderen Stirn-Fünftel reichend	bis zur Mitte reichend
Stirnborsten u. Orale	gelb	braun
Peristomalhaare	keine	ca. 6
Costa	mit schwarzbraunem Fleck zwischen den Mündungen der 2. und 3. Längsader	auf ihrer ganzen Länge (bis 3. Längsader) beschattet

Typus (♂) und Paratypen 3 ♀♀, 3 ♂♂ von M'Bettie sowie Präparat 204 deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich.

*Drosophila comoe* n. sp.

(Comoé = Fluss im Osten der Elfenbeinküste.)

♀, ♂. Arista mit Endgabel und oben 4 bis 5, unten 2 bis 3 Strahlen. Zweites Fühlerglied gelbbraun wie die Stirn, drittes hell graubraun, doppelt so lang wie breit, fein und lang behaart (nicht so lang wie bei *Hirtodrosophila*). Stirn vorne  $\frac{1}{2}$  Kopfbreite, = fast so breit wie in der Mitte hoch, matt, gelbbraun, auf dem Scheitel etwas dunkler braun. Die schmalen Orbitalleisten heben sich kaum von der Stirn ab. Ozellendreieck von oben gesehen unsichtbar, von vorne gesehen fein bereift, scharf und gerade begrenzt, fast bis zur Stirnmitte reichend, zwischen den Ozellen braun. Erste Orbitale etwas länger als die dritte, die beiden stehen relativ weit auseinander, doch immerhin näher beisammen als die dritte Orbitale und die innere Vertikalborste. Die zweite Orbitale steht ziemlich weit hinter und ausserhalb der ersten und ist halb so lang wie die erste. Die Postvertikalen sind kräftig, lang und gekreuzt. In der vorderen, mittleren Stirnhälfte stehen ca. 16 Frontalhaare von verschiedener Länge, einige von ihnen sind fast so lang wie die zweite Orbitale. Gesicht bräunlich gelb. Carina schmal, nasenförmig bis zur Oberlippe reichend, nach unten sich nicht stark verbreiternd, Rücken abgeflacht. Zwei fast gleich lange Orbitale, die folgenden sind fein und etwa halb so lang. Wangen hinten stark zurückweichend und mit zwei längeren Borsten, in der Mitte  $\frac{1}{20}$ , hinten  $\frac{1}{10}$  des längsten Augendurchmessers breit. Clypeus hell graubraun, Rüssel und Taster gelblichbraun.

Taster mit einem apikalen, nach vorne gerichteten Borstenhaar, mit einem gleich langen Lateralhaar und ca. 20 kürzeren Haaren. Augen leuchtend rot, spärlich behaart.

Mesonotum und Skutellum hellbraun, wenig glänzend. 8 Reihen Akrostichalhaare. Keine Präskutellare. Vordere Skutellare konvergent. Zwei etwa gleich lange Humeralborsten. Zwei Sternopleurale, Sterno-Index 0,75. Pleuren und Beine gelbbraun. Apikalborsten auf den Tibien des ersten und zweiten Beinpaares, Präapikale auf den Tibien des ersten und dritten Beinpaares. Distales Halterenglied gelbbraun. Flügel-

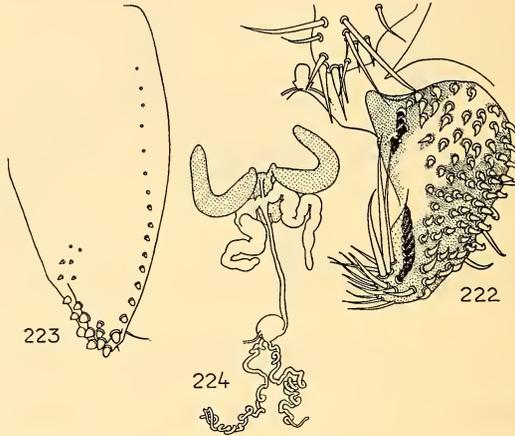


ABB. 222—224.

*D. comoe.*

Forceps (222), vergr. 175 ×; Vaginalplatte (223), vergr. 94 ×; innere Geschlechtsorgane des Männchens (224).

fläche blass bräunlich bis farblos, Adern gelbbraun. Eine Borste vor dem distalen Costalbruch. Kräftige Borsten auf der Costa bis 66—84% ihres dritten Abschnitts. Costal-Index 1,4—2,3; 4th vein-Index 1,7—2,2; 4c-Index 1,0—1,3; 5x-Index 1,5—2,2. Dritte und vierte Längsader apikalwärts konvergierend.

Abdominaltergite vorne etwas glänzend, hinten matt, die vorderen Tergite sind gelbbraun bis dunkler braun und haben schwarze Hinterrandsäume, die hinteren Tergite sind schwarzbraun oder schwarz. Bei alten Tieren sowie bei den meisten ♂♂ sind alle Tergite mit Ausnahme der ersten beiden ganz schwarz. Auf dem zweiten Tergit ist der braune Hinterrandsaum median schmal und undeutlich unterbrochen. Sternite graubraun, relativ klein, annähernd quadratisch, Vaginalplatten (Abb. 223) braun, relativ gross, glänzend. Genitalbogen (Abb. 222) der ♂♂ schwarz, mit deutlichem Absatz, in der Mitte zwischen Vorder- und Hinterrand von dorsal bis zur Spitze mit einer Borstenreihe. Spitze mit ca. 5 sehr langen und vielen kürzeren, schlanken Borsten.

Analplatte ventral mit einem kurzen Vorsprung, auf dem 2—4 starke, nach ventral gerichtete Borsten stehen. Forceps gross, dorsal mit einer Reihe von 4, ventral einer Reihe von 9—10 randständigen Zähnen. Mediodistal steht eine dichte Gruppe von Borsten, von denen 3—4 grosse nach dorsal gerichtet sind. Hinter den Zahnreihen stehen verstreut viele kurze Feldborsten. Das Forcepsfeld erscheint in einen dorsalen, kleineren und ventralen, grösseren Teil gespalten, und im Gebiet zwischen diesen beiden Teilen stehen die Feldborsten auf kleinen Chitin-Inseln.

Körperlänge: ♀ 3,2—4,1 mm, ♂ 3,0—3,6 mm,

Flügelänge: ♀ 2,5—3,1 mm, ♂ 2,6—3,1 mm.

Innere Körpermerkmale: Vordere und hintere Arme der Malpighischen Gefässe mit freien Enden; die unpaaren Stiele sind kurz. Hoden (Abb. 224) aprikosenfarbig, die proximalen Teile sind dünn, schlauchförmig, ihrer ganzen Länge nach miteinander verwachsen, weiter in der Mitte geknickt, und die beiden Hälften ebenfalls miteinander verwachsen, so dass ein abstehender, unpaarer, kleiner Kolben entsteht, der, im Querschnitt gesehen, 4 Lumina enthält. Distale Teile dicker, schlauchförmig, V-förmig gebogen. Paragonien W-förmig. Samenpumpe mit zwei geknäuelten oder unregelmässig spiralisierten Divertikeln, die etwa 10 mal so lang sind wie die Pumpe selbst. Spermatheken sehr klein, kugelig, Chitinkapsel niedrig pilzhutförmig, völlig farblos, fast nicht sichtbar. Ventrals Receptaculum schlauchförmig, mit 2 Schlingen, die 4 parallel zueinander verlaufenden Arme sind halbkreisförmig gebogen, die distale Schlinge ist bedeutend länger als die proximale.

Eier (aus dem Ovar präpariert) relativ kurz und dick, die Apikalplatte ist an ihren Rändern auffallend verstärkt, verhältnismässig gross und reicht fast bis zur Eimitte. Die 2 kräftigen, nach distal sich gleichmässig verjüngenden Filamente sind  $\frac{3}{4}$  so lang wie das Ei, erscheinen aber viel kürzer, da sie erst kurz vor der Eispitze vom Ei abstehen.

Vorkommen: über Strüngen von *Raphia*, ca. 10 Tage nach dem Fällen, M'Bettie (X.1951) (Tab. 2).

Typus (♂) und Paratypen (3 ♀♀, 3 ♂♂) von M'Bettie sowie Präparat 203 deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich.

## KATALOG DER FRÜHER BESCHRIEBENEN AETHIOPISCHEN ARTEN

In der nachfolgenden Liste sind die aethiopischen *Drosophiliden*-Arten verzeichnet, die nicht in den Katalogen von STURTEVANT (1924, S. 123—133) und PATTERSON und WHEELER (1949, S. 217 bis 230) enthalten sind. Die Genera *Apsinota*, *Asteia*, *Azorastia*, *Crytona*, *Curtonotum*, *Echidnocephalus* und *Parapsinota* wurden nicht berücksichtigt.

## ADROSOPHILA Séguy, 1938: 344.

*A. minuta* Séguy, 1938: 345; Kenya.

## AMIOTA Lœw.

*A. africana* Malloch, 1925: 361; Uganda.

*A. capitata* Collart, 1937: 121; Belg. Kongo.

## DROSOPHILA Fallen.

*D. bicolor* de Meijere var. *punctipennis* Duda, 1940: 29; Transvaal;  
= synonym mit *Lissocephala unipuncta* Malloch, 1929, non  
*D. bicolor* de Meijere, 1911.

*D. lambi* Duda, 1940: 48; = nom. nov. für *D. pallipes* Lamb.

*D. montium* de Meijere, 1916, nach DUDA 1940: Uganda, Natal,  
Transvaal; synonym mit *D. séguyi* Smart, 1945, non *D. montium*  
de Meijere von Java.

*D. pallipes* Lamb, 1914: 342, Homonym; nom. nov. = *D. lambi* Duda,  
1940.

*D. quadrimaculata* var. *sexlineata* Duda, 1940: 36; Kapstadt.

## EUSCAPTOMYZA Séguy, 1938: 346.

*E. chylizosoma* Séguy, 1938; Kenya.

## GITONA Meigen.

*G. darwendalei* Duda, 1935: 31; S.-Rhodesia.

*G. frontalis* Collart, 1935; Belg. Kongo.

*G. gossypii* Séguy, 1933: 36; Sambesi.

*G. magnipalpis* Duda, 1936: 348; S.-Rhodesia.

*G. paolii* Séguy, 1933: 187; Somaliland.

## JEANNELOPSIS Séguy, 1938: 345.

*J. mirabilis* Séguy, 1938: 345. Kenya.

## LEUCOPHENGA Mik.

*L. abrupta* Duda, 1939: 33; Natal.

*L. albicincta* de Meijere, 1908; nach DUDA 1939: 46; Transvaal.

*L. bella* Curran, 1928: 347; Belg. Kongo.

*L. buxtoni* Duda, 1935: 32; N. Nigeria.

*L. chapini* Curran, 1939: 2; Belg. Kongo.

*L. cuthbertsoni* Malloch, 1929: 252; S.-Rhodesia.

*L. flavopuncta* Malloch, 1925: 83; Natal.

