







NH

REVUE SUISSE
DE
ZOOLOGIE

1
R 454
59
N.H.

111
—

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

PIERRE REVILLIOD

Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

AVEC LA COLLABORATION DE

GASTON MERMOD

Conservateur de zoologie et malacologie

ET

ÉMILE DOTRENS

Conservateur de zoologie des vertébrés
au Muséum d'Histoire naturelle de Genève

TOME 59



GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

—
1952

TABLE DES MATIÈRES

du Tome 59

Fascicule 1. Mars 1952.

N ^{os}		Pages
1.	P. D. NIEUWKOOP und F. E. LEHMANN. Erzeugung von zell-letalen Schädigungsmustern bei Tritonkeimen durch ein Chloraethylamin (Nitrogen-Mustard). (Kurze Mitteilung.) Mit 6 Textabbildungen und 3 Tabellen . . .	1
2.	G. MERMOD. Les types de la Collection Lamarck au Muséum de Genève. (Mollusques vivants, III.) Avec 59 figures dans le texte	23
3.	F. SCHMID. Le groupe de Chaetopteryx (<i>Limnophilidae</i> , <i>Trichoptera</i>). Avec 162 figures dans le texte	99
4.	U. H. RAHM. Die innersekretorische Steuerung der post-embryonalen Entwicklung von <i>Sialis lutaria</i> L. (<i>Megaloptera</i>). Mit 35 Textabbildungen	173

Fascicule 2. Juin 1952.

5.	J. G. BAER. Le mâle d'un Phoride commensal des Achatines de la forêt tropicale africaine. (Communication préliminaire)	239
6.	J. B. BAER. Infusoires commensaux d'un Oligochète parasite d'un Ver de terre africain. (Communication préliminaire)	240
7.	C. LINDER. Le Zooplancton du lac de Bret en 1902/3, 1943 et 1951	240
8.	R. MATTHEY. Les chromosomes de <i>Mesocricetus auratus</i> Waterh.	241
9.	H. HUGGEL. Temperaturabhängigkeit und Herzfrequenz des embryonalen Herzschlauches bei der Forelle (<i>Salmo irideus</i>). Mit 4 Textabbildungen	242
10.	P. TARDENT. Über Anordnung und Eigenschaften der interstitiellen Zellen bei <i>Hydra</i> und <i>Tubularia</i> . Mit 3 Textabbildungen	247
11.	F. E. LEHMANN und H. R. DETTELBACH. Histostatische Wirkungen von Aminoketonen auf die Schwanzregeneration der <i>Xenopus</i> larve. Mit 2 Textabbildungen . . .	253
12.	H. FAES. Les Lucioles du parc Bourget de Lausanne . . .	260

N ^{os}	Pages
13. S. ROSIN. Veränderungen des Borstenmusters bei der Mutante Pearl von <i>Drosophila melanogaster</i> . Mit 3 Textabbildungen	261
14. R. WEBER. Elektronenmikroskopische Untersuchungen an Leberzellen von <i>Zenopus laevis</i> Daud. Mit 5 Textabbildungen	268
15. H. A. GUÉNIN. Hétérochromosomes de Cicindèles. Avec 15 figures dans le texte	277
16. H. MISLIN und L. RIESTERER. Das Elektrokardiogram (EKG) des isolierten Schneckenherzens (<i>Helix pomatia</i> L.). Mit 2 Textabbildungen	282
17. A. PORTMANN. Les bras dorsaux de <i>Tremectopus violaceus</i> Delle Chiaje. Avec 2 figures dans le texte	288
18. H. NÜESCH. Über den Einfluss der Nerven auf die Muskelentwicklung bei <i>Telea polyphemus</i> (Lepid). Mit 2 Textabbildungen und 1 Tabelle	294
19. E. HADORN. Weitere Experimente zur Bildung des « Dotterblockes » in der embryonalen Chorda von <i>Triton</i> . Mit 2 Textabbildungen	301
20. J. DE BEAUMONT. La valeur systématique des caractères éthologiques	306

Fascicule 3. Septembre 1952.

21. Charlotte JOOS. Untersuchungen über die Histogenese der Drüsenschicht des Muskelmagens bei Vögeln. Mit 8 Textabbildungen	315
22. H. R. DETTELBACH. Histostatic and cytostatic effects of some Amino Ketones upon Tail Regeneration in <i>Xenopus</i> Larvae. With 19 text figures	339
23. F. ERNST. Biometrische Untersuchungen an schweizerischen Populationen von <i>Triton alp. alpestris</i> (Laur). Mit 15 Textabbildungen und 20 Tabellen	399

Fascicule 4. Décembre 1952.

24. I. SCIACCHITANO. Oligochètes de la Côte d'Ivoire. Avec 8 figures dans le texte	477
25. A. FAIN. Morphologie et cycle évolutif de <i>Taenia brauni</i> Setti 1897, Cestode très commun chez le Chien et le Chacal en Ituri (Congo belge). Avec 4 figures dans le texte	487
26. G. DUBOIS, J. G. BAER et L. EUZET. Une nouvelle Cercaire du plancton marin de Sète, <i>Cercaria mathiasi</i> n. sp. Avec 5 figures dans le texte	503

	Pages
27. F. E. Koby. La dentition lactéale d' <i>Ursus spelaeus</i> . Avec 17 figures dans le texte	511
28. Gisela Gisin. Oekologische Studien über die Collembolen des Blattkomposts. Mit 7 Tabellen	543
29. J.-L. Perret. <i>Cystobranchus respirans</i> (Trochsel) dans le lac de Neuchâtel et observations sur le genre <i>Trocheta</i> Dutrochet. Avec 3 figures dans le texte	579

TABLE DES AUTEURS

PAR

ORDRE ALPHABÉTIQUE

BAER, J. G. Le mâle d'un Phoride commensal des Achatines de la forêt tropicale africaine. (Communication préliminaire) .	239
BAER, J. B. Infusoires commensaux d'un Oligochète parasite d'un Ver de terre africain. (Communication préliminaire) .	240
BEAUMONT, J. DE. La valeur systématique des caractères éthologiques	306
DETTELBACH, H. R. Histostatic and cytostatic effects of some Amino Ketones upon Tail Regeneration in <i>Xenopus</i> Larvae. With 19 text figures	339
DUBOIS, G., BAER, J. G. et EUZET, L. Une nouvelle Cercaire du plancton marin de Sète, <i>Cercaria mathiasi</i> n. sp. Avec 5 figures dans le texte	503
ERNST, F. Biometrische Untersuchungen an schweizerischen Populationen von <i>Triton alp. alpestris</i> (Laur.). Mit 15 Textabbildungen und 20 Tabellen	399
FAES, H. Les Lucioles du parc Bourget de Lausanne	260
FAIN, A. Morphologie et cycle évolutif de <i>Taenia brauni</i> Setti 1897, Cestode très commun chez le Chien et le Chacal en Ituri (Congo belge). Avec 4 figures dans le texte	487
GISIN, Gisela. Oekologische Studien über die Collembolen des Blattkomposts. Mit 7 Tabellen	543
GUÉNIN, H. A. Hétérochromosomes de Cicindèles. Avec 15 figures dans le texte	277
HADORN, E. Weitere Experimente zur Bildung des « Dotterblockes » in der embryonalen Chorda von <i>Triton</i> . Mit 2 Textabbildungen	301
HUGGEL, H. Temperaturabhängigkeit und Herzfrequenz des embryonalen Herzschauches bei der Forelle (<i>Salmo irideus</i>). Mit 4 Textabbildungen	242

	Pages
Joos, Charlotte. Untersuchungen über die Histogenese der Drüsenschicht des Muskelmagens bei Vögeln. Mit 8 Textabbildungen	315
KOBY, F. E. La dentition lactéale d' <i>Ursus spelaeus</i> . Avec 17 figures dans le texte	511
LEHMANN, F. E. und DETTELBACH, H. R. Histostatische Wirkungen von Aminoketonen auf die Schwanzregeneration der <i>Xenopus</i> larve. Mit 2 Textabbildungen	253
LINDER, C. Le Zooplancton du lac de Bret en 1902/3, 1943 et 1951	240
MATTHEY, R. Les chromosomes de <i>Mesocricetus auratus</i> Waterh.	241
MERMOD, G. Les types de la Collection Lamarck au Muséum de Genève. (Mollusques vivants, III.) Avec 59 figures dans le texte	23
MISLIN, H. und RIESTERER, L. Das Elektrokardiogramm (EKG) des isolierten Schneckenherzens (<i>Helix pomatia</i> L.). Mit 2 Textabbildungen	282
NIJEUWKOOP, P. D. und LEHMANN, F. E. Erzeugung von zellletalen Schädigungsmustern bei Tritonkeimen durch ein Chloroethylamin (Nitrogen-Mustard). (Kurze Mitteilung.) Mit 6 Textabbildungen und 3 Tabellen	1
NÜESCH, H. Über den Einfluss der Nerven auf die Muskelentwicklung bei <i>Telea polyphemus</i> (Lepid). Mit 2 Textabbildungen und 1 Tabelle	294
PERRET, J.-L. <i>Cystobranchus respirans</i> (Trochsel) dans le lac de Neuchâtel et observations sur le genre <i>Trocheta</i> Dutrochet. Avec 3 figures dans le texte	579
PORTMANN, A. Les bras dorsaux de <i>Tremectopus violaceus</i> Delle Chiaje. Avec 2 figures dans le texte	288
RAHM, U. H. Die innersekretorische Steuerung der postembryonalen Entwicklung von <i>Sialis lutaria</i> L. (<i>Megaloptera</i>) mit 35 Textabbildungen	173
ROSIN, S. Veränderungen des Borstenmusters bei der Mutante Pearl von <i>Drosophila melanogaster</i> . Mit 3 Textabbildungen	261
SCHMID, F. Le groupe de <i>Chaetopteryx</i> (<i>Limnophilidae</i> , <i>Trichoptera</i>). Avec 162 figures dans le texte	99
SCIACCHITANO, I. Oligochètes de la Côte d'Ivoire. Avec 8 figures dans le texte	477
TARDENT, P. Über Anordnung und Eigenschaften der interstitiellen Zellen bei <i>Hydra</i> und <i>Tubularia</i> . Mit 3 Textabbildungen	247
WEBER, R. Elektronenmikroskopische Untersuchungen an Leberzellen von <i>Zenopus laevis</i> Daud. Mit 5 Textabbildungen . .	268

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

PIERRE REVILLIOD

Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

AVEC LA COLLABORATION DE

GASTON MERMOD

Conservateur de zoologie et malacologie

et

ÉMILE DOTRENS

Assistant de zoologie

au Muséum d'Histoire naturelle de Genève.

GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG
1952



REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 59. En cours de publication.

	Pages
N° 1. P. D. NIEUWKOOP und F. E. LEHMANN. Erzeugung von zell- letalen Schädigungsmustern bei Tritonkeimen durch ein Chloräthylamin (Nitrogen-Mustard). (Kurze Mitteilung.) Mit 6 Textabbildungen und 3 Tabellen	1
N° 2. G. MERMOD. Les Types de la Collection Lamarck au Muséum de Genève. (Mollusques vivants, III.) Avec 59 figures dans le texte	23
N° 3. Fernand SCHMID. Le groupe de <i>Chaetopteryx</i> (<i>Limnophilidae</i> , <i>Trichoptera</i>). Avec 162 figures dans le texte	99
N° 4. Urs Hanspeter RAHM. Die innersekretorische Steuerung der postembryonalen Entwicklung von <i>Sialis lutaria</i> L. (<i>Megaloptera</i>). Mit 35 Textabbildungen	173

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

Erzeugung von zell-letalen Schädigungsmustern bei Tritonkeimen durch ein Chloräthylamin (Nitrogen-Mustard)

(Kurze Mitteilung)

von

P. D. NIEUWKOOP

(Hubrecht Laboratorium, Utrecht, Holland.)

und

F. E. LEHMANN

(Zoophysiol. Abt. des Zoolog. Instituts der Universität Bern,
Schweiz.)

Mit 6 Textabbildungen und 3 Tabellen.

1. EINLEITUNG

BODENSTEIN und Mitarbeiter (1946-1948) haben an Amphibienkeimen den Einfluss von Nitrogen-Mustard-Verbindungen auf die spätere Entwicklung eingehend untersucht, besonders auf die Entwicklung der Haut und der Augen, in welcher letzteren sich ein bestimmtes Degenerationsmuster auffinden liess. TSCHUMI (BRETSCHER und TSCHUMI 1951) befasst sich neuerdings mit der Beeinflussung der Beinentwicklung.

Eine physiologisch-chemische Untersuchung von BODENSTEIN und KONDRITZER (1948) zeigt, dass die Nitrogen-Mustard-Verbindungen die Synthese der Desoxyribonucleinsäure blockieren, jedoch die Synthese der Ribonucleinsäure nicht beeinflussen. Aus den Versuchen BRACHETS ergaben sich nun zahlreiche Hinweise auf die Bedeutung der Nucleinsäuren für die ersten Phasen der Morphogenese, insbesondere der neuralen Induktion. Wir stellten uns daher die Aufgabe, zu untersuchen, wie eine Nitrogen-Mustard-Verbindung, das Methyl-bis- β -Chloräthylamin (MBA) die Früh-

stadien der Morphogenese der Amphibien beeinflusst. Da wir uns zunächst der Analyse der histologisch fassbaren Störungen zuwandten, können wir in dieser Mitteilung nur ein Bild der aufgefundenen, regional- und phasenspezifischen „Schädigungsmuster“ geben und verzichten deshalb vorerst darauf, die Störungen im Nukleinsäuregehalt zu behandeln. Das Schädigungsmuster zeigt in manchen Punkten eine auffallende Ähnlichkeit mit demjenigen mancher kernletaler *Amphibienkeime* (Bastardmerogone und diploide Bastarde. BALTZER, HADORN, u.a.). Deshalb möchten wir hier auch auf die Erscheinung der selektiven Letalität, bewirkt durch ein Nitrogen-Mustard, eingehen.

2. METHODEN

In allen Versuchen wurde eine Reihe verschiedener Entwicklungsstadien der chemischen Behandlung unterworfen um ev. phasenspezifische Effekte festzustellen. Die ersten an *T. alpestris*-Keimen in Bern angestellten Versuche (1947) liessen solche Effekte vermuten. Doch ergab sich später, dass die Verwendung der Lehmannschen Lösung, die ein hohes pH hat, gewisse Reaktionen vorgetäuscht hatte, weil das N-Mustard in der damals verwendeten Lösung zum Teil vorzeitig hydrolysiert worden war¹. Nach dieser Feststellung hat NIEUWKOOP mit einigen Schülern² die Experimente mit neutralen Lösungen in Utrecht im Laufe des Frühlings 1949 an *T. taeniatus* wiederholt. Die Ausarbeitung des Materials wurde erst im Frühling 1951 vorgenommen.

Während in den ersten Serien mit *T. alpestris* Konzentrationen von $1-2 \cdot 10^{-4}$ benutzt wurden, zeigte sich das *T. taeniatus*-Material bedeutend empfindlicher, sodass in diesen Serien immer mit einer Konzentration von $4 \cdot 10^{-5}$ gearbeitet wurde. Die *Tr. taeniatus*-Keime wurden mit neutraler Lösung in den meisten Fällen während 45 Minuten und in einigen Fällen nur während 20 Minuten behandelt.

3. REAKTIONEN AUF DIE MBA-BEHANDLUNG

a) *Phasenspezifische Veränderung des Schädigungsmusters*. In den beigegebenen Tabellen findet sich eine Uebersicht der Schädigungsmuster.

¹ In dieser Hinsicht muss die kurze Mitteilung von NIEUWKOOP auf dem Zoologen-Kongress in Paris 1948 korrigiert werden.

² Die experimentellen Serien wurden ausgeführt von P. VAN OORDT und E. A. MENNEGA.

digungsmuster, wie sie nach Behandlung der verschiedenen Stadien auftraten.

Die Stadien der Frühentwicklung lassen sich nach ihrer Reaktion auf das MBA in drei verschiedene Gruppen zusammenfassen.

TABELLE 1.

*Einstellung der Entwicklung während der Gastrulation
oder der Neurulation. (Gruppe 1.)*

(Stadienbezeichnung nach Harrison-Rotmann, s. LEHMANN 1945.S.151.)

Behandeltes Stadium	Anzahl der Keime	Entwicklungsstörungen
Grobzellige Blastula ¹ (Stad. 7)	4	Völlige Blockierung der Entwicklung, ausnahmsweise Andeutung eines Urmundgrübchens.
Mittlere Blastula ¹ (Stad. 8)	12	Idem.
Feinzellige Blastula ¹ (Stad. 8+)	17	Idem, in einem Falle Entwicklung bis zum sichelförmigen Urmund.
Junge Gastrula ¹ (Stad. 10)	12	In den meisten Fällen sehr schwache Entwicklung mit völliger Blockierung auf dem mittleren Gastrulastadium. In einzelnen Fällen mehr oder weniger normale Weiterentwicklung, Bildung einer verkleinerten Neuralplatte, spätere Degeneration.
Gastrula mit sichelförmigem Urmund (Stad. 10—11 a)	15	In vielen Fällen wird die Morphogenese auf Dotterpfropfstadien oder schon früher blockiert; mehrere Keime entwickeln sich weiter und gehen erst später auf dem Schwanzknospenstadium zugrunde.

¹ Nach einer Behandlung von 20 Minuten zeigen die Keime dieselben Abnormitäten.

Die erste Gruppe umfasst die Stadien von der jungen Blastula bis zur Gastrula mit sichelförmigem Urmund. Schon nach einer Behandlung von 20 Minuten war die Entwicklung in den meisten Fällen völlig blockiert. Eine Urmundgrube konnte sich noch bilden und vielleicht

etwas vertiefen, aber eine weitere Entwicklung fand in den meisten Fällen nicht statt. Nach ein bis zwei Tagen zerfiel das ganze Ekto- und Mesoderm. Das Entoderm, das offenbar weniger empfindlich ist, blieb zunächst noch als Ganzes erhalten, ging aber schliesslich ebenfalls nach einigen Tagen zugrunde. Behandelte junge Gastrulae konnten sich in einzelnen Fällen noch ziemlich weit entwickeln. Der Urdarm invaginierte mehr oder weniger normal und eine kleine Neuralplatte bildete sich.

TABELLE 2.

Einstellung der Entwicklung während der Embryobildung.
(Gruppe 2.)

(Stadienbezeichnung wie Tab. 1.)

Behandeltes Stadium	Anzahl der Keime	Entwicklungsstörungen
Gastrula mit hufeisenförmigem Urmund (Stad. 11 b)	17	In verschiedenen Fällen Morphogenese noch blockiert; stärkere Tendenz zu einer weiteren Entwicklung, verzögerte Bildung einer mehr oder weniger stark verkleinerten Neuralplatte; in allen Fällen bleibt der Dotterpfropf teilweise aussen, weil sich das ventrale Mesoderm nicht einrollt; Streckung der Larve anfänglich ziemlich normal; Schwanzknospe reduziert ebenso wie die äusseren Kiemen und der Flossensaum; Herz und Blutinseln sehr kümmerlich entwickelt.
Gastrula mit grossem Dotterpfropf (Stad. 12 a)	14	Idem; vielleicht etwas bessere Entwicklung. Sehr unregelmässige Verteilung der Pigmentzellen. Invagination des Entoderms vollkommen.
Gastrula mit kleinem Dotterpfropf (Stad. 12 b)	13	Idem; verschiedene Reduktionsstufen der Neuralplatte.
Gastrula mit spaltförmigem Urmund (Stad. 13)	15	Neuralplattenbildung teilweise vom Anfang an reduziert, teilweise normal. In der zweiten Gruppe Auflösung des Nervensystems auf späteren Stadien (zwei bis vier Tage nach Behandlung). Aeussere Merkmale der späteren Entwicklung wie in vorigen Stadien.

TABELLE 3.

Entwicklung geht bis zur Histogenese.

(Gruppe 3.)

(Stadienbezeichnung wie Tab. 1.)

Behandeltes Stadium	Anzahl der Keime	Entwicklungsstörungen
Rückenrinnen-Stadium (Stad. 13)	28	Erste Entwicklung normal oder nur gehemmt. Reduktion des Nervensystems erst nach fünf bis sechs Tagen. Spätere Entwicklung wie in den vorigen Stadien. Oedematöse Aufschwellung der Perikardhöhle.
Junge Neurula (Stad. 15)	37	Degeneration der Blutinseln schon nach zwei Tagen ebenso wie die Degeneration des Herzens. Keine Blutzirkulation. Reduktion des Nervensystems und der Neuralleistenderivate erst nach vier bis sechs Tagen. Starke Rücken- und Schwanzkrümmung. Abnormitäten weniger stark als im vorigen Stadium.
Mittlere Neurula (Stad. 16—17)	25	Idem. Stark wechselnde Reduktionerscheinungen, welche auf verschiedenen Alterstadien anfangen. Starke Rücken- und Schwanzkrümmung.
Neurula mit geschlossenen Wülsten (Stad. 19)	14	Idem.
Augenblasenstadium (Stad. 20—21)	7	Vier bis sechs Tage nach Behandlung erstes Auftreten der äusserlich sichtbaren Symptome der Degeneration. Starke Reduktion der Augen. Ein Teil der Keime mit schwacher Blutzirkulation und Herzkontraktion.
Junges Schwanzknospenstadium (Stad. 25—26)	3	Nervensystem wahrscheinlich ziemlich wenig angegriffen mit Ausnahme der Augen, Kiemen und Hauffäden schlecht entwickelt, ebenso wie die Pigmentzellen. Etwas bessere Blutzirkulation.
Älteres Schwanzknospenstadium (Stad. 30—32)	7	Bessere Blutzirkulation, Kiemen schwach entwickelt. Schwache Rückenkrümmung, Starke Reduktion der Augen.

Die zweite Gruppe umfasst die Stadien bis zur vollendeten Gastrula mit spaltförmigem Urmund. Hier trat äusserlich erst eine scheinbar normale Entwicklung auf, da die Gastrulation nicht gestört wurde. Die Bildung der Neuralplatte war jedoch stark verzögert, sie erschien als diffuser Bereich, welcher sich allmählich kontrahierte und eine flache, stark verkürzte und verschmälerte Neuralplatte bildete. Diese Platte konnte sich in einzelnen Fällen noch weiter reduzieren. Schliesslich schloss sie sich stark verspätet als schmale und flache Grube. Die sich entwickelnde Larve zeigte starke Störungen. Das Nervensystem war stark reduziert, der Kopf sehr verschmälert, der Rücken oft gekrümmt und der Schwanz stark verkürzt und oft unregelmässig gebildet. In späteren Phasen fand sich eine stark gehemmte Entwicklung der äusseren Kiemenäste und der Kiemenbogen; das Herz war rudimentär und die Blutinseln fehlten meistens völlig¹. Die Rückenflosse war fast völlig unterdrückt und die Chromatophoren waren — in geringer Anzahl — in abnormen Muster über die ganze Flanke verbreitet. Die Schwanzflosse fehlte auch zum grösstem Teil, während die Schwanzachse stark verkümmert und unregelmässig aussah.

In der dritten Gruppe (Neurula- bis Schwanzknosp stadium) war die Entwicklung anfänglich ungestört. Die Neuralplatte schloss sich normal und die erste Differenzierung des Zentralnervensystems fand normal statt. Später trat dann jedoch eine starke Degeneration des Nervensystems und der Neuralwülste auf, während auch die Schwanzknospe stark angegriffen wurde. Die Blutinseln entwickelten sich in den meisten Fällen gar nicht und das Herz blieb rudimentär. Die Pericardhöhle war manchmal sehr angeschwollen. Die äusseren Kiemen waren stark reduziert, ebenso die Haftfäden. Dem Rücken und Schwanz entlang war der Flossensaum stark verkleinert und waren die Pigmentzellen oft unregelmässig verteilt. Die Augen waren auch sehr erheblich reduziert. Die älteren Stadien nach Verschluss des Neuralrohrs waren im allgemeinen weniger empfindlich, zeigten jedoch eine starke Reduktion der Augen.

¹ Bei *T. alpestris* waren die Blutinseln etwas weniger empfindlich und entwickelten zunächst eine geringe Anzahl Blutzellen, welche jedoch später zugrunde gehen konnten.

b) *Histologische Kennzeichnung des Schädigungsmusters.* Nach Behandlung der ersten Gruppe (Tabelle 1), in welcher die Keime sehr empfindlich auf die MBA-Einwirkung sind, trat eine starke Desintegration des präsumptiven Ekto- und Mesoderms auf. Nach 24 Stunden war die ganze Blastocoelhöhle mit runden ekto- und mesodermalen Zellen angefüllt und die Wand sehr dünn geworden. Die Oberflächenschicht des Keimes war intakt, während



ABB. 1.

Auflösung der jungen Neuralplatte nach starker MBA-Wirkung. Lokale Auflösung des Oberflächenfilms (S) (Surface coat). Y.M.: Dottermembran (yolk membrane). Schraffierte Zellen mit oder ohne schwarze Kerne: nekrotisierende Zellen der Neuralplatte. Vergrößerung ± 160 x.

die ihr zugehörige Zellschicht an vielen Stellen unterbrochen schien. Die noch anhaftenden Zellen waren ganz flach ausgezogen. Das Entoderm bildete hingegen noch eine grosse einheitliche Zellmasse im zentralen und basalen Bereiche des Keimes. Die Keime dieser Gruppe, welche sich etwas weiter entwickelten, zeigten eine mehr oder weniger normale Invagination des Urdarms und eine erste Differenzierung einer Neuralplatte in normaler Ausdehnung. Die Degeneration trat hier erst etwas später auf.

Nach Behandlung der zweiten Gruppe (Tabelle 2) verlief die Entwicklung etwas anders. Die Gastrulation, welche schon mehr oder weniger weit fortgeschritten war, ging in normaler Weise weiter, nur konnte die Einrollung des ventralen Mesoderms verzögert oder sogar blockiert sein, was zusammenhängt mit der Degeneration der zukünftigen Blutzellen, die offenbar sehr empfindlich sind. Der Dotterpfropf blieb deswegen teilweise aussen, so dass sich später eine Analfistel bildete. Die Urdarmhöhle breitete sich

normal aus und erreichte in vielen Fällen ungefähr die gleiche Ausdehnung wie im normalen Keim. Die Neuralplatte wurde normal angelegt als eine Verdickung des Ektoderms und hatte auch die normale Ausdehnung, jedenfalls nach mässiger Einwirkung. Beim Anfang der Neuralplattenbildung und der Erhebung der Neuralwülste trat jedoch eine starke Reaktion auf. Die Zellen der künftigen

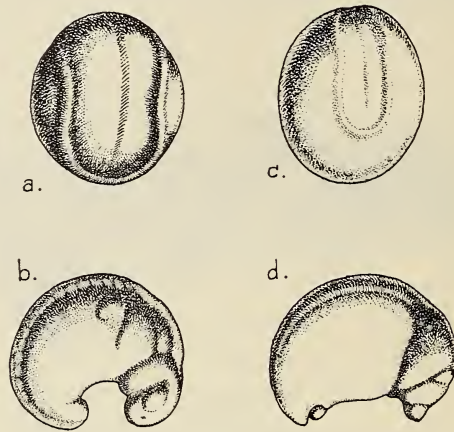


ABB. 2.

Äussere Gestalt einiger *Triton alpestris* Keime. a) Normale Neurula, b) Normales Schwanzknospenstadium, c) Mit MBA behandelter Keim (Neurula-Stadium), d) Idem (Schwanzknospenstadium). Vergrösserung $\pm 16 \times$.

Neuralplatte schieden massenhaft aus dem Zellverband aus, nachdem sie sich vom Oberflächenfilm des Keimes gelöst hatten (Abb. 1). Diese Reaktion fing im vorderen Teil der Neuralplatte an, wo die Morphogenese auch im Normalkeim zuerst sichtbar wurde. Der Oberflächenfilm kontrahierte sich wie im normalen Keim, so dass die Neuralplatte allmählich zusammenschrankfte, ohne dass die Neuralwülste sich erheben konnten (Abb. 2). Das Material der Neuralwülste erschien ebenfalls stark angegriffen zu sein. Die Reduktion der Neuralplatte fand statt, ohne dass das Urdarmdach sich wesentlich veränderte. Es verkürzte sich vielleicht ein wenig, so dass die Strukturen der Neuralplatte und des Urdarmdaches topographisch wieder ungefähr übereinstimmten.

Bei weniger starken Reaktionen wurden die ausgestossenen Zellen, welche nach kurzer Zeit zu nekrotisieren begannen, durch

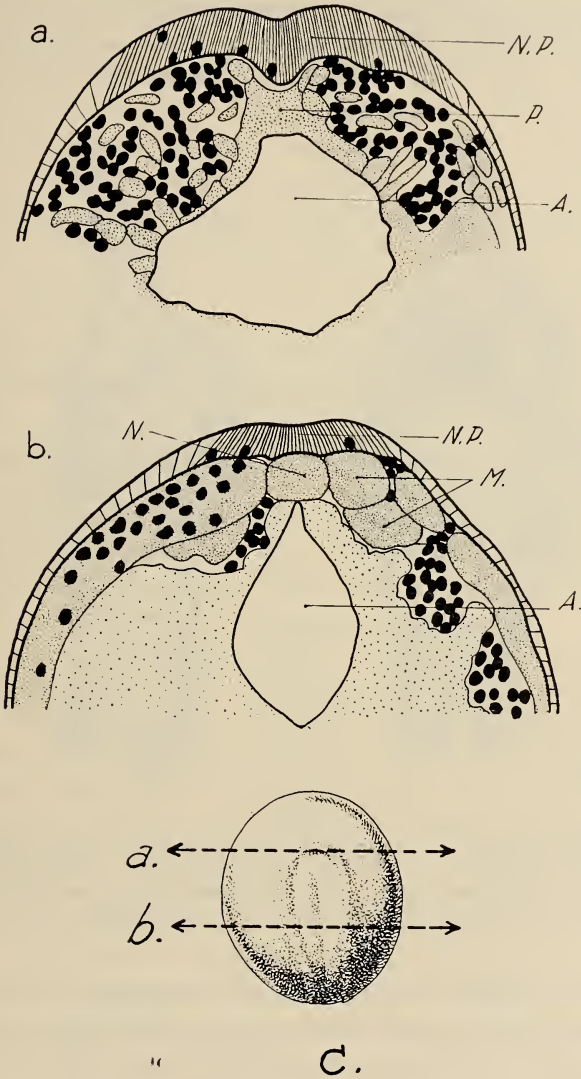


ABB. 3.