- L. flavipalpis* Duda, 1939: 50; Uganda.  
*L. guttiventris* de Meijere, 1908; Uganda, Transvaal nach DUDA 1939: 51.  
*L. latevittata* Duda, 1939: 48; Uganda.  
*L. lewisi* Duda, 1935; Sierra Leone, S.-Rhodesia.  
*L. munroi* Duda, 1939: 45; Transvaal.  
*L. munroi* var. *latecincta* Duda, 1939: 46; Natal.  
*L. oedipus* Séguy, 1938: 344; Kenya.  
*L. semiplumata* Duda, 1939: 38; Uganda.  
*L. setulosa* Duda, 1939: 39; Uganda.  
*L. subpollinosa* de Meijere, 1914; nach DUDA 1939: 42; in Uganda, Natal, Transvaal.  
*L. subvittata* Duda, 1939: 47; Uganda.  
*L. umbratula* Duda, 1939: 43; Uganda.  
*L. zonata* Curran, 1939: 2; S.-Rhodesia.

## LISSOCEPHALA Malloch, 1929: 250.

- L. unipuncta* Malloch, 1929: 251; S.-Rhodesia. Synonym ist *D. bicolor* var. *punctipennis* Duda, 1940.

## MYCODROSOPHILA Oldenberg.

- M. gratiosa* de Meijere, 1911; Natal, nach DUDA 1939: 53.  
*M. halterata* Malloch, 1929: 331.  
*M. longicornis* Séguy, 1933: 36; Mozambique.

## NEOSCAPTOMYZA Séguy, 1938: 347.

- N. bicolor* Séguy, 1938: 347; Kenya.

## OXYSTYLOPTERA Duda. 1924.

- O. sexsetosa* Duda, 1939: 56; Uganda.

PARADROSOPHILA Duda, siehe *Drosophila*.

## PHORTICA Schiner.

- P. fenestrata* Duda, 1939: 14; Natal, Uganda.  
*P. flavithorax* Duda, 1939: 16; Transvaal.

## PROTOSTEGANA Hendel.

- P. proxima* Séguy, 1938: 343; Kenya.

## PTYELUSIMYIA Séguy, 1932: 93.

- P. decaryi* Séguy, 1932: 94; Madagaskar.

## SCAPTOMYZA Hardy.

- S. apicalis* Hardy, 1849; natal, nach DUDA 1940: 22.  
*S. dorsalis* Séguy, 1938: 348; Kenya.  
*S. longipennis* Séguy, 1938: 349; Kenya.  
*S. melania* Séguy, 1938: 350; Kenya.

## STEGANA Meigen.

- S. africana* Malloch, 1934: 138; S.-Rhodesia.  
*S. nigrifrons* de Meijere, 1911; nach DUDA 1939: 13.

## ZAPRIONUS Cœquillett.

- Z. arduus* Collart, 1937 *b*: 5; Belg. Kongo.  
*Z. armatus* Collart, 1937 *a*: 9; Belg. Kongo.  
*Z. fumipennis* Séguy, 1938: 343; Kenya.  
*Z. ghesquièrei* Collart, 1937 *a*: 8; Belg. Kongo.  
*Z. inermis* Collart, 1937 *a*: 11; Belg. Kongo.  
*Z. inermis* Séguy, nach SÉGUY 1938: 343.  
*Z. montanus* Collart, 1937 *b*: 2; Belg. Kongo.  
*Z. neglectus* Collart, 1937 *b*: 2; Belg. Kongo.  
*Z. proximus* Collart, 1937 *c*: 1; Kenya.  
*Z. punctatus* Curran, 1939: 3; S.-Rhodesia.  
*Z. sepsoides* Duda, 1939: 20; Uganda; = synonym mit *Z. tuberculatus* Malloch.  
*Z. sexvittatus* Collart, 1937 *c*: 2; Kenya.  
*Z. simplicifemur* Duda, 1939: 22; Uganda; = synonym mit *Z. ghesquièrei* Collart.  
*Z. spinosus* Collart, 1937 *a*: 13; Belg. Kongo.  
*Z. tenor* Curran, 1939: 3; Kongo.  
*Z. tuberculatus* Malloch, 1932; Rhodesia, Kongo.  
*Z. vittiger* var. *bispinosus* Duda, 1939: 19; Uganda; = synonym mit *Z. montanus* Collart, 1937.  
*Z. vrydaghi* Collart, 1937 *b*: 2; Belg. Kongo.

## INDEX DER ART- UND GATTUNGSNAMEN

- abbe*, *Neotanygastrella* 15, 47, 50, 52.  
*aberrans*, *D. (Dichaetophora)* 20, 102, 103, 106.  
*abron*, *Drosophila* 8, 23, 164, 166, 167, 170.  
*abrupta*, *Leucophenga* 208.  
*abure*, *Drosophila* 8, 24, 164-166, 168.  
*Adrosophila* 152, 208.  
*adyala*, *Mycodrosophila* 16, 54-56, 66.  
*adyukru*, *D. (Pholadoris)* 21, 117, 120-122, 138.  
*africana*, *Amiota* 208.  
*africana*, *Neotanygastrella* 15, 47, 48, 52.  
*africana*, *Stegana* 210.  
*agamse*, *D. (Pholadoris)* 7, 8, 22, 118-122, 124, 129.  
*agbo*, *D. (Dichaetophora)* 20, 103, 104, 105.  
*akabo*, *D. (Hirtodrosophila)* 20, 108, 109, 110.  
*akai*, *Drosophila* 3, 7, 8, 23, 164-166, 173, 174, 177.  
*akaju*, *D. (Pholadoris)* 20, 118, 120, 124, 155.  
*albicineta*, *Leucophenga* 208.  
*alladian*, *Drosophila* 3, 8, 23, 164, 165, 174, 175.  
*Amiota* 38, 208.  
*amoena*, *Chymomyza* 40.  
*ampelophila*, *Drosophila* 157, 163.  
*Amphoroneura* 44.  
*ananassae*, *Drosophila* 7, 8, 22, 156, 157, 164, 165.  
*anyi*, *D. (Pholadoris)* 7, 18, 22, 119-124, 145, 149.  
*apicalis*, *Scaptomyza* 210.  
*Apsinota* 207.  
*arduus*, *Zaprionus* 17, 91, 92, 210.  
*armatus*, *Zaprionus* 17, 82, 83, 90, 210.  
*Asteia* 207.  
*aterrima*, *D. (Pholadoris)* 10, 21, 115, 117, 119-124, 146, 151.  
*atie*, *Mycodrosophila* 16, 54-56, 60, 69.  
*auraria*, *Drosophila* 159.  
*avikam*, *Chymomyza* 15, 38-40, 44.  
*Azorastia* 207.  
*badyi*, *Zaprionus* 17, 82, 83, 92, 93.  
*baeomyia*, *D. (Pholadoris)* 125.  
*bambara*, *Chymomyza* 15, 39-41.  
*bangi*, *D. (Pholadoris)* 7, 22, 119, 121, 123, 140, 141, 143, 146.  
*baole*, *Drosophila* 24, 187.  
*bella*, *Leucophenga* 208.  
*bicolor*, *Chymomyza* 38, 39, 45.  
*bicolor*, *Neoscaptomyza* 209.  
*bicolor* var. *punctipennis*, *Drosophila* 208, 209.  
*bicolor* var. *unipuncta*, *Lissocephala* 204, 205.  
*bimaculata*, *Oxystyloptera* 98.  
*bispinosus*, var. von *Z. vittiger* 210.  
*bombax*, *Mycodrosophila* 9, 16, 54, 56, 57, 79, 156.  
*brasiliensis*, *Neotanygastrella* 48.  
*brunnea*, *D. (Pholadoris)* 7, 11, 12, 21, 116-119, 121-124, 146, 153.  
*buxtoni*, *Leucophenga* 208.  
*caliginosa*, *Drosophila* 115.  
*capitata*, *Amiota* 208.  
*chapini*, *Leucophenga* 208.  
*chylizosoma*, *Euscaptomyza* 208.  
*Chymomyza* 7, 9, 11, 13, 15, 38,

- 46, 48, 87, 119, 124, 128, 134, 204.  
*ciliatipes*, *Mycodrosophila* 54, 65.  
*Cladochaeta* 46.  
*comoe*, *Drosophila* 7, 20, 205.  
*convergens*, *Oxyphortica* 38.  
*Crytona* 207.  
*Curtonotum* 207.  
*cuthbertsoni*, *Leucophenga* 14, 25, 26, 32, 208.  
*darwendalei*, *Gitona* 208.  
*decaryi*, *Ptyelusimyia* 209.  
*Dettopsomyia* 57, 81, 97, 99.  
*diama*, *Drosophila* 9, 19, 128, 192.  
*dibi*, *D. (Pholadoris)* 9, 22, 116, 118-124, 126.  
*Dichaetophora* 9, 11, 20, 102.  
*dimidiata*, *Mycodrosophila* 56.  
*ditan*, *Mycodrosophila* 16, 54-56, 60, 62, 63.  
*dorsalis*, *Scaptomyza* 210.  
*Drosophila*, gen. 11, 18, 29, 102, 208.  
*Drosophila*, subgen. 10, 11, 24, 180.  
*dumuya*, *Drosophila* 24, 185.  
*duncani*, *D. (Hirtodrosophila)* 109.  
*dyaramankana*, *Drosophila* 7, 10, 20, 156, 196.  
*dyula*, *Drosophila* 8, 23, 164, 165, 167, 176, 178.  
*Echidnocephalus* 207.  
*Euscaptomyza* 208.  
*fasciata*, *Drosophila* 163.  
*fenestrata*, *Phortica* 209.  
*fima*, *Drosophila* 3, 24, 163-167, 165.  
*fima*-Gruppe 6, 7, 8, 11, 23, 163.  
*finitima*, *Drosophila* 115, 124-127.  
*finitima* var. *gracilipes*, *Drosophila* 115, 124, 125.  
*flavipalpis*, *Leucophenga* 209.  
*flavithorax*, *Phortica* 209.  
*flavopuncta*, *Leucophenga* 208.  
*florae*, *Drosophila* 143.  
*fraburu*, *Drosophila* 7, 24, 183.  
*fracticosta*, *Mycodrosophila* 16, 54-57, 60.  
*framire*, *D. (Pholadoris)* 7, 22, 118-122, 124, 128.  
*frontalis*, *Gitona* 208.  
*jumipennis*, *Zaprionus* 210.  
*gaku*, *Mycodrosophila* 16, 54-56, 65.  
*ghesquierei*, *Zaprionus* 6, 7, 17, 82-84, 88, 92, 210.  
*Gitona* 208.  
*gossypii*, *Gitona* 208.  
*gracilipes*, var. von *D. finitima* 115, 124, 125.  
*gratiosa*, *Mycodrosophila* 56, 57, 69, 209.  
*grisea*, *D. (Hirtodrosophila)* 109.  
*guttiventris*, *Leucophenga* 209.  
*guro*, *Leucophenga* 14, 25, 35.  
*halterata*, *Mycodrosophila* 209.  
*halteropunctata*, *Leucophenga* 12, 15, 25, 26, 29.  
*hirtipes*, *Drosophila* 148.  
*Hirtodrosophila* 9, 11, 20, 108.  
*Incisurifrons* 94, 99.  
*inermis*, *Zaprionus* 6, 7, 17, 81-84, 86, 89, 92, 210.  
*iri*, *Drosophila* 6, 7, 24, 180.  
*iroko*, *Drosophila* 23, 164, 166, 171.  
*Jeannelopsis* 208.  
*jordanensis*, *D. (Hirtodrosophila)* 108.  
*kabakolo*, *Mycodrosophila* 16, 54, 56, 75.  
*korogo*, *Microdrosophila* 18, 95-97.  
*koroleu*, *Zaprionus* 17, 41, 82-84, 86, 91, 128.  
*kulango*, *Drosophila* 3, 6, 7, 23, 164-166, 172.  
*kuoni*, *Drosophila* 9, 18, 190.