Querschnitte durch eine Neurula von *Triton taeniatus* nach mässiger MBA Einwirkung. a) Prächordales Niveau, b) Chordales Niveau, c) Aeussere Gestalt der Neurula. Schwarze Zellen = nekrotisierende Zellen der Neuralplatte. A.: Archenteron, M.: Ursegment (myotome), N.: Chorda (notochord), N.P.: Neuralplatte (neural plate), P.: Prächordalplatte (prechordal plate). Vergrösserung a und b $\pm 80 \times$, c $\pm 12 \times$.

das Mesoderm hindurch transportiert zur zentralen Entodermmasse, wo sie im Blastocoel und kleineren Höhlen angehäuft wurden (Abb. 3). Die Zellen drangen wegen der Resistenz des Oberflächenfilms nicht in die Urdarmhöhle ein. Das Mesoderm des Urdarm-

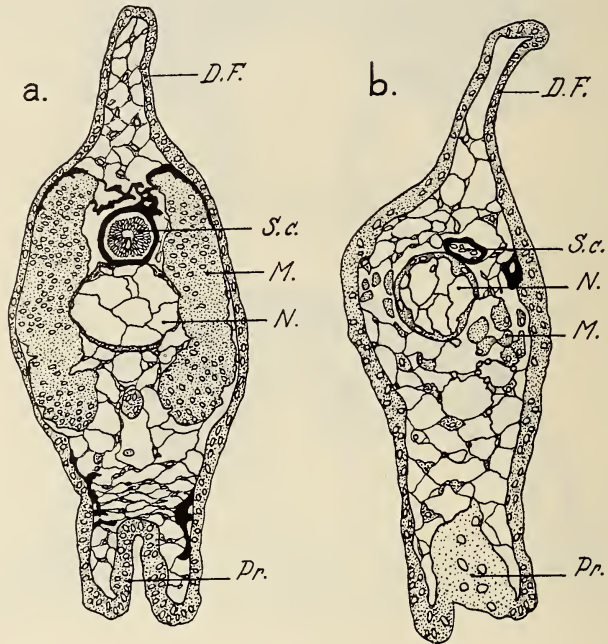


ABB. 4.

Querschnitte durch die Schwanzregion einer normalen (*a*) und einer mit MBA behandelten Larve (*b*) nach längerer Aufzucht. D.F.: Rückenflosse (dorsal fin), M.: Ursegment (myotome), N.: Chorda (notochord), Pr.: Proctodaeum, S.c.: Rückenmark (spinal cord). Vergrößerung $\pm 80 \times$.

daches fing nachher wieder an, sich zu reorganisieren und bildete eine Chorda mit zwei mehr oder weniger regelmässigen Reihen von Ursegmenten. Die Nekrose beschränkte sich nicht nur auf die Neuralplatte, sondern das Material der Neuralwülste wurde ebenfalls getroffen. Die überlebenden Zellen begannen zu wandern und bildeten die entsprechenden Organe sehr mangelhaft, wie Ganglien, Korium, Pigmentzellen, Flossensaum, die mesektodermalen Teile der Kiemenäste, den Knorpel des Splanchnokraniums u.s.w. Das Rückenmark des Schwanzes und die Schwanzmyotome, welche beim

Normalkeim aus dem hinteren Bereich der Neuralplatte stammen, waren auch stark reduziert (Abb. 4), während sich die Schwanzchorda ziemlich normal entwickelte, sich aber mangels angrenzenden Mesoderm stark krümmte.

Bei starker Reaktion — insbesondere nach längeren Behandlungsperioden oder höheren Konzentrationen — traten auch Störungen im Bereiche des Urdarmdaches auf (Abb. 5). Das Mesoderm wurde angegriffen und die Reduktion schritt von ventral nach dorsal weiter, griff also zuerst das ventrale und laterale Mesoderm an, darauf das dorso-laterale Mesoderm der zukünftigen Ursegmente und erste zuletzt die Chorda und vielleicht auch die Prächordalplatte. Zu gleicher Zeit wurde auch die Epidermis sehr stark beeinflusst, so dass nach kurzer Zeit die obere Zellschicht sehr dünn angezogen wurde. Wahrscheinlich vollzieht sich die Reduktion in der Epidermis in dorso-ventraler Richtung, wobei die dorsale, an der Neuralplatte angrenzende Epidermis die höchste Empfindlichkeit zeigt. Der Oberflächenfilm des Keimes ging oft lokal zugrunde, worauf die nekrotisierenden Zellen austraten. Schliesslich blieben in diesen Fällen nur das Entoderm, Teile der Chorda und eine ganz dünne Epidermischicht zurück.

Die weitere Entwicklung dieser Keime zeigten noch einige wesentliche Merkmale. Die Reduktion des Zentralnervensystems war nicht regional-spezifisch, sondern vollzog sich ziemlich gleichmässig. Das Nervensystem wurde über seine ganze Länge angegriffen; die zurückbleibenden Zellen organisierten, solange dazu das Material ausreichte, ein komplettes Nervensystem (Abb. 6 *b* und 6 *c*). Bei starker Reduktion war nur der Grundplan erkennbar, während einzelne Organe wie die Augen offenbar nicht mehr angelegt werden konnten (Abb. 6 *d*). Schliesslich war das ganze Nervensystem zu einer dünnen Röhre reduziert, deren Wand aus einem einschichtigen ependymähnlichen Epithel bestand. Dieser Schlauch konnte sich noch lokal zu einem sehr dünnen Strang reduzieren, welcher schliesslich auch teilweise fehlen konnte. So war dann an verschiedenen Stellen überhaupt kein Nervensystem mehr vorhanden. Diese letzte Störung beruht wahrscheinlich auf der Tendenz des Materials, sich wenn möglich lokal zu konzentrieren. Im Kopf fand sich in den extremen Fällen manchmal ein isoliertes oder nur strangförmig verbundenes Pro-, Mes- und Rhomb-encephalen (Abb. 6 *d*).

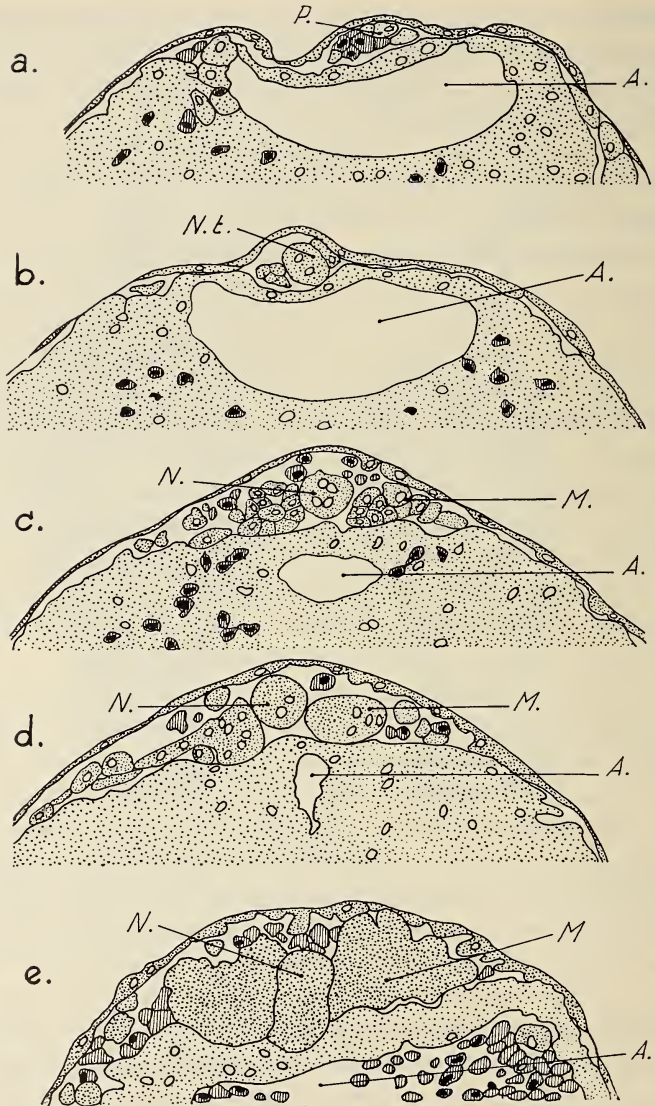


ABB. 5.

Querschnitte durch eine Larve von *T. alpestris* nach starker MBA—Einwirkung. *a*) Prächordales Niveau, *b*) Chorda-Spitze, *c*) hintere Kopfreion, *d*) Rumpfreion, *e*) Schwanzniveau. Schraffierte Zellen mit oder ohne schwarze Kerne = nekrotisierende Zellen des Nervensystems. A.: Archenteron, M.: Ursegment (Myotome), N.: Chorda (notochord), N.t.: Chorda Spitze (tip of notochord), P.: Prächordale Platte (prechordal plate). Vergrößerung ± 80 x.

Die frühe Degeneration des ventralen Mesoderms — der zukünftigen Blutinseln — führte in den *Triton taeniatus*-Keimen oft zur Bildung einer weiten Analfistel.

Nach Behandlung der dritten Gruppe (Tabelle 3) traten ungefähr die gleichen Störungen auf, nur war die Latenzperiode länger. Sie dauerte mehrere (4—6) Tage. Das Material des Zentralnervensystems und der Neuralwülste zeigte starke Nekrosen, während auch die Blutinseln stark angegriffen wurden. Die degenerierenden Zellen des Zentralnervensystems häuften sich im Gegensatz zur zweiten Phase im zentralen Lumen des Nervensystems an, da offenbar der Oberflächenfilm sich während des Verschlusses des Neuralrohrs geändert hatte. Es bildete sich ein wurstförmiger, normal proportionierter Schlauch, welcher mit einer sehr dünnen, oft einschichtigen Zellschicht bekleidet war, die einen ependymähnlichen Charakter aufwies. Diese Wand zerriss meistens nach einigen Tagen lokal, der Inhalt häufte sich unter dem Ektoderm in Form grosser Blasen an und wurde schliesslich, zusammen mit dem degenerierten Neuralwulstmaterial ausgestossen. Mit Ausnahme des ventralen Mesoderms der Blutinseln wurde das Mesoderm, das sich schon ziemlich weit differenziert hatte, sehr wenig von der chemischen Behandlung direkt beeinflusst.

Als allgemeine Folge der Behandlung wurde in allen drei Phasen in allen Keimblättern die mitotische Aktivität stark herabgesetzt. Während der Behandlung häuften sich die Mitosen meistens in der Ana- und Telo-phase an. Nachher war die Anzahl der Mitosen stark verringert, die Zellen blieben sehr gross, so dass die ganze Struktur der Larven einen groben Eindruck machte.

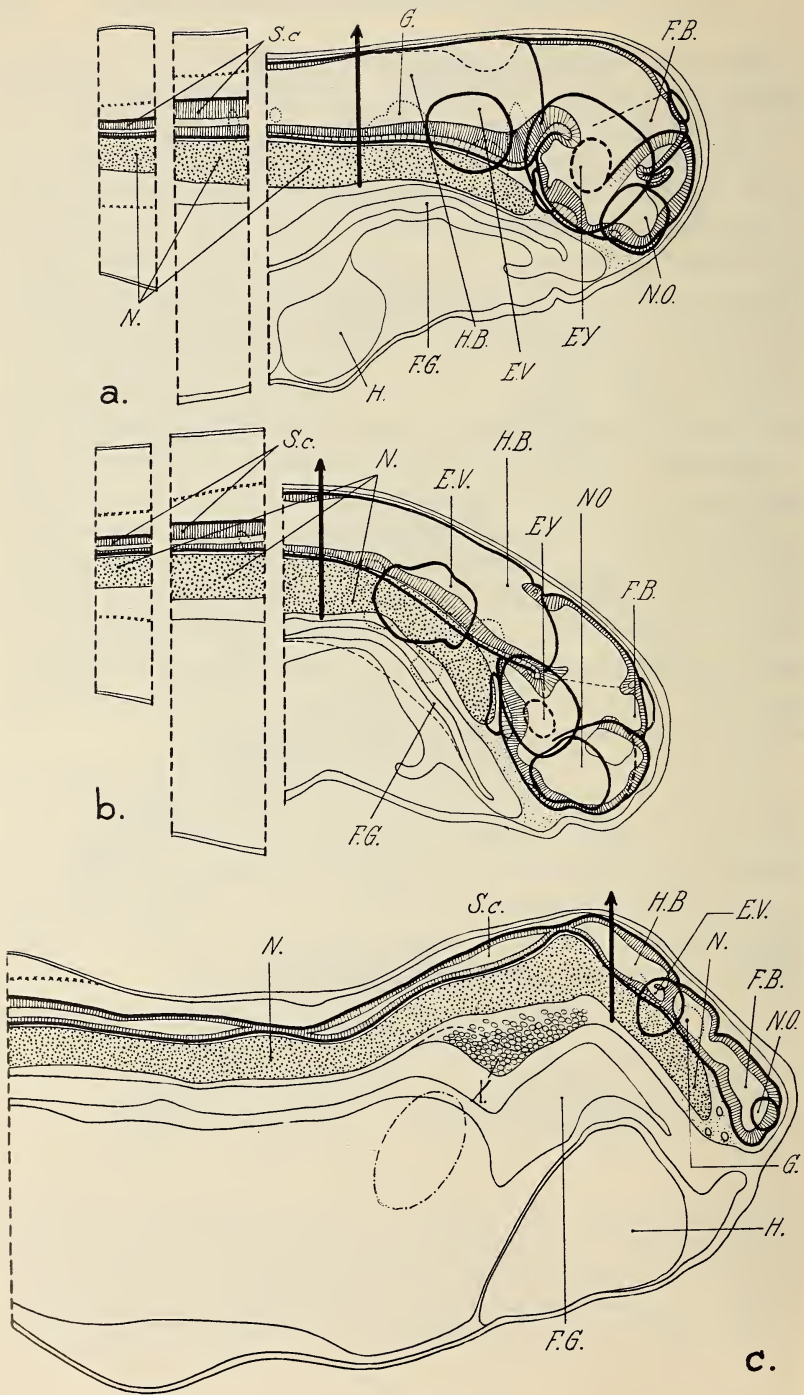


ABB. 6.

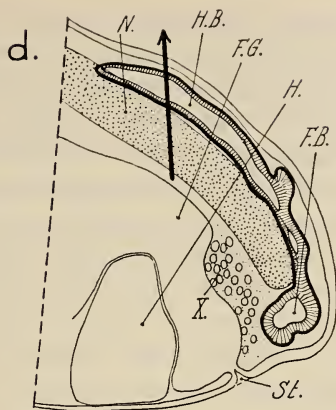


ABB. 6.

Graphische Rekonstruktionen einiger *T. alpestris* Larven. *a*) Normale Larve, *b—d*) Mit MBA behandelte Larven mit steigender Reduktion des Zentralnervensystems. Projektion auf die sagittale Ebene. Die Figuren *a* und *b* mit normalem Rumpf- und Schwanzsektor. Vergrößerung 50 x. E.V.: Ohrblase (ear vesicle), EY: Auge (eye), F.B.: Vorderhirn (forebrain), F.G.: Vorderdarm (foregut), G.: Ganglia, H.: Herz (heart), H.B.: Hinterhirn (hindbrain), N.: Chorda (notochord), N.O.: Riechgrube (nasal organ), S.c.: Rückenmark (spinal cord), S.t.: Stomodaeum, X.: angehäufte nekrotische Zellen des Nervensystems (necrotic cells of the central nervous system). Der Pfeil gibt die Lage der Kopf-Rumpfgrenze.

4. DISKUSSION DER ERGEBNISSE

Das Reaktionsvermögen des MBA ist sehr gross und die chemische Reaktion geht sehr schnell vor sich, so dass eine kurze Einwirkung schwacher Konzentrationen schon ausreicht, um die Entwicklung weitgehend zu beeinflussen.

Wenn man die drei verschiedenen Phasen miteinander vergleicht, sind die Unterschiede erheblich, besonders zwischen der ersten und zweiten Phase. Die präsumptiven ektodermalen und mesodermalen Bezirke der Blastulae und jungen Gastrulae sind sehr empfindlich. Es gehen zahlreiche Zellen zugrunde. Der Keim kann die morphogenetischen Bewegungen wegen Mangel an Zellmaterial nicht mehr ausführen. Die Tendenz dazu besteht noch; ein Anfang der Gastrulation wurde öfters beobachtet. In der zweiten Phase ist die Empfindlichkeit des Keimes schon stark eingeschränkt. Das präsumptive Nervensystem und die Blutinseln sind viel empfind-

licher als das präsumptive Ektoderm und das Mesoderm des Urdarmdaches. Nur bei sehr starker Reaktion tritt auch eine Nekrose der Epidermis und des Mesoderms auf. Die verschiedene Empfindlichkeit der mesodermalen Teile findet vielleicht ihre Erklärung im gestuften Entwicklungszustand der verschiedenen Teile. Die Chorda differenziert sich als erste, dann folgen die Ursegmente und schliesslich das nephrogene Material und die Seitenplatte. Ob die Epidermis auch ein Empfindlichkeitsgefälle zeigt, ist noch nicht ganz klar; wohl findet man die Degeneration hauptsächlich an der dorsalen Seite, wo die Epidermis, in dorsaler Konvergenz begriffen, sich zusammenschiebt. In der dritten Phase ist die Empfindlichkeit noch weiter beschränkt, und es werden ausschliesslich das Zentralnervensystem, die mesektodermalen Derivate und die Blutinselfen letal.

Die stark betroffenen Keimteile repräsentieren im allgemeinen diejenigen Bereiche, welche eine starke mitotische und eventuell morphogenetische Aktivität aufweisen oder vorbereiten. Die Neuralplatte ist der aktivste Teil des Ektoderms, in dem neben einer starken Häufung der Mitosen auch gewisse Stoffwechselfvorgänge (Nukleinsäureumsatz) erhöht sein dürften (BRACHET 1947). Die präsumptiven Blutinselfen sind ebenfalls in starker Zellteilung begriffen. Gerade in solchen Blastemen mit erhöhter mitotischer Aktivität und wahrscheinlich auch erhöhtem Nukleinsäure- und Proteinstoffwechsel, könnte eine Blockierung der Synthese der Thymonukleinsäure irreversible Schädigungen zur Folge haben, da es vermutlich bei aktiveren Funktionszuständen viel rascher zur Ausbildung eines beschränkenden Faktors kommt. Das MBA greift vermutlich in generelle Prozesse des Stoffwechsels ein, da mehrere Blasteme zu gleicher Zeit geschädigt werden und nur graduelle Unterschiede in der Empfindlichkeit der verschiedenen Organblasteme auftreten — bei stärkerer Einwirkung werden mehrere Teile in steigendem Masse angegriffen — und schliesslich ist keine regionalspezifische Degeneration des Nervensystems mehr zu beobachten. Die charakteristische Empfindlichkeit des präsumptiven Neuralplattenbezirktes tritt erst auf dem hufeisenförmigen Urmundstadium auf, wenn das Ektoderm lokal in Kontakt mit dem Urdarmdach gekommen ist. Es scheint also die Empfindlichkeit durch das einsetzende Induktionsgeschehen

verändert zu werden. In jüngeren Stadien sind die verschiedenen Bezirke der Epidermis noch in gleichem Masse empfindlich.

Die wenigen jungen Gastrulae, die sich nach der Behandlung weiter entwickeln, zeigen eine fast normale Einrollung des Ento- und Mesoderms. Die Urdarmhöhle breitet sich normal aus und das dorsale Urdarmdach induziert eine Neuralplatte im darüberliegenden Ektoderm, die eine nahezu normale Ausdehnung hat. Später setzt die Degeneration ein und der Keim geht meistens rasch zugrunde. Hieraus kann man den Schluss ziehen, dass die MBA-Behandlung die Induktion der Neuralplatte nicht wesentlich beeinflusst hat. Diese Tatsache stimmt überein mit den Vorstellungen BRACHET's über die wichtige Rolle, welche die Ribonucleinsäure bei der Induktion spielen soll, und deren Synthese nach BODENSTEIN und KONDRITZER (1948) nicht beeinflusst wird. Es ist jedoch zuzugeben, dass auch andere Erklärungen möglich sind.

Interessant ist die Tatsache, dass in allen drei Phasen das Entoderm, das auch in den experimentellen Untersuchungen HOLT-FRETER's eine schon sehr ausgeprägte Tendenz zur Selbstdifferenzierung aufweist, sehr unempfindlich ist für das MBA.

Die Ausstossung der nekrotisierenden Zellen der Neuralplatte beginnt im vorderen Teil der Platte, wo auch die Formbildung zuerst sichtbar wird. Die Neuralwülste erheben sich hier am ersten. Möglicherweise können die Zellen die Formveränderungen zu palissaden- und flaschenförmigen Zellen nicht mehr vollziehen, lösen sich vom Oberflächenfilm ab und gleiten aus dem Zellverband heraus.

Die kümmerliche Entwicklung der äusseren Kiemenäste und inneren Kiemenbogen findet ihre Erklärung in der starken Degeneration der Zellen der Neuralleiste. Die Organe werden angelegt, können sich jedoch nur sehr unvollkommen differenzieren, da zu wenig Zellmaterial vorhanden ist. Dasselbe gilt für die Spinalganglien, das Korium, die Chromatophoren und den Flossensaum. Im Schwanz sind die Verhältnisse etwas verschieden. Hier ist die Chorda im Gegensatz zu den Ursegmenten und dem Nervensystem ziemlich normal entwickelt. Sie beginnt sich zwar zu strecken, hat jedoch zu wenig Umhüllungsmaterial und krümmt sich sehr unregelmässig.

Die sehr gehemmte Entwicklung des Herzens erfordert noch eine Erklärung. Obwohl keine direkten Beweise vorhanden sind,

sieht es doch sehr danach aus, als ob die Degeneration der Blutinseln die wirkliche Ursache wäre. Das Herz wird mehr oder weniger normal angelegt, entwickelt sich jedoch nicht zu einem hohlen Schlauch, sondern bildet einen kontraktilen Strang. Eine Blutzirkulation bleibt in den meisten Fällen völlig aus.

Bemerkenswert ist schliesslich die grosse Variabilität der Ergebnisse. Die einzelnen Eier sind sehr verschieden empfindlich, auch bei Behandlung auf demselben Stadium. Wie bei vielen anderen biologischen Reaktionen auf äussere Einflüsse ist auch hier das Reaktionsvermögen der einzelnen Eier auf das MBA verschieden. Demselben Phänomen begegnet man auch innerhalb der einzelnen Organsysteme. Die einzelnen Zellen der Neuralplatte können in verschiedenen physiologischen Phasen sein, da nicht alle Zellen in gleichem Masse angegriffen werden und schliesslich doch noch intakte Zellen zurückbleiben.

Die Gesamtheit der Ausfallserscheinungen, die mit MBA an verschiedenen alten Molchkeimen erzielt wurden, zeigt mancherlei verwandte Züge mit der Zell-Letalität der Amphibienkeime, die von BALTZER und Mitarbeitern sowie von HADORN an bastardmerogonischen Keimen und an diploiden Bastarden gefunden wurden. So zerfallen nach SCHÖNMANN (1938) Keime von *Tr. taeniatus*, befruchtet mit Sperma von *Salamandra* zu Beginn der Gastrulation, ähnlich wie die Keime der Gruppe I nach MBA-Behandlung.

Bei den MBA-behandelten Keimen der Gruppe 2 und 3 ist eine spezifische Aehnlichkeit des Schädigungsmusters mit solchen bei kernletalen Keimen nicht in vollem Umfange nachzuweisen. Immerhin ist das Auftreten eines organspezifischen Schädigungsmusters bemerkenswert. In erster Linie werden die Zellen des Nervensystems letal. Hier besteht eine Analogie zu der von HADORN untersuchten Kombination (haploider *cristatus*-Kern in *palmatus*-Plasma), bei der das Nervensystem hochgradig letal, die Chorda aber relativ unempfindlich ist. Die Epidermis ist beim Merogon wie beim MBA-Keim resistent. Das Verhalten des Herzens und der Blutzellen kann nicht verglichen werden, da die Keime HADORNS zu wenig lang lebten.

Es ist hier nicht der Ort auf einen eingehenden Vergleich der Schädigungsmuster einzutreten.

Zunächst mag festgehalten werden, dass es gelingt, mit der MBA-Behandlung von Molchkeimen Schädigungsmuster zu erzeugen, die mit den Schädigungsmustern disharmonischer Kernplasma-Kombinationen eine mehr oder weniger weitgehende Ähnlichkeit zeigen. Dieser Umstand verdient weitere Untersuchung.

SUMMARY

1. Egg of *Triton alpestris* and *Triton taeniatus* were treated with a chlorethylamine compound, the methyl-his- β -chlor-aethylamine (MBA) for half an hour in concentrations of $1\text{-}2\cdot 10^{-4}$ and 10^{-5} respectively.

2. One can distinguish three different phases in the early development *a*) early blastula till early gastrula with sickel-shaped blastopore; *b*) early gastrula till slit-blastopore stage, and *c*) slit-blastopore stage and older.

3. Treatment during the first phase causes a general blockage of development by a disintegration of the presumptive ecto- and mesoderm in a high percentage of the cases. A few eggs treated at an early gastrula stage developed further and showed more or less the type of development of the second group.

The second group shows a normal gastrulation and onset of neurulation. Then the greater parts of the presumptive neural plate and neural folds disintegrate, the necrotic cells of which penetrate into the underlying archenteron roof and accumulate in the blastocoelic cavity. The presumptive blood islands necrotise also at an early stage. The developing larvae show a very reduced nervous system and tail rudiment-except for the notochord-while all neural crest derivatives are also badly developed, e.g. external gills, internal gill arches, ganglia, connective tissue, dorsal and tail fin and the chromatophores. The heart remains very rudimentary, probably because of the absence of a blood circulation.

The third group does not show essential differences in comparison with the second group, only the period of latency lasts much longer: 4—6 days. In neurulae the same organ systems have been affected. At eye-cup and early tail bud stages the abnormalities diminish except for those of the eyes and the skin.

4. Treatment for longer periods or with a higher concentration causes an extension of the disintegrating area: the whole ectoderm becomes affected and also more lateral and dorsal parts of the mesoderm. The entoderm only remains intact.

5. The nervous system is reduced equally over its whole length without showing any regional preference. The MBA compound therefore affects a general process, a conclusion which is moreover supported by the fact that quite different organ systems as e.g. the blood islands and the nervous system are likewise affected.

6. The affected parts represent parts with a high mitotic activity and probably increased metabolism. According to BODENSTEIN and KONDRITZER (1948) the MBA blocks the synthesis of the desoxyribonucleic acid without affecting the synthesis of the ribonucleic acid. The significance of these substances in the induction process and in the subsequent phase of organisation is shortly discussed.

7. The cell-lethal pattern caused by MBA treatment is compared with the cell-lethal patterns of amphibian embryos, which developed from hybrid diploid or merogonic eggs (BALTZER, HADORN).

LITERATURVERZEICHNIS

1949. BALTZER, F. *Entwicklungsphysiologische Analyse von Artbastarden*. 13^e Congr. international de Zool. (Paris).
1951. F. & SCHÖNMANN, W. *Ueber die Letalität des Bastards Triton palmatus ♀ × Salamandra atra ♂*. Rev. Suisse Zool. 58: 495-502.
1947. BODENSTEIN, D. *The effects of nitrogen mustard on embryonic amphibian development*. I. Ectodermal effects. J. Exp. Zool. 104: 311-312.
1948. — *The effects of nitrogen mustard on embryonic amphibian development*. II. Effects on eye development. J. Exp. Zool. 108: 93-126.
1948. — & GOLDIN, A. *A comparison of the effects of various nitrogen mustard compounds on embryonic cells*. J. Exp. Zool. 108: 75-92.
1948. — & KONDRITZER, A. A. *The effect of nitrogen mustard on nucleic acids during embryonic amphibian development*. J. Exp. Zool. 107: 109-122.

1947. BRACHET, J. *Nucleic acids in the cell and the embryo*. Symp. Soc. Exp. Biol. Nr. 1, 207-224.
1950. ——— *The localization and the role of ribonucleic acid in the cell*. Ann. N.Y. Acad. Sci. 50: 861-869.
1951. BRETSCHER, A. & TSCHUMI, P. *Gestufte Reduktion von chemisch behandelten Xenopus-Beinen*. Rev. Suisse Zool. 58: 391-398.
1946. GILLETTE, R. & BODENSTEIN, D. *Specific developmental inhibitions in amphibian embryos by a nitrogen mustard compound*. J. Exp. Zool. 103: 1-32.
1937. HADORN, E. *Die entwicklungsphysiologische Auswirkung der disharmonischen Kern-Plasmakombination beim Bastardmerogon Triton palmatus (♀) × Triton cristatus ♂*. Roux' Arch. 136: 400-489.
1949. ——— *Begriffe und Termini zur Systematik der Letalfaktoren*. Arch. Jul. Klaus-Stiftung 24: 105-113 (1949).
1945. LEHMANN, F. E. *Einführung in die physiologische Embryologie*. Birkhäuser, Basel.
1938. SCHÖNMANN, W. *Der diploide Bastard Triton palmatus ♀ × Salamandra ♂*. Roux' Arch. 138: 345-375.
-

Les Types de la Collection Lamarck au Muséum de Genève

Mollusques vivants, III ¹

par

G. MERMOD

Conservateur de Malacologie

Avec 59 figures dans le texte.