- lahu*, *Chymomyza* 15, 40, 45.  
*lambi*, *D. (Pholadoris)* 6-9, 21, 115, 118, 119, 124, 135, 136, 208.  
*latevittata*, *Leucophenga* 209.  
*latifascia*, *D. (Pholadoris)* 116.  
*latifasciaeformis*, *D. (Pholadoris)* 11, 22, 115-120, 122-124, 127.  
*Leucophenga* 9, 11, 14, 24, 119, 208.  
*lewisi*, *Leucophenga* 209.  
*Lissocephala* 8, 11, 18, 202, 208, 209.  
*longala*, *D. (Hirtodrosophila)* 109.  
*longicornis*, *Mycodrosophila* 209.  
*longipennis*, *Scaptomyza* 210.  
*lucida*, *Drosophila* 165.  
*mabi*, *Microdrosophila* 18, 94-96, 98.  
*maculiventris*, *Leucophenga* 31.  
*maju*, *Chymomyza* 15, 39-41, 43.  
*magnipalpis*, *Gitona* 208.  
*makore*, *Neotanygastrella* 15, 49-51.  
*mamaru*, *Oxystyloptera* 7, 17, 95, 96, 99, 100.  
*mbettie*, *D. (Pholadoris)* 7, 21, 119-121, 123, 124, 149.  
*melania*, *Scaptomyza* 210.  
*melanogaster*, *Drosophila* 7, 8, 11, 23, 156, 157, 158, 162-164.  
*Microdrosophila* 9, 11, 18, 94-97, 99.  
*minuta*, *Adrosophila* 152, 153, 208.  
*mirabilis*, *Jeannelopsis* 208.  
*mirim*, *D. (Pholadoris)* 11, 116, 125.  
*miti*, *Neotanygastrella* 15, 47, 52.  
*mokonfim*, *D. (Pholadoris)* 7, 8, 9, 21, 87, 117-119, 121-125, 131, 136.  
*montanus*, *Zaprionus* 210.  
*montium*, *Drosophila* 157, 159, 160, 208.  
*moronu*, *D. (Pholadoris)* 7, 8, 9, 21, 87, 118-121, 124, 134.  
*munroi*, *Leucophenga* 209.  
*munroi* var. *latecincta*, *Leucophenga* 209.  
*mutabilis*, *Leucophenga* 32.  
*Mycodrosophila* 9-11, 16, 28, 54, 98, 99, 103, 128, 200, 202, 209.  
*naboika*, *Neotanygastrella* 15, 47, 49, 52, 53.  
*neglectus*, *Zaprionus* 17, 82, 91, 210.  
*Neoscaptomyza* 209.  
*Neotanygastrella* 7, 9, 11, 15, 41, 46.  
*niabu*, *Zaprionus* 17, 82, 83, 92.  
*nigrifrons*, *Stegana* 210.  
*nikananu*, *Drosophila* 6, 7, 23, 156-158, 160, 164.  
*nigerrima*, *Mycodrosophila* 12, 16, 54-56, 70, 202.  
*nigriventris*, *Incisurifrons* 99.  
*obscura*, *Chymomyza* 39, 44.  
*oedipus*, *Leucophenga* 209.  
*orbospiracula*, *D. (Hirtodrosophila)* 109.  
*ornatus*, *Zaprionus* 84.  
*Oxyphortica* 38.  
*Oxystyloptera* 9, 11, 17, 94-96, 98, 99, 209.  
*pallipes*, *Drosophila* 115, 135, 136, 208.  
*paolii*, *Gitona* 208.  
*Paradrosophila* 115-117, 124, 209.  
*Parapsinota* 207.  
*parapunctipennis*, *Drosophila* 147.  
*Phloridosa* 10, 152.  
*Pholadoris* 9-12, 20, 26, 84, 115.  
*Phortica* 9, 11, 13, 15, 36, 119, 209.  
*Pictostyloptera* 57, 81, 99.  
*pleuralis*, *Mycodrosophila* 56.  
*procnemis*, *Chymomyza* 40.  
*projectans*, *Mycodrosophila* 56.  
*Protostegana* 209.  
*proxima*, *Leucophenga* 15, 25-27.  
*proxima*, *Protostegana* 209.  
*proximus*, *Zaprionus* 210.

- pruinosa*, *Drosophila* 7, 8, 24, 188.  
*Ptyelusimyia* 209.  
*Pugiodrosophila* 140, 141,  
*pugionota*, *D. (Pholadoris)* 7, 11,  
 12, 21, 116, 119, 121, 122, 124,  
 140.  
*punctatus*, *Zaprionus* 81, 210.  
*punctiscutata*, *Drosophila* 46.  
*quadrata*, *Microdrosophila* 94, 97,  
 98.  
*quadrinaculata* var. *sexlineata*, *Dro-*  
*sophila* 208.  
*repleta*, *Drosophila* 7, 8, 11, 24, 81,  
 180.  
*rufuloventer*, *Drosophila* 115, 152,  
 153.  
*saba*, *D. (Pholadoris)* 7, 22, 26,  
 84, 117-125, 141, 145.  
*sanu*, *Lissocephala* 8, 18, 202.  
*sanyi*, *D. (Hirtodrosophila)* 20,  
 108-110, 113.  
*Scaptomyza* 98, 105, 210.  
*séguyi*, *Drosophila* 6, 7, 9, 22, 124,  
 156, 157, 158, 164, 208.  
*sema*, *Leucophenga* 14, 25, 26, 32.  
*semiplumata*, *Leucophenga* 209.  
*senufo*, *D. (Pholadoris)* 7, 21, 119,  
 120, 122, 124, 137.  
*sepsoides*, *Zaprionus* 210.  
*setulosa*, *Leucophenga* 14, 25, 32,  
 209.  
*sexsetosa*, *Oxystyloptera* 17, 95, 98,  
 99, 209.  
*sexvittatus*, *Zaprionus* 210.  
*simplicifemur*, *Zaprionus* 88, 210.  
*simulans* *Drosophila* 11, 156, 163.  
*sobodo*, *Phortica* 15, 36.  
*sogo*, *Drosophila* 10, 19, 198.  
*Sophophora* 11, 22, 156.  
*spinipes*, *Drosophila* 108, 202.  
*spinosus*, *Zaprionus* 210.  
*Stegana* 38, 210.  
*Styloptera* 57, 81, 99.  
*subobscura*, *Drosophila* 157.
- subpollinosa*, *Leucophenga* 209.  
*subvittata*, *Leucophenga* 15, 25,  
 31, 209.  
*suluma*, *Mycodrosophila* 16, 54-  
 56, 61.  
*suma*, *Drosophila* 10, 19, 200.  
*sunguru*, *Mycodrosophila* 7, 8, 9,  
 16, 54, 56, 57, 77.  
*suruku*, *D. (Dichaetophora)* 20,  
 103, 105, 107.  
*Tanygastrella* 46.  
*tectifrons*, *Oxystyloptera* 98.  
*tenor*, *Zaprionus* 91, 210.  
*thoracis*, *Mycodrosophila* 56.  
*tibudu*, *Drosophila* 10, 19, 194.  
*triangulifer*, *D. (Pholadoris)* 7, 9,  
 21, 115, 119, 120, 122, 124, 133.  
*tuberculatus*, *Zaprionus* 6, 7, 16,  
 82-84, 87, 91, 93, 210.  
*uebe*, *D. (Pholadoris)* 7, 22, 119,  
 120, 123, 124, 146, 148.  
*umbratula*, *Leucophenga* 209.  
*unipuncta*, *Lissocephala* 204, 205,  
 208, 209.  
*victoria-Gruppe* 117, 121.  
*vina*, *D. (Hirtodrosophila)* 20,  
 108-110, 112.  
*vittiger*, *Zaprionus* 6, 7, 17, 82-84,  
 86, 91.  
*vittiger*, var. *bispinosus*, *Zaprionus*  
 210.  
*vrydaghi*, *Zaprionus* 210.  
*yakuba*, *Drosophila* 6, 7, 23, 156-  
 158, 161, 164.  
*yaure*, *Leucophenga* 14, 25, 34.  
*Zaprionus* 11, 16, 20, 26, 81, 118,  
 124, 155, 210.  
*zonata*, *Leucophenga* 36, 209.  
*Zygodrosophila* 46.

## LITERATURVERZEICHNIS

- AUBERTIN, D. 1937. *A new species of Drosophila, D. gibbinsi, sp. n., from Uganda (Diptera)*. Proc. R. Ent. Soc. Lond. (B), 6.
- BURLA, H. 1951. *Systematik, Verbreitung und Oekologie der Drosophila-Arten der Schweiz*. Rev. Suisse de Zool. 58, Nr. 2.
- COLLART, A. 1935. *Gitona frontalis n. sp. parasite de coccides au Congo Belge (Diptera, Drosophilidae)*. Bull. Mus. H. N. Belg. 11 (18).
- 1937a. *Les Zaprionus du Congo Belge (Diptera: Drosophilidae)*. Bull. Mus. roy. Hist. nat. Belg. 13, n° 9.
- 1937b. *Zaprionus du Musée du Congo Belge (Diptera: Drosophilidae)*. Bull. Mus. roy. Hist. nat. Belg. 13, n° 17.
- 1937c. *Zaprionus du Kenya (Diptera: Drosophilidae)*. Bull. Mus. roy. Hist. nat. Belg. 13, n° 44.
- 1937d. *Description d'un Amiota nouveau du Congo Belge (Diptera: Drosophilidae)*. Bull. & Ann. Soc. ent. Belg. 77, n° 3.
- 1939. *Revision des Leucophenga africains décrits par C. F. Adams (Diptera: Drosophilidae)*. Bull. Mus. roy. Hist. nat. Belg. 15, n° 21.
- 1948. *Notules diptérologiques — I*. Bull. Mus. roy. Hist. nat. Belg. 24, n° 14.
- COQUILLET, D. W. 1901. *New diptera from Southern Africa*. Proc. U.S. Nat. Mus. 24.
- CURRAN, C. H. 1928. *Diptera of the American Museum Congo expedition*. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 57 (6).
- 1939. *New African Dolichopidae and Drosophilidae (Diptera)*. Amer. Mus. Novit. 1030.
- DOBZHANSKY, T. 1950. *Evolution in the tropics*. Am. Scient. 38, n° 2.
- and PAVAN, C. 1943. *Studies on Brazilian species of Drosophila*. Bol. Fac. Fil. Ciên. e Letr. Univ. S. Paulo 36.
- DUDA, O. 1924a. *Beitrag zur Systematik der Drosophiliden unter besonderer Berücksichtigung der paläarktischen und orientalischen Arten (Dipteren)*. Arch. f. Naturgesch. 90 A 3.
- 1924b. *Die Drosophiliden (Dipteren) des Deutschen Entomologischen Instituts der Kaiser Wilhelm-Gesellschaft aus H. Sauters Formosa-Ausbeute nebst Beschreibung zehn neuer südostasiatischer Drosophiliden des Amsterdamer Museums und des Wiener Staatsmuseums*. Arch. f. Naturgesch. 90 A s.?
- 1926. *Fauna sumatrensis (Beitrag Nr. 26): Drosophilidae (Diptera)*. Supp.; Ent. 14.
- 1927. *Die südamerikanischen Drosophiliden (Dipteren) unter Berücksichtigung auch der anderen neotropischen sowie der nearktischen Arten*. Arch. f. Naturgesch. 91 A 11—12.
- 1935. *Einige neue afrikanische acalyptrate Musciden (Diptera) des British Museum*. Stylops 4, pt. 2.

- DUDA, O. 1936. *Weitere afrikanische und orientalische acalyprate Musciden (Diptera) des British Museum*. Ann. Mag. Nat. Hist. (10), 18.
- 1938. *Drosophilidae*. In E. LINDNER: *Die Fliegen der palaearktischen Region*, 58 g. Stuttgart.
- *Revision der afrikanischen Drosophiliden (Diptera)*. I. Ann. Mus. Nat. Hung. 32.
- 1940. *Revision der afrikanischen Drosophiliden (Diptera)*. II. Ann. Mus. Nat. Hung. 33.
- FROTA-PESSOA, O. 1945. *Sobre o subgênero «Hirtodrosophila» com descrição de uma nova espécie (Diptera, Drosophilidae, Drosophila)*. Rev. Bras. Biol. 5.
- *Bunostoma brasiliensis n. sp.* Summa Brasil. Biol. 1.
- und WHEELER, M. R. 1951. *A revision of the genus «Neotanygastrella» Duda (Diptera, Drosophilidae)*.
- HADORN, E., BURLA, H., GLOOR, H. und ERNST, F. 1952. *Beitrag zur Kenntnis der Drosophilafauna von Südwest-Europa*. Z. ind. Abst. und Vererbungsl. 84.
- HADORN, E. und FRITZ, W. 1950. *Veränderungen am transplantierten weiblichen Geschlechtsapparat von Drosophila melanogaster nach Behandlung der Imaginalscheibe in Salzlösungen*. Rev. Suisse de Zool., 57: 477-488.
- Hsu, T. C. 1949. *The external genital apparatus of male Drosophilidae in relation to systematics*. Univ. Tex. Publ. 4920.
- KAHL, H. 1917. *Notes upon the genus Leucophenga Mik (Diptera) with descriptions of some new species from South America, West Africa and the Philippine Islands*. Ann. Carn. Mus. 11, No. 1-2.
- KIKKAWA, H. and PENG, F. T. 1938. *Drosophila species of Japan and adjacent localities*. Jap. Jour. Zool. 7.
- LAMB, C. G. 1914. *Percy Sladen Trust Exped. Ind. Ocean 1905, Diptera: Drosophilidae*. Trans. Linn. Soc. II. ser. 16: 325.
- LOEW, H. 1862. *Diptera Americae septentrionalis indigena*. Berl. ent. Zeitschr. 6—7.
- MALLOCH, J. R. 1921. *Some notes on Drosophilidae (Diptera)*. Ent. News 32: 311.
- 1925a. *Exotic Muscaridae (Dipt.)* — 16. Ann. Mag. N. H. (9), vol. 16: 83.
- 1925b. *Exotic Muscaridae (Dipt.)* — 17. Ann. Mag. N. H. (9), vol. 16: 361.
- 1929. *Exotic Muscaridae (Dipt.)* — 27. Ann. Mag. N. H. (10), vol. 4: 249.
- 1932. *A new species of the genus Zaprionus Coq. (Diptera, Drosophilidae)*. Stylops 1 (1).
- MALLOCH, J. R. 1932. *An African species of the genus Stegana, Meig. (Dipt., Drosophilidae)*. Stylops 3 (6).

- MALOGOLOWKIN, C. 1948. *Sôbre a genitália dos drosophilideos (diptera):*  
II. *Drosophila ananassae*. Sum. Bras. Biol. 1 (17).
- DE MEIJERE, J. C. H. 1908. *Studien über südostasiatische Dipteren. II.*  
Tijdschr. Ent. 51: 150.
- 1911. Band 54: 395.
- 1914. Band 57: 254.
- 1915. Band 58: 56.
- 1916. Band 59: 204.
- PATTERSON, J. T. and WHEELER, M. R. 1942. *Description of new species of the subgenera Hirtodrosophila and Drosophila.* Univ. Tex. Publ. 4213.
- PATTERSON, J. T. 1943. *The Drosophilidae of the Southwest.* Univ. Tex. Publ. 4313.
- PATTERSON, J. T. and MAINLAND, G. B. 1944. *The Drosophilidae of Mexico.* Univ. Tex. Publ. 4445.
- PATTERSON, J. T. and WHEELER, M. R. 1949. *Catalogue of described species belonging to the genus Drosophila, with observations on their geographical distribution.* Univ. Tex. Publ. 4920.
- PAVAN C. and BRITO DA CUNHA, A. 1947. *Espécies brasileiras de Drosophila.* Bol. Fac. Fil. Ciên. e Letr. Univ. S. Paulo 86.
- RICHTER, R. 1948. *Einführung in die zoologische Nomenklatur durch Erläuterung der Internationalen Regeln.* Frankfurt a. Main.
- SÉGUY, E. 1932. *Diptera. Parasitologie — Biologie — Systématique. Recueil d'études sur les Diptères du Globe.* Encyc. ent. Sér. B II. Dipt. 6.
- *Une nouvelle espèce de Gitona (Dipt.) de la Somalie italienne et note sur les Drosophiles parasites.* Boll. Soc. ent. ital. 65.
- 1933. *Contribution à l'étude de la faune de Mozambique. Voyage de M. P. Lesne (1928-1929).* 13<sup>e</sup> note. — *Diptères (2<sup>e</sup> partie).* Mem. Est. Mus. Zool. Univ. Coimbra, sér. I. 67.
- *Mission scientifique de l'Omo. Diptera I. Nematocera et Brachycera.* Mém. Mus. H. nat. Paris (N.S.) 8.
- SMART, J. 1937. *On the larva and pupa of Drosophila gibbinsi* Aub. Proc. R. Ent. Soc. Lond. (B) 6.
- 1945. *Drosophila subobscura* Collins: *descriptive notes on the species with comments on its nomenclatorial status (Dipt.).* Proc. R. Ent. Soc. Lond. (B), 14.
- SPENCER, W. 1942. *New species of the quinaria group of the subgenus Drosophila.* Univ. Tex. Publ. 4213.
- STURTEVANT, A. H. 1921. *The North American species of Drosophila.* Carn. Inst. of Wash. Publ. 301.
- 1923. *New species and notes on synonymy and distribution of Muscidae Acalypteratae (Diptera).* Amer. Mus. Novit. 76.
- 1942. *The classification of the genus Drosophila, with descriptions of nine new species.* Univ. Tex. Publ. 4213.
- WHEELER, M. R. 1949. *The subgenus Pholadoris (Drosophila) with descriptions of two new species.* Univ. Tex. Publ. 4920.

- WHEELER, M. R. 1942. *Taxonomic studies on the Drosophilidae*. Univ. Tex. Publ. 4920.
- 1951. *Dettopsomyia and Ptilomyia: two genera new to the United States*. Pan-Pac. Ent. 27.
- 1952. *A key to the genera of Drosophilidae of the Pacific Islands (Diptera)*. Proc. Hawaiian Ent. Soc. 14 (3).
- 1952. *The Drosophilidae of the Nearctic Region exclusive of the genus Drosophila*. Univ. Tex. Publ. 5204.
-







PUBLICATIONS  
DU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

En vente chez **GEORG & Cie**, libraires à Genève.

CATALOGUE DES INVERTÉBRÉS DE LA SUISSE

Fasc. 1.	SARCODINÉS par E. PENARD	Fr. 12.50
Fasc. 2.	PHYLLOPODES par Th. STINGELIN	» 12.50
Fasc. 3.	ARAIGNÉES par R. DE LESSERT	» 40.—
Fasc. 4.	ISOPODES par J. CARL	» 8.—
Fasc. 5.	PSEUDOSCORPIONS par R. DE LESSERT	» 5.50
Fasc. 6.	INFUSOIRES par E. ANDRÉ	» 18.—
Fasc. 7.	OLIGOCHÊTES par E. PIGUET et K. BRETSCHER	» 18.—
Fasc. 8.	COPÉPODES par M. THIÉBAUD	» 18.—
Fasc. 9.	OPILIONS par R. DE LESSERT	» 11.—
Fasc. 10.	SCORPIONS par R. DE LESSERT	» 3.50
Fasc. 11.	ROTATEURS par E.-F. WEBER et G. MONTET	» 36.—
Fasc. 12.	DÉCAPODES par J. CARL	» 11.—
Fasc. 13.	ACANTHOCÉPHALES par E. ANDRÉ	» 11.—
Fasc. 14.	GASTÉROTRICHES par G. MONTET	» 18.—
Fasc. 15.	AMPHIPODES par J. CARL	» 12.50
Fasc. 16.	HIRUDINÉES, BRANCHIOBELLES et POLYCHÊTES par E. ANDRÉ	» 17.50
Fasc. 17.	CESTODES par O. FUHRMANN	» 30.—
Fasc. 18.	GASTÉROPODES par G. MERMOD	» 55.—

---

LES OISEAUX DU PORT DE GENÈVE EN HIVER

par F. DE SCHAECK

Avec 46 figures dans le texte.

Fr. 7.—

---

En vente au Muséum d'Histoire naturelle de Genève.

CATALOGUE ILLUSTRÉ  
DE LA COLLECTION LAMARCK

appartenant au

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

1<sup>re</sup> partie. — FOSSILES

1 vol. 4<sup>o</sup> avec 117 planches.

Fr. 300.—

IMPRIMÉ EN SUISSE





BULLETIN-ANNEXE  
DE LA  
REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

(TOME 61)

Septembre 1954

Assemblée générale  
de la Société suisse de Zoologie

siégeant à Neuchâtel, à l'Institut de Zoologie de l'Université,  
les 13 et 14 mars 1954

sous la présidence de

**M. le Professeur J. G. Baer**



SÉANCE ADMINISTRATIVE

SAMEDI 13 MARS 1954

Le président ouvre la séance à 14 h. 30, en adressant ses souhaits de bienvenue aux participants, au nombre de 19.

**I. Rapport du président pour l'année 1953**

*Membres.*

Nous avons eu à déplorer le décès, dans sa quatre-vingt-dix-neuvième année, de notre vénéré président d'honneur, le Dr Eugène PENARD, survenu à Genève, le 5 janvier. La première note que PENARD publiait sur les Rhizopodes parut il y a soixante-quatre ans et mit son auteur, d'emblée, au premier rang des protistologues. En parcourant sa monumentale « Faune rhizopodique du Bassin du Léman », publiée en 1901, on peut se convaincre que PENARD ne fut pas seulement un micrographe de très grande classe mais encore un biologiste dans le sens le plus actuel du terme. Les quelques

pages qu'il a consacrées à l'introduction de sa monographie laissent voir combien sa conscience de savant avait été troublée par les difficultés où il s'était parfois trouvé pour délimiter les espèces. Pour PENARD, la systématique n'était pas la science, mais devait être complétée par des observations sur la physiologie, voire le comportement, de ces petits êtres. Par conséquent, toutes ses descriptions sont basées sur l'étude du matériel vivant. Ces pages renferment, aujourd'hui encore, une leçon admirable dont on devrait recommander la lecture à chaque jeune zoologiste. En 1922, PENARD faisait paraître un important mémoire sur les Infusoires des environs de Genève et dans lequel se trouvent décrites, entre autres, 168 espèces nouvelles. Ces observations, faites au moyen d'une optique médiocre et lorsque leur auteur avait déjà 67 ans, ont achevé d'affaiblir la vue de PENARD, qui renonça désormais à la microscopie. Jusqu'à la fin de sa vie Penard avait conservé le contact avec ses nombreux correspondants à travers le monde et dont plusieurs, venus en Europe pour la première fois, ne manquaient pas de s'arrêter, ne fût-ce que quelques heures, à Genève, auprès du maître.