Succinea cucullata Lk., vol. 6, p. 134, n° 1; Guadeloupe (FÉRUSSE.); mon cabinet; long. 14 l. (= 31½ mm.); larg. 9½ (= 20¼ mm.); mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève, 1 ex. (**fig. 94**) alt. 31; larg. 20½; apert. alt. 27½; distance du sommet à la commissure 15½; distance de la commissure à la base 24 mm.; angle de l'axe avec le plan apert. 55° envir. et non pas 90° comme le dit FÉRUSSE. (*Hist.* II, p. 140); 3½ tours de spire dont les premiers ressemblent à ceux de *Succinea*. Le dernier tour, grâce à sa dilatation considérable, donne à l'espèce une apparence très particulière. Il montre, au cinquième de sa hauteur, un épaulement prononcé, presque à angle droit. La columelle bordée de blanc, mais mince, laisse voir tous ses tours intérieurs jusqu'à l'apex. Le péristome est légèrement replié en bourrelet intérieur. En examinant la coquille de face, on voit que la commissure est reportée très à gauche sur l'avant-dernier tour. Pas de calus pariétal. L'ornementation se compose, sur le premier tour, d'un fin chagrinage

¹ Voir pour la première partie *Rev. suisse Zool.*, 1950, tome 57, p. 687-786, et pour la deuxième partie, *ibid.*, 1951, tome 58, p. 593-753.

à éléments orientés radialement, puis apparaissent des lignes d'accroissement irrégulières, espacées, et des plis spiraux larges et aplatis. L'ornementation devient grossière sur le dernier tour. Grâce à l'ampleur prise par celui-ci les plis spiraux semblent être arrangés en séries obliques. Ils restent cependant perpendiculaires aux lignes d'accroissement. Sur l'épaule l'ornementation spirale est invisible. Les premiers tours sont jaune orangé, le dernier



Fig. 94

brun clair, presque blanc sur le sommet des plis où le périostacum est corrodé. L'ouverture est grise intérieurement, laissant voir par transparence la couleur externe.

Cette espèce de Lk. a reçu antérieurement le nom de *Bulimus patula* donné par BRUG. (*Encyclop.*, n° 15); ce nom spécifique doit lui être restitué par raison de priorité mais dans le genre *Amphibulima* (PILSBR., ser. 2, vol. 12, p. 234, pl. 61, figs. 14-19); les figures données par FERUSSAC (*Hist.*, pl. 11, figs. 14-15) sont très voisines de l'exemplaire de Lk., tandis que la fig. 16 montre un épaulement beaucoup plus accentué. D'après FISCHER (*J. de Conch.*, 1874, p. 141) et PILSBRY (*loc. cit.*) il est certain que la ressemblance de cette espèce avec *Succinea* est le fait d'une simple convergence et que l'espèce fait partie de la famille des *Bulimulidae* sous fam. des *Amphibuliminae* (THIELE, p. 666). La distribution de l'espèce semble se limiter à la Guadeloupe, à la Dominique, à St-Kitts et Saba.

Auricula midae Lk., p. 137, n° 1; Indes orient. et Moluques; mon cabinet; environ 4 p. (= 108 mm. ?); mss. 3 ex. — Coll. Lk.

Genève: 1 ex. (**fig. 95**) de 74 de haut¹, 45 de larg.; alt. apert. 56 mm.; 6 tours de spire. Notre ex., qui n'atteint pas la dimension de celui mesuré par Lk., a par contre exactement les mêmes particularités que l'ex. figuré dans l'*Encyclopédie*, pl. 460, fig. 6 *a-b*, excepté pour le sommet de la spire qui, fortement corrodé, a été complétée dans le dessin. Cette coquille, si caractéristique, a les tours couverts de granulations fortes, arrondies et régulièrement disposées en séries spirales. Le dernier en possède aussi dans sa partie supérieure, plus bas ils s'atténuent fortement. Il existe une varice située à un demi-tour de l'ouverture. Le péristome est très épais, surtout dans la moitié inférieure. La columelle porte un pli inférieur peu développé, ascendant; au-dessus un second pli en forme de forte lamelle transverse s'enfonce profondément dans l'ouverture. Extérieurement la columelle se replie en un robuste bourrelet calleux sur l'ombilic. La surface de ce calus est granuleuse. Sur la paroi pariétale le cal. revêt l'aspect d'une arête mousse, épaisse et porcelanée, qui rejoint la commissure. L'épiderme, presque partout conservé, est d'un brun marron foncé. Cette espèce, qui a occupé des places très diverses dans la classification, fait actuellement partie du genre *Ellobium* avec la désignation spécifique *aurismidae* L. (THIELE, p. 468).



Fig. 95

Auricula judae Lk., p. 137, n° 2; Indes orientales; mon cabinet; long. 2 p. 3 l. (= 65 mm.); mss. 3 ex. — Coll. Lk. Genève: néant. Dans la coll. Delessert aucun ex. ne peut être attribué à Lk. car aucun n'atteint la dimension indiquée.

Auricula sileni Lk., p. 138, n° 3; Guyane, Antilles; mon cabinet; longueur 18-19 l. (= 40-42 mm.); mss. 2 ex. — Coll. Lk.

¹ Les exemplaires de notre collection varient pour la hauteur entre 93 et 74 mm.

Genève, 1 ex. Ainsi que DESH. le fait remarquer (in LK., *An. s. Vert.*, 2^{me} édit., vol. 8, p. 325 et 329), la synonymie de LK. renvoie, pour son *A. sileni*, à deux espèces différentes; d'une part aux figs. de LISTER, pl. 1058, fig. 9; MART. et CHEM., 1^{re} édit., pl. 43, figs. 447-448; *Encyclopédie*, pl. 460, fig. 4 a-b; ces trois citations représentent une seule et même espèce avec un dernier tour à péristome contracté en son milieu (**fig. 96 b**). La coll. Lk. ne con-



Fig. 96

tient pas d'ex. de cette forme. D'autre part LK. renvoie à BORN (*Mus. Caesar.*, pl. 9, fig. 3, 4), (**fig. 96 a**) représentant une espèce à péristome externe non contracté, à dernier tour ventru et, à la page 140, sous le n° 8 et le nom de *Auricula caprella*, aux figs. 1701 et 1702 de MART. et CHEMN., 1^{re} édit. C'est certainement la même espèce que celle figurée par BORN (*loc. cit.*). La Coll. Lk. renferme un ex. de cette forme; il mesure: alt. $45\frac{1}{2}$, larg. 25, alt. apert. 28; lat. apert. 17 mm.; tours de spire, $5\frac{1}{4}$; c'est une coquille ovale, pointue à l'apex, et à tour ultime ventru; déprimée dorso-ventralement; à croissance rapide. La suture, peu profonde, submarginée, est blanche. Ouverture régulièrement ovale, allongée. Péristome blanc, étroit et réfléchi extérieurement. Columelle largement repliée sur l'ombilic et formant une forte dent columellaire peu ascendante. Calus pariétal imperceptible. Premiers tours finement chagrinés axialement, puis munis de lignes d'accroissement

de plus en plus irrégulières. Le dessus du dernier tour montre des malléations longitudinales moins accentuées vers la base. La spire est de couleur brune, un peu violacée. Le dernier tour est orné de bandes longitudinales d'un brun foncé, onduleuses ou même anastomosées. Leurs intervalles sont plus clairs ainsi que l'intérieur de la bouche. Le test est mince et léger.

Ces deux espèces, confondues par Lk., ne sont ni l'une ni l'autre des Auricules. Celle décrite ci-dessus est actuellement désignée comme *Plechocheilus auris silenii* (Born) (**fig. 96 a**); elle habite, d'après PILSBRY (vol. 10, p. 65, pl. 22, figs. 57-58), les Antilles, l'île St-Vincent. La seconde forme, non renfermée dans la coll. Lk., est l'*Eudolichotis glabra* (Gmel.). (**fig. 96 b**, de la coll. Deless) elle habite également les Antilles, la Trinité, etc.

Auricula leporis Lk., p. 138, n° 4; Madagascar (BRUGUIÈRES); mon cabinet; long. 20 l. (= 45 mm.); mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève, 1 ex. (**fig. 97**), alt.

44; larg. 25; apert. alt. 29 mm.; apert. lat. 15 mm. Coquille mince, légère, spire pyramidale à apex pointu, suture superficielle légèrement crénelée. Cinq tours peu convexes, dont le dernier se dilate fortement à sa base, formant une ouverture à plan presque parallèle à l'axe, obliquement auriforme. Le péristome, fortement évasé sur tout son pourtour, est presque



Fig. 97

droit à l'extérieur, largement réfléchi inférieurement en forme de gouge. Columelle réfléchi, mais laissant subsister un ombilic étroit, circonscrit par un aplatissement prononcé de la base du dernier tour. La columelle porte intérieurement un bourrelet dentiforme. Apex et second tour finement ornés de lignes spirales et axiales formant un élégant grillage. Sur les tours suivants l'ornementation se transforme en un chagriné à éléments plutôt axiaux, les lignes spirales disparaissant presque totalement. Le fond de la coquille

est d'un blanc légèrement crème, des taches plus foncées, disposées en flammes longitudinales disjointes, recouvrent tous les tours. Une fascie spirale brune court au-dessus de la carène basale et une seconde fascie brune, étroite, émerge de la perforation ombilicale. Péristome blanc, porcelané. Cavité aperturale laissant voir par transparence les taches externes.

Cette espèce a été figurée par DELESSERT, pl. 28, fig. 7; la longueur est la même que celle de notre ex. mais la figure est cependant plus large et la gouge basale encore plus prononcée. La coll. Moricand en renferme une cinquantaine d'ex. provenant de Bahia (Brésil), dont les dimensions sont plus faibles et la coloration très variable. Il s'agit certainement du *Bulimus auris leporis* Brug. (*Encyclop.*, p. 346). PILSBRY (vol. 11, p. 190), classe l'espèce, vu l'ornementation caractéristique de ses tours apicaux, dans les *Drymaeus*, sous le nom de *Drym. (Zaplagius) auris leporis* (Brug.). La provenance donnée par LK. est inexacte; cette espèce vit au Brésil, surtout dans les régions de Rio et de Bahia.

Auricula felis Lk., p. 138, n° 5; Grandes Indes et mers du Sud (?); mon cabinet; longueur 11 l. (= $24\frac{3}{4}$ mm.); mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève, 1 ex. (**fig. 98**)



Fig. 98

avec une étiquette portant un n° 139 plus un L. Alt. $25\frac{1}{4}$; larg. 16; alt. apert. 19 mm. Il s'agit du *Bulimus auris felis* Brug. et de l'*Auricula felis* Lk. de l'*Encyclopédie*, pl. 460, fig. 5 a-b, presque identiques à notre ex. mais un peu plus grandes. C'est une coquille de 6 tours, à spire largement et régulièrement conique. Suture simple, superficielle, accompa-

gnée d'un mince liseré brun foncé sur le dernier tour; celui-ci montre un épaulement sur sa périphérie. La surface est lisse ou faiblement malléée, probablement par le fait de l'usure; la région située en arrière du péristome ainsi que la paroi pariétale, mieux protégées, montrent une surface nettement décussée par des lignes spirales en creux, faiblement onduleuses. On peut en compter une

quarantaine sur la paroi pariétale. Les lignes d'accroissement sont obsolètes. Le péristome montre une faible courbure à la commissure puis descend verticalement; sa partie inférieure est semi-circulaire. La columelle est très large, elle se rabat sous forme d'un bourrelet sur un ombilic imperceptible mais circonscrit étroitement par une faible arête. L'armature buccale est composée de 4 dents: 1^o une labiale sous forme de bourrelet péristomien interne, elle s'étend sur la moitié de ce dernier, son arête est nettement crénelée; 2^o à la base de la columelle, une forte lamelle bifide prend naissance sur le bord externe et s'enfonce en montant dans l'ouverture; 3^o à la limite de la paroi pariétale une forte lamelle, élevée, s'introduit dans la bouche, mais presque horizontalement. Enfin, 4^o, vers la commissure, une petite dent verticale presque ponctiforme. La limite du cal pariétal est concave. Vue de dos la coquille est fauve avec un large bourrelet péristomien plus clair. Le péristome est blanc jaunâtre ainsi que l'intérieur de la bouche. Dans la nomenclature actuelle l'espèce porte le nom de *Cassidula* (*Cassidula auris felis* Brug.). Nous en possédons plusieurs spécimens, que nous tenons de SEMPER; ils proviennent de Singapour et sont presque exactement semblables à l'exemplaire de la Coll. Lk.

Auricula bovina Lk., p. 139, n^o 7; N^{lle}-Hollande et N^{lle}-Calédonie; mon cabinet; long. 2 p. 10 l. (= 76 mm.); mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève, 1 ex. (marqué d'un L) mesurant 73½ de longueur; largeur 31; apert. alt. 35½; apert. lat. 21 mm. (**fig. 99**). Coquille bulimiforme, allongée, composée de 7½ tours peu convexes, à suture accentuée. Dernier tour déprimé dorso-ventralement et à suture terminale faiblement ascendante. Ouverture piriforme, pointue en haut et largement arrondie à la base. Labre mince, non réfléchi, blanc. Columelle peu excavée, obstruant l'ombilic, munie



Fig. 99

d'une dent noduleuse oblique et d'un calus pariétal épaissi en son milieu par une dent peu prononcée. Cavité aperturale jaune orangée. Tours embryonnaires régulièrement ponctués. Ornementation des autres tours presque essentiellement longitudinale. Les lignes spirales espacées sont perceptibles sur les trois derniers tours, donnant à la surface une apparence mallée régulière. L'épiderme est brun marron foncé, avec des bandes alternativement plus claires dans le sens longitudinal et transversal.

Cette coquille est classée maintenant dans les *Bulimulidae* du genre *Placostylus*. C'est le *Plac. fibratus* Martyn, var. *bovinus* Brug. Son habitat s'étend sur la région de la N^{lle}-Calédonie (PILSBRY, vol. 13, p. 42, pl. 20, fig. 41).

Auricula caprella Lk., p. 140, n^o 8; habitat ?; mon cabinet; longueur 21 l. (= 47 mm.); mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève, ne contient pas d'ex. sous ce nom, mais nous avons vu, sous le n^o 3 de ce même genre, que Lk. avait confondu deux espèces différentes sous le nom de *Aur. sileni*. En réalité, l'ex. de Lk. que nous possédons sous ce nom est le *Plecochilus auris sileni* Born.

Auricula dombeyana Lk., p. 140, n^o 11; Pérou (DOMBEY); mon cabinet; longueur près de 16 l. (= 35 mm.); 2 ex. — Coll. Lk.,

Genève. 2 ex. (**fig. 100 a et b**) mesurant tous deux 34½ mm. de long.; 18½ de large; alt. apert. 23½; lat. apert. 13 mm. Ces ex. portent une petite étiquette n^o 141 et une lettre L. Comparés à la figure de l'*Encyclopédie*, pl. 459, fig. 7 (*Conovulus bulimoides*), ils sont à peu près identiques, seul le pli columellaire est trop marqué. Le nom spécifique *dombeyana*



Fig. 100

fut donné par BRUG. Il s'agit d'une espèce très semblable d'apparence à certaines Limnées, elle fait partie de la famille des *Chiliniidae*; *Chilina dombeyana* Brug. (THIELE, p. 472). Au sujet de

l'habitat, d'ORBIGNY, *Voyage Amér. mérid.*, p. 333, pense que l'espèce ne dépasse pas La Plata, au N. du 32° lat. et ne doit pas vivre au Pérou (?).

Auricula nitens Lk., p. 141, n° 13; Guadeloupe; mon cabinet; longueur 5 lignes et demie (= 12 mm.); mss. 8 ex. — Coll. Lk. Genève, 9 ex. (**fig. 101**) dont les dimensions varient entre 10¼ et 13 mm. pour la hauteur et 6½-8 mm. pour le diamètre. Ils sont



Fig. 101

accompagnés d'une étiquette de R. Lk. C'est une espèce de couleur marron clair, luisante. La spire est courte, conique, elle se compose de 6 tours très peu convexes. La suture, généralement peu marquée, serrée, est bordée d'un liseré plus clair; celle du dernier tour est flexueuse et crénelée. L'ouverture dépasse la spire d'un tiers. Elle est allongée, étroite, resserrée en haut. Le péristome est simple mais il porte intérieurement, dans sa partie médiane, un épaississement blanchâtre, perpendiculaire à son bord, en forme d'arête, s'enfonçant de quelques millimètres et se terminant brusquement. La partie columellaire est renversée sur l'ombilic, elle se continue par un bourrelet, puis par un calus pariétal sinueux nettement épaissi vers la commissure. L'armature columellaire se compose de trois dents, une inférieure oblique, ascendante, peu marquée, une médiane en lame fortement prononcée mais moins oblique, enfin une troisième dent épaisse, sub-horizontale, court parallèlement à l'épaississement du labre. La couleur intérieure est d'un gris bleuâtre. L'ornementation des premiers tours se compose d'un certain nombre de lignes spirales qui se résolvent, sous la loupe, en séries de ponctuations. Chez les individus les mieux conservés

cette ornementation se retrouve encore en dessous de la suture du dernier tour. Celui-ci porte des lignes d'accroissement peu marquées. Il s'agit de *Tralia (Tralia) pusilla* (Gmel.) (THIELE, p. 466), désignation spécifique qui, par raison d'antériorité, doit remplacer

celle de *nitens* Lk. Sa répartition semble se limiter aux Antilles. Cependant des ex. provenant du Sénégal ont été déterminés *nitens* par PFEIFFER dans les collections Brot et Moricand, à Genève.

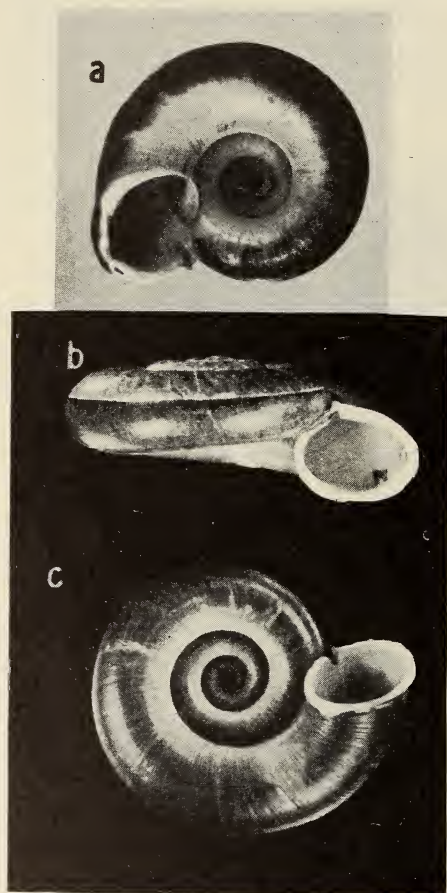


FIG. 102

Cyclostoma planorbula Lk., p. 145, n° 1; Sénégal?; mon cabinet; diam. 19 l. (= $42\frac{3}{4}$ mm.); mss. 2 ex. — Coll. Lk. Genève. Un seul ex. était contenu dans la coll. (fig. 102 a). Il est accompagné d'une étiquette d'écriture inconnue « *C. planorbula* Sénégal n° 1 »; son diam. max. est de 24 et sa hauteur de 13 mm. Il ne s'agit donc pas du type de Lk. Sa spire n'est pas planorbique et son ombilic, bien que largement ouvert, ne ressemble pas à celui figuré dans l'*Encyclopédie*, pl. 461, fig. 3 a-b, pas plus que son labre qui est simple et réfléchi en un bourrelet

intérieur péristomien. Les trois premiers tours de spire sont blancs bleuâtres. Le dernier est flammé de brun en dessus, uniformément brun en dessous, ménageant autour de l'ombilic une large zone blanche. Par contre, dans la Coll. Delessert se trouve un ex. déterminé *Pterocyclos planorbulus* Lk., provenant de la région indo-

malaise, sans indication précise. Cette coquille (fig. 102 b-c) a la dimension de celle donnée par Lk. ($42\frac{3}{4}$ mm.); elle correspond exactement, par sa forme, à la fig. de l'*Encyclopédie* (*loc. cit.*). Sans pouvoir l'affirmer, je pense que cet ex. est le type de Lk. introduit par erreur dans la coll. Delessert¹. Sa spire est planorbique, son ombilic très ouvert. L'ouverture est circulaire; le péristome, double, est réfléchi extérieurement; le feuillet intérieur est droit, presque tranchant, l'étroit intervalle qui sépare les deux bords est strié concentriquement. A la commissure, le labre externe s'étale en une petite languette triangulaire détachée de l'avant-dernier tour; tandis que l'intérieur du labre est sectionné par une fente en forme de V aigu formant le prolongement du raphé de la suture. Cette dernière est profonde, large, dépourvue d'épiderme, striée axialement. Le bord externe du raphé sutural est distinctement crénelé et légèrement relevé. Ce caractère rapprocherait notre coquille de l'espèce de SMITH, *Crossopoma bathyraphe*, mais d'autres caractères l'en excluent. Vers l'ouverture, la suture descend au-dessous de la périphérie. Dans la moitié supérieure des tours l'ornementation est axiale avec des malléations irrégulières, sans trace de stries spirales (tandis que l'ex. décrit premièrement en possède de très nettes). La moitié inférieure ne montre que des stries d'accroissement, serrées, régulières. La coquille est irrégulièrement flammée de brun clair en dessus. La périphérie est entourée d'une étroite bande spirale blanche, à laquelle est accolée une bande marron foncé, sans limite inférieure nette; elle passe à une teinte fauve s'éclaircissant autour de la région ombilicale. Intérieurement l'ouverture est blanc bleuâtre, laissant apercevoir par transparence la fascie brune périphérique. Les dimensions sont les suivantes: diam. max. $42\frac{3}{4}$; diam. min. 34; alt. apert. (avec la languette) 16; diam. apert. $15\frac{1}{4}$ mm.; nombre de tours $5\frac{1}{2}$; le plan apertural fait avec l'axe un angle de 35 degrés environ. Dans l'*Encyclopédie*, pl. 461, la fig. 3 a montre une dimension exactement semblable à celle de notre ex., par contre un peu supérieure dans la fig. 3 b.

L'identification de cette espèce a subi des interprétations très

¹ Cette supposition me semble confirmée par PETIT, *Journ. de Conch.*, vol. I, 1850, p. 48, qui dit avoir vu dans la Coll. Lk. en possession de M. DELESS., un ex. de l'esp. ayant 42 mm. de diam. Ce serait, selon PETIT, la même esp. que celle de Sow., *Thes. Cyclost.*, pl. 25, fig. 83, mais non pas fig. 85. Cette dernière serait un *C. cornu venatorium* Ch.

diverses selon les auteurs. Les figures de REEVE (*Pterocyclos*, pl. I, fig. 3 *a-b*) sont les plus semblables à notre type présumé. La figure de KOBELT (in TIERREICH, *Cyclophoridae*, fig. 20) qui n'est qu'une copie de Sow. (*Thesaur. Cyclost.*, p. 110, pl. 25, fig. 83) ne donne qu'une idée inexacte de la forme du péristome et de sa languette. Bien que notre ex. montre une suture munie d'un raphé limité par des crénelations, il ne semble pas qu'il puisse s'agir de *C. batyraphe* Smith car sa spire est plus élevée, sa taille plus faible; en outre SMITH (*Proc. zool. Soc.*, 1878, p. 498, fig. 3) indique comme couleur de la base du test une teinte olivâtre jaune qui ne se retrouve nullement dans notre ex.

L'habitat, Sénégal, donné avec doute par Lk., est certainement inexact. C'est une espèce indo-malaise, peut-être du Bengale (Sow., *loc. cit.*), probablement de Sumatra. KOBELT (*loc. cit.*) et THIELE (p. 97) citent l'espèce sous le nom de *Crossopoma planorbulum* (Lk.). Notre ex. est malheureusement dépourvu de son opercule.

Cyclostoma sulcata Lk., p. 144, n° 4; habitat; mon cabinet; diam. de base 15 l. (= $33\frac{3}{4}$ mm.); mss. 2 ex. — Coll. Lk, Genève, 2 ex. (**fig. 103 1 et 2**): n° 1, diam. $33\frac{3}{4}$; diam. min. 28; alt. 31; apert. alt. 18; apert. diam. $17\frac{1}{2}$ mm.; $5\frac{1}{2}$ tours. N° 2: diam. max. 31; diam. min. 24; alt. 29; apert. alt. 18; apert. diam. 17 mm.; $5\frac{1}{2}$ tours. Le n° 1 est l'ex. figuré par DELESSERT, pl. 29, fig. 9 *a-c* et CHENU, pl. 1, fig. 9. Coquille turbinée, à sommet pointu, tours bombés, suture superficielle, dernier tour dilaté. Ouverture grande, en pavillon, sub-circulaire, non échancrée. Péristome simple, réfléchi à l'extérieur sur tout son parcours, seul le point de soudure avec l'avant-dernier tour diminue sa largeur. Omphale de 4 mm. de diamètre, ne laissant voir que les derniers tours. Test uniformément blanc-crème, mat. Les deux premiers tours sont lisses, les suivants sont ornés de côtes spirales, ordinairement une côte forte suivie d'une plus faible. Les premiers tours, striés, montrent environ 8 lignes spirales. Le dernier, sur tout son pourtour, en possède environ 45. Les lignes d'accroissement sont visibles surtout près des sutures. C'est une coquille très légère. Le nom de *sulcata* donné à l'espèce par Lk. est devenu caduc, parce que déjà employé par DRAPARNAUD pour un autre *Cyclostoma* complètement différent. Le nom adopté est celui de SOWERBY, *Cyclostoma calcareum*. L'espèce fait partie du genre *Tropidophora*

Troschel. Les auteurs consultés sont muets ou évasifs sur l'habitat de l'espèce; on cite généralement la côte de Mozambique ou la



FIG. 103

région du lac Nyassa; PETIT, *J. d. Conch.*, vol. 1, 1850, p. 49, indique Madagascar.

Cyclostoma unicarinata Lk., p. 144, n° 5; Madagascar; mon cabinet; avec une var. plus petite, transversalement fasciée de brun; diam. de la plus grande 14 l. (= 31½ mm.); mss. 2 ex. — Coll. Lk. Genève, 2 ex., n° 1 (fig. 104, n° 1) diam. 31; diam. min. 28; alt. 31½; apert. alt. 20; apert. lat. 17½ mm.; 5½ tours fortement convexes. Coquille turbinée, pointue, à tours munis, à partir du 3^{me}, d'une carène principale périphérique, fortement accentuée en lame placée dans le prolongement de la suture. On remarque cependant, en arrière du péristome, un léger fléchissement de la suture sous la carène. Au-dessus les tours portent à peu près 10 côtes spirales obsolètes; en dessous ces spires sont à peine visibles sauf autour de l'ombilic ou l'on en compte 14 bien développées. L'ombilic, de 4 mm. environ de diamètre, est en partie masqué

par le repli du bord columellaire. Les lignes d'accroissement, serrées, sont surtout visibles de part et d'autre de la carène. Le péristome intérieurement blanc est largement évasé en pavillon surtout à l'extérieur et en bas. La forme de l'ouverture est subcirculaire, un peu anguleuse à la commissure où la portion pariétale du labre

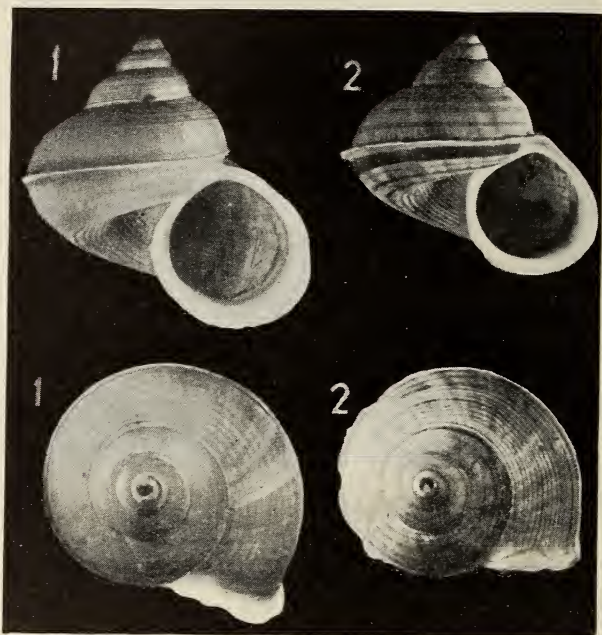


FIG. 104

forme un mince calus. Extérieurement le test a les deux premiers tours blancs, les suivants deviennent jaune citron et la moitié terminale du dernier tour est jaune violacé. La carène périphérique, blanche, est bordée de violet. La cavité est d'un blanc violâtre, laissant transparaître la teinte extérieure.

Le n° 2 (**fig. 104, n° 2**) variété citée par Lk., est plus petite: diam. $26\frac{1}{2}$; diam. min. 24; alt. apert. 16; diam. apert. $14\frac{1}{2}$ mm. Les tours sont au nombre de $5\frac{1}{2}$; la suture terminale n'est pas tombante. Le péristome est plus nettement auriculé à la commissure; la carène périphérique est formée d'une lamelle blanche tranchante. Les côtes spirales recouvrent toute la coquille. Sur le der-

nier tour on en compte 20 au-dessus et 40 environ au-dessous de la carène. La couleur de fond, jaunâtre, livide, est interrompue par des bandes spirales irrégulièrement marquées et coupées de nombreuses zones longitudinales. Ces bandes spirales sont au nombre de 3 ou 4, supracarénales et autant en dessous de la carène. La première de celles-ci est la plus accentuée. Les deux ex. de Lk. sont dépourvus de leurs opercules.