Le 6 octobre est décédé, à Aarau, à l'âge de soixante-huit ans, notre collègue Paul STEINMANN. Elève de ZSCHOKKE, il s'était spécialisé dans l'étude de la faune d'eau douce. Pendant près de quarante ans il a mené de front l'enseignement des sciences naturelles à l'école cantonale d'Aarau et l'étude plus particulière des Poissons d'eau douce. Devenu expert en matière piscicole, ses conseils et ses expertises étaient recherchées dans toute la Suisse. Il était par conséquent inévitable qu'il devait s'occuper d'un des problèmes les plus compliqués, à savoir la délimitation des espèces chez les Corégones. Les derniers travaux de Steinmann, consacrés à une monographie de ce groupe si difficile, témoignent de sa conscience et de sa méthode de travail ainsi que de l'étendue de ses connaissances.

Nous avons eu à enregistrer, avec regrets, la démission de M<sup>mes</sup> FREY-GOESSLER et VIQUERAT-FERRAZINI (Genève) ainsi que celle de MM. HUMBEL (Aarau), NOLL (MuttENZ) et THOMANN (Zollikon). Trois membres qui n'ont plus donné signe de vie depuis quatre ans au moins sont, en outre, considérés comme démissionnaires. Comme dix candidats ont demandé leur agrégation, le nombre total de nos membres est aujourd'hui de 224.

*Activité scientifique.*

L'assemblée générale de la Société a eu lieu à Bâle les 7 et 8 mars sous la présidence du professeur H. MISLIN. Nous avons entendu dix-neuf communications et deux conférences: « Der Winterschlaf, ein Problem der Wärmeregulation », par M. EISENTRAUT, de Stuttgart, et « L'hypothèse de la sénescence et les cycles de réorganisation nucléaire chez les Ciliés », par E. FAURÉ-FRÉMIET (Paris). Les comptes rendus de ces conférences et communications ont paru dans la *Revue suisse de Zoologie*.

A l'occasion de la 132<sup>me</sup> Assemblée annuelle de la Société helvétique des Sciences naturelles, à Lugano, notre Société a tenu, le 6 septembre, une séance commune avec la Société suisse d'Entomologie. Ont présenté des communications MM. G. ANDRES (Tubingen), P. BOPP (Bâle), BOVEY (Zurich), F. E. LEHMANN (Berne), R. WEBER (Berne) et R. WIESMANN (Bâle). Plusieurs membres ont, en outre, pris part au symposium sur la polyploidie, organisé en commun avec la Société suisse de Botanique, sous la présidence du professeur Cl. FAVARGER (Neuchâtel). R. MATTHEY (Lausanne) exposa le point de vue du zoologiste, E. HEITZ (Bâle) celui du botaniste et E. UNDRITZ (Bâle), un aspect plus particulier du problème tel qu'il apparaît à l'hématologiste.

*Revue suisse de Zoologie.*

Le volume 60 de la *Revue suisse de Zoologie*, paru en 1953, fort de 706 pages et 10 planches, contient 29 travaux originaux.

*Subsides.*

Le subside fédéral de 3.500 francs, ainsi qu'un montant de 600 francs prélevé sur les ressources de la Société ont été remis, comme de coutume, à la *Revue suisse de Zoologie*. Un subside de 200 francs a été versé à la Station ornithologique de Sempach.

*Stations de Naples et de Roscoff.*

A Naples, la table suisse a été occupée, du 16 mars au 13 avril, par F. BALTZER (Berne) en vue d'étudier le développement d'hybrides d'Oursins; du 28 mars au 5 mai, par H. MISLIN (Bâle), pour observer les courants d'action du système nerveux central de la Seiche; du 23 avril au 2 juillet, par H. J. HUGGEL (Cand. phil., Bâle), qui analysa la physiologie du cœur chez les embryons de

Sélaciens. Pendant le mois d'août, H. GÜNTERT (Schwyz), s'orienta sur la faune et la flore, ainsi que sur la possibilité de transporter des animaux marins vivants en bocaux, en présence d'oxygène.

A Roscoff, trois étudiants ont participé aux cours organisés, comme chaque année, par la Sorbonne. A savoir: R. LOOSLI (Zurich), S. WALTHER (Zurich), R. LÉVÊQUE (Genève). La table suisse fut occupée dès le début de janvier et jusqu'à fin juillet, par H. STÄGER (Zurich) en vue de poursuivre ses recherches sur la cytogénétique et l'écologie de deux races de *Purpura lapillus*; du 5 août au 2 septembre, K. S. LUDWIG (Bâle) observa la fécondation chez les Oursins ainsi que l'autofécondation des Ascidies.

Le grand microscope de recherches Wild-Heerbrugg, acquis grâce à une subvention du Département fédéral de l'Intérieur et de notre Société, a été remis en propriété à la Station de Naples, avec l'assentiment du département de l'Intérieur, afin d'éviter de devoir acquitter les droits de douane prohibitifs qu'eussent réclamés les autorités italiennes si cet instrument était demeuré la propriété du Département de l'Intérieur.

#### *Station ornithologique de Sempach.*

L'activité de la Station ornithologique de Sempach a été complétée par l'action entreprise en vue de réunir les fonds nécessaires à la construction d'un bâtiment, ainsi qu'à la mise au point des plans de celui-ci. Jusqu'à ce jour, les deux tiers environ de la somme nécessaire ont été réunis et les travaux pourront commencer incessamment. Il est prévu d'inaugurer la nouvelle Station cette année encore. Les D<sup>rs</sup> A. SCHIFFERLI et D. BURCKHARDT ont eu leurs travaux subventionnés par le Fonds national suisse de la Recherche.

#### *Centre suisse d'Adiopodoumé (Côte d'Ivoire).*

V. AELLEN (Neuchâtel), a séjourné pendant sept mois au Centre, en vue de réunir des observations et de récolter des matériaux sur la faune des Vertébrés. Près de 800 échantillons, représentant environ 150 espèces, ont été capturés et préparés en vue de leur étude ultérieure. Nul doute que celle-ci n'apporte une contribution importante à la faune si mal connue de la zone forestière en Côte d'Ivoire. M. LÜSCHER (Bâle), au cours d'un séjour de trois mois, s'est consacré à enregistrer le microclimat régnant à l'intérieur des termitières. Il a, en outre, tourné un film sur la vie des Termites.

Le gérant du Centre, le D<sup>r</sup> U. RAHM, aidé de son épouse, a poursuivi ses recherches sur le plancton de la Lagune et a terminé la rédaction d'un important guide illustré destiné à mettre en évidence les innombrables possibilités de recherches qui se présentent dans ce vaste territoire de l'Afrique tropicale. Le séjour du D<sup>r</sup> AELLEN, ainsi que les recherches du D<sup>r</sup> RAHM, ont été subventionnés par le Fonds national suisse de la Recherche.

*Congrès internationaux.*

*XIV<sup>e</sup> congrès international de Zoologie à Copenhague, du 5 au 12 août :* Plus de 500 participants, représentant au moins 40 pays différents, ont assisté à ce congrès, présidé par le professeur R. SPÄRCK, et dont le secrétaire général était le D<sup>r</sup> Anton Fr. BRUUN. Les communications furent groupées en seize sections dont celle de *nomenclature*, en particulier, a siégé sans désemparer pendant toute la durée du congrès. Souhaitons que bientôt verra le jour le nouveau code, qui est appelé à tenir compte des difficultés réelles du problème, mais qui certainement ne donnera pas satisfaction à chacun. L'U.I.S.E. avait convoqué un colloque particulièrement intéressant sur la faune marine abyssale où furent discutés les résultats les plus récents et, en particulier, ceux rapportés par l'expédition danoise de la « Galathée ».

Seuls une dizaine de Suisses ont participé au congrès mais dont six, cependant, ont présenté des communications. Pour remplacer au comité permanent des congrès internationaux de Zoologie le professeur F. BALTZER (Berne), démissionnaire, ledit comité a fait appel au professeur J.-G. BAER (Neuchâtel).

*IX<sup>e</sup> congrès international de Génétique à Bellagio, du 24 au 31 août :* Une dizaine de nos membres ont pris part à ce congrès où nos collègues E. HADORN et R. MATHEY avaient été invités à présenter des conférences générales. F. BALTZER, ainsi que nos deux collègues déjà mentionnés, furent invités, en outre, à présider trois des sections du congrès. Des communications furent également faites dans les sections par quatre autres membres de notre Société.

Tant à Bellagio qu'à Copenhague chacun a regretté que ces deux congrès internationaux se soient déroulés à quelques semaines d'intervalle. Souhaitons qu'une pareille situation ne se reproduise plus, car elle tend fâcheusement à compartimenter toujours davantage la Zoologie, déjà abandonnée des ornithologistes et des entomologistes.

## 2. Rapport du Trésorier

BILAN AU 31 DÉCEMBRE 1953

<i>Actif.</i>		<i>Passif.</i>
Caisse . . . . .	15,25	Pour balance 5.838,47
Chèques postaux . . . . .	270,07	
Compte courant . . . . .	122,65	
Livret de dépôts . . . . .	430,50	
Titres . . . . .	5.000,—	
	<hr/>	
	5.838,47	<hr/>
		5.838,47

### COMPTES DE PROFITS ET PERTES EN 1953

#### *Recettes.*

Cotisations . . . . .	1.820,—
Intérêts . . . . .	222,—
Subside fédéral pour <i>Revue suisse de Zoologie</i> . . . . .	3.500,—
Actif transitoire (cot. 1954) . . . . .	14,—
	<hr/>
	5.556,—

#### *Dépenses.*

Balance actif transitoire 1952 . . . . .	14,—
Subside fédéral à <i>Revue suisse de Zoologie</i> . . . . .	3.500,—
Subside S.S.Z. à <i>Revue suisse de Zoologie</i> . . . . .	600,—
Subside S.S.Z. à Station ornithologique de Sempach . . . . .	200,—
Frais généraux et tirage à part <i>Revue</i> . . . . .	831,10
Achat optique microscopique pour Station zoologique de Naples . . . . .	347,—
Solde créditeur . . . . .	63,90
	<hr/>
	5.556,—

*Le trésorier:* H.-A. GUÉNIN.

### 3. Rapport des vérificateurs des comptes

Les soussignés ont procédé ce jour à la vérification des comptes de la Société suisse de Zoologie pour l'année 1953. Après un pointage des pièces justificatives, ils ont reconnu les comptes exacts et invitent l'Assemblée générale à en donner décharge au trésorier, avec vifs remerciements pour la gestion.