Ed. FISCHER (*J. de Conch.*, 1949, p. 51) a figuré (pl. 3, figs. 53-56), un ex. presque exactement semblable à notre n° 1. Il ramène l'espèce lamarckienne au rang de *var.* de *Tropidophora tricarinata* Müll. L'habitat général, Madagascar, a été précisé pour un des ex. du Muséum de Paris; c'est la Côte orientale, dans les bois entre Fenerive et Antola (PERRIER DE LA BATHIE).

Cyclostoma obsoleta Lk., p. 144, n° 7; Madagascar; mon cabinet; diam. environ 14 l. (= 31½ mm.); mss. 2 ex. — Coll. Lk. Genève, 2 ex., n° 1 (**fig. 105, n° 1**) Diam. 30½; diam. min. 23½;

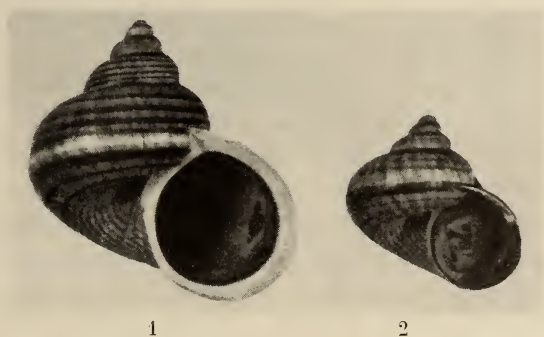


FIG. 105

alt. 31; apert. alt. (av. péristome) 20; apert. diam (av. périst.) 17 mm.; 6 tours. N° 2 (**fig. 105, n° 2**) Diam. 20½; diam. min. 16¾; alt. 19; apert. alt. 19; apert. diam. 10½ mm. Cet ex. encore jeune est dépourvu de péristome mais muni de son opercule. 5½ tours. Coquille turbino-trochoïde, pointue, tours convexes, suture marquée, simple, non marginée, dernier tour très grand chez l'adulte. Le n° 1 montre un péristome évasé à angle droit, en pavillon de 3 mm. de large environ, muni d'une petite auricule à la commissure qui dépasse la périphérie. La columelle, plus étroite à sa base, se

réfléchit en masquant une partie de l'ombilic sans s'y appliquer. La portion pariétale du péristome forme un bourrelet blanc. Ombilic de 3 mm. env. de diam. Premiers tours lisses, d'un blanc sale. Sur les suivants les deux systèmes d'ornementation, dont l'axial est de beaucoup le plus prononcé, produisent une malléation obso-lète. Au-dessus de la périphérie se trouvent environ 11 côtes spirales faibles. La portion périombilicale porte par contre des côtes spirales très nettes, treillissées, au nombre de 19 environ en arrière du péristome. La coloration de fond, d'un gris bleuâtre, est interrompue par des bandes spirales, 5 sur le tour pénultième, 12 environ au-dessus de la périphérie du dernier tour et 4 au-dessous. La péri-phérie est marquée par une zone spirale blanche plus large. Il n'y a pas de carène appréciable. Intérieur d'un brun violâtre subtrans-parent; péristome blanc. Opercule presque circulaire, faiblement anguleux sous la commissure, marqué extérieurement d'une zone spirale brune ainsi que le nucléus.

C'est notre ex. n° 1 qui a été figuré très exactement par DELES-SERT, pl. 29, fig. 11 et par CHENU, pl. 1, fig. 11. Cependant la colora-tion ne rend pas compte de la présence d'un voile livide, étendu sur la portion terminale du dernier tour.

FISCHER, *Journ. de Conchyliol.*, 1948, p. 54, considère comme variété de *Tropidophora tricarinata* Müll. l'espèce de LK. Il diffé-rencie cette var. du *Cycl. obsoletum* de Lk. in REEVE, *Icon.*, pl. IV, fig. 18, et la considère comme étant la var. *consanguinea* Sow. L'habitat n'a pas été précisé à l'intérieur de Madagascar. PETIT, *J. Conch.*, 1850, vol. I, p. 42, donne le *Cycl. madagascariense* Gray comme synonyme.

Cyclostoma rugosa LK., p. 145, n° 8; habitat ?; mon cabinet; diamètre 11 l. (= $24\frac{3}{4}$ mm.); mss. 8 ex. — Coll. Lk. Genève, 1 ex. (**fig. 106**) Diam. 24; diam. $20\frac{1}{2}$; alt. 24; apert. alt. 15; apert. diam. $13\frac{1}{2}$ mm. $5\frac{1}{2}$ tours. Coquille turbinée, à tours peu bombés, sauf le dernier ventru et très convexe en dessous. Premiers tours lisses ou faiblement granuleux, les suivants sont décussés par des côtes spirales, 18 sur le pénultième et 34 environ en arrière du labre, jusqu'à la région périombilicale. La côte spirale marquant la péri-phérie est légèrement plus accusée. L'ombilic se creuse brusque-ment en un entonnoir profond, délimité par une côte plus forte et suivie d'environ 12 côtes. L'ornementation axiale est marquée

par de très fines lignes, visibles surtout dans les intervalles des côtes spirales. Ces lignes délimitent des espaces alternativement blancs et bruns clairs, donnant à la coquille une teinte générale blanc jaunâtre sale. Le péristome, réfléchi presque à angle droit, n'est pas large, cependant il se développe sur la région ombilicale en un processus auriforme bien net, un peu versant dans l'ombilic;

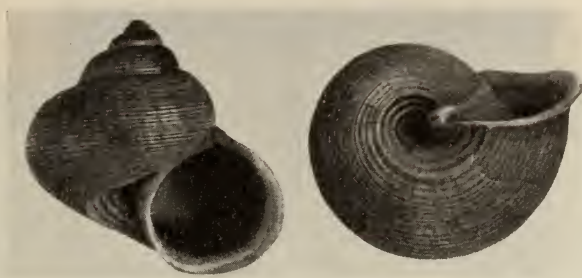


FIG. 106

le calus pariétal, à limite extérieure concave, est mince. La forme de l'ouverture est subcirculaire, peu anguleuse à la commissure. Cette coquille est figurée par DELESSERT, pl. 29, fig. 7 a-c et CHENU, pl. 1, fig. 7 a-c, de façon satisfaisante; cependant la teinte rosée n'existe plus et sur l'ombilic l'élargissement auriforme de la fig. 7 c est exagéré. PFEIFFER, in MARTINI et CHEMN., *Cyclost.*, vol. I, n° 145, considère l'espèce de LK. comme un synonyme ou une var. de *C. cinctum* Sow. L'habitat donné par les auteurs: Indes orientales, reste vague, et à ma connaissance n'a pas été précisé. PETIT, *J. Conch.*, 1850, vol. 1, p. 41, indique avec doute l'île Maurice.

Cyclostoma interrupta Lk., p. 145, fig. 10; mon cabinet; habitat ?; long. $7\frac{1}{2}$ l. (= $15\frac{3}{4}$ mm.); larg. 8 l. (= 18 mm.); mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève, 2 ex. Parmi les deux dimensions données par Lk. il convient de signaler que la longueur est très probablement inexacte; en effet, parmi tous les ex. que nous possédons la longueur (alt.) est toujours supérieure à la largeur. De nos deux ex. le n° 1 (fig. 107, n° 1) porte à l'intérieur un S qui indique qu'il provient de la Coll. Solier et non pas Lk.; il mesure alt. 25; largeur $20\frac{1}{2}$ mm. Le n° 2 (fig. 107, n° 2) porte un n° 10 caractéris-

tique et un L. (Lk.); dimensions: alt. $21\frac{1}{2}$; diam. $18\frac{1}{2}$; diam. 14; alt. apert. (avec le périst.), $12\frac{1}{2}$; lat. apert. $11\frac{3}{4}$ mm.; 5 tours de spire (le premier manque). Coquille turbinée, allongée, à tours très bombés, le dernier renflé, suture profonde, premier tour postembr. brun violet, strié longitudinalement par des côtes serrées, minces,

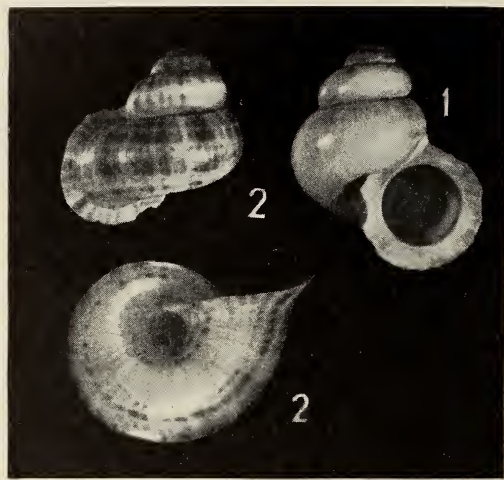


FIG. 107

presque lamelleuses près des sutures. Intervalles occupés par des malléations obsolètes. Sur les tours suivants les lignes d'accroissement, très serrées, sont peu marquées, la surface est alors brillante; les lignes spirales, presque invisibles, sont distantes. La couleur de fond est blanc jaunâtre avec des flammes fauves clair, interrompues par des zones spirales larges, au nombre d'une dizaine environ. L'entonnoir ombilical, profond, porte, en arrière du labre, environ 10 costules spirales obsolètes. Ouverture subcirculaire continue. Péristome en large collerette, interrompue sur la paroi pariétale. La limite interne est marquée par un bourrelet mince, continu, porcelané, tandis que la collerette est striée concentriquement. Le plan apertural est presque vertical, il est un peu versant vers la commissure. Sur la collerette, on aperçoit, par transparence, les zones brunes extérieures. Nos ex. sont dépourvus de leur opercule. L'espèce est introduite par les auteurs dans le genre *Choanopoma*.

L'ex. que nous possédons n'est pas celui figuré par DELESSERT, pl. 29, fig. 5 et CHENU, *Ill.*, pl. 1, fig. 5¹.

D'après ADAMS l'espèce habite la Jamaïque. Nous en possédons plusieurs ex. de cette provenance, envoyés par cet auteur à MORICAND.

Cyclostoma ambigua Lk., p. 145, n° 11; habitat ?; mon cabinet; long. 7 l. (= $15\frac{3}{4}$ mm.); mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève, 1 ex.



FIG. 108

(fig. 108), alt. $17\frac{1}{2}$ (il manque environ 1 tour embryonnaire). Diam. $12\frac{1}{2}$; diam. $9\frac{1}{2}$; apert. diam. (avec la collerette) $12\frac{1}{2}$; apert. diam. (avec collerette) 11 mm.; 4 tours (+ 1 tour embryon.). Test ovoïde, conique, à tours peu bombés. Suture subcanaliculée crénelée par les costules axiales. Ouverture ovale, piriforme, à

¹ Il convient de noter à propos de ces deux auteurs qu'ils ont interverti dans leurs diagnoses et leurs explications des fig. les deux espèces *C. ambigua* Lk. et *interrupta* Lk.

grand axe oblique. Péristome large, étalé extérieurement en collerette nettement dédoublée, le bord interne porcelané blanc, émergeant. La surface formant la collerette est striée concentriquement, large en bas et extérieurement, avec une rigole triangulaire versante à la commissure. Le plan apertural est subaxial. L'ombilic étroit et profond est presque masqué par le bord columellaire. Celui-ci n'est plus composé, en passant sur la paroi pariétale, que de son rebord interne. L'ornementation externe se compose essentiellement de côtes axiales étroites, presque lamelleuses (environ 57 sur le tour pénultième). L'ornementation spirale est absente sauf une côte spirale en crête peu prononcée dans l'ombilic. La coloration est d'un blanc d'albâtre, avec des bandes spirales interrompues sous forme de petites taches rousses. On en compte huit rangées sur le dernier tour; elles sont divergentes sur l'extérieur du labre. Notre ex. a été représenté exactement par DELESSERT, pl. 29, fig. 2 et CHENU, pl. 1, fig. 2, sous le nom inexact de *Cycl. interrupta* Lk. C'est un *Annulariidae* nommé par BARTSCH (*Bull. Smitson. Inst.*, 1946, n° 192, p. 129) *Sallepoma ambiguum* (Lk.). Les nombreuses indications de localités se cantonnent sur l'île de Haïti.

Cyclostoma semilabris Lk., pl. 146, n° 12; habitat ?; mon cabinet; long. $10\frac{1}{2}$ l. (= 23 mm.); mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève, 1 ex. (**fig. 109**) (celui-ci se trouvait dans la Coll. Delessert; il est muni d'une petite étiquette collée, avec un n° 44, semblable à celle qu'on rencontre souvent chez les ex. de Lk.; en outre un n° 12 caractéristique). Alt. $24\frac{1}{2}$; diam. 14; diam. $12\frac{1}{2}$; apert. alt. $9\frac{1}{2}$; apert. diam. $7\frac{1}{2}$ mm.; 5 tours de spire (la coquille est tronquée de ses tours embryonnaires). Coquille ovale, allongée pupiforme; tours peu convexes, le dernier largement arrondi en bas, non dilaté. Sur les deux premiers tours présents les ornements spirales et axiales se croisant à angle droit sont d'importance égale. Plus bas l'ornementation spirale est presque seule visible mais ses côtes se trouvent finement crénelées à leur sommet par le système axial, imperceptible entre les rangées spirales. On compte 23 rangées spirales sur le tour pénultième et 45 environ sur le pourtour du dernier. Cette ornementation donne à la coquille un reflet soyeux. La suture superficielle est finement crénelée par le début des lignes d'accroissement. Au-dessus et en arrière du péristome,

sur 7 mm. environ, la suture s'approfondit en un canal qui sépare faiblement le péristome de l'avant-dernier tour. Ouverture ovale, anguleuse à la commissure; son plan est vertical. Le péristome est continu, simple, très faiblement réfléchi, mince, montrant cependant à la commissure deux lamelles concentriques. La partie columellaire du labre est ébréchée, il n'est donc pas possible de la décrire; il semble que l'ombilic doit être presque complètement masqué ainsi que le montre DELESS., pl. 29, fig. 1 b. Le premier tour est brun-violet foncé, les autres ont le fond blanc-jaunâtre subtranslucide. Des bandes spirales fauves se montrent, au nombre de quatre rangées, sur les premiers tours. Le dernier en possède environ 13. Elles sont disjointes et se résolvent en taches alignées en séries axiales, nettement délimitées à gauche et dégradées vers la droite. L'ouverture est blanche au bord et blanc bleuâtre intérieurement, laissant transparaître les mouchetures externes.

Notre ex. correspond exactement à celui figuré par DELESSERT, *loc. cit.* et CHENU, *Ill.*, pl. 1, fig. 1;

la teinte de fond bleuâtre est cependant exagérée, la dimension est un peu plus grande, l'apex manquant ayant été restitué.

DE LA TORRE et BARTSCH (*Bull. n° 192, Unit. Stat. Nat. Mus.*, 1946, pp. 24 et 57) ont discuté sur les vicissitudes qu'a subi l'espèce de LK. mise en synonymie de *Cyclost. swifti* Shuttleworth et *C. weinlandi* Pfr. J'ai pu, grâce à M. le professeur BAUMANN, du Musée de Berne, comparer les *C. swifti* types de SHUTTL. ainsi que ses ex. nommés *semilabris*. Ils sont très voisins d'apparence, mais leur taille est moindre et leur sculpture plus fortement axiale. Leur provenance est toujours Cuba (envois RÜGEL 1840, POEY 1854, ADAMS 1853, SCHIMPER.) et Ponce, à Porto-Rico (envoi BLAND 1853). Pour un des ex. nommé *semilabre* Shutt. (non Pfr.) la hauteur atteint 28 mm. La plupart varient entre 12 et 18 mm. (39 ex. nommés



FIG. 109

semilabre et 6 ex. nommés *swifti*). D'autre part, au vu de photographies de divers ex. de SHUTTL. et de notre type lamarckien envoyés à Mr. REHDER (1951) à Washington, celui-ci a bien voulu faire la comparaison avec les ex. vus par BARTSCH. Mr. REHDER, sans se prononcer catégoriquement, m'écrit que notre type de LK. "agrees very well with the specimens in our collection that Dr. BARTSCH had called *Chondropoma semilabre*. Similarly, the photograph of *swifti* agrees with our specimens so labelled". Des indications de BARTSCH il ressort que le type de *swifti* Shuttl. est synonyme de *semilabre* Pfr. non Lk. En comparant la fig. de *semilabre* Lk. donnée par BARTSCH (*loc. cit.*, pl. II, fig. 5) avec notre Type on remarque qu'elle est sensiblement plus trapue, le péristome beaucoup plus large et évasé; BARTSCH (p. 57) le dit double alors que le nôtre est simple, presque tranchant et non évasé, seul l'angle supérieur est légèrement lamelleux. Enfin les ornements spirales et axiales seraient d'égale valeurs, ce que ne montre pas le Type. Pour l'habitat, non précisé par LK., ce serait l'île de Haïti, si l'identification de BARTSCH est exacte. L'espèce doit prendre le nom de *Chondropoma (Chondropoma) semilabris* (Lk.).

Cyclostoma flavula Lk., p. 146, n° 13; Porto-Rico et Ténériffe (MAUGÉ); mon cabinet; long. 15 l. (= $33\frac{3}{4}$ mm.); mss. 4 ex. — Coll. Lk. Genève, 4 ex. Bien que LK. ne le mentionne pas, ces ex. se séparent en deux groupes très différents par leur taille; ils portent une petite étiquette, n° 114, collée intérieurement. Des deux plus grandes coquilles le n° 1 (**fig. 110 a**) mesure: alt. 36; diam. 14; diam. $11\frac{1}{2}$; apert. alt. 10; apert. lat. $8\frac{1}{2}$ m.; $8\frac{1}{2}$ tours. Coquille pupiforme subcylindrique, allongée; tours presque plans. Tours apicaux en cône élargi. Suture marquée au début puis devenant superficielle, filiforme, accompagnée en dessous d'une légère contraction des tours, à partir du quatrième. La base du dernier tour est également atténuée. L'ouverture est circulaire, son plan subvertical avance à sa base. Péristome droit, à bord continu, arrondi, non réfléchi, un peu épais, faiblement versant à la columelle. Cette dernière montre un bourrelet strié concentriquement, obstruant l'ombilic en fente très étroite. A la commissure le péristome s'épaissit extérieurement en un triangle dont l'angle supérieur est nettement partagé par une fente étroite verticale

(fig 110 b). L'ornementation se compose de lignes d'accroissement serrées, régulières, surtout sur les tours post-embryonnaires; ornementation spirale imperceptible. Couleur jaune un peu rosé, inégalement répartie, le dernier tour est lavé de brun-violet, autour de l'ombilic on retrouve une tache de même couleur, plus accentuée. Le bord du péristome est jaunâtre, iridescent. La cavité aperturale est couleur safran. Le

n° 2 (fig. 110 c) a les mêmes caractères, mais la tache péri-ombilicale est imperceptible; il mesure: alt. 33; diam. 11; apert. alt. $9\frac{1}{2}$ mm.; 8 tours.

Je ne saurais affirmer que c'est un de nos ex. qui a servi de modèle pour la figure de l'*Encyclopédie*, pl. 461, fig. 6, bien que les tailles concordent la striation est très exagérée; il en est de même pour la couleur dans CHENU, pl. I, fig. 17. Lk. avait déjà indiqué que son esp. était la même que l'*Helix crocea* Gmel.; le nom actuel est *Megalomastoma* (*Neopupina*) *croceum*

(Gmel.). L'habitat de Porto-Rico est confirmé par les auteurs (voir VAN DER SCHALIE, *Misc. publ. Mus. zool. Mass.* 1948, n° 70, pp. 26-30); par contre, l'indication de Lk., Ténériffe, est très probablement inexacte.

Le deuxième groupe des ex. de Lk. renferme des coquilles d'apparence très différente, surtout par leur taille. Mr. CLENCH, du Mus. of Compar. zool., a bien voulu, d'après mes photographies, m'indiquer qu'il s'agit cependant de la même espèce mais de la *var. curta* Dall. et Simpson dont KOBELT, *Cycloph. Tierreich*, ne parle pas. Les dimensions sont les suivantes: n° 3 (fig. 110, d, e, f) alt. $19\frac{1}{2}$; diam. 9; diam. 8; apert. alt. $6\frac{1}{2}$ mm.; n° 4, alt. 21; diam. 9; diam. 8; apert. alt. 7 mm.; $7\frac{1}{2}$ tours. Coquille bulimiforme, tours aplatis, séparés par une suture superficielle faiblement crénelée par les lignes d'accroissement qui recouvrent toute la



FIG. 110

coquille. L'ornementation spirale n'est perceptible que sous la suture et en arrière du péristome. La coloration, grâce à la présence d'un périostacum, est brun fauve, d'apparence prulineuse. Le dernier tour est franchement brun incarnat et l'intérieur d'un brun doré. Péristome simple, arrondi sur le bord. Omphalium perforé, petit, circonscrit étroitement par une arête spirale. VAN DER SCHALIE (*loc. cit.*, p. 27) a donné une carte de répartition de l'espèce à Porto-Rico. Dans notre cliché, la figure 110 *d* est prise à la même échelle que la fig. 110 *a*. Il en est de même pour les fig. 110 *b* et *f*.

Cyclostoma fasciata Lk., p. 146, n° 14; Saint-Domingue; mon cabinet; long. envir. 13 l. ($29\frac{1}{4}$ mm.); mss. 2 ex. — Coll. Lk.,



FIG. 111

Genève, 3 ex. (fig. 111) dont un portant le n° 14. Les auteurs accordent à CHEMN. la paternité de l'espèce sous le nom de *Helix decollata et fasciata*. Tandis que les figures de cet auteur, in MART. et CHEMN., 1^{re} éd., pl. 106, figs. 1256 et 1257, montrent des ex. presque identiques à ceux de LK., celui-ci renvoie d'autre part à l'*Encyclopédie méth.*, pl. 461, fig. 7, qui représente une coquille très différente d'aspect, probablement une autre espèce de *Cylindrella*, ou une figuration fantaisiste de *fasciata*. Comme

les ex. de MART. et CHEM. (*loc. cit.*) nos coquilles sont complètement dépourvues de leur péristome et la fascie brune-violette ne s'étend que sur les 3^{me} et 4^{me} tours. Les sutures, surtout des derniers tours, montrent une crénulation très espacée. Notre ex., marqué du n° 14, mesure 39 mm. de haut., 12 mm. de diam. max., avec 7 tours. La figure la plus complète, à ma connaissance, est celle de PHILIPPI, *Abbild. Cylindr.*, pl. 2, fig. 7, recopiée par PFEIFF, in MART. et CHEMN., 2^{me} éd. *Cylindr.*, pl. 1, figs. 5 et 6.

Cyclostoma mumia Lk., p. 146, n° 15 et vol. 7, p. 541 du supplément, où LK. dit que cette espèce est essentiellement

fossile (voir *Catal. Lk. Fossiles*, par J. FAVRE, pl. II, fig. 23, des Trachélipodes).

Cyclostoma quaternata Lk., p. 147, n° 16; habitat ?; mon cabinet; long. 9 l. (= $20\frac{1}{4}$ mm.); mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève, 1 ex. (**fig. 112**) avec une étiquette de R. LK. Coquille tronquée, à $4\frac{1}{2}$ tours; alt. 21; diam. $10\frac{1}{2}$; diam. 10; apert. alt. $12\frac{1}{2}$; apert. diam. $6\frac{1}{2}$ mm. Tours peu bombés, le dernier arrondi, légèrement atténué à la base. Suture faiblement canaliculée, crénelée en dents de scie, très serrées, par l'extrémité des lignes d'accroissement qui couvrent toute la surface des tours (154 lignes sur le dernier.) Le système spiral, bien développé également (34 côtes environ sur le dernier), se croise à angle droit avec le précédent, il est moins accentué et cancellé à la surface d'un réseau quadrangulaire extrêmement fin. Dans la région périombilicale les stries spirales sont plus prononcées, leurs extrémités se marquent par de petites denticulations à l'extérieur du péristome columellaire. Ouverture ovoïde faiblement anguleuse dans sa partie supérieure interne, détachée et légèrement tombante. Plan apertural subvertical. Péristome simple sur le bord droit et à la base, légèrement dédoublé et réfléchi à la columelle, rendu fortement anguleux, à l'extérieur de la commissure par l'arête suturale. Omphalic très étroit, en fente. Couleur uniformément blanc sale un peu transparente, jaunâtre intérieurement. C'est notre ex. qui est figuré exactement par DELESSERT, pl. 29, fig. 3, et par CHENU, pl. 1, fig. 3. C'est le *Tudora quaternata* (Lk.) pour GRAY et d'autres auteurs. L'habitat, ignoré de LK., serait africain d'après Sow., ce qui est inexact. BARTSCH, *Un. St. Nat. Mus. Bull.*, n° 192, 1946, pp. 82-87, pl. 14, fig. 13, nomme Haïti et les îles avoisinantes pour l'espèce type et



FIG. 112

quatre variétés diverses. Il en fait, sous le nouveau genre *Hispanipoma*, l'espèce *Hisp. quaternatum quaternatum* (Lk.).

Cyclostoma ferruginea Lk., p. 147, n° 17; habitat ?; long. 8 l. (= 18 mm.); mss. 3 ex. — Coll. Lk. Genève. Il n'a pas été possible de retrouver ces ex. De nombreux échantillons très semblables aux fig. de DELESSERT, pl. 29, fig. 6, et CHENU, pl. 1, fig. 3, se trouvent dans les coll. Brot et Bourguignat, provenant des Baléares et d'Algérie sous le nom de *Tudora ferruginea* Lk.

Cyclostoma decussata Lk., p. 147, n° 18; Porto-Rico (MAUGÉ); mon cabinet; long. 7 l. (= 15 $\frac{3}{4}$ mm.); mss. 4 ex. — Coll. Lk.



FIG. 113

Genève (fig. 113) 4 ex. tronqués ayant environ 16 mm. de haut; Diam 8 $\frac{1}{2}$; diam. 7 $\frac{1}{2}$; alt. apert. 6; diam. apert. 5 $\frac{1}{2}$ mm; 5 $\frac{1}{2}$ tours. L'espèce est figurée par DELESS., pl. 29, fig. 6, et CHENU, pl. 1, fig. 6, trop schématiquement pour que l'on puisse reconnaître l'ex. de LK. La fig. de PFEIFF, *Mart. et Chemn.* est une copie des précédentes et celle de REEVE, n° 149, représente une espèce différente, beaucoup plus trapue et à ouverture trop grande. L'angle de la spire est d'environ 35°. Le plan apertural est subvertical. L'ornementation est formée par l'entrecroisement des filets spiraux et axiaux. Ces derniers, très nombreux et fortement marqués, se trouvent au nombre d'environ 183 sur le dernier tour; à inter-

valles irréguliers ils prennent plus d'importance, leurs sommets sont alors de couleur plus claire, presque blancs, et leur point de départ, sous la suture, produit une crénulation plus accentuée, d'apparence papilleuse. Les filets spiraux (environ 35 à 40, sur le pourtour du dernier tour), se remarquent surtout par le renflement blanchâtre qu'ils produisent à leur croisement avec le système axial. Un filet spiral plus accentué marque indistinctement la périphérie. L'ouver-

ture est presque circulaire, faiblement anguleuse à la commissure, détachée du tour pénultième. Le péristome élargi, évasé extérieurement, est double. La partie intérieure, faiblement évasée et saillante, est mince, claire; l'extérieure forme une collerette étroite réfléchie et un peu sinueuse sur son bord; diminuant de largeur à la columelle et à la commissure où elle est maculée de taches brunes par les fascies spirales externes. L'ombilic, peu masqué par la columelle, est étroit, circulaire et profond. La couleur varie du fauve clair au brun-violet suivant les ex. On remarque chez les plus foncés environ 10 bandes spirales brunes presque continues. D'autres ex. montrent ces fascies interrompues verticalement; elles se résolvent alors en bandes arrangees en petits chevrons bruns. Les tours post-embryonnaires persistants sont bruns foncés ainsi que l'intérieur de la cavité. Un des 4 ex. porte un opercule subcirculaire, très mince; la surface externe est munie d'une spirale crétacée très fragile, à paroi élevée, inclinée fortement vers le nucléus. Elle se compose de $4\frac{1}{2}$ tours. Nucléus subcentral. La face interne est plane, seule la trace de la spire est opaque, crétacée; le reste est presque transparent.

Nous avons reçu du Nat. Mus. of Washington, sous le nom d'*Annularia decussata* (Lk.) un ex. pour comparaison avec nos types; il fut récolté à Porto-Rico, près de Darado, par BARTSCH; il est presque identique à l'ex. le plus coloré de Lk. VAN DER SCHALIE (*Miscellan. public. of Univ. Michig.* 1948, n° 70, p. 31, pl. 2, fig. 3) donne, sous le nom de *Licina decussata* (Lk.), la répartition de l'espèce dans l'île de Porto-Rico; il en signale la variabilité selon la sécheresse des régions.

Cyclostoma lineolatum Lk., p. 147, n° 19; Antilles; mon cabinet; long. $6\frac{1}{2}$ l. (= 14 mm.); mss. 14 ex. — Coll. Lk. Genève. 11 ex. dont 9 munis de leur apex mais tous dépourvus d'opercule, accompagnés d'une étiquette de R. Lk. Dimensions du plus grand ex. (**fig. 114 a-b**); alt. $15\frac{1}{2}$; Diam. $7\frac{1}{2}$; diam. $6\frac{1}{2}$; apert. Diam. 6; apert. diam. 4 mm.; $7\frac{1}{2}$ tours (avec l'apex). N° 2 (**fig. 114 c**) (petit, avec apex); alt. 13; Diam. 8; apert. alt. 5 mm.; $6\frac{1}{2}$ tours. Coquille oblongue conique à tours nettement bombés, suture finement crénelée. L'ornementation, contrairement à ce que dit PFR. dans sa diagnose, est essentiellement axiale, se composant de costules larges, basses, à arêtes arrondies, très serrées (143 env.

sur le dernier tour). L'ouverture, à plan subvertical et à grand axe oblique, est grande, ovoïde; angle commissural peu aigu. Péristome largement évasé, étroit, surtout vers la columelle, presque tranchant, continu et légèrement détaché de l'avant-dernier tour.