*Les vérificateurs :*

J. AUBERT.

R. BOVEY.

Lausanne, le 5 janvier 1954.

### 4. Proposition de budget pour 1954

*Recettes.*

Cotisations . . . . .	1.600,—
Intérêts . . . . .	100,—
	<hr/>
	1.700,—

*Dépenses.*

Subside S.S.Z. à <i>Revue suisse de Zoologie</i> . . . . .	600,—
Subside S.S.Z. à Station ornithologique de Sempach . .	200,—
Tirage à part du fascicule « séance » de la <i>Revue suisse de Zoologie</i> . . . . .	600,—
Frais généraux . . . . .	300,—
	<hr/>
	1.700,—

### 5. Subvention extraordinaire

L'Assemblée annuelle, après un exposé du président et du trésorier, décide d'allouer à la Station ornithologique de Sempach une subvention unique et extraordinaire de 2.500 francs en faveur de la construction de la nouvelle Station.

## 6. Nouveaux membres

Sur recommandation des membres de la Société, dix candidats sont présentés:

Carl BADER, assistant au Musée d'histoire naturelle, Bâle; Aimé BAUMANN, professeur D<sup>r</sup> méd., Ecole de médecine, Genève; Georg BENZ, cand. phil. II, Institut de zoologie, Zurich; Hermann DEBRUNNER, cand. phil. II, Lyss; Franz ENGELMANN, cand. phil. II, Zoologische Anstalt, Basel; Hans-Rudolf HAEFFELFINGER, Zoologische Anstalt, Basel; Walter HENZEN, Gymnasiallehrer, Bern; Werner SCHMID, D<sup>r</sup> phil., Aarau; Hans-Dieter VOLKART, Stud. rer. nat., Bern; Gerhardt WAGNER, Gymnasiallehrer, Bern.

## 7. Comité annuel

Le nouveau comité est composé comme suit:

*Président*: Professeur D<sup>r</sup> F. E. LEHMANN.  
*Vice-président*: Professeur D<sup>r</sup> S. ROSIN.  
*Secrétaire*: Professeur D<sup>r</sup> M. LÜSCHER.

## 8. XI<sup>e</sup> Congrès international d'Ornithologie à Bâle, du 29 avril au 5 mai 1954

L'assemblée prend connaissance de l'organisation de ce congrès, dont le secrétaire général est le professeur PORTMANN. Celui-ci sera également le délégué de la Société.

## 9. Colloques sur la fonction lutéale à Paris, du 3 au 5 avril 1954

Ce colloque, auquel notre collègue, M<sup>lle</sup> K. PONSE, présentera un rapport, est signalé à l'attention des membres présents.

## 10. Divers

1. Le professeur F. BALTZER est nommé, par acclamation, président d'honneur de la Société.

2. *Bibliographie suisse.* — MM. DE BEAUMONT et LEHMANN signalent à l'assemblée le désir de la Bibliothèque nationale de compléter la liste des publications de nos membres. Après discussion, il est proposé de demander à la Bibliothèque nationale d'adresser chaque année aux membres une circulaire qu'ils retourneront en indiquant les travaux publiés dans le courant de l'année dans les revues étrangères. Chaque membre est libre de remplir ou non ledit questionnaire.

## SÉANCES SCIENTIFIQUES

SAMEDI 13 MARS A 16 HEURES 30

(Aula de l'Université)

Conférence:

### **Hormones sexuelles et différenciation du sexe chez les Amphibiens. Conséquences génétiques.**

par Louis GALLIEN

professeur à la Faculté des Sciences de Paris

Présentation d'un film:

### **Les Termites en Côte d'Ivoire**

Film tourné et commenté par le Dr M. LÜSCHER (Bâle).

DIMANCHE 14 MARS

*Séance scientifique* (Institut de Zoologie).

1. P. BOPP (Basel). Zur Topographie der Murmeltierterritorien.
2. H. EYMANN und H. ROTH (Bern). Über das Wachstum junger xenoplastischer Neuralimplantate (*Triton alpestris-Bombinator pachypus*) und den Einfluss des Wirtes.
3. W. HENZEN (Bern). Homoplastische und xenoplastische Experimente über die Determination der Hornbildungen des Mundbereichs bei der Bombinatorlarve.
4. G. WAGNER (Bern). Über die Zahnbildung in xenoplastischen Neuralleistenchimaeren: Zahnanlagen aus *Triton*-Schmelzorgan und *Bombinator*-Mesektoderm in *Triton*-Wirten.

5. F. BALTZER, E. G. LEHMANN, C. V. HARDING, P. BOPP (Bern).  
Über Diploidie und Entwicklungshemmung der Seeigel-  
bastarde *Paracentrotus* ♀ × *Arbacia* ♂ und *Psammechinus*  
♀ × *Arbacia* ♂.
6. R. MATTHEY (Lausanne). Chromosomes et systématique des  
*Canidae*.
7. M. HOFSTETTER-NARBEL (Lausanne). La cytologie de la parthé-  
nogénèse chez *Luffia ferchaultella* Stph. (Lep. Psychide).
8. H.-A. GUÉNIN et J. VAN BRINK (Lausanne). Les chromosomes  
du Grillon *Acheta burdigalensis* Latr.
9. F. STRAUSS und F. BRACHER (Bern). Das Epoophoron des Gold-  
hamsters.
10. M. NUESCH (Basel). Segmentierung und Muskellinnervation bei  
*Telea polyphemus* (Lep.).
11. F. E. LEHMANN (Bern). Totale Regenerationshemmung am  
Schwanz der *Xenopus*-larve, bewirkt durch partiell histo-  
statische Substanzpaare.
12. P. S. CHEN und E. HADORN (Zurich). Vergleichende Unter-  
suchungen über die freien Aminosäuren in der larvalen  
Hämolymphe von *Drosophila*, *Ephestia* und *Corethra*.
13. H. MÜLLER (Biel) Zur Fortpflanzungsbiologie des Hermelins  
(*Mustelus ermineus* L.).
14. L. THÉLIN (Genève). Etude génétique de deux anomalies abdo-  
minales de *Drosophila repleta*.
15. A.-M. DUBOIS (Genève). Action de l'alloxane sur les cellules de  
von Kupfer du foie du Cobaye.
16. C. BADER (Basel). Kritische Bemerkungen zum Hydracarien-  
System.
17. L. EUZET (Montpellier). Divers modes d'attachement des  
Cestodes tétraphyllides.
18. V. AELLEN (Genève). Description d'un nouvel *Hipposideros*  
(Chiroptera) de la Côte d'Ivoire.
19. S. BLOCH, H. HEDIGER, C. MÜLLER, F. STRAUSS (Bern). Pro-  
bleme der Fortpflanzung des Feldhasen.
20. J.-G. BAER (Neuchâtel). Méaventure d'un parasitologiste.

Le samedi soir, au cours d'un dîner à l'hôtel du Poisson, à Auvernier, la Société fêta, comme il se devait, les soixante-dix ans de son président d'honneur, le professeur F. BALTZER.

Lors du déjeuner qui réunit les membres le dimanche, au buffet de la Gare, à Neuchâtel, le nouveau président annuel, le professeur F. LEHMANN, remercia le comité sortant de charge par des paroles aimables et convia les membres présents à l'assemblée annuelle, l'année prochaine, à Berne.

Le Comité annuel:

Jean G. BAER,  
*président.*

G. DUBOIS,      J.-P. BARGETZI,  
*vice-président.      secrétaire.*

---



LISTE DES MEMBRES  
DE LA  
SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE

juin 1954

---

**Président d'honneur:**

BALTZER, F., Prof. Dr., Zoolog. Institut, Universität, Bern.

**Membre d'honneur:**

REVILLIOD, Pierre, Dr., Directeur du Muséum d'Histoire naturelle,  
Genève.

**A. Membre à vie:**

\*NAEF, R.-M., Blümlimatt, Thun.

**B. Membres ordinaires:**

AELLEN, Villy, Dr., Muséum d'Histoire naturelle, Genève.

ALTHERR, E., Dr., prof. au Collège, Aigle (Vaud).

\*AMMANN, Hans, Quellenstr. 16, Rheinfelden.

<sup>1)</sup> \*ANDERS, Georges, cand. phil., Turnerstr. 39, Zürich 6.

ANDRES, Gert, Dr., Zoolog. Institut, Universität, Zürich.

AUBERT, J., Dr., Musée zoologique, Lausanne.

\*AUBERT, S., Prof., 2 rue d'Entremont, Yverdon.

\*BADER, C., Assistent, Naturhistorisches Museum, Basel.

BAER, J. G., Prof. Dr., Institut de Zoologie, Université, Neuchâtel.

<sup>1)</sup> \*BARGETZI, J. P., assistant, Institut de Zoologie, Neuchâtel.

BÄSCHLIN, C., Dr., Seminarlehrer, Aarau.

BAUMANN, F., Prof. Dr., Parkstrasse, Thun.

\*BAUMANN, J. A., Prof. Dr., Ecole de Médecine, Genève.

BAUMEISTER, L., Dr., St. Gallerring 87, Basel.

BEAUMONT (DE), J., Prof. Dr., Musée zoologique, Lausanne.

<sup>1)</sup> \*BENZ, G., cand. phil., Zoolog. Institut, Universität, Zürich.

\*BERNASCONI, Antonio, Dr., Goldbrunnenstr., 81, Zürich 3/55.

BIEBER, Alb., Dr., Schwengirain, Langenbruck (Baselland).

\*BINDER, E., Dr., chef des travaux, Institut de Zoologie, Univ., Genève.

\*BISCHLER, V., Mlle., Dr., 5 quai du Mont-Blanc, Genève.

BLANC, M., lic. ès. sc., 33 Sablons, Neuchâtel.

BLOCH, J., Prof. Dr., Burgunderstr. 4, Solothurn.

BLOCH-WEIL, S., Frau, Dr., Steinenring 19, Basel.

BLOME, A., Elsässerstr. 44, Basel.