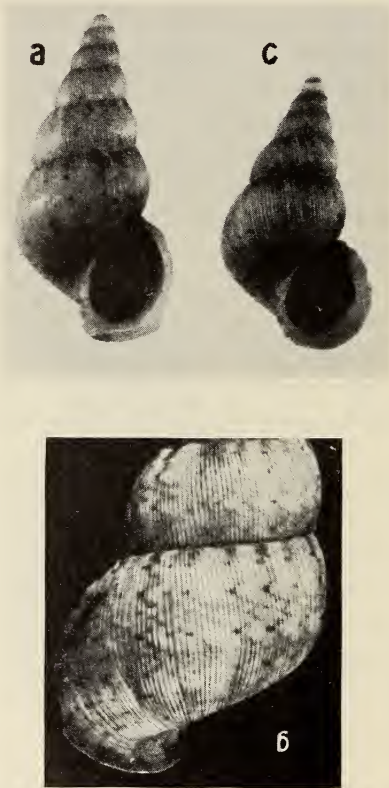


FIG. 114

Ombilic de 1 mm. environ. Sa paroi est ornée de 3 crêtes spirales concentriques dont les extrémités se terminent sur le péristome en le déprimant légèrement. Chez tous nos ex. on remarque ces 3 petites ondulations. La coloration est assez variable; chez le n° 1 la couleur de fond est blanc jaunâtre, avec une rangée suturale de petites tâches rougeâtres. De chacune d'elles partent des lignes fortement zigzagantes brun clair; à l'extrémité de chacun des zigzags antécurents se trouve une petite tache quadrangulaire ou punctiforme brune foncée. On compte environ 9 rangées spirales sur le dernier tour. Cette disposition si nette sur les n^{os} 1 et 2 est plus obsolète sur d'autres. L'espèce de LK. est figurée par DELESSERT, pl. 29, fig. 8 et CHENU, pl. 1, fig. 8. Ces deux figures qui, à ma connaissance, ont servi aux auteurs pour reconnaître l'espèce lamarckienne, sont simplifiées et ne donnent pas une bonne idée de l'ouverture. La figure et la description données par PFR. in *Martini et Chem.*, pl. 6, figs. 27 et 28, ne donnent qu'une idée fautive de *C. lineatum* Lk. Je pense qu'il ne peut s'agir que d'une autre espèce. Sans avoir d'opercules à disposition il est difficile de décider si l'espèce de LK. est véritablement une *Cistula*. N'ayant pas trouvé de références modernes relatives à l'espèce, je ne sais si l'habitat:

St-Vincent, dans les Antilles, est exact. VAN DER SCHALIE n'en parle pas dans ses Mollusques de Porto-Rico.

Cyclostoma mamillaris Lk., p. 147, n° 20; habitat ?; mon cabinet; long. $7\frac{1}{2}$ l. (= $16\frac{3}{4}$ mm.); mss. 2 ex. — Coll. Lk. Genève. 3 ex. avec une étiquette de R. LK. (fig. 115, 1 et 2) munis de leurs opercules. N° 1, alt.

17; Diam. $9\frac{1}{2}$; diam. $8\frac{1}{2}$; alt. apert. 7; diam. apert. 6 mm. Coquille entière de $5\frac{1}{2}$ tours; n° 2, alt. $16\frac{1}{2}$. Diam. $9\frac{1}{2}$; $5\frac{1}{2}$ tours; n° 3, ex. fruste. Ce sont des coquilles ovoïdes allongées, étroitement perforées, de couleur chamois très clair, avec des macules radiales irrégulières plus foncées. Tours embryonnaires lisses,



FIG. 115

obtus; les tours suivants portent, grâce à l'entrecroisement des deux systèmes de stries, un réseau régulier cancellé, à arêtes mousses visibles à la loupe seulement. Il s'atténue fortement sur le dernier tour. Ouverture ovoïde, anguleuse à la commissure. Péristome continu, mince, faiblement évasé extérieurement, un peu replié à la columelle, accolé à la région pariétale. Omphalique étroit, presque masqué. Opercule à face extérieure très convexe, recouvert d'une spire d'un tour et demi, à nucleus très excentrique presque masqué par le recouvrement de la fin de la spire (fig. 115, n° 3). Le bord externe de l'opercule est sculpté de lamelles divergentes en éventail; la face interne est très concave. L'espèce, dont l'habitat était inconnu de Lk., provient d'Espagne et d'Algérie, c'est le *Leonia mamillaris* (Lk.). La coll. Bourguignat renferme des ex. d'Oran qui atteignent: alt. 24; diam. 12 mm.; puis, de Mostaganem, de plus petits, vivement colorés de taches rosées¹.

Cyclostoma lincinella Lk., p. 148, n° 22; Jamaïque; mon cabinet. Diam. 6 l. (= $13\frac{1}{2}$ mm.); mss. 3 ex. — Coll. Lk. Genève: 3 ex.

¹ Pr. répartition de l'esp. Voir PICARD (*Journ. Conch.*, 1949, p. 72).

avec une étiquette de R. Lk. N° 1 (**fig. 116, nos 1 et 1 a**)¹. Diam. $14\frac{1}{2}$; diam. 10; alt. 15; diam. apert. 12; alt. apert. $12\frac{1}{2}$ mm.; 5 tours. N° 2 (**fig. 116, n° 2**). Diam. $14\frac{1}{2}$; diam. $10\frac{1}{2}$; alt. $13\frac{1}{2}$; apert. diam. $13\frac{1}{2}$; apert. alt. 13 mm.; $5\frac{1}{2}$ tours. N° 3: Diam. $14\frac{1}{2}$; diam. $10\frac{1}{2}$; alt. $14\frac{1}{2}$; apert. alt. $13\frac{1}{2}$; apert. diam. $12\frac{1}{2}$ mm.;

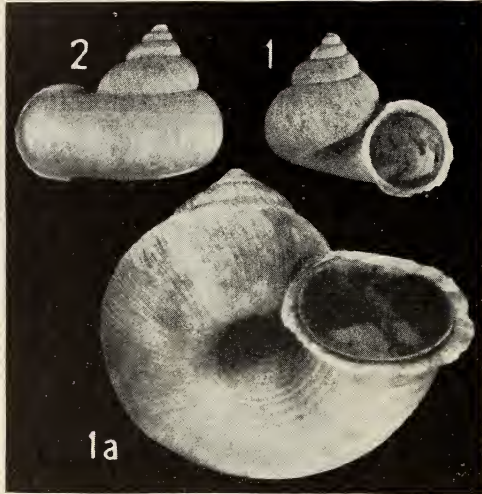


FIG. 116

5 tours. Ces 3 ex. sont dépourvus de leur opercule. Coquille turbinée, en cône évasé, à sommet pointu. Dernier tour très grand, dilaté, circulaire, détaché du pénultième, légèrement ascendant à son extrémité. Péristome circulaire, double, l'extérieur évasé presque à angle droit est strié concentriquement. Il forme un limbe continu, un peu ondulé, d'un mm. de large en haut, vers la commissure et extérieu-

rement; il est plus étroit vers la columelle. Le péristome interne est droit, tranchant, très mince, strié concentriquement à l'extérieur. Les tours sont fortement bombés, le dernier un peu déprimé sous la suture. Cette dernière est profonde, surtout à l'extrémité, où elle se transforme en canal, puis en fente à la commissure. L'épiderme, lorsqu'il persiste, recouvre la coquille d'un enduit gris terreux, se détachant facilement en lanières lamelleuses relevées, persistant souvent vers la suture. La coquille est blanche, un peu rosée ou bleuâtre. L'ornementation, d'aspect soyeux, est surtout formée de costules axiales; on en compte 65 sur 5 mm.; au dernier tour, elles sont très serrées, minces, lamelleuses. Sous la suture on remarque de 4 à 7 sillons spiraux obsolètes et autour de l'ombilic des costules spirales bien développées, au nombre de 27

¹ La position de la fig. 116, n° 1 a donne à l'ombilic une apparence trop ouverte; cette largeur, produite par la dilatation du dernier tour, diminue beaucoup dès le second.

environ. Les dernières perceptibles n'atteignent pas la périphérie du dernier tour. L'ombilic, étroit, très profond, laisse voir les tours internes; sa paroi est nettement treillissée par la rencontre des deux systèmes axial et spiral. L'apex est lisse; sur les tours post-embryonnaires les filets axiaux sont plus développés et espacés que sur les suivants. Sur le pourtour du dernier tour et le péristome on peut compter environ 10 taches brunes, peu visibles; elles marquent l'aboutissement des bandes spirales interrompues. L'espèce est figurée exactement pour son galbe et très mal pour son ornementation sous le nom de *Cyc. lincina*, dans l'*Encyclopédie*, pl. 461, fig. 2. Les figures données par PFEIFF, in *Mart. et Chemn.*, p. 153, pl. 21, figs. 3-5, sont exactes pour le galbe mais, ainsi que je l'ai dit, les taches sont presque invisibles sur nos ex. sauf sur le péristome. L'habitat: Jamaïque, est confirmé par ADAMS, *Contrib. to Conch.*; nous possédons des ex. qui proviendraient de Haïti (?). Mais ils me semblent très différents de *Cycl. lincina* Lk. dont la spire est plus haute et la collerette du péristome beaucoup plus large. D'après PFEIFF, *loc. cit.*, l'opercule de l'espèce lamarckienne est caractéristique des *Choanopoma*.

Cyclostoma orbella Lk., p. 148; n° 23. Habitat ?; mon cabinet; largeur 16 l. (= 13½ mm.); mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève, 1 ex. (fig. 117) avec une étiquette de R. Lk. alt. 7¾ (sans l'apex manquant). Diam. 14¼; diam. 11; apert. alt. 5½; apert. diam. 5½ mm.; 3 tours. Il manque environ 1 tour. Je ne sais si la troncature est de règle; la cassure est obstruée par une cloison crétacée lisse; on perçoit même, sur ce qui reste du tour manquant, la trace de 3 cloisons successives antérieures. M. Ed. FISCHER, supposant que l'espèce de Lk. était malgache, m'a demandé des détails sur cette espèce; au vu de mes photographies il est arrivé à la conclusion que PETIT, *Journ. Conch.* 1850, vol. I, p. 48, avait raison en donnant un autre nom (*Cycl. lamarcki* Petit) à la coquille figurée par DELESSERT comme *orbella* Lk. (DELESS., pl. 29, fig. 13, et CHENU, pl. 1, fig. 13). FISCHER (*Journ. Conch.* 1949, vol. 89, p. 11) indique des différences notables, surtout dans l'ornementation, le nombre, l'allure des costules spirales et celle des stries d'accroissement, enfin surtout la disjonction du dernier tour chez *orbella* Lk. et le fait que notre ex. montre un plan apertural presque vertical (celui de *lamarcki* Pet. étant oblique, à 45° environ).

Cycl. orbella Lk. a la spire très basse, ses tours, arrondis, sont nettement déprimés sous la suture. Cette dernière est profonde, légèrement canaliculée dès le début, et très fortement vers son extrémité où le dernier tour, sur un espace de 5 mm. environ, est libre

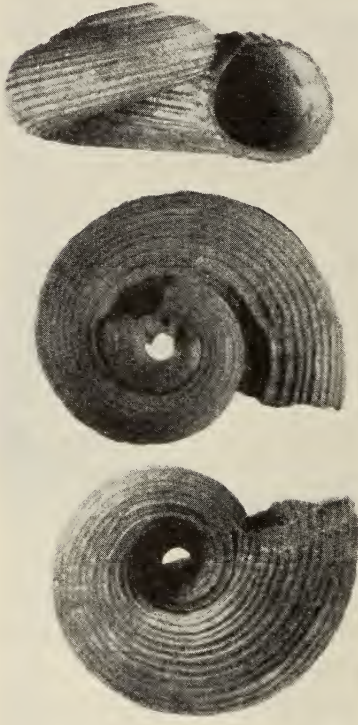


FIG. 117

de toute soudure avec le pénultième. L'ornementation se compose essentiellement de côtes spirales qu'il est facile de dénombrer sur tout le pourtour, en arrière du péristome. Le sommet du tour montre une forte côte, presque en forme d'arête; à partir de ce point le tour porte extérieurement, jusqu'au point le plus bas, 21 côtes environ; puis, sur le bord interne, 12 côtes fortement développées. Sauf sur la partie située en arrière du péristome, où l'on voit un certain nombre de fortes lignes de croissance, l'ornementation axiale est très faible; on la voit essentiellement dans les intervalles des côtes spirales. Leur trajet vertical est nettement concordant avec la direction du plan apertural. L'ouverture est circulaire, avec cependant un angle très faible à la commissure. Péristome droit, simple, mince.

Ombilic très ouvert, montrant les tours intérieurement. La couleur est chamois très clair. Comme l'avait déjà remarqué PETIT (*loc. cit.*) l'espèce de SOWERBY: *Cycl. distinctum* (*Thesaur. Cycl. N° 47*) et surtout PFEIFF., in *Mart. et Chem.*, pl. 20, figs. 7-9, est si semblable à notre ex. lamarekien qu'ils doivent très probablement être considérés comme synonymes. Dans ce cas l'habitat ne serait pas Madagascar mais la Colombie occidentale, baie de Montija (d'après CUMING). Malheureusement le Type de *distinctum* Sow n'a pas été retrouvé au British Museum par FISCHER, *loc. cit.*, p. 12 (note).

Dans la coll. Delessert se trouvent une douzaine d'ex. de *Cycl. orbellus* qui correspondent parfaitement à la figure de DELESS., pl. 29, fig. 13, et aux remarques de FISCHER, *loc. cit.* Ce sont donc des *Tropidophora orbella* (Deless.) non Lk. (= *lamarcki* Petit); ils proviennent de Madagascar et sont nettement différents du Type lamareckien.

Cyclostoma fimbriata Lk., p. 148, n° 24; Nouvelle-Hollande (LABILLARDIÈRE); mon cabinet; largeur base, $5\frac{1}{2}$ l. (= $12\frac{1}{4}$ mm.); mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève, ne renferme pas d'ex. de cette esp. mais, dans la Coll. Delessert, se trouve un carton portant 3 ex. sous le nom de *Cycl. undulatus* Sow. (*Otopoma fimbriata* Lk.); un de ceux-ci (**fig. 118**) me semble pouvoir être celui de Lk. (?) Il mesure $12\frac{1}{4}$ diam. de base; petit diam. basal 10; alt. $12\frac{1}{2}$; apert. alt. 8; apert. diam. 7 mm.; $3\frac{1}{2}$ tours. Dès les tours postembryonnaires la suture est nettement ondulée; sur le dernier on compte 9 à 10 de ces ondulations très prononcées qui rappellent certains *Trochidae*. C'est une coquille turbinée presque globuleuse, à tours bombés, ornés de filets spiraux, environ 27 à 30 visibles sur le pourtour, en arrière de l'ouverture. L'ornementation axiale n'est visible que dans les intervalles des filets spiraux.



FIG. 118

Ouverture irrégulièrement ovale, large en bas, anguleuse à la commissure, faiblement échancrée par le pénultième. Le péristome est mince, taillé en biseau intérieurement; le bord, simple, est ondulé et même légèrement festonné par l'extrémité des filets spiraux. Columelle blanche, peu concave, réfléchi en bourrelet, masquant partiellement l'ombilic. La partie pariétale du péristome revêt l'apparence d'un calus à limite externe concave. Ombilic petit, d'un mm. environ de diam. La coquille est d'un fauve très clair, rosé; elle porte sur la périphérie externe une bande blanche dans le prolongement de la suture et, immédiatement au-dessous, une bande brune étroite mais très apparente. L'apex, dépourvu de filets spiraux, mais finement strié axialement, est rosé. L'intérieur de l'ouverture est brun clair, laissant transparaître la bande brune spirale. Plan apertural peu oblique. Ainsi que PFEIFFER, in *Mart. et*

Chem., Cycl. I. p. 179, le fait remarquer, les figures données par DELESSERT, pl. 29, fig. 12, et CHENU, pl. 1, fig. 12, ne montrent pas le caractère le plus frappant donné par Lk. dans sa diagnose « *anfractuum margine superiore plicis fimbriato* ». Ces figures représentent certainement une espèce très différente de l'ex. présumé lamarckien. PFEIFF (*loc. cit.*) croit pouvoir les identifier avec *Cycl. listeri* Gray. Il en est de même pour QUOY et GAIMARD, pl. 12, figs. 31-35. L'ex. décrit ci-dessus n'a pas de localité précise désignée, sinon la région africaine. Dans notre collection, d'autres ex. identiques proviennent de l'île Maurice (ROBILLARD); ils sont munis de leur opercule. Celui-ci est plan, extérieurement blanc, calcaire, un peu épaissi vers l'angle supérieur; du nucleus subcentral part une spirale d'environ 3 tours, ornée de rayons tangents rétrocurrents. Le nom de SOWERBY, *undulatum*, tombe donc en synonymie de *fimbriatum* Lk. Il en serait de même, d'après PETIT, *Journ. Conch.*, vol. 1, p. 42, pour *Cycl. philippi* Gratel.

Cyclostoma multilabris Lk., p. 148, n° 25; Nouvelle-Hollande (LABILLARDIÈRE); mon cabinet; largeur de la base: 5 l. (= 11¼ mm.); mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève. 1 ex. avec opercule; Diam. 12; diam. 9½; alt. 12; alt. apert. 7¼; diam. apert. 7¼ mm.; 5 tours. Coquille turbinée à sommet pointu, tours nettement convexes, le dernier très grand, dilaté à l'ouverture, arrondi en bas. Suture bien marquée, accompagnée par un des 5 filets spiraux qui ornent le dessus des tours. Cette ornementation se rencontre dès le premier tour embryonnaire. Sur le dernier, le filet spiral carénal le plus développé est situé à la périphérie; dans les intervalles de ces filets s'en trouvent d'autres, parallèles mais beaucoup moins développés, au nombre de 8 environ entre chaque carène. Ces filets spiraux mineurs se continuent en dessous de la périphérie; on peut, jusque dans l'ombilic, en dénombrer environ 60 plus ou moins développés. L'ornementation axiale est peu marquée, espacée. A part les premiers tours, qui laissent voir par transparence les restes de la glande hépatique violet foncé, toute la coquille est blanche, un peu transparente, à surface soyeuse et non pas brillante. La coquille de Lk. porte en arrière du péristome terminal une succession de trois autres péristomes subparallèles, presque aussi développés que le dernier. L'ouverture est grande, subcirculaire, continue et libre sur les trois quarts de son pourtour; un quart étant accolé à la paroi

pariétale sous forme d'un épais calus. Le plan apertural est oblique (de 30° environ), il est faiblement proéminent, un peu auriculé à la base de la columelle et nettement versant sur l'ombilic en une large gouttière. Le péristome est indistinctement double, brillant, porcelané en dedans, strié axialement en dehors, réfléchi à angle droit. L'ombilic, profond, sinueux, est étroit, masqué partiellement par les péristomes successifs qui viennent tous converger en ce point. Il en est de même pour les bords péristomiens vers la commissure. Les filets spiraux traversent le péristome le plus ancien en passant au-dessus, mais non pas les suivants, dont les intervalles ne laissent voir que l'ornementation axiale.

Les auteurs ont généralement admis que l'espèce de Lk. ne devait être qu'un cas tératologique où les péristomes successifs ne s'étaient pas résorbés comme à l'ordinaire. Ne possédant qu'un ex. il est difficile de trancher la question: s'agit-il d'une monstruosité et dans ce cas

à quelle espèce appartient-elle? Je ne puis répondre avec certitude. En tentant de désigner l'espèce les auteurs ont fait des suppositions diverses. PFEIFF, in *Mart. et Chemn.*, vol. I, *Cyclost.*, p. 21, pl. 2, figs. 11-12 et pl. 16, figs. 6-7, suppose qu'il s'agit d'un *Cyclost. atricapillus* Sow. des Philippines. Or, en comparant les figures et des ex. de cette espèce avec *multilabris* Lk., on voit que cette synonymie ne peut convenir. *C. atricapillus* a une forme plus élevée, plus régulièrement conique grâce aux tours plus aplatis, moins séparés par la suture; en outre, la base de la coquille, à partir de la carène périphérique, est très déprimée; enfin, sur le



FIG. 119

dessus des tours les filets spiraux sont presque tous de même valeur, excepté pour la carène périphérique. La couleur est aussi complètement différente. KOBELT, *Tierreich Cyclophorid.*, p. 34, suppose que notre ex. est une var. de *Cyclos. massena*. Less., *Voyage Coquille*, p. 346, mais dans le sens de DELESSERT et CHENU, pl. 29, fig. 14, et non pas de Lk. Pour autant que l'on peut être certain dans ce domaine, je puis affirmer que c'est cependant bien l'ex. de Lk. qui est figuré dans DELESSERT et CHENU (*loc. cit.*). Nous possédons un paratype de l'espèce de LESSON, *Leptopoma (Entochilus) massena* (Lesson), provenant de Nouvelle-Guinée. La forme de la coquille est la même que celle de Lk., abstraction faite des péristomes successifs. Le bord péristomien est plus largement développé; par contre c'est une coquille ornée de bandes spirales étroites, brun-rouge; on en compte 12 sur le dernier tour, les dernières à l'intérieur de l'ombilic. Le bord interne du péristome est brun-rouge foncé. L'opercule de cet ex. est plan, membraneux, il porte une spirale également plane d'environ 9 tours, très distincts. Dans l'ex. de Lk., ainsi que nous l'avons vu, il n'y a pas trace de bandes colorées, le péristome est blanc et sur l'opercule membraneux plan et circulaire il est difficile de compter les tours de la spirale. Afin de permettre la comparaison entre ces formes nous avons groupé dans un même cliché (**fig. 119**) l'espèce *multilabris* Type de Lk. (**n° 1, 2 et 6**); *Cycl. massena* Less. paratype (**n° 3**); *Cycl. multilabris*

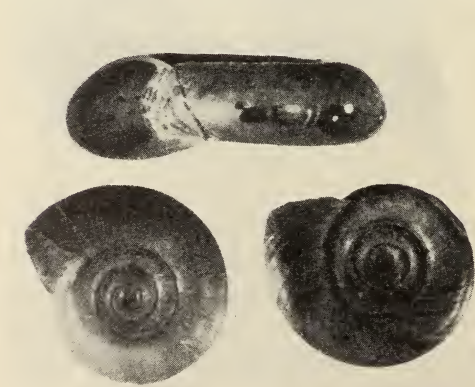


FIG. 120

Lk. très voisin de celui figuré par QUOY et GAIMARD, *Voy. Astrolabe*, pl. 12, figs. 20-22 (**n° 4**); *Leptopoma atricapillum* Sow. des Philippines (**n° 5**).

Planorbis lutescens

Lk., p. 153, n° 4; Habitat ?; mon cabinet; diam. 7 l. (= 15 $\frac{3}{4}$ mm.); mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève, 1 ex. (**fig 120**)

avec une étiquette de R. Lk. Diam. 16; diam. 13 $\frac{1}{2}$; alt. 5; apert. alt. 5; apert. diam. (de la commiss. à la périphérie) 7;

apert. diam (de la commis. infér. à la périph.) 6 mm. 6 tours de spire. Coquille biconcave. Au-dessus l'apex se trouve environ à 3 mm. au-dessous d'une ligne marquant le Diam. Au-dessous la concavité est moindre. Les tours sont peu bombés, brillants, de couleur cornée subtransparente avec quelques taches radiales couleur rouille. L'ornementation se compose de lignes d'accroissement très serrées, fortement rétrocurrentes en dessus jusqu'à la périphérie et axiales ou faiblement antécourantes en dessous. Le plan apertural est fortement oblique. L'ouverture a son grand axe oblique, dirigé en haut; la forme est semi-ovoïde, un peu déprimée en bas. Le péristome est mince, tranchant, le calus pariétal, très net, a sa limite externe régulièrement convexe. L'angle obsolète du dernier tour dont parle Lk. est très peu prononcé.

Cette espèce de Lk. semble ne pas avoir été reconnue par les auteurs qui la négligent généralement. Elle est indiquée par ADAMS, *Genera*, et par PAETEL, mais DUNKER et CLESSIN, in *Martin. et Chemn.*, ne la mentionnent pas plus que GERMAIN dans son *Catal. des Planorbis de l'Indian Museum* (1924). La coquille de Lk. a été figurée par DELESSERT, pl. 30, fig. 1, le profil ne donne qu'imparfaitement le galbe oblique de l'ouverture et la concavité de la spire n'apparaît que mal. Parmi les ouvrages cités, un seul groupe me semble pouvoir contenir l'espèce de Lk., c'est dans *Mart. et Chemn.*, pl. 8, fig. 4-6, le *Planorbis (Planorbina) guadeloupensis* Sow. ou *becki* Dkr. Les photos de notre **fig. 120** me semblent pouvoir être comparées avec la seconde de ces formes en particulier. Si mon identification est exacte, le *Planorbis (Planorbula) lutescens* (Lk.) proviendrait des Antilles, de la Guyane ou du Venezuela.

Planorbis deformis Lk., p. 154, n° 8; habitat ?; mon cabinet; diam. $2\frac{1}{2}$ l. (= $5\frac{1}{2}$ mm.); mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève. Aucun ex. de cette espèce figurée par DELESSERT, pl. 30, fig. 2 n'a été retrouvé.

Physa castanea Lk., pl. 156, n° 1; habite la Garonne; mon cabinet; long. $9\frac{1}{2}$ l. (= 21 mm.); mss. 2 ex. — Coll. Lk. Genève. 2 ex. avec une étiquette de R. Lk. (**fig. 121, nos 1 et 2**). N° 1, alt. $20\frac{1}{2}$; Diam. $11\frac{1}{2}$; diam. 10; apert. alt. $11\frac{1}{4}$; apert. diam. 8 envir. N° 2, alt. $21\frac{1}{2}$; Diam. $11\frac{1}{2}$; diam. $10\frac{1}{2}$; apert. alt. $15\frac{1}{2}$; apert. diam. 9 mm. Cette esp. est figurée dans *l'Encyclopédie*, pl. 459, fig. 1 a, b, d'une façon assez exacte mais un peu agrandie,

il n'est donc pas possible d'affirmer que ce sont les ex. de Lk. qui y sont reproduits. DESHAYES, *Encycl.*, vol. 3, p. 762, fait remarquer que l'habitat donné par LK. est certainement inexact; il renvoie à *Ph. novae hollandiae* Blvl., je pense avec raison. Il s'agit certainement d'une espèce australienne ou néocalédonienne. GASSIES, *Moll. Nouv.-Caléd.*, 1863, p. 80, pl. 6, fig. 14, met en synonymie son *Ph. castanea* avec celui de LK. et pose aussi la question de la synonymie de l'esp. de LK. avec celle de BLAINVILLE qui se trouverait



FIG. 121

peut-être en Nouvelle-Calédonie. Il dit avoir établi sa première synonymie après comparaison avec l'ex. Type de LK., alors à Paris dans la Coll. Deless. GASSIES estime que le *Ph. nasuta* Morel est aussi de la même espèce.

Nos deux ex. ont $4\frac{1}{2}$ tours, les deux apex sont plus ou moins corrodés. Les tours fortement et irrégulièrement convexes présentent dans leur tiers supérieur une sorte d'é-

paulement. La suture est simple, avec un léger talus au-dessous. Le dernier tour, très grand, se prolonge dans sa partie inférieure. Le grand axe de l'ouverture fait un angle de 25 degrés avec celui de la coquille. La bouche est un ovale allongé à bords latéraux sub-parallèles, anguleux à la commissure. Le péristome, malheureusement un peu ébréché chez les deux ex., est droit, très mince, presque papyracé. L'ombilic est complètement recouvert par le repliement de la columelle. Celle-ci porte, à la base du calus, un fort pli oblique ascendant. Le calus pariétal est très mince, de couleur lie de vin, sa surface est mate, sa limite externe sub-rectiligne. L'ornementation est essentiellement formée par des stries d'accroissement peu accentuées, sauf vers les sutures et en arrière du péristome. La coquille est recouverte d'un épiderme brun-marron, très brillant, presque noir vers l'ouverture. Sur l'avant-dernier tour quelques bandes radiales plus foncées. Vu à un grossissement suffisant il apparaît sur les derniers tours une succession de bandes spirales alternativement rougeâtres et blanches,

très serrées, au moins 15 par mm. dans certaines régions. Ces bandes, situées sous l'épiderme, sont vues par transparence; elles ne se marquent pas en relief à la surface.

Physa subopaca Lk., p. 157, n° 4; Montpellier (M. CHABRIER); mon cabinet; long. 4 l.½ (= 10 mm.); mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève. 1 ex. (**fig. 122 n° 1**)

avec une étiquette de Lk.

« Physe, sp. nov., eaux stagnantes Montpellier, récolté par Mr. Chabrier ». Alt. 10; Diam. 5; apert. alt. 7½; apert. diam. 3½ mm.; 4 tours de spire (l'apex est corrodé sur un tour environ). Cet ex. est probablement celui représenté par DELESSERT, pl. 30, fig. 3. Le Type donne l'impression d'une coquille récol-

tée alors qu'elle était morte depuis longtemps, enfoncée dans la vase putride et ayant déjà subi dans ce milieu une opacification partielle.