- BLUNTSCHLI, H., Prof. Dr., Aebistr. 9, Bern.  
\*BÖNI-GEIGER, A., Dr., Gymnasiallehrer, In den Klosterreben 15, Basel.  
BOPP, Peter, Dr. phil., Glaserbergstr. 82, Basel.  
\*BÖSIGER-ENSNER, E., Dr., In den Klosterreben 7, Basel.  
BOVEY, P., Prof. Dr., Entomolog. Institut E.T.H., Zürich 6.  
BOVEY, René, Dr., 18 Montagibert, Lausanne.  
BRETSCHER, Alfred, Dr. phil., Sekundarlehrer, Sonneg, Huttwil (Bern).  
\*BRITSCHGI, H., Heinrich Wirristr. 6, Aarau.  
\*BRUHIN, Herbert, Dr. phil., Gotthelfstr. 5, Basel.  
\*BRUNOLD, E., Frl., Dr. phil., Zoolog. Institut E.T.H., Zürich 6.  
1) \*BUCHER Nelly, Frl., cand. phil., Letzistr. 46, Zürich 6.  
BÜCHI, Othmar, Dr., Conservateur du Musée d'hist. nat. Fribourg,  
60 Vignettaz, Fribourg.  
\*BURCKHARDT, Dietrich, Dr. phil., Im Dreiangel, Sempach.  
\*BURGDORFER, Willy, Dr. phil., Marignanostr. 94, Basel.  
\*BURLA, Hans, Dr. phil., Zoolog. Institut, Universität, Zürich.  
CHAPPUIS, P.-A., Dr., Lab. de zoologie, Faculté des Sciences, Toulouse,  
Haute-Garonne, France.  
\*CHEN, Pei-Shen, Dr. phil., Zoolog. Institut, Universität, Zürich 6.  
CUONY, Jean-Auguste, pharmacien, avenue de la Gare, Fribourg.  
\*CURRY, H. A., Dr., 620 Sheridan Blvd., Orlando, Fla., U.S.A.  
1) \*DEBRUNNER, H., cand. phil., Untererzellung, 5, Lyss.  
\*DELLA SANTA, Ed., professeur au Collège, Versoix, Genève.  
\*DETELBAACH, H. R., Dr., Northtroy St. 4724, Chicago 25, Ill., U.S.A.  
DOHRN, R., Prof. Dr., Stazione zoologica, Via nazionale, Napoli, Italia.  
DOTTRENS, E., Dr., Muséum d'Histoire naturelle, Genève.  
\*DOVAZ, Renée, 99 Florissant, Genève.  
DU BOIS, A.-M., Mlle., Dr., Laboratoire d'histologie, Ecole de médecine,  
Genève.  
DUBOIS, G., Dr., 33 avenue du 1<sup>er</sup> Mars, Neuchâtel.  
1) \*ENGELMANN, F., cand. phil., Zoolog. Anstalt, Universität, Basel.  
1) \*ERNST, Eberhard, Socinstr. 57, Basel.  
ESCHER, K., Prof. Dr., Hinterbergstr. 68, Zürich 44.  
\*EYMANN, Hermann, Riedweg 2, Bern.  
FAES, H., Dr., anc. directeur Station fédérale essais viticoles, Montagi-  
bert, Lausanne.  
FANKHAUSER, G., Dr., Dept. of Zoology, Princeton University, Prin-  
ceton, N.J., U.S.A.  
FAVRE, J., Dr., Muséum d'Histoire naturelle, Genève.  
FERRIÈRE, Ch., Dr., 57 route de Florissant, Genève.  
\*FIEDLER, Walter, Dr., assistant, Zoolog. Garten, Zürich.  
\*FISCHBERG, Michael, Dr., Dept. of Zoology, Oxford, England.  
\*FLORIN, J., Dr., Wiesentalstr. 6, St. Gallen.  
\*FLÜCKIGER, Edward, Dr., Physiolog. Anstalt, Universität, Basel.  
FORCART, L., Dr., Custos, Naturhist. Museum, Augustinergasse, Basel.  
1) \*FREYVOGEL, Dieter, cand. phil., Lange Gasse 11, Basel.  
\*FRITZ, Walter, Dr., Grenzacherweg 128, Riehen (Basel).

- FRITZ-NIGGLI, Hedi, Frau, Dr. phil., Bellararain 2, Zürich 38.  
FURBER, Martin, Gymnasiallehrer. Schloss, Kefikon (Tg).  
1) \*GACOND, René, stud. phil., 53 Valangines, Neuchâtel.  
GALLÉRA, J., Dr., Institut d'Anatomie, Université, Genève.  
\*GANDER, Ralf, Dr. phil., Wudstrasse, Hurbrugg (St. Gallen).  
GASCHEN, H., Dr., Institut de Bactériologie, Policlinique, Lausanne.  
\*GEIGER, Wolfgang, cand. phil., Vogesenstr. 3, Basel.  
GEIGY, R., Prof. Dr., Riehenstr. 394, Basel.  
GERBER, A., Dr., Zur Gempenfluh 64, Basel.  
\*GISI, Julie, Frl., Dr., Burgunderstr. 40, Basel.  
GISIN, Hermann, Dr., Muséum d'Histoire naturelle, Genève.  
\*GLOOR, H., Dr., Winterthurerstr. 52, Zürich 6.  
\*GÖHRINGER, Rudolf, Dr. phil., St. Jakobstr. 101, Basel.  
\*GRABER, Hans, Dr., Schwarzenbachweg 22, Zürich 49.  
1) \*GROBE, Dorrit, Frl., cand. phil., Zoolog. Anstalt, Basel.  
GUÉNIN, H.-A., Dr., chargé de cours, Institut de Zool., Université,  
Lausanne.  
GÜNTERT, H., Dr., Herrengasse, Schwyz.  
GUYÉNOT, E., Prof. Dr., Laboratoire de Zoologie, Université, Genève.  
HADORN, E., Prof. Dr., Zoolog. Institut, Universität, Zürich 6.  
\*HAEFELFINGER, H. R., Zoolog. Institut, Universität, Basel.  
1) \*HALFF, L. A., Frl., cand. phil., St. Albananlage 37, Basel.  
1) \*HALLER (DE), G., lic. ès sc., 60a route de Frontenex, Genève.  
HALLER, P. H., Dr. phil., Gundeldingerstr. 91, Basel.  
HÄMMERLI-BOVERI, Victoire, Frau, Dr., Ottostr. 20, Chur.  
HANDSCHIN, Ed., Prof. Dr., Missionsstr. 9, Basel.  
HEDIGER, H., Prof. Dr., Ackermannstr. 14, Zürich.  
\*HENZEN, W., Gymnasiallehrer, Spitalackerstr. 9, Bern.  
HERBIG-SANDREUTER, A., Frau, Dr., School of tropical medicine, Uni-  
versity of Puerto Rico, San Juan, Puerto Rico, U.S.A.  
1) \*HERZOG, Peter, stud. phil., Dornhägliweg 5, Arlesheim.  
\*HODLER, Felix, Dr., Sek.-Lehrer, Grössholgweg 14, Gümligen (Bern).  
HOFFMANN, Lukas, Dr. phil., Tour du Valat, par Le Sambuc, B.d.Rh.,  
France.  
HOFMÄNNER, Barthol., Dr., Kanzlererstrasse, Frauenfeld.  
HOFSTETTER-NARBEL, Marguerite, Frau, Dr., route de Berne 31, Lau-  
sanne.  
\*HUBER, A., Dr., Gymnasiallehrer, Holeeletten 20, Basel.  
1) \*HUBER, Marianne, Frl., cand. phil., Zoolog. Anstalt, Basel.  
\*HUBER, W., Dr., Naturhistorisches Museum, Bern.  
1) \*HUGGEL, Hansjörg, cand. phil., Göbliweg 9, Münchenstein (Baselland).  
1) \*INHELDER, E., cand., phil., Gartenstr. 109, Basel.  
JENNI, Werner, Dr. phil., Gymnasiallehrer, Ottenbergstr. 36, Zürich 49.  
KAELIN, J., Prof. Dr., Institut de Zoologie, 24 Pérolles, Fribourg.  
KEISER, Fred., Dr., Marschalkenstr. 78, Basel.  
1) \*KIORTSIS, Vassilios, 54bis Malagnou, Genève.  
KNOPFLI, W., Dr., Stauffacherstr. 9, Zürich 4.

- \*KOCH, Joseph, Löbernstr. 17, Zug.  
\*KOCHER, Cl., Dr., Auss. Baslerstr. 96, Riehen (Basel).  
\*KREBSER, W., Buchhändler, Thun.  
KÜENZI, W., Dr., Naturhistorisches Museum, Bern.  
\*KUPKA, E., Dr., Zool. Institut, Universität, Graz, Oesterreich.  
\*LANG, Ernst M., Dr. med. vet., Zoolog. Garten, Basel.  
LEHMANN, F. E., Prof. Dr., Kuhnweg 10, Bern.  
1) \*LEMP, Margrit, Frl., cand. phil., Ryffstr. 49, Basel.  
\*LIBERT, Odette, 124 route de Chêne, Genève.  
\*LINDENMANN, Walter, Dr. phil., Kastanienweg 8, Münchenstein (Basel-land).  
LINDER, C., Dr., anc. prof., 31 avenue du Mont-d'Or, Lausanne.  
LOTMAR, Ruth, Frl., Dr., Institut f. physikal. Therapie, Kantonsspital, Zürich 32.  
LÜSCHER, M., Prof. Dr., Zoolog. Institut, Universität, Bern.  
MANDACH (VON), Erwin, Dr. med., Schützengraben 20, Schaffhausen.  
MATTHEY, R., Prof. Dr., Institut de Zoologie, Université, Lausanne.  
MENZEL, R., Dr., Eidg. Versuchsanstalt, Wädenswil.  
MERMOD, G., Dr., Muséum d'Histoire naturelle, Genève.  
MEYER, Frieda, Frl., Dr., Weinigerstr. 27, Dietikon (Zürich).  
MEYER-HOLZAPFEL, M., Frau, Dr., Dalmaziquai 149, Bern.  
MICHEL, F., Dr., Göttibach 3, Thun.  
MISLIN, Hans, Prof. Dr., Kilchgrundstr. 26, Riehen (Basel).  
MONTET, Gabrielle, Mlle., Dr., Le Verger, Saint-Légier sur Vevey.  
MORGENTHALER, Hans, Dr. phil., Haspelgasse 16, Bern.  
MORGENTHALER, O., Prof. Dr., Talbrünnliweg 33, Bern-Liebefeld.  
\*MOSER, Hermann, Dr., Carnegie Institution of Washington, Dept. of Genetics, Cold Spring Harbor, Long Island, N.Y., U.S.A.  
1) \*MÜLLER, Heinrich, cand. phil., Redernweg 1, Biel.  
MÜLLER, R., Dr., Wabernstr. 16, Bern.  
1) \*MÜLLER, Walter, cand. phil., Kreuznagelweg 13, Muttenz (Basel-land).  
NADIG, Ad., Dr., Lyceum, Zuoz.  
1) \*NEF, W., cand. phil., Fichtenweg 5, Bern.  
NÜESCH, H., Dr. sc. nat., Zoolog. Anstalt, Universität, Basel.  
\*PERRON, Rolf, Dr. phil., Tellstr. 60, Winterthur.  
\*PERRON, J.-L., Dr., Le Verez, Allaman (Vaud).  
PEYER, Bernh., Prof. Dr., Rosenbühlstr. 28, Zürich 44.  
\*PIQUET, J., Mlle., Dr., 25 boulevard Georges-Favon, Genève.  
PLATTNER, W., Dr., Schneebergstr. 4, St. Gallen.  
PONSE, Kitty, Mlle., Prof. Dr., Institut de Zoologie expér., 154 route de Malagnou, Genève.  
PORTMANN, Ad., Prof. Dr., Zoolog. Anstalt, Universität, Basel.  
\*PRUVOT-FOL, Mme., Dr., 12 rue de Fontenay, Sceaux, Seine, France.  
QUARTIER, Archibald, Inspecteur cantonal de la pêche, Neuchâtel.