BOURGUIGNAT, *Malac. Algérie*, vol. 2, p. 170, pl. 10, fig. 37, a décrit une espèce de même nom provenant d'Algérie (Mostaganem: près de Nemours et Miserghuin près d'Oran) qu'il met en synonymie de l'esp. de Lk. D'autre part PAULUCCI, *Note mal. Fauna terr. fluv. Sardegna*, p. 174, pense que *Ph. subopaca* Lk. n'est qu'une var. de *Ph. acuta* Drp. Il est assez difficile de se prononcer lorsqu'on ne dispose que d'un seul ex. En tout cas ceux de BGT., toujours sensiblement plus petits, à tests frais opalescents, ne me semblent pas pouvoir être des synonymes de *Ph. subopaca* Lk.; les proportions sont très différentes même entre les cas extrêmes choisis par BGT. pour son esp. Voir notre **fig. 122 nos 2 et 3**. Les plus gros ex. de *Ph. acuta* de la Coll. Bgt. proviennent de la région de Lyon, ils atteignent 17 mm. de haut et 9 de diam.; dans notre coll. de la région de Genève (Etrembières), se trouve un ex de *Ph. acuta* Drp. de 10 mm. de haut et 5½ de diam. extrêmement voisin de *Ph. subopaca* Bgt. pour son galbe lancéolé; enfin, sous le nom de *Ph. acuta* var. *minor*, provenant d'Algérie, la coll. Bgt. renferme également des



FIG. 122

ex. très voisins de celui de Lk.; il me semble donc logique d'admettre l'opinion de PAULUCCI (*loc. cit.*).

Lymnaea virginiana Lk., p. 160; n° 4; dans les eaux douces en Virginie; mon cabinet; long. 13 l. (= 29 mm.); mss. 1 ex. — Coll. Lk. 1 ex. (**fig. 123**) avec une étiquette de Lk. C'est l'ex. figuré par DELESSERT, pl. 30, fig. 4; les dimensions sont les suivantes: alt. 28; Diam. $14\frac{1}{2}$; diam. 13; apert. alt. 19; apert. diam. 10 mm.; $4\frac{1}{2}$ -5 tours



FIG. 123

(l'apex est légèrement tronqué). Coquille très légère et fragile, probablement morte depuis longtemps au moment de sa récolte. La forme est ovoïde, allongée, la spire est d'environ 3 mm. plus courte que l'ouverture. Les tours sont peu convexes, séparés par une suture superficielle plus profonde en arrière de la commissure. Dernier tour très grand et enveloppant, sous la suture il est d'abord faiblement arrondi puis vertical, aplati et même un peu concave à la périphérie. L'ouverture est ovale, allongée, largement arrondie en bas, aiguë à la commissure et échancrée par le pénultième. Le péristome est très mince extérieurement et en bas; la columelle est courte, intérieurement elle forme un pli hélicoïdal; elle se replie en dehors, formant un feuillet appliqué sur l'ombilic qu'il masque complètement. Le calus pariétal est large, subrectiligne et très mince. L'ornementation se compose presque essentiellement de lignes d'accroissement très serrées (par mm. environ 7-9 sur le dernier tour), rendues un peu flexueuses par la rencontre de lignes spirales peu visibles et espacées. La corrosion superficielle fait paraître les premiers tours lisses. La coquille, grâce à cette ornementation, prend un aspect soyeux; en outre, le dernier tour montre des zones longitudinales, fusiformes, alternativement plus ou moins claires. La couleur est d'un blanc jaunâtre. Grâce à son prétendu habitat cette espèce a été laissée de côté par la plupart des auteurs qui ne la mentionnent même pas. PAETEL la met en synonymie de *Limnaea catascopium* Say, mais il s'agit sûrement d'une erreur basée sur l'indication: Virginie. Selon toute probabilité l'espèce de Lk. est de

la région avoisinant le Golfe du Bengale. Sur indications données par BROU concernant les esp. de LK. VON MARTENS, *Conchol. Mittheil.* 1881, p. 87, tout en restant dans le doute, pense que *Limnaea virginiana* doit être très voisine de *L. succinea* Desh., synonyme de *luteola* Lk. ap. PRASHAD. Comparée avec des Linnées du groupe de *acuminata* Lk., la ressemblance est frappante; seule la spire est moins aiguë et le dernier tour moins renflé que chez les *L. acuminata* figurées par ANNENDALE et PRASHAD, *Records Ind. Mus.* 1921, vol. 22, p. 569, fig. 12 *b, c*.

Limnaea luteola Lk., p. 160, n° 5; Bengale (MASSÉ); mon cabinet; long. 1 p. (= 27 mm.); mss. 1 ex. Coll. Lk. Genève, 1 ex. portant un n° 5 et une étiquette de LK. « du Bengale » et, au verso, « *Limnaea luteola* » (fig. 124); alt. 27 mm. Diam. 16; diam. 14; apert. alt. 19½; apert. diam. 10 mm. 5 tours, apex pointu un peu corrodé. Coquille très légère et fragile, translucide, ovoïde allongée, dernier tour très grand, embrassant. Ouverture ovale, à grand axe oblique, à courbe inférieure très régulière, péristome tranchant, très mince, faiblement rétrocurrent à la commissure. La columelle est concave, dès sa base elle montre un bourrelet arrondi formant un pli columellaire interne hélicoïdal; extérieurement la columelle s'étale et couvre l'ombilic, se continuant en un large calus pariétal très mince. L'ornementation est presque identique à l'espèce précédente; ce sont des stries d'accroissement très serrées rendues flexueuses en certains endroits par des lignes spirales très espacées. Une de ces lignes dans le prolongement de la suture se marque fortement. Les zones plus claires en fuseaux longitudinaux sont encore plus visibles que chez *L. virginiana*. La couleur est cornée claire pour le dernier tour et brun clair pour les supérieurs. Dans l'ouverture, les lignes d'accroissement se montrent par transparence. Notre ex. est celui figuré par DELESSERT, pl. 30, fig. 5. A part sa forme plus ventrue et sa spire plus pointue il me semble hors de doute que cette espèce est la même que *L. virginiana* Lk. MARTENS, *Conch. Mittheil.*



FIG. 124

1881, p. 87, fait remarquer la ressemblance de *L. luteola* avec *L. tigrina* Dohrn. MART., *loc. cit.*, pl. 15, figs. 6-7 et ANNENDALE et PRASHAD, *loc. cit.*, établissent la synonymie de *L. luteola* Lk. avec *L. succinea* Desh.

Lymnaea acuminata Lk., p. 160, n° 6; Bengale (MASSÉ); mon cabinet 1 p. (= 27 mm.); mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève. 1 ex. marqué n° 6, avec une étiqu. R. Lk. (**fig. 125**); alt. 28; Diam. 16; diam. 14; apert. alt. 22½; apert. diam. 11½ mm.; 5 tours. Coquille ovoïde ventrue, à sommet acuminé. Les quatre premiers tours sont peu développés, apex très pointu, ponctué, incarnat; dernier tour très grand, cinq fois plus haut que la spire; fortement bombé à la commissure, la base est très largement développée. Péristome tranchant très mince. Columelle peu tordue, largement concave, recouvrant l'ombilic et se continuant par un calus pariétal large, très mince extérieurement, subrectiligne. C'est une coquille très légère (½ gr.), presque papyracée. Son ornementation longitudinale est semblable aux deux espèces précédentes; par contre les filets spiraux et espacés sont invisibles, ainsi que les zones fusiformes longitud. La couleur est cornée,



FIG. 125

un peu lavée de rose par place. Ce qui distingue cette espèce des précédentes c'est la pointe acérée de l'apex, le peu d'importance du pli columellaire et la hauteur du dernier tour qui sembleraient en faire une espèce distincte, mais ANNENDALE et PRASHAD, *loc. cit.*, insistent sur le degré de variation de cette espèce. Ces auteurs, ayant eu un matériel de comparaison considérable entre leurs mains, je pense que l'on peut admettre que ces trois esp. de Lk. sont sinon identiques, tout au moins des var. de *L. acuminata* Lk. Le Type de l'espèce est figuré par DELESSERT, pl. 30, fig. 6, d'une façon très satisfaisante.

Lymnaea intermedia Ferussac. ap. Lk., *An. S. Vert.*, vol. 6, p. 162, n° 10; dans le Quercy (France); mon cabinet; long. 4½ l. (= 10 mm.); mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève, aucun ex. de cette esp.

n'a été retrouvé dans la Coll. Lk. D'après les auteurs, DUPUY, *Hist.*, p. 480, pl. 23, fig. 4, entre autres, c'est une des nombreuses formes de *Limnaea ovata* Beck.

Melania¹ **asperata** Lk., p. 164, n° 1; Amér. mérid.; mon cabinet; long. 22 l. (= 49½ mm.); mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève, 1 ex. (**fig. 126**); alt. 49; Diam. 21; diam. 19½; apert. alt. 16; apert. diam. 12½ mm.; 6 tours (la coquille est tronquée de ses tours embryonn.). Le Type est figuré par DELESSERT, pl. 30, fig. 8, par CHENU, *Ill.*, pl. 2, fig. 12; par CHENU, *Manuel de Conch.*, fig. 1955 (figure peu exacte); enfin par BROU (loc. cit. en note), p. 7, pl. 1, fig. 5. Au sujet de l'habitat, Amér. mérid., donné avec doute par Lk., BROU rectifie en indiquant les Philippines comme localités principales.



FIG. 126

Melania truncata Lk., p. 164, n° 2; Guyane (LEBLOND); mon cabinet; long. 22 l. (= 49½ mm.); mss. 4 ex. — Coll. Lk. Genève. 4 ex. avec étiquette de R. Lk. Les 4 ont l'apex tronqué. N° 1 (**fig. 127**), c'est l'ex. figuré dans l'*Encyclop.*, pl. 458, fig. 3 a, b (sous le nom de *M. simplicata* dans CHENU, *Manuel*, fig. 1989) et BROU, *Mater.*, p. 8, pl. 1, fig. 1. Alt. 51; diam. 14; apert. alt. 16; apert. diam. 8½ mm.; 7 tours. N° 2, alt. 39½; diam. 14; apert.

¹ Les *Melania* de Lk. ont donné lieu à une étude spéciale de BROU, *Matériaux pour servir à l'étude des Mélanies*. III. *Notice sur les Mélanies de Lk. conservées dans le Musée Delessert*. Genève, 1872. Pour ces espèces je pense ne pouvoir mieux faire que de renvoyer au travail de ce spécialiste du groupe. BROU avait fait faire ses dessins d'après des photographies, mais il émet quelques réserves au sujet de leur reproduction. Pour autant que je le sache les coquilles de Mélanies de Lk. n'ont jamais été reproduites directement par photo. Pour ces espèces je me contente donc de donner les dimensions des Types et les photographies, renvoyant pour les descriptions et la nomenclature au travail de BROU.

alt. 13; apert. diam. 8 mm.; 6 tours. N° 3, alt. 37; diam. 13; apert. alt. 12; apert. diam. 6 mm.; 6½ tours. N° 4, alt. 33½; diam. 13; apert. alt. 1; apert. diam. 6 mm.; 6 tours. D'après DESH., l'esp. doit prendre le nom de *Melania atra*, donné par RICHARD, *Act. Soc. Hist. Nat.*, p. 126, n° 18, antérieurement à celui de LK. C'est ce



Fig. 127



Fig. 128

que fait BROT, *loc. cit.*, et dans *Martini et Chem.*, p. 342, sous le nom de *Doryssa ater* (Rich.), non Reeve, et THIELE, 1931, p. 189, sous celui de *Pachychilus (Doryssa) ater* (Rich.).

Melania coarctata Lk., p. 164, n° 3; Rivières de l'Inde ?; mon cabinet; long. 2 p. envir. (= 54 mm.); mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève. 1 ex. (**fig. 128**) avec un n° 177 et une étiqu. d'écriture indéterminée: alt. 52; diam. 16; apert. alt. 15. BROT donne 13½ (je prends la dimension exactement à la commissure); apert. diam. 8 mm.; env. 8 tours présents (BROT pense que la coquille non tronquée devait avoir 11 tours, ce qui me semble exagéré). Seuls les quatre derniers sont en bon état, les précédents sont corrodés et recouverts d'un enduit couleur rouille. Cette coquille est représentée, sous le nom de *Mel. strangulata*, dans l'*Encyclopédie*, pl. 458,

fig. 5 a, b, de façon que la constriction infrasuturale, si frappante, n'apparaît que très imparfaitement; dans CHENU, *Manuel*, la fig. 1967 n'est pas non plus satisfaisante, pas plus que celle de BROT, *Melania in Mart. Chemn.*, pl. 9, fig. 3. Par contre, la figure du même auteur, in *Matériaux mélaniens*, pl. 1, fig. 10, est beaucoup plus exacte. Dans sa description, BROT, *loc. cit.*, p. 11, n'insiste pas assez sur le fait que, dans la gouttière infracarénale, les stries d'accroissement sont nettement rétrocurrentes jusque sur la carène mamelonnée qui limite intérieurement la gouttière. Notre fig. de face montre le labre légèrement ébréché vers le bas à droite, mais la columelle et la base sont parfaitement entières. Vu la rareté de cette coquille dans les coll. il est difficile d'en préciser l'habitat; sans donner une localité exacte, BROT pense que celle donnée par LK.: l'Inde, est très douteuse.

Melania punctata Lk., p. 165, n° 4; habitat ?; mon cabinet; long. $21\frac{1}{2}$ l. (= 48 mm.); mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève, 1 ex. (fig. 129), marqué d'un n° 4 et d'une étiquette n° 178. Alt. 48 (apex tronqué probablement de 2 tours); diam. $14\frac{1}{2}$; apert. alt. $16\frac{1}{2}$; apert. diam. $8\frac{1}{2}$ mm. envir. Spire de 10 tours. L'ex. est figuré par DELESS., pl. 30, fig. 9; CHENU, *Ill.*, pl. 2, fig. 14; CHENU, *Manuel*, fig. 1987, avec une ouverture restaurée inexactement ap. BROT; enfin ce dernier auteur a représenté l'ex. dans ses *Matér. mélan.*, p. 11, pl. 1, fig. 14, et *Mart. et Chemn.*, p. 168, pl. 20, fig. 4; aucune de ces figures n'est très fidèle. Le Type a l'ouverture en mauvais état. BROT met l'espèce *Mel. albescens* Lea en synonymie de *punctata* Lk. Le plus souvent les ex. de la Coll. Brot sont complètement dépourvus de ponctuations et de flammules brunes, pourtant si fortement marquées sur le Type. Les premiers tours ne montrent malheureusement pas, sur nos photo. (fig. 129), les côtes axiales très nettes dont parle BROT, *loc. cit.* La forme de la bouche est facile à se représenter exactement en examinant l'allure des dernières



FIG. 129

lignes d'accroissement complètes du Type. Le plan apertural est sensiblement vertical et le labre externe faiblement en retrait vers la commissure mais avançant un peu vers la base; la columelle, presque droite, est faiblement versante à la base. Les ex. de *M. albescens* proviennent des Philippines.

Melania corrugata Lk., p. 165, n° 5; habitat ?; mon cabinet; long. $19\frac{1}{2}$ l. (= $42\frac{1}{2}$ mm.); mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève, 1 ex. (fig. 130), marqué n° 5 et avec une étiquette de R. LK. «*mel. corrugata*»;



FIG. 130

cet ex. est figuré par DELESS., pl. 30, fig. 10; CHENU, *Ill.*, pl. 2, fig. 18; CHENU, *Man.*, fig. 1951; par BROT, in *Mart. et Chemn.*, p. 127, pl. 15, figs. 9-9 a; BROT, *Mater. Mélan.*, p. 11, pl. I, fig. 11. Bien qu'il le figure dans ce dernier travail BROT n'indique pas que l'ex. de LK. porte sur les sutures des trois derniers tours, de façon à les masquer partiellement, des corps étrangers à la coquille disposés régulièrement en chapelet (probablement des pontes d'un autre mollusque ?). En outre notre ex., ainsi que le montre notre photo de profil, a l'axe faiblement dévié au milieu de sa longueur. Cette anomalie

ne se retrouve pas sur les ex. de la Coll. Brot. Chez ces derniers un seul possède un labre tout à fait entier, tant celui-ci est mince et fragile. La partie droite est un peu échancrée en son milieu grâce à une faible rétrocurvature des lignes d'accroissement en cet endroit. Les lignes spirales, sur le dernier tour du Type, sont peu marquées et espacées dans la moitié supérieure du tour; puis vient la ligne spirale qui fait suite à la suture, elle est plus forte que les précédentes; il en est de même pour celles, beaucoup plus serrées, qui entourent la région ombilicale. L'ornementation des ex. de BROT, provenant de Célèbes, montrent une variation sensible, surtout par le degré d'importance de leurs plis axiaux.

Melania subulata Lk., p. 165, n° 6; habitat ?; mon cabinet; long. 18 l. envir. (= $40\frac{1}{2}$ mm.); mss. 1 ex. — Coll. Lk. 4 ex. BROT, *Mater. Mel.*, p. 12, fait remarquer que Lk. dit posséder un ex. alors que le carton de sa coll. en renferme quatre dont un seul paraît correspondre complètement à la description et aux dimensions indiquées, c'est l'ex. qu'il figure, *loc. cit.*, pl. I, fig. 12, et que nous avons photographié (**fig. 131 a-b**). En voici les dimensions: long. 37 (il manque certainement un ultime tour apical, en outre la base du labre est un peu ébréchée); diam. 9; apert. alt. 9; apert. diam. 5 mm.; 12-13 tours de spire dont les 9 premiers sont couleur lie de vin brunâtre. La suture est accompagnée d'une ligne spirale très proche, ce qui lui donne, dans les premiers tours, l'aspect d'un cordon très étroit. Dans cette région la suture est blanche avec une fascie foncée très étroite au-dessous. Dans les derniers tours ces caractères s'atténuent, mais le cordon sutural se prolonge sur le dernier jusqu'au labre. Les premiers tours sont ornés de lignes spirales régulières, serrées, 10 env. sur le cinquième

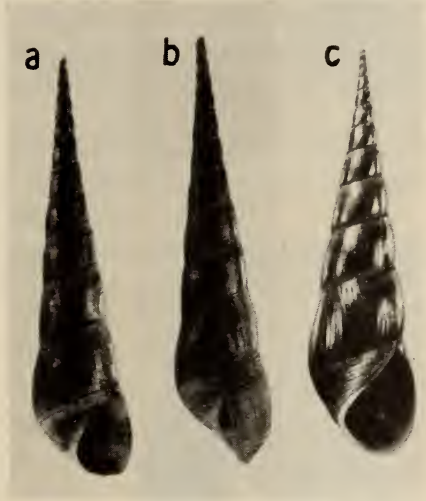


FIG. 131

tour, 20 sur le neuvième et environ 50 sur le dernier, où elles ne sont très apparentes qu'autour de l'ombilic et au-dessous de la prolongation du cordon sutural. L'ornementation axiale ne se révèle qu'à partir du cinquième tour sous forme de fines granulations sur les filets spiraux. Sur les derniers tours elle s'accroît et devient prépondérante mais irrégulière. BROT a décrit les fascies brunes visibles sur les derniers tours. L'ex. décrit ci-dessus n'est pas celui figuré par DELESS., pl. 30, fig. 11, coquille complètement différente par sa forme et sa couleur, à spire très déviée. La figure de CHENU, *Ill.*, pl. 2, fig. 19, est la même que celle de DELESS. pour le galbe mais non pour la couleur. Ni BROT, ni moi, n'avons retrouvé la coquille qui avait dû servir de modèle

à ces figures. Enfin, CHENU, *Manuel*, fig. 1988, sous le nom de *M. subulata*, représente une coquille que BROU différencie (*loc. cit.*, p. 13 et 37, pl. 1, fig. 15) sous le nom de *Mel. chenui*; alt. $55\frac{1}{4}$; Diam. $14\frac{1}{2}$; alt. apert. $16\frac{1}{2}$ mm.; la figuration en est indistincte, c'est pour cette raison que je donne une photographie de l'original (**fig. 131 c**). BROU indique les caractères des autres individus collés sur le carton de la Coll. Lk.

La Coll. Brou renferme de nombreux ex. de *M. subulata* qui correspondent en tous points à celui de la Coll. Lk. décrit ci-dessus et par BROU lui-même; ils ont été envoyés par DAMON et par TAYLOR; ces derniers proviennent des Philippines. Les plus complets comptent 15 tours $\frac{1}{2}$, l'apex est presque aussi pointu qu'une aiguille, bien qu'il soit encore légèrement tronqué.

Melania laevigata Lk., p. 165, n° 7; rivières de Timor; mon cabinet; long. 15-16 l. (33-35 mm.); mss. 3 ex. — Coll. Lk. Genève.

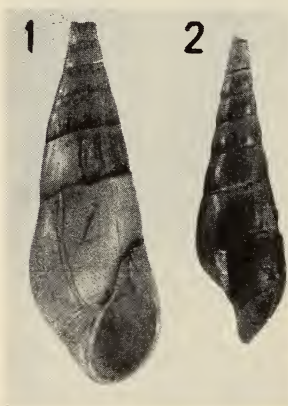


FIG. 132

3 ex. avec une étiquette de Lk. et une de R. Lk. Le plus développé, blanc, est usé et dépourvu d'épiderme (**fig. 132, 1**); il mesure: alt. $33\frac{1}{2}$; diam. 12; alt. apert. 13; diam. apert. 7 mm. Sont présents $7\frac{1}{2}$ tours. Le n° 2 (**fig. 132, 2**) qui fut nettoyé de sa gangue par BROU, *Matér. mel.*, p. 14, pl. 1, fig. 8) mesure: alt. 28; diam. 9; apert. alt. 10; apert. diam. 5 mm.; restent $8\frac{1}{2}$ tours. Le n° 3, très encroûté, mesure: alt. $34\frac{1}{2}$; diam. 10 mm. Les caractères de l'espèce sont donnés par BROU, *loc. cit.* Le premier de ces ex. est celui mesuré par Lk. et figuré par DELESSERT, pl. 30, fig. 12, et CHENU,

Ill., pl. 2, fig. 20, d'une façon qui ne laisse pas deviner s'il s'agit d'un ex. fruste. La coll. Brou renferme de nombreux ex. avec des localités incertaines mais aussi Luçon et Amboine. Ils montrent presque tous les petites taches rousses dont parle BROU à propos des ex. de Lk.

Melania clavus Lk., p. 165, n° 8; habitat ?; mon cabinet; long. 11 l. (= $24\frac{3}{4}$ mm.); mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève. 1 ex.

(fig. 133) avec une étiquette R. Lk. figuré par DELESS., pl. 30, fig. 13; CHENU, *Ill.*, pl. 2, fig. 21; BROT, *Matér.*, p. 15, pl. 1, fig. 17; BROT, *Mart. et Chemn.*, p. 175, pl. 21, fig. 17; ses dimensions sont: alt. 25; diam. 9; alt. apert. 9; diam. apert. 4 mm.; 8 tours de spire restants; la coquille complète en aurait prob. 10 ou 11. Le labre est ébréché à droite et à la base; les premiers tours sont munis de fortes côtes aplaties, un peu obliques, antécurrentes en bas, avec des intervalles aussi larges qu'elles. Ces côtes cessent brusquement après le quatrième tour de la coq., plus bas les tours sont aplatissés et presque lisses, brillants, avec des lignes d'accroissement peu marquées dessinant un sinus antécurrent vers la base. Le Type, dépourvu d'épiderme, est d'un blanc sale. Les ex. de la Coll. Brot, qui sont épidermés, sont cornés clair, olivâtre ou bien ornés de fascies spirales brunes, parfois confluentes. BROT met en synonymie de *M. clavus* Lk. les *M. acuminata* Dkr. (PHIL., *Abbild.*, t. 3, f. 5), *acus* Lea, *plana* v. d. Busch et *gaudiosa* Hinds. (CHENU, *Ill.*, pl. 2, fig. 15). L'habitat se répartit entre les Philippines et l'archipel Bismarck.



FIG. 133

Melania decollata Lk., p. 165, n° 9. Rivières de Guyane (RICHARD); mon cabinet; long. 10 l. envir. (= 22½ mm.); mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève, 2 ex. avec une étiquette R. Lk. L'ex. qui correspond aux données de Lk. est le plus petit (n° 1); par contre, le plus grand (n° 2), est celui figuré par DELESS., pl. 30, fig. 14; CHENU, *Ill.*, pl. 2, fig. 25. BROT (*Matér. Mélan.*, II, p. 20, et III, p. 15) discute sur cette espèce et ses synonymes, montrant que quelques auteurs ont certainement déterminé sous ce nom des esp. différentes, provenant de la Guyane, de la Nouvelle-Guinée, de l'Égypte ou de Madagascar. Le n° 2 (fig. 134), celui de Lk., figuré également par BROT, *Matér.*, pl. I, fig. 4, mesure: alt. 22; diam. 11½; apert. alt. 9½; apert. diam. 6½; 3 tours. Ex. fortement tronqué. Les tours sont contractés à leur sommet et légèrement dilatés vers leur base, ce qui leur donne une apparence imbriquée et faiblement scalaire. C'est une coquille presque noire grâce à son épiderme très pigmenté; sous ce revêtement elle est blanche. Le genre d'ornementation est décrit par BROT mais les figures n'en donnent qu'une idée

très imparfaite. C'est pour cette raison que je donne une micro-photo (fig. 134, n° 3) de la surface (gross. 20 fois environ); elle montre l'entrecroisement des deux systèmes et la formation de granulations que BROU appelle des ondulations ! On peut compter sur le deuxième tour 51 filets spiraux. Le n° 1 (fig. 134, n° 1), figuré par DELESS. et CHENU (*loc. cit.*), mesure: alt. 28; diam. $12\frac{1}{2}$; apert.

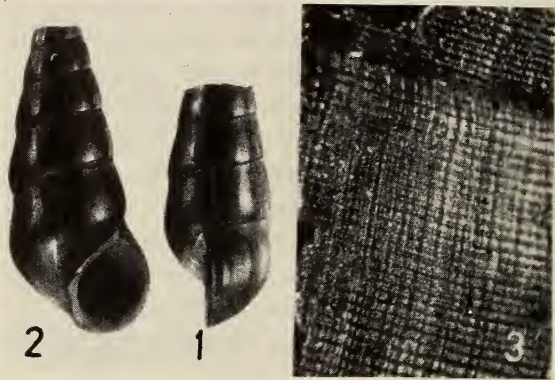


Fig. 134

alt. $10\frac{1}{2}$; apert. diam. $6\frac{1}{2}$ mm. $4\frac{1}{2}$ tours, apex tronqué. L'ouverture est aiguë au sommet, largement arrondie en bas, où le labre est faiblement proéminent et versant à la base de la columelle. Calus pariétal blanc violacé, ainsi que la bouche. D'après BROU les synonymes de *Mel. decollata* seraient *M. erosa* Phil. et *M. sculptilis* Reeve. L'habitat, Guyane, donné par Lk., fut d'abord accepté par BROU (*Matér., loc. cit.*) puis mis en doute par le même auteur in *Mart. et Chemn.*, p. 71, où Madagascar est cité également avec doute, si bien que l'habitat exact reste incertain.

Melania thiarella Lk., p. 166, n° 11; rivières des Grandes Indes; mon cabinet; long. 1 p. (= 27 mm.); mss. 1 ex. — Coll. Lk., Genève (fig. 135). 1 ex., avec étiquette de R. Lk., complètement dépourvu de son épiderme sauf sur la paroi pariétale. L'ex. est en assez mauvais état, il semble être muni d'une spire particulièrement élevée lorsqu'on le compare à d'autres individus déterminés identiquement dans la Coll. Brot. Elle compte $7\frac{1}{2}$ tours; en reportant la hauteur de la bouche sur cette spire elle n'atteint que le milieu du quatrième

tour, tandis que chez les ex. de BROT la hauteur de la bouche dépasse toujours la spire, même dans l'ex. figuré in *Mart. et Chemn.*, p. 291, pl. 29, fig. 3 a, qu'il considère comme le plus proche du Type lamarkien.

L'ex. de Lk. mesure: alt. 26; diam. 11; alt. apert. 12; apert. diam. 6 mm.; 8 tours. L'apex est complet, très petit et lisse sur $1\frac{1}{2}$ tour. Plus bas les tours montrent, en dessous de la suture, une rampe aplatie bordée extérieurement par des épines espacées, courtes, dirigées un peu vers l'extérieur. On en compte environ 12 par tour; les épines ont extérieurement leur base qui descend un peu sur le flanc; elles laissent entre elles des intervalles larges, striés de lignes spirales. Ces lignes couvrent le flanc des premiers tours; plus bas elles deviennent obsolètes, ainsi que les lignes d'accroissement. La coquille se trouve ainsi ornée, sur les grands tours, d'un réseau cancelé très fin et effacé. Sur la moitié du dernier tour les épines disparaissent; elles sont remplacées par un faible bourrelet. L'ouverture a le labre fortement ébréché, sa forme est obliquement ovale, allongée, aiguë à la commissure, à courbe faiblement arrondie à la base. Sur des individus voisins et complets de la Coll. Brot, entre autres celui qui est figuré dans *Mart. et Chemn.*, pl. 29, fig. 3 a, on voit le plan d'ouverture vertical et la commissure un peu en retrait par rapport au labre basal. La base de la columelle est légèrement versante, épaisse, taillée en biseau. Le calus pariétal est très mince. La région périombilicale est décussée par des lignes spirales nombreuses mais peu marquées chez le Type. BROT, *Matér.*, III, p. 19, fait remarquer que cette espèce n'est figurée ni par DELESS. ni par CHENU, *Ill.* Seule la fig. de CHENU, *Man.*, n° 1939, donne une idée approximative de l'ex. BROT (*loc. cit.*, pl. 1, fig. 2), a représenté l'espèce mais dans une position, de demi profil, qui lui donne une apparence de délabrement exagéré. La coll. Brot renferme 30 individus de cette espèce; ils varient considérablement de taille, les seuls habitats indiqués sont l'île Maurice, Rikatla

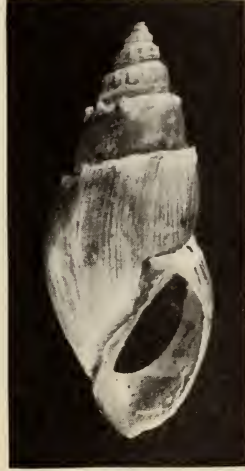


FIG. 135

(Mozambique; JUNOD missionn.); Nossi-Bé, Mayotte. LAMARCK et BROT, ce dernier dans *Mart. et Ch.*, p. 292, mettent en synonymie *M. thiarella* Lk., *H. amarula* Born (in *Mus. Caesar*, pl. 16, fig. 21), *Mel. mitra* Meusch., *Strombus coacta* Meusch. (ces deux derniers avec doute).



FIG. 136

Melania spinulosa Lk., p. 166, n° 12; Timor, rivières; mon cabinet; long. env. 10l. (= 22½ mm.); mss. 3 ex. — Coll. Lk. Genève. 5 ex. avec une étiquette R. LK. (d'après BROT, *Matér.*, III, p. 19, la coll. Lk. contient 6 ex. mais c'est 5 seulement qu'il faut lire) cet auteur décrit en détail les caractéristiques de l'ex. le plus développé de Lk. Je me borne à donner les dimensions des 5 ex. présents. N° 1 (fig. 136), ex. qui doit être considéré comme le vrai type: alt. 22; diam. 9; apert. alt. 9; apert. diam. 4; 10 tours, spire complète, étagée avec des tubercules épineux dont la pointe manque généralement; on en compte 12 sur l'avant-dernier tour;

leur base, sur le côté des tours, est nettement oblique, penchée à droite de bas en haut, et cela sur tous les tours et non seulement sur le dernier comme le dit BROT.

Voici une table des dimensions des autres exemplaires:

	Alt.	Diam.	Apert. alt.	Apert. diam.	
N° 2	18½	10	9	6½	ex. court et ventru
N° 3	17½	7½	7½	3½	ex. à épines divergentes développées.
N° 4	15½	8	8	4	
N° 5	16½	8½	8	5	

BROT, dans ses *Matér.*, ne se prononce pas sur la synonymie de l'espèce de Lk.; il fait seulement remarquer une forte ressemblance avec *M. cochlea* Lea; par contre, dans *Mart. et Chemn.*, p. 267, il

met l'esp. en synonymie de *Mel. scabra* Müll. qui aurait alors la priorité. Les *M. doreyana* Less., *denticulata* Lea, *tenuis* Lea seraient également de même espèce. L'habitat de *Mel. scabra* Müll. var. ou forma *spinulosa* Lk. s'étendrait alors sur l'Inde, Ceylan, Coromandel, Timor, la Nouvelle-Guinée et l'île Négros.

Melania granifera Lk., p. 167, n° 13; Timor; mon cabinet; long. 11 l. (= $24\frac{3}{4}$ mm.); mss. 4 ex. — Coll. Lk. Genève, 4 ex. (fig. 137). Voici les dimensions de ces ex. sous forme de tablelle:

	Alt.	Diam.	Apert. alt.	Apert. diam.	
N° 1	25	11 $\frac{1}{2}$	12 $\frac{1}{2}$	5 $\frac{1}{2}$	fig. 137. BROT, <i>Mat.</i> , pl. I, fig. 3. apex tronqué. apex tronqué, labre ébréché. base complète; apex tronqué d'un tour.
N° 2	26 $\frac{1}{2}$	13	14	6 $\frac{1}{2}$	
N° 3	27	13	14	7 $\frac{1}{2}$	
N° 4	23	11	12	5 $\frac{1}{2}$	

Ils sont accompagnés d'une étiquette de Lk. indiquant Timor comme habitat. BROT, *Matér.*, p. 21, cite, à son avis, les meilleures figures, mais je les trouve toutes différentes des ex. de Lk., ou trop petites; il me semble que notre figure 137 donne une idée assez claire pour qu'il ne soit pas besoin de beaucoup de détails complémentaires; l'ex. est celui mesuré par Lk., il est légèrement incomplet à la partie inférieure du labre. Celui-ci est nettement rétrocurrent à la suture, il s'avance à son tiers inférieur. L'ouverture est versante à la base de la columelle. Sur les quatre premiers tours l'ornementation est surtout spirale avec des granulations très petites au sommet. Le milieu du tour porte une fascie spirale, étroite, rouge carmin. BROT dit la spire faiblement concave; je n'arrive pas à voir ce caractère. La figure de CHENU, *Man.*, n° 1946, réussie d'après BROT, me semble très approximative avec ses tours contractés sous la suture. BROT et VON MARTENS confirment Timor comme habitat.



FIG. 137

Melania carinifera Lk., p. 167, n° 14; Amér. septentr. Pays des Cherokees (BEAUVOIR); mon cabinet; long. $7\frac{1}{2}$ l. (= 16 mm.); mss. 2 ext. — Coll. Lk. Genève. 2 ex. (**fig. 138**); accompagnés d'une étiquette de Lk. « trouvée chez les Cherokee, dans un ruisseau qui



FIG. 138

se jette dans la rivière Estant Alley, Amér. sept. par Mr. de Beauvoir»; n° 1, alt. 16; diam. $7\frac{1}{2}$; apert. alt. 7; apert. diam. 4; 5 tours (apex tronqué); n° 2, alt. 18; diam. 8; apert. alt. 7; apert. diam. $4\frac{1}{2}$ mm.; 6 tours (apex tronqué). BROT, *Mater.*, III, p. 21, pl. I, fig. 6, a figuré l'ex. de 18 mm. plutôt que celui de 16 mm. mesuré par Lk.; à part la taille tous les deux sont identiques. BROT décrit suffisamment les types et renvoie au travail de TRYON, *Smiths.*

Miscell. Coll., 1873, n° 253, p. 157, sur les *Strepomatidae*, qui en fait le *Goniobasis carinifera* (Lk.) avec comme synonymes ou formes de variation *M. bella* Conr., *M. perangulata* Conr., *M. percarinata* Conr., *M. nebulosa* Conr., *M. bella-crenata* Haldeman et *M. monilifera* Anth. DELESSERT, pl. 30, fig. 16, et CHENU, *Ill.*, pl. 2, fig. 27, ont figuré un des ex. de LK. avec plus ou moins d'exactitude. L'examen des ex. types, comparés avec ceux de la Coll. Brot sous les noms cités ci-dessus, révèle une forte variabilité dans l'ornementation, la présence de carènes ou de granulations, ainsi que dans la hauteur de la spire et la forme de la base de l'ouverture. Les localités indiquées sont le Tennessee, la Georgie (Cherokee County), l'Alabama et la rivière Savannah.

Melania truncatula Lk., p. 167, n° 15; Timor; mon cabinet; long. $7\frac{1}{2}$ l. (= 16 mm.); mss. 2 ex. — Coll. Lk. Genève, 2 ex. (**fig. 139**); avec une étiquette de LK. « Timor, *M. truncatula* ». N° 1: alt. 15; diam. 7; alt. apert. $7\frac{1}{2}$; diam. apert. $3\frac{1}{2}$ mm.; 5 tours, apex tronqué, muni de son opercule. Les tours sont nette-

ment ornés de stries spirales, mais les séries verticales sont obsolètes, ce qui n'est pas le cas pour le n° 2 où elles sont prononcées sur les premiers tours; les dimensions de cet ex. non operculé, sont: alt. 17; diam. 7; alt. apert. 7; alt. diam. $3\frac{1}{2}$ mm., 5 tours également, tronqués. La couleur presque noire des individus de Lk. est due à un enduit très mince qui masque la couleur naturelle fauve foncé, mais non la structure.

BROT met l'esp. de Lk. en synonymie de *Melania (Striatella) tuberculata* Müll., qui possède une aire de répartition énorme, de l'Afrique du Nord orient., à l'île Maurice, aux Indes et à la Malaisie et Timor, formant des variétés nombreuses. Les plus grands ex. de la coll. Brot atteignent 40 mm. pour treize tours complets.



FIG. 139

Melanopsis laevigata Lk., p. 168, n° 2;

Iles de l'Archipel; mon cabinet; long. 9 l.

(= $20\frac{1}{4}$ mm.); mss. 5 ex. — Coll. Lk. Genève, 5 ex. avec une étiquette R. LK. N° 1 (fig. 140 a); alt. 21; diam. 9; alt.

apert. $11\frac{1}{2}$; diam. apert

5 mm.; n° 2 (fig. 140 b);

alt. 18; diam. 9; apert.

alt. $11\frac{1}{2}$; apert. diam.

6 mm.; les trois autres

coquilles ont une taille

moindre. Lk. avait lui-

même établi la synony-

mie de son espèce avec

Melania buccinoidea Oli-

vier (*Voyage empire otto-*

man, pl. 17, fig. 8). C'est

aussi l'avis de BROT, *Mart.*

et Chemn., p. 419, qui

donne une série de for-

mes assez diverses (pl. 45.



FIG. 140

figs. 1-12). Cette espèce est localisée dans les pays qui bordent la Méditerranée orientale.

Melanopsis tricarinatum (Brug.) ap. Lk.¹ vol. 7, p. 272, n° 31 (sous le nom de *Buccinum tricarinatum* Brug.; *Encyclop.*, vol. 1, p. 280, n° 51); habitat ?; mon cabinet: long. $7\frac{1}{2}$ l. (= 16 mm.);



FIG. 141

mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève, 1 ex. (fig. 141); alt. 17; diam. 8; apert. alt. 11; apert. diam. 4 mm.; 6-7 tours, coquille nettement tricarénée, munie d'un fort calus blanc, tuberculeux à la commissure. Cette espèce est restée longtemps incertaine pour les auteurs, de *Buccinum* elle passe dans le genre *Nassa* pour DESH. (*An. S. Vert.*, 2^{me} éd., vol. 10, p. 171, qui n'eut pas la possibilité de voir l'ex-type); BROU, in *Mart. et Chemn.*, p. 436, reconnut qu'il s'agissait de *Melanopsis graellsii* Villa juv., espèce provenant probablement d'Espagne ou du nord de l'Afrique et qui, en conséquence doit prendre le nom donné par BRUG.

Pirena terebralis Lk., p. 169, n° 1; Indes et Moluques; mon cabinet; long. 3 p. approx. (= 80 mm.) env. 14 tours; mss. 5 ex. — Coll. Lk. Genève. 3 ex. avec une étiquette R. LK. N° 1 (fig. 142) alt. $77\frac{1}{2}$; diam. $20\frac{1}{2}$; apert. alt. $18\frac{1}{2}$; apert. diam. 11 mm.; 14 tours, apex complet mais légèrement corrodé latéralement. Coquille recouverte d'un enduit noir, très mince mais masquant la couleur propre; tours aplatis, suture bien marquée; les lignes d'accroissement sont rétrocurrentes sous la spire, surtout vers la commissure où elles dessinent un fort sinus du péristome. Celui-ci est fortement dilaté à droite jusqu'au sinus basal très profond. Columelle nettement concave à son début, épaissie



Fig. 142

¹ Cette espèce, bien que provenant de la coll. Lk., n'a pas été décrite par lui mais par BRUG (*loc. cit.*) d'après l'ex. de LK. Comme ce Type n'a pas encore été figuré à ma connaissance et que c'est BROU qui l'a le premier classée correctement, j'ai jugé utile d'en publier une photographie qui lève tous les doutes au sujet de son identification.

et formant une sorte de dent allongée sous la commissure. N° 2, alt. 73; diam. 19; apert. alt. 15; apert. diam. $9\frac{1}{2}$ mm.; 13 tours environ; apex tronqué, labre ébréché à droite, coquille noire. N° 3, alt. 73; diam. 19; apert. alt. 17; apert. diam. 9 mm.; 13 tours, apex corrodé. Coquille non revêtue d'un enduit noir, brune, montrant sur les tours, presque lisses, une alternance de zones d'accroissement étroites, blanches et brunes. Sur les tours supérieurs ces zones se résolvent en mouchetures blanches, interrompues, en chapelets irréguliers. BROT, in *Mater.*, III, p. 23 et *Mart. et Chemn.*, p. 410, pl. 44, figs. 3a-3f, met l'espèce de LK. en synonymie de *Faunus ater* L., comme l'avait fait déjà LK. lui-même. L'habitat s'étend sur Ceylan, les îles de la Sonde, les Philippines et la Nouvelle-Guinée.

Pirena spinosa Lk., p. 170, n° 2; rivières de Madagascar; mon cabinet; long. 2 p. 8 l. (= $72\frac{1}{2}$ mm.); mss. 2 ex. — Coll. Lk. Genève, 2 ex., le plus petit portant un numéro et la lettre L. N° 1 (fig. 143 a-b), alt. 80¹; diam. 31; apert. alt. 24; apert. diam. 20 mm. 9 tours, apex tronqué. N° 2, alt. 70; diam. 30, apert. alt. 24; apert. diam. 18; 8 tours (apex tronqué). Ces deux ex. remarquables sont recouverts en partie d'un enduit ferrugineux brun foncé qui empâte les détails d'ornementation. Dès les premiers tours existants on remarque des lignes spirales bien prononcées d'abord sur toute la hauteur du tour puis dans les derniers tours seulement sur le tiers supérieur, à cet endroit se forme la rangée des épines, de 5-8 par tour, le dernier n'en porte plus qu'une ou deux. La région périombilicale est décussée par cinq gros filets spiraux en bourrelet noduleux sur le prolongement des côtes axiales (épines). Le péristome est très fortement entaillé par un sinus rétrocurrent situé au quart supérieur, dans le prolongement de l'épaule épineux. La partie médiane du péristome se dilate en une languette puis forme un nouveau sinus plus large et moins marqué. La base de la coquille est également occupée par une gouttière marquant le début de la columelle. L'axe apertural est oblique; son plan, abstraction faite des sinus, est presque axial.

¹ En réalité l'exemplaire mesurait $82\frac{1}{2}$ mm. de haut mais, en examinant la coquille de près, après l'avoir photographiée, je me suis aperçu qu'elle avait été prolongée d'un tour au moyen de cire noire, ce qui lui donnait une apparence entière.

BROT (*Matér.*, III, p. 24) possède 2 ex. provenant de Ranomafan, sources chaudes de Madagascar, très semblables à ceux de LK. L'un d'eux est muni de son opercule, très exactement figuré dans *Mart. et Chemn.*, pl. 42, fig. 1 a. Il signale également et figure in *Mart. (loc. cit., fig. 1)* l'ex. de la Coll. Delessert (CHENU, *Man.*, fig. 2082), complet, soi-disant très rare. En examinant de près cet

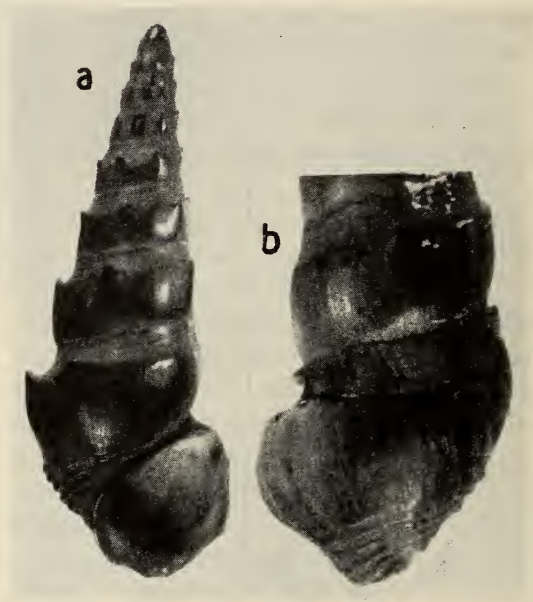


Fig. 143

ex., il n'est pas difficile de voir que DELESSERT a été probablement victime d'un habile marchand de coquilles; en effet, toute la pointe, soit environ 7 tours, appartenant à une espèce différente, ont été rajoutés et sellés après dressage très exact des surfaces de contact et masticage de la fausse suture. Il semble que ni CHENU ni BROT ne se sont aperçus de la supercherie, car ce dernier (*loc. cit.*, p. 24) dit: « la conservation de la spire, très rare, est dans un état de conservation remarquable ». C'est le *Melanatria spinosa* (Lk.); il a été figuré sous le nom de *Pirena madagascariensis* dans l'*Encyclopédie*, pl. 458, fig. 2 a-b; il est difficile de dire si c'est d'après les ex. de LK. L'espèce est voisine et peut-être en partie synonyme de *Melanatria fluminea* (Gmel.).

Pirena granulosa Lk., p. 170, n° 4; habitat ?; mon cabinet; long. 16 l. (= 35 mm.); mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève. 1 ex. (fig. 144) avec étiquette R. Lk., alt. 36; diam. 15; apert. alt. 14½; diam. apert. 7 mm.; 8-9 tours dont les deux premiers sont légèrement corrodés; ils sont faiblement bombés dans leur moitié inférieure et ornés de forts cordons spiraux, au nombre de 7 sur les 7 premiers tours et de 20 environ sur le dernier. Axialement les tours sont en outre ornés de côtes arquées, rétrocurrentes dans leur milieu; on en compte 17 sur le quatrième tour et 20 sur le dernier. Ces côtes portent autant de granulations qu'il y a de filets spiraux sur chaque tour. Par contre, sur le dernier, à partir de la périphérie, les granulations disparaissent; seuls persistent les cordons spiraux, finement flexueux. Ouverture assez étroite, péristome avec un large sinus à la commissure et à la base de la columelle; en son milieu le labre externe s'avance fortement (ce que montre fort mal notre figure de face). Columelle épaisse, presque droite, blanc bleuâtre et jaune orangée à sa base. BROT (*Mater.*, II, p. 25, pl. 1, fig. 18) émet des doutes au sujet de la qualité de type de notre ex. Je crois ses objections sans valeur, les dimensions correspondent à 1 mm. près; les tours sont légèrement convexes et si le labre n'est pas véritablement blanc à sa base, cette particularité a facilement pu échapper à Lk. L'ex. est figuré par DELESSERT, pl. 31, fig. 1, par BROT (*loc. cit.*) mais non pas par CHENU, *Man.*, fig. 2081, qui représente sous ce nom un *Pirena plicata* Reeve. BROT place l'espèce dans le genre *Vibex*; actuellement on en fait une *Paramelania* que BEQUAERT et PILSBRY, *Aquat. molluscs of belg. Congo*, *Bull. Americ. Mus. of Nat. Hist.*, 1927, vol. 53, p. 268, mettent en synonymie de *Pachymelania fusca* (Gmel.). C'est une espèce du Golfe de Guinée très abondante dans l'estuaire du Congo et qui montre de nombreuses variations.



Fig. 144

Paludina bengalensis Lk., p. 174, n° 3; Bengale (Massé); mon cabinet; long. 15 l. (= $33\frac{3}{4}$ mm.); mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève. 1 ex. avec étiquette de R. Lk. (fig. 145), alt. 34; diam. 24; apert. alt. $18\frac{1}{2}$; apert. diam. $14\frac{1}{2}$ mm.; apex petit et pointu, complet; 7 tours. Les tours croissent rapidement; ils sont bombés surtout sous la suture; celle-ci est bien marquée, régulière. La spire est légèrement plus haute que la bouche. Elle est ornée de lignes spirales finement ondulées visibles à la loupe seulement (environ 5



Fig. 145

par mm. sur le dernier tour) et de lignes d'accroissement également très serrées et peu accentuées, excepté où se marquent les phases d'arrêt de croissance. L'ouverture est grande, large, sub-circulaire, faiblement anguleuse à la commissure. Labre très mince, sans bourrelet interne formé; par contre on en aperçoit un situé profondément, reste d'un stade d'arrêt de croissance. La nais-

sance de la columelle se marque par un angle obsolète. Celle-ci est concave, mince, ne laissant subsister de l'ombilic qu'une fente oblique imperceptible. Il n'y a pas de calus columellaire et celui qui recouvre la paroi pariétale est très mince, irrégulièrement et finement granuleux. L'intérieur de la bouche est blanc opaque, porcelané. La coquille est de couleur olive clair sur le dernier tour, les autres sont d'un blanc verdâtre très clair. L'avant-dernier tour porte 5 bandes spirales brun clair. Sur le dernier on peut en compter une quinzaine alternativement plus larges et plus étroites. L'opercule, faiblement concave, corné brun rougeâtre, est piriforme à sommet dévié à gauche. Le nucléus est également décentré vers la gauche et entouré de lignes concentriques obsolètes; le grand diam. est de $15\frac{1}{2}$; le petit de $12\frac{1}{2}$ mm. et la distance du nucléus au sommet de 8 mm. En enlevant l'opercule, j'ai trouvé, empâtées dans des matières organiques raccornies, les coquilles de 4 jeunes individus sur le point de naître. Ces 4 coquilles (de 4 tours), nettement anguleuses à leur périphérie, sont munies de 20 filets spiraux au-dessus de la

carène, chez l'un des ex. tout au moins. Il est à remarquer que notre individu qui correspond exactement à la dimension donnée par LK., n'est pas celui figuré par DELESSERT, pl. 31, fig. 2. Notre ex. est plus grand, moins acuminé, l'ornementation et la coloration différent; en outre DELESS. figure à l'intérieur, vues par transparence, les fascies externes brunes; elles sont invisibles dans l'ex. de LK. KOBELT, in *Mart. et Chemn.*, p. 27, ANNANDALE et SEWEL, *Rec. Indian Museum*, 1921, p. 270 et suiv., ont signalé de nombreuses variétés de l'espèce qui habite surtout, dans sa forme typique, la région de l'embouchure du Gange ainsi que la Birmanie (PRASHAD, *Mem. of Ind. Mus.*, 1925, p. 162).

Ampullaria guyanensis Lk., p. 176, n° 1; Guyane; mon cabinet; alt. 3 p. 7 l. (= 96 mm.); diam. 3 p. (= 81 mm.); mss. 2 ex. — Coll.

Lk. Genève, 2 ex. avec une inscription de R. LK. sur l'un d'eux. N° 1 (fig. 146), alt. 88 ½; diam. 82; apert. alt. 70; apert. diam. 45 mm.; 4 ½ tours de spire dont les 2 premiers sont corrodés et ramenés presque au niveau du troisième; tours très bombés, suture simple, faiblement canaliculée vers l'extrémité. Ouverture très grande, largement piri-forme, peu échancrée par le pénultième. Périristome continu, bord droit épaissi intérieure-



Fig. 146

ment par un bourrelet en biseau jaune orangé, visible sur les tours à chaque arrêt de croissance. Columelle presque verticale, faiblement repliée sur l'ombilic, se continuant par un calus pariétal peu épais, à limite externe très marquée, surface columellaire et calus finement chagrinés dans le sens axial. La commissure, un peu lamelleuse, est marquée par un angle de 90 degrés envir.

Ombilic de 6 mm. de diam., profond; région périombilicale régulièrement arrondie, sans carène. L'ornementation se compose de lignes d'accroissement légèrement sinueuses, arrondies, obsolètes, plus fortes autour de l'ombilic et sous les sutures. A la loupe seulement se révèle une ornementation spirale très fine (environ 25 lignes par mm.); elle se retrouve sur toute la surface. L'épiderme de la coquille est jaune olivâtre sur les premiers tours, il devient plus fauve doré sur le dernier, surtout en arrière du péristome. Sous l'épiderme, par transparence, on compte sur le troisième tour 8 bandes spirales foncées, brunes, de largeur variable; sur le dernier on en perçoit au moins 25. On remarque souvent une ou deux bandes filiformes entre deux bandes larges de plusieurs millimètres; les plus larges occupent la périphérie et l'ombilic. L'intérieur de la coquille est blanc jaunâtre, les fascies spirales se voient fort bien par transparence. Pour cet ex. on remarquera que la hauteur donnée par Lk. (96 mm.) ne correspond pas à celle de l'ex. décrit ci-dessus (88½ mm.); je suppose que Lk. a ajouté les 8 mm. manquants pour compenser la corrosion et le raccourcissement des deux premiers tours; le diamètre est exactement celui donné par Lk. La synonymie de cette espèce est restée longtemps douteuse ainsi que son habitat, grâce surtout au fait qu'elle montre des convergences de forme avec certaines espèces africaines. SOWERBY, *Proc. mal. Soc.*, 1909, p. 351, dans son Catalogue des Ampullaires et dans sa note (*loc. cit.*, p. 363), a accepté le premier, au vu des ex. de Lk. comme Type, l'ex. décrit ci-dessus. Il établit que *Amp. erythrostoma* Reeve et *Amp. haemastoma* Reeve doivent être considérés comme synonymes de *A. guyanensis* Lk. Cette synonymie est confirmée par PAIN au vu des ex. Types de REEVE et de Lk. (en 1951). Cet auteur en outre confirme pleinement l'habitat, un peu vague, donné par Lk., ayant eu l'occasion de récolter sur place, entre la Guyane et l'Amazone, de très nombreux ex. de l'espèce (PAIN, *Proc. mal. soc.*, vol. 28, 1950, p. 67 et ALDERSON, *Stud. in Ampull.*, 1925, p. 12).

La Coll. Lk. renferme un second ex. Celui-ci, très différent, est cependant marqué *A. guyanensis* sur la coquille par R. Lk. En outre, une autre inscription porte *A. rugosa* Lk. C'est une coquille polie artificiellement, blanche, dépourvue de toute ornementation, sauf autour de l'ombilic où elle a subsisté. Elle a 6 tours très convexes mais le dernier est plus allongé, l'ouverture plus étroite et

plus haute; elle mesure 100 de hauteur, 80 de diam., 74 d'alt. apert. et 44 mm. de diam. apert. Il n'y a pas de doute sur son identité, car, abstraction faite de sa forme caractéristique de *Pomacea urceus*, elle en avait la couleur foncée; celle-ci s'est conservée intacte sur la paroi pariétale, visible par transparence au travers du calus. Elle porte en outre, autour de l'ombilic, de fortes côtes caractéristiques.

Ampullaria rugosa Lk., p. 177, n° 2; Mississipi; mon cabinet; au moins aussi grosse que la précédente (96 mm.); mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève, 1 ex. (**fig. 147**) avec une inscription de la main de BROT: «Ex. de Lk.» plus quelques inscriptions peu lisibles, entre autres *A. urceus*. Alt. 106; diam. 96; alt. apert. 74½; diam. apert. 40 mm.; 6 tours de spire. Cette coquille a tous les caractères des grosses *Ampull. urceus* Müll. avec le galbe très renflé et le dernier tour très développé. L'apex est un peu corrodé. Ouverture piriforme allongée; angle de la commissure de 90 degrés environ. Plan de l'ouverture subvertical. Péristome droit et columelle largement évasée sur un ombilic de 10 mm.



Fig. 147

de diam. Ornementation formée tout d'abord de lignes d'accroissement très serrées, se transformant par place et spécialement autour de l'ombilic en côtes très accusées. Il existe deux sortes d'ornementations spirales, une très fine, à peine visible à la loupe, et une seconde grossière, à lignes espacées de plusieurs millimètres produisant par leur intersection avec les plis radiaux une malléation polygonale très accentuée par place. La coquille est revêtue d'un épiderme marron, presque noir, surtout aux cicatrices laissées par les arrêts de croissance. L'ouverture, ainsi que la columelle, sont entièrement d'un blanc lacté brillant à surface finement granuleuse. La figure de l'*Encyclopédie*, pl. 457, fig. 2 a. b à laquelle renvoie Lk. est très probablement la reproduction de notre ex.;

seule l'apparence de l'apex est fantaisiste. C'est l'*Ampullaria (Pomacea) urceus* (Müll.), qui habite surtout les Guyanes (pour la répartition voir PAIN, *Proc. Mal. Soc.*, 1950, p. 65). Le second des ex. de *Amp. guyanensis* Lk. appartient certainement à cette espèce, ainsi qu'il est dit plus haut.

Ampullaria fasciata Lk., p. 177, n° 3; Indes, Moluques, Antilles; mon cabinet; diam. long. 22 l. (= 49 mm.); diam. transv. envir. 2 à 3 l. de moins (= 43-45 mm.); mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève. 1 ex. avec une étiquette d'écriture inconnue « *A. fasciata* Lk. = *zonata* Spix. »; en outre, sur la coquille, une lettre S. indique que l'ex. provient de la Coll. Solier. Cette coquille mesure 73 mm. de haut. et 62 de diam., ce qui prouve qu'il ne peut s'agir de l'ex. de Lk. En cherchant à découvrir le vrai Type dans la Coll. Deless. j'ai trouvé un ex. déterminé *A. ampullacea* L., (**fig. 148**) certainement très ancien, poli artificiellement, brillant, et dont les dimensions se rapprochent beaucoup plus de celles de Lk. En comparant cet ex. avec la figure à laquelle renvoie Lk., *Encyclopédie*, pl. 457, fig. 3 a-b, on est frappé par la ressemblance, non seulement de la forme générale, mais de la similitude presque absolue de certaines particularités, entre autres la forme de la limite du calus pariétal; à mon avis il ne peut guère y avoir de doute, il s'agit bien de l'ex. figuré. Les dimensions sont: alt. 55; diam. 53; alt. spire envir. 13; alt. apert. 45; diam. apert. 28 mm.; 6 tours, dont les trois premiers sont un peu corrodés. Coquille très déprimée, globuleuse en dessus, un peu étirée en dessous. Ouverture subréniforme, angle de la commissure presque droit. La base est régulièrement arrondie. Péristome externe droit, mince, bordé intérieurement d'un faible bourrelet sur lequel les fascies spirales externes se marquent fortement. La base de la columelle est un peu réfléchie, plus haut elle masque partiellement l'ombilic et se continue en un calus pariétal à limite irrégulière, mince mais opaque. Ombilic de 3 mm. de diam. environ, à ouverture très oblique. Nos ex., tous lisses et brillants, ayant probablement été polis, sont dépourvus de leur épiderme. Il ne m'est donc pas possible de donner l'apparence de l'ornementation et de la couleur superficielle. Les costules d'accroissement sont cependant bien visibles, serrées mais aplaties. A partir de la suture elles se dirigent faiblement en arrière jusque vers le quart environ de la hauteur du dernier tour, puis verticalement. Le plan apertural fait

un angle de 20° envir. avec l'axe; il est sensiblement rectiligne. La couleur du fond de la coquille est blanc crème ou mastic. Les premiers tours sont bruns violacés, le troisième porte déjà deux fascies spirales violettes; sur les suivants leur nombre augmente. Sur le tour ultime leur disposition est la suivante: en arrière du péristome la première bande spirale est à 12 mm. de la suture, elle

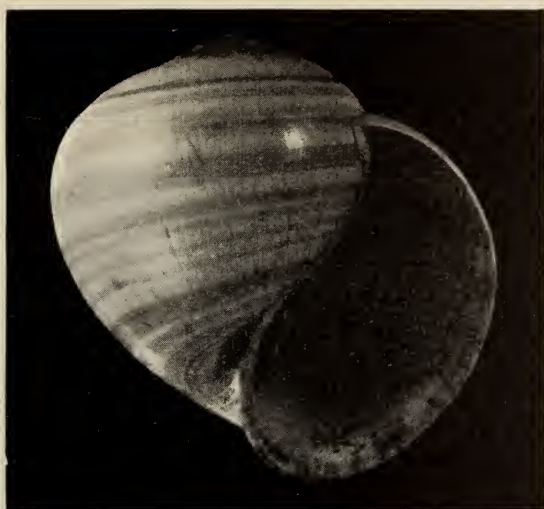


Fig. 148

est nettement violette (peut-être que l'ancien nom de « cordon bleu » (D'ARGENVILLE, pl. 61, D. 8), lui vient de la présence de cette bande). Ensuite, à des intervalles assez réguliers, se trouvent d'autres bandes spirales plus ou moins larges, parfois formées de bandes composites, coalescentes; on en compte environ treize parallèles jusqu' autour de l'ombilic. Ces bandes sont moins vivement colorées que la première, elles sont d'un brun violacé, recouvertes d'un voile glauque. L'intérieur de la cavité est brunâtre, laissant transparaître les fascies externes.