- \*RAHM, Urs, Dr. phil., Centre Suisse de Recherches scientifiques en Côte d'Ivoire, Boite postale 1303, Abidjan (Adiopodoumé), Côte d'Ivoire, Afrique.
- REICHENSBERGER, Aug., Prof. Dr., Löwenburgstr., 24, Bad Godesberg a/Rh. Deutschland.
- REIFF, M., Dr., Unterer Schellenberg 55, Riehen (Basel).
- REINHARDT, H., Dr., Rossbergstr. 30, Zürich 2.
- \*REY, A., Dr., 2 place Bourg-de-Four, Genève.
- \*RICKENBACHER, J., Dr. med., Anatom. Institut, Universität, Zürich 6.
- <sup>1)</sup> \*RICKENMANN, Engelbert, assistant, Institut de Zoologie, Fribourg.
- ROSIN, S., Prof. Dr., Zoolog. Institut, Universität, Bern.
- ROTH, Hermann, Dr., Haldenweg 36, Muri (Bern).
- \*RÖTHELI, Adolf, Dr., Solothurnstr., Büren a. Aare.
- \*SAGER, Esther, Frl., Dr. phil., Dept. of Zoology and comp. Anatomy, University, Oxford, England.
- <sup>1)</sup> \*SAUTER, Willi, cand. rer. nat., Zool. Institut E.T.H., Zürich 6.
- SCHAEPPI, Th., Dr., Mühlebachstr. 41, Zürich 7.
- SCHAUB, S., Dr., Breisacherstr. 35, Basel.
- \*SCHENK, R., Dr. med., Anatom. Institut, Universität, Zürich 6.
- SCHIFFERLI, A., Dr. phil., Vogelwarte, Sempach.
- SCHINZ, H. R., Prof. Dr., Kurhausstr. 78, Zürich 32.
- \*SCHLEGEL-OPRECHT, Eva, Frau, Dr. phil., Gloristr. 70, Zürich 44.
- <sup>1)</sup> \*SCHLOETH, Robert, cand. phil., Hölzlistr. 17, Binningen (Baselland).
- SCHMASSMANN, W., Dr., Kant. Wasserwirtsch. Exp., Langhagweg 7, Liestal.
- SCHMELZ, O., médecin-dent., 64 rue Léopold-Robert, La Chaux-de-Fonds.
- \*SCHMID, H., Dr. med., rue du Stand, Bienne.
- \*SCHMID, W., Dr. phil., Kantonsschule, Aarau.
- \*SCHMIDT-EHRENBERG, L., Frl., Dr., Susenbergstr. 93, Zürich 44.
- SCHNEIDER, Fritz, Dr. sc. nat., Eidg. Versuchsanstalt, Wädenswil.
- SCHÖNMANN, W., Dr., Kloosweg 64, Biel.
- SCHOPFER, W. H., Prof. Dr., Jubiläumsstr. 57, Bern.
- SEILER-NEUENSCHWANDER, J., Prof. Dr., Zoolog. Institut E.T.H., Zürich 6.
- \*SOBELS, F. H., Dr. phil., Genetisch Instituut der Rijks-Universiteit, Stationstr. 9, Utrecht, Holland.
- \*STAIGER, Hansrudolf, Dr. phil., Max Planck-Institut f. Meeres-Biologie, Anton Dohrnweg, Wilhelmshaven, Deutschland.
- \*STAUFFER, Erwin, Dr., In den Klosterreben 48, Basel.
- STEINER-BALTZER, A., Dr., Gymnasiallehrer, Rabbentalstr. 51, Bern.
- STEINER, G., Dr., Division of Nematology, Bureau of Plant Industry, Dept. of Agriculture, Washington, D.C., U.S.A.
- STEINER, H., Prof. Dr., Heilighüsli 10, Zürich 53.
- \*STEMMLER-MORATH, Carl, Weiherhofstr. 132, Basel.

- <sup>1)</sup> \*STOHLER, Harro, cand. phil., Margarethenstr. 63, Binningen (Basel-land).  
STOHLER, R., Dr., 1584 Milvia St., Berkeley, Calif., U.S.A.  
\*STOLL, Eva, Frl., Dr., Weinplatz 3, Zürich 1.  
STRAUSS, F., Dr. med., Stadtbachstr. 46, Bern.  
<sup>1)</sup> \*STUDER, Marcel, 49 Croix-Blanche, Les Verrières.  
SUTTER, Ernst, Dr., Naturhist. Museum, Augustinergasse, Basel.  
\*TABAN, Charles, 7 Pont-de-Ville, Chêne-Bougeries, Genève.  
\*TAILLARD, Willy, médecin, Dr. ès sc., 8 route de Malagnou, Genève.  
\*TARDENT, P., Dr., Bleienbachstr. 12, Langenthal.  
<sup>1)</sup> \*THÉLIN, Luc, 82 chemin des Fours, Cologny, Genève.  
\*TOBLER, Albert, Dr., Bungertweg, Küsnacht (Zürich).  
TÖNDURY, G., Prof. Dr., Höhest. 69, Zollikon (Zürich).  
\*TSCHUMI, Pierre, Weyermattstr. 39, Nidau (Biel).  
VALLETTE, M., Mlle., Dr., 2 rue du Cloître, Genève.  
<sup>1)</sup> \*VOLKART, H. D., cand. phil., Gryphenhübeliweg 41, Bern.  
VONWILLER, P., Dr., Salmenweg, Rheinau (Zürich).  
<sup>1)</sup> \*WACKERNAGEL, Hans, cand. phil., Sonnenweg 2, Basel.  
WAGNER, G., Gymnasiallehrer, Wabernstr. 24, Bern.  
<sup>1)</sup> \*WAGNER-JEVSEENKO, Olga, Frau, cand. phil., Bättwilerstr. 3, Basel.  
\*WALDER, Paul, Dr., Sek.-Lehrer, Richterswil (Zürich).  
WEBER, Rudolf, Dr. phil., Dpt. of Zoology University, Oxford.  
<sup>1)</sup> \*WEIDMANN, Ulrich, cand. phil., Bolleystr. 44, Zürich 6.  
WELTI, E., Mme., Dr., chemin des Voirons, Grange-Falquet, Genève.  
WERDER, O., Dr., Kirchliweg 8, St. Gallen 10.  
WETTSTEIN, E., Prof. Dr., Freiestr. 139, Zürich 32.  
<sup>1)</sup> \*WIESINGER, Dorothee, Frl., cand. phil., Rigistr. 56, Basel.  
WIESMANN, R., Dr., Wilhelm Denzstr. 52, Binningen (Baselland).  
WILDHABER, M.-A., Dr. pharm., rue de l'Orangerie, Neuchâtel.  
\*WIRZ, Käthi, Frl., Dr., Labor. Arago, Banyuls s/Mer, Pyr. orient., France.  
<sup>1)</sup> \*WIZINGER, Hans, stud. phil., Birsigstr. 137, Basel.  
\*WOKER, Hanspeter, Dr., Hochstr. 39, Zürich 44.  
\*WUTHRICH, M., Mlle., assistante à l'Inspectorat de la Chasse et de la Pêche, Neuchâtel.  
ZEHNTER, L., Dr., Reigoldswil (Baselland).  
ZESIGER, Fred, Bois Noir, 3, La Chaux-de-Fonds.  
ZINKERNAGEL, R., Dr., Sieglinweg 12, Riehen (Basel).  
<sup>1)</sup> \*ZWICKY, Karl, cand. phil., Zoolog. Institut, Universität, Zürich 6.

Les membres dont le nom est précédé d'un \* ne font pas partie de la Société helvétique des Sciences naturelles.

Ceux dont le nom est précédé d'un <sup>1)</sup> bénéficient de la demi-cotisation consentie aux étudiants.

Prière de communiquer les changements d'adresse au trésorier, M. le D<sup>r</sup> H.-A. GUÉNIN, Institut de Zoologie, Université, Lausanne.

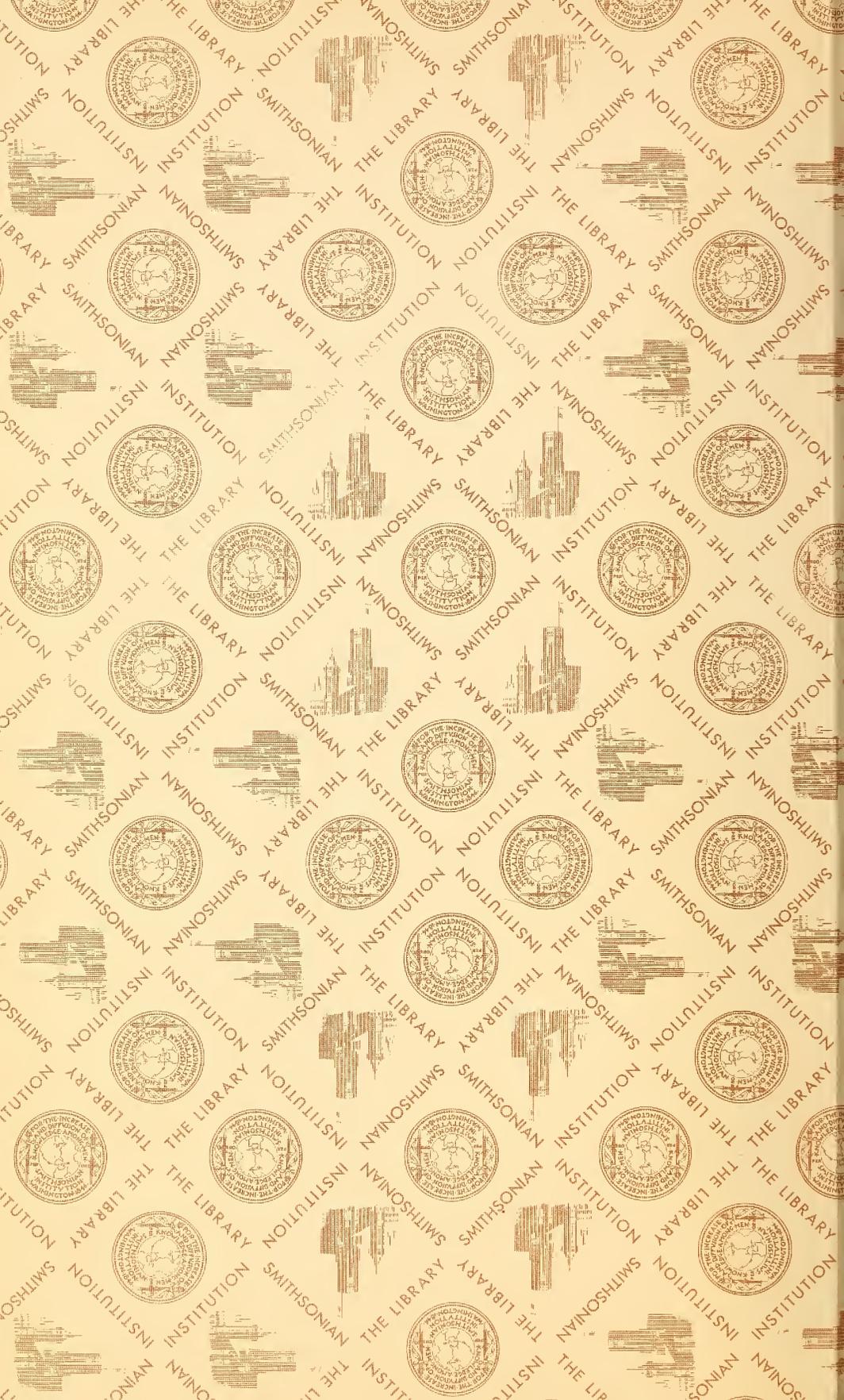














SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES



3 9088 01260 1241