Cette espèce, très probablement synonyme de *Amp. ampullacea* L., est une de celles, parmi les Ampullaires, qui a donné lieu au plus grand nombre d'interprétations diverses, si bien qu'il est à peu près impossible de savoir exactement ce qu'elle représente et surtout d'où elle provient. Parmi toutes ces opinions divergentes

je me borne à publier la photographie de ce que je crois être le Type figuré de *Pila fasciata* (Lk.) provenant probablement des îles de la Sonde, si l'on en croit SOWERBY, *Proc. mal. soc.*, 1911, vol. 9, p. 36. Les discussions sur cette espèce se trouvent surtout dans ALDERSON, *Stud. in Ampull.*, 1925, p. 60; PHILIPPI, in *Mart. et Chemn. Ampull.*, vol. I, p. 39 et KOBELT, in *Mart. et Chemn. Ampul.*, vol. II, p. 220 et 221, enfin dans PRASHAD, *Mem. Ind. Mus.*, 1925, p. 72.

Ampullaria canaliculata Lk., p. 178, n° 4; rivières de la Guadeloupe; mon cabinet; diam. longitudinal, 25 l. (= 56 mm.); diam.

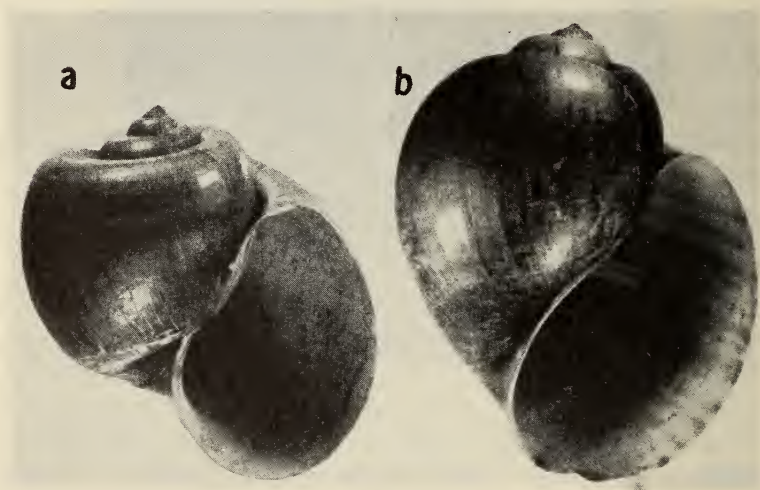


Fig. 149

transv. 22 l. (= 49 mm.); mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève, 1 ex (**fig. 149 a**) avec une étiquette de R. Lk. Les dimensions sont les suivantes: alt. 61; gr. diam. 46; petit diam. 48; alt. apert. 45; diam. apert. 33; profondeur du canal à la commissure, 5; haut. de la spire, 15 mm. env.; $6\frac{1}{2}$ tours fortement convexes en dessus, séparés par une suture très profonde à partir du cinquième tour. C'est certainement une coquille immature, très légère. Le dernier tour montre un fort épaulement supérieur. La bouche est ovoïde, allongée, à peine déviée par une faible échancrure due au tour pénultième. Le péristome est mince, droit, sans aucun bourrelet

(caractère de jeunesse ?). La columelle est faiblement réfléchie sur un ombilic de 5 mm. de diam. environ, à plan très oblique. Le plan apertural est subvertical, faiblement échancré à l'épaule. La commissure est arrondie et non pas anguleuse. Le dernier tour est assez irrégulier; l'ornementation se compose de lignes de croissance peu accentuées, plus fortes vers l'ombilic et l'épaule des tours; en outre on remarque quelques lignes spirales espacées qui produisent avec le système précédent une malléation irrégulière ou bien un froncement superficiel. La couleur de l'épiderme, bien conservé, est olivâtre claire, rembrunie vers l'ombilic. De nombreuses fascies spirales, brunes ou lie de vin, à peine plus foncées, à des intervalles assez réguliers, occupent toute la surface des tours. Sur le dernier on peut en compter environ 14, de largeurs variables. Sa cavité est de couleur violâtre, laissant transparaître les fascies externes. L'apex est petit, un peu corrodé et acuminé. Notre figure, représentant l'individu un peu par la pointe, la longueur et l'apparence de l'ouverture se trouvent réduites et la région ombilicale montre un angle trop prononcé. On aura remarqué que les données de taille de Lk. ne correspondent que partiellement avec notre ex., cependant, si l'on admet que l'indication de Lk., diam. longitudinal, est prise dans le sens grand diam., la concordance est presque parfaite. DELESSERT, pl. 31, fig. 3, représente une coquille énorme, fortement canaliculée mais de galbe très différent, que nous possédons. SOWERBY, *Proc. mal. soc.*, vol. 8, p. 363 et ALDERSON, *Stud. in Ampull.*, p. 20, rejettent cette figure et pensent qu'il s'agit d'*Amp. gigas* Spix; c'est l'avis d'autres auteurs et celui de PAIN qui, au vu de nos photographies et de l'ex. Type de Genève, confirme cette dernière identification. A titre de comparaison, je publie (**fig. 149 b**) la figure de cette coquille de DELESSERT, fortement réduite, en regard de *A. canaliculata* Lk. Cette coquille de Lk. a déjà été figurée assez exactement par CHENU, *Man.*, n° 2245. Par suite de la difficulté de savoir ce que Lk. voulut dire dans sa diagnose, on a attribué à ce nom des formes très diverses et des localités variables. En réalité cette Ampullaire provient de la région du Parana; elle est voisine des *Ampullaria insularum* Orb., *immersa* Reeve, *d'Orbignyana* Phil. etc.

Ampullaria guinaica Lk., p. 178, n° 6; Guinée; mon cabinet; « dite vulgairement la prune de reine-Claude »; diam. transv. 19-20 l.

(42-45 mm.); mss. 2 ex. — Coll. Lk. Genève. 2 ex. Coquilles sénestres. N° 1 (**fig. 150, 1**), alt. 41; diam. 44; apert. alt. 30; apert. diam. 24 mm.; $4\frac{1}{2}$ tours à apex corrodé. Coquille couleur vert olive foncé, très brillante (probablement polie). N° 2 (**fig. 150, 2**), alt. 39; diam. $43\frac{1}{2}$; alt. apert. 28; diam. apert. 22 m.; $4\frac{1}{2}$ tours, à apex corrodé, brun foncé, coquille plus épaisse, couleur fauve violacé clair. Les deux ex., bien que de couleur très différente, sont extrêmement semblables. Le n° 2, dépourvu d'épiderme, porte une

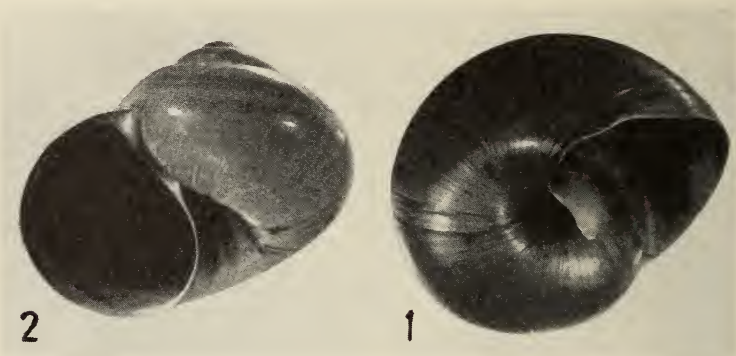


Fig. 150

large bande spirale supérieure, foncée, séparée par une fascie périphérique étroite, plus claire; au-dessous de celle-ci une seconde bande foncée s'arrête à une distance d'environ 12 mm. de l'ombilic. L'ornementation est composée de lignes d'accroissement serrées et d'un système spiral très fin, visible seulement par place, ponctuant les intervalles entre les lignes axiales. L'intérieur est de couleur brun-violet. Notre figure représente nos deux ex., le n° 1 dans l'axe et le n° 2 perpendiculairement à l'axe et au plan apertural. L'*Encyclopédie*, pl. 457, fig. 1 a-b, sous le nom de *Amp. oliveacea*, représente, d'après Lk., la même espèce. Il est difficile d'affirmer que c'est un de nos individus qui a servi de modèle, la taille est presque semblable, mais la fig. est trop approximative. La description donnée par PHILIPPI in *Mart. et Chemn.*, vol. 1, p. 28, est parfaitement conforme à nos ex. D'après une indication (in litt.) de PAIN (1951), *Lanistes guinaicus* Lk., datant de 1822, doit tomber en synonymie de *Lanistes varicus* (Müll.) qui date de 1774; il en

serait de même pour *Lanistes palustris* Morelet (1864, *Journ. Conch.*, p. 158), qui provient du lac Ebrie (Sénégal), de Grand-Bassam et de la Côte d'Ivoire.

Ampullaria virens Lk., p. 179, n° 7; habitat ?; mon cabinet; diam. transv. 19 l. (= 42 mm.); mss. 4 ex. — Coll. Lk. Genève, 4 ex., avec une étiquette R. LK. Dans son complément de descrip-

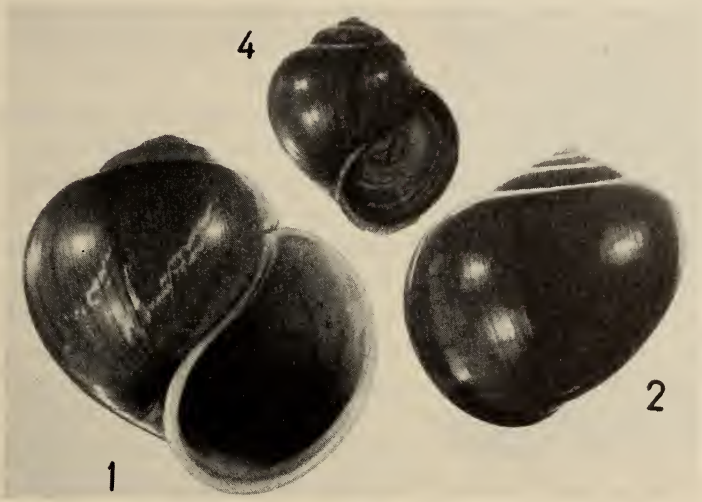


Fig. 151

tion Lk. compare cette espèce avec la précédente (*A. guineaica* Lk.) en la disant très différente, ce qui peut paraître curieux car, comme il le dit, *A. virens* est droite (dextre ?), la précédente est sénestre. Notre figure (n° 151) montre trois des 4 ex. que nous possédons de Lk. N° 1 (fig. 151, 1), alt. 44; diam. 41½; alt. apert. 33½, diam. apert. 22 mm.; 5½ tours, couleur cornée, olivâtre. N° 2 (fig. 151, 2) alt. 34; diam. 33; alt. apert. 28½; diam. apert. 22 mm.; 5½ tours, couleur cornée olivâtre foncée. N° 3 (non figuré), alt. 37; diam. 34; apert. alt. 29; apert. diam. 19½ mm.; indiv. de 5½ tours, mais dépourvu de son bourrelet péristomien interne. N° 4 (fig. 151, 4) ex. muni de son opercule, alt. 27; diam. 22½; apert. alt. 20; apert. diam. 14½ mm.; 5 tours environ. Ce dernier ex. (n° 4) a été déterminé par PRASHAD en 1920 à son passage à Genève (*Mem. Indian*

Museum, 1925, p. 76) comme *Ampull. (Pila) conica* Gray; cette détermination est confirmée également par PAIN en 1951 (*in litt.*). *Amp. virens* est caractérisée surtout par sa spire déprimée. Pour nos trois ex. le rapport de la hauteur de la spire à celle de l'ouverture est respect.: n° 1, 2,5 mm.; n° 2, 3 mm. et pour le n° 3, 4 mm. La partie inférieure du test est fortement bombée; l'ouverture largement arrondie extérieurement et en bas, très peu échancrée par le tour précédent, forme un angle supérieur à 90° à la commissure et revêt une forme presque semi-circulaire ou réniforme. Le péristome, chez les individus adultes, est droit extérieurement; bordé en dedans d'un bourrelet blanc, en cordon prononcé. Le bord columellaire se réfléchit sur l'ombilic et se continue sans transition par un calus pariétal blanc, épais et nettement limité en dehors. L'ombilic est resserré mais profond. L'ornementation se compose de lignes axiales serrées, peu prononcées, descendant presque verticalement; le système spiral profond est obsolète espacé, produisant une malléation fort nette sur le dernier tour, surtout chez le n° 1. Vue à la loupe la surface porte un second système très fin de stries spirales montrant au moins 15 lignes parallèles au mm. La couleur est cornée olivâtre, plus ou moins claire, l'apex est généralement éclairci. Le test, léger, est subtransparent, vu de l'intérieur il montre nettement, dans la région du péristome, une succession de bandes spirales brun-rouge; on peut en compter environ 14 chez le n° 3. Comme je l'ai dit plus haut le n° 4 est une *Amp. conica* Gray dont la forme est assez différente et la taille moindre. L'ex. n° 1 a été fort bien figuré par DELESSERT, pl. 31, fig. 5 a-c; nous n'avons pas retrouvé l'opercule figuré. SOWERBY, *Proc. mal. soc.*, vol. 9, p. 61, joint à l'espèce de Lk. l'*Amp. carinata* de Swains, Reeve, Phil.; PRASHAD, *Mem. Ind. Mus.*, 1925, p. 75, y joint comme synonymes *Amp. malabarica et largillierti var.* de Koblet. Sa répartition s'étend sur l'Inde en général, Bombay, Madras, le Bengale, l'Assam.

Ampullaria intorta Lk., p. 179, n° 10; habitat ?; mon cabinet; diam. transv. 9 l. (= 20 mm.); mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève, 1 ex. (**fig. 152**) avec une étiquette de Lk. et une autre d'écriture inconnue: « *Ampullacera subcarinata* Sow. » (espèce provenant du Congo elle me semble très différente de celle de Lk. si l'on en juge par la fig. de PHILIPPI, *Ampull. in Mart. Chemn.*, pl. 6, fig. 7). Notre ex. mesure: alt. 23; diam. 20; apert. alt. 17; diam. apert. 10 mm.;

5 tours de spire sénestre. La figure de l'*Encyclop.*, pl. 457, fig. 1 a b, représente fidèlement notre type; elle a été recopiée par PHIL., *loc. cit.*, pl. 6, fig. 3. Grâce à l'aplatissement de la partie supérieure des tours c'est une coquille étagée. La suture est simple, légèrement crénelée, par place, par le début des lignes d'accroissement. Sous la suture on remarque un petit talus oblique, le tour ensuite s'aplatit et au début se creuse légèrement en une rampe faiblement concave, limitée extérieurement par une carène obsolette. L'ouverture est régulièrement arrondie en dehors, anguleuse à la commissure et à la base, grâce à une forte carène basale périombilicale. Le labre externe a malheureusement été légèrement meulé sur son bord mais, en examinant le trajet des lignes d'accroissement, le plan apertural a été peu modifié, son obliquité sur l'axe est faible (30° env.). La columelle est légèrement excavée, un peu rabattue sur l'ombilic et suivie d'un calus pariétal, d'abord bien développé, blanc, disparaissant avant d'atteindre la commissure. L'ombilic, profond, en entonnoir resserré, est circonscrit par une arête à angle droit très prononcée. L'ornementation, grâce à la surface polie artificiellement, est obsolette; elle consiste en lignes d'accroissement peu obliques, faibles, irrégulières, serrées et d'un très fin réseau spiral qui se marque entre les lignes précédentes par des points rapprochés. La couleur de fond est blanche, les trois premiers tours sont bruns violacés, plus clairs sur la rampe; leur sommet est orné d'une fascie spirale brune, étroite. La rampe des tours suivants est ornée de même façon mais le fond en est blanc. En dessous de la carène se trouve une large fascie brune, la périphérie porte une fascie de même couleur, étroite, et plus bas, à intervalles réguliers, cinq autres fascies; celle qui entoure l'ombilic est très large, composée de lignes coalescentes. L'entonnoir ombilical, où l'épiderme est resté intact, est vert olivâtre. L'ouverture brun très clair laisse transparaître les fascies externes.



Fig. 152

SOWERBY, *Proc. mal. Soc.*, vol. 12, 1917, p. 66, met cette espèce en synonymie de *Lanistes plicosus* Martens (*Novit.*, vol. 5, p. 191, pl. 156, fig. 3-5) du Congo, ce qui me semble une impossibilité vu la différence de galbe.

Dans les figures que j'ai pu examiner, celles qui correspondent le mieux avec le Type de LK. sont celles de MARTENS, *loc. cit.*, p. 191, pl. 157, fig. 1-3, copiées par KOBELT in *Mart. Chem.*, pl. 29, fig. 4-6, vu l'orientation de la figure la bouche paraît trop évasée et l'ombilic trop large. Les figures de PILSBRY et BEQUAERT, *Moll. Congo, Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, vol. 53, 1927, p. 192, pl. 18, figs. 10-16, sous les noms de *Lanistes nsendwensis* Putzeis et *var.*, puis *Lan. congicus* Boettg. sont beaucoup plus semblables au Type de LK. que celle de la même planche (figs. 2-3) nommée *Lan. intortus*. Il est probable que l'âge de la coquille (le Type doit être un jeune) joue un grand rôle dans la forme du dessus des tours et le développement de l'ombilic. Des ex. de *Lanistes* rapportés, en 1931, de la région du Gabon, dans des marigots de l'Ogowe, aux environs de Lambarène, par le missionnaire GRÉBERT, sont, à n'en pas douter, des *intorta* Lk. De l'avis de MM. BEQUAERT et PAIN (1951), ces exemplaires jeunes ne se distinguent pas du spécimen type de LK. Ces individus, en excellent état, sont encore pourvus de leurs opercules cornés bruns très foncés à leur périphérie externe, éclaircis au centre. Sur le dernier tour le nombre des fascies spirales est variable, entre 5 et 14, leur nombre étant indépendant de leur âge. La carène périombilicale et celle qui limite la rampe des tours s'atténue par contre chez les ex. plus âgés. Voici les dimensions de quatre individus :

	Alt.	Diam.	Alt. apert.	Alt. diam.	
N° 1	20	13½	15½	10	dépourvu de carène périombilicale sur le dernier tour.
N° 2	24	22½	20	11	
N° 3	31	31	24	17	
N° 4	37	35	27	18	

Chez tous les ex. il existe, comme dans le Type, un petit talus infrasutural. L'ornementation est très semblable, mais plus accentuée grâce à la présence de l'épiderme intact. Sur la rampe les lignes

spiraies sont particulièrement prononcées, parfois avec des soulèvements serrés et réguliers de l'épiderme.

M. PAIN (*in litt.*) suppose que *A. lybicus* Morelet est synonyme d'*intortus* Lk. tandis que *A. bernardianus* Morelet, quoique très voisin, s'en éloignerait surtout par son habitat africain oriental et central.

Ampullaria fragilis Lk., p. 179, n° 11, communiquée par PÉRON; habitat ?; mon cabinet; diam. transv. 5 l. (= 11 mm.); mss. 2 ex. — Coll. Lk. Genève, 2 ex. avec une étiquette de R. Lk. (fig. 153),

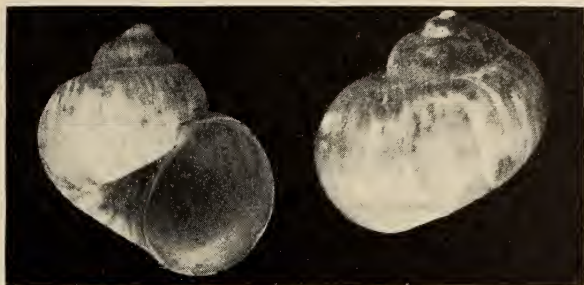


Fig. 153

n° 1, alt. $11\frac{1}{2}$; diam. 11; apert. alt. $7\frac{1}{2}$; apert. diam. $6\frac{1}{2}$ mm.; 5 tours très bombés, séparés par une suture profonde, presque canaliculée, surtout au dernier tour. Le dessus des tours est muni d'un épaulement déprimé et limité par une carène très obsolète. Les premiers tours, un peu encroûtés, ne montrent pas nettement leur ornementation. Le dernier porte des lignes d'accroissement accentuées et irrégulières, un peu flexueuses. L'ouverture est semi-circulaire, non échancrée, largement arrondie extérieurement et à bord columellaire et pariétal rectiligne. Le labre est très mince, tranchant; le haut de la columelle forme un triangle partiellement rabattu sur l'ombilic. Celui-ci est largement ouvert. Calus pariétal bien visible, adhérent sur une faible longueur à la paroi. La couleur est blanc sale, un des ex. porte 2 fascies spirales brunes, étroites. Le n° 2 montre les mêmes caractères, son dernier tour extérieur est plus régulièrement arrondi; l'ex. mesure: alt. $10\frac{3}{4}$; diam. $19\frac{1}{2}$; alt. apert. 7; diam. apert. 6 mm. DESH. (*An. s. Vert.*, édit. 2, vol. 8,

p. 541) a fait remarquer qu'il ne s'agissait pas d'une Ampullaire mais de ce que QUOY et GAIMARD (*Voy. Astrol.*, vol. 2, p. 201, pl. 15. figs. 10-16) ont décrit et très bien figuré sous le nom d'*Ampullacera fragilis*. THIELE, vol. 1, p. 470, énumère l'espèce dans la famille des *Amphibolidae* comme *Salinator fragilis* (Lk.). C'est une espèce australienne.

(A suivre.)

Liste des espèces mentionnées dans la troisième partie.

Afin de permettre de se rendre compte du contenu de chaque partie de ce travail, nous avons établi une liste courante renvoyant aux figures et à la pagination du présent fascicule.

Nom donné par Lamarck	Pages tome 59 1952	N° de la figure *
<i>Succinea cucullata</i> Lk.	23	94
<i>Auriculata midae</i> Lk.	24	95
<i>Auricula judae</i> Lk.	25	Manque
<i>Auricula sileni</i> Lk.	25	96
<i>Auricula leporis</i> Lk.	27	97
<i>Auricula felis</i> Lk.	28	98
<i>Auricula bovina</i> Lk.	29	99
<i>Auricula caprella</i> Lk.	30	—
<i>Auricula dombeyana</i> Lk.	30	100
<i>Auricula nitens</i> Lk.	31	101
<i>Cyclostoma planorbula</i> Lk.	32	102
<i>Cyclostoma sulcata</i> Lk.	34	103
<i>Cyclostoma unicarinata</i> Lk.	35	104
<i>Cyclostoma obsoleta</i> Lk.	37	105
<i>Cyclostoma rugosa</i> Lk.	38	106
<i>Cyclostoma interrupta</i> Lk.	39	107
<i>Cyclostoma ambigua</i> Lk.	41	108
<i>Cyclostoma semilabris</i> Lk.	42	109
<i>Cyclostoma flavula</i> Lk.	44	110
<i>Cyclostoma fasciata</i> Lk.	46	111
<i>Cyclostoma mumia</i> Lk. (fossile)	46	Cat. Lk. foss. pl. 3, fig. 23
<i>Cyclostoma quaternata</i> Lk.	47	112
<i>Cyclostoma ferruginata</i> Lk.	48	Manque
<i>Cyclostoma decussata</i> Lk.	48	113
<i>Cyclostoma lineolata</i> Lk.	49	114
<i>Cyclostoma mammillaris</i> Lk.	51	115
<i>Cyclostoma lincinella</i> Lk.	51	116
<i>Cyclostoma orbella</i> Lk.	53	117

Nom donné par Lamarck	Pages tome 59 1952	N° de la figure *
<i>Cyclostoma fimbriata</i> Lk.	55	118
<i>Cyclostoma multilabris</i> Lk.	56	119
<i>Planorbis lutescens</i> Lk.	58	120
<i>Planorbis deformis</i> Lk.	59	Manque
<i>Physa castanea</i> Lk.	59	121
<i>Physa subopaca</i> Lk.	61	122
<i>Lymnaea virginiana</i> Lk.	62	123
<i>Lymnaea luteola</i> Lk.	63	124
<i>Lymnaea acuminata</i> Lk.	64	125
<i>Lymnaea intermedia</i> Lk.	64	Manque
<i>Melania asperata</i> Lk.	65	126
<i>Melania truncata</i> Lk.	65	127
<i>Melania coarctata</i> Lk.	66	128
<i>Melania punctata</i> Lk.	67	129
<i>Melania corrugata</i> Lk.	68	130
<i>Melania subulata</i> Lk.	69	131
<i>Melania laevigata</i> Lk.	70	132
<i>Melania clavus</i> Lk.	70	133
<i>Melania decollata</i> Lk.	71	134
<i>Melania thiarella</i> Lk.	72	135
<i>Melania spinulosa</i> Lk.	74	136
<i>Melania granifera</i> Lk.	75	137
<i>Melania carinifera</i> Lk.	76	138
<i>Melania truncatula</i> Lk.	76	139
<i>Melanopsis laevigata</i> Lk.	77	140
<i>Melanopsis tricarinata</i> (Lk.) = <i>Buccin.</i> <i>tricar.</i> (Lk., An. s. cert., vol. 7, p. 271.)	78	141
<i>Pirena terebralis</i> Lk.	78	142
<i>Pirena spinosa</i> Lk.	79	143
<i>Pirena granulosa</i> Lk.	81	144
<i>Paludina bengalensis</i> Lk.	82	145
<i>Ampullaria guyanensis</i> Lk.	83	146
<i>Ampullaria rugosa</i> Lk.	85	147
<i>Ampullaria fasciata</i> Lk.	86	148
<i>Ampullaria canaliculata</i> Lk.	88	149
<i>Ampullaria guineaica</i> Lk.	89	150
<i>Ampullaria virens</i> Lk.	91	151
<i>Ampullaria intorta</i> Lk.	92	152
<i>Ampullaria fragillitis</i> Lk.	95	153

* La numérotation des figures fait suite à la Partie II (*Rev. suisse Zool.*, tome 58, 1951, p. 693-752).

Le groupe de *Chaetopteryx* (*Limnophilidae*, *Trichoptera*)

par

FERNAND SCHMID

Avec 162 figures dans le texte.

Le groupe de *Chaetopteryx* est certainement, de toute la famille des Limnophilides, un des groupes les mieux définis et un des premiers dont fut reconnue l'existence.

La grande largeur des ailes antérieures, leur membrane coriacée, leur apex arrondi en demi-cercle et leur revêtement de longues soies constituent un ensemble de caractères unique dans la famille et donnent aux espèces un facies des plus caractéristiques. Les *Chaetopteryx* sont des insectes de taille moyenne, souvent petite; ils frappent le chasseur par leur aspect trapu et ramassé, par leur démarche gauche, leur vol lourd et maladroit et surtout par le revêtement pileux dont ils sont hérissés.

Ces caractères sont si frappants que certains auteurs (HAGEN, STEIN, DZIEDZIELEWICZ) tentèrent à plusieurs reprises d'ériger le groupe en tribu, en sous-famille et même en famille. A l'instar de McLACHLAN, je ne pense pas qu'il y ait lieu de retenir ces tentatives, car ces particularités sont plus frappantes qu'importantes et ne sauraient avoir une valeur subfamiliale.

Voici une description du groupe:

Toutes les parties du corps sont robustes, trapues et portent de fortes soies. Tête courte et très large; bord occipital presque droit. Yeux globuleux et très proéminents; leur diamètre n'est que faiblement plus court que la tête. Vertex plus ou moins bombé. Ocelles et tubercules céphaliques petits. Antennes minces, aussi

longues que les ailes antérieures chez les grandes espèces et nettement plus longues chez les petites; elles ne sont pas crénelées; le premier article est plus court que la tête. Palpes maxillaires médiocrement longs, mais toujours très forts. Chez le ♂, le premier article est toujours long; il atteint la moitié ou les deux tiers de la longueur du deuxième; les deux derniers articles sont de longueurs subégales (fig. 2-3). Chez les grandes espèces, l'apex du deuxième article atteint la base des antennes, alors qu'il ne l'atteint pas chez les petites. De même, chez celles-ci, le deuxième article est environ trois fois plus long que large (fig. 3), alors qu'il l'est quatre à cinq fois chez les grandes (fig. 2).

Pronotum relativement long, à gros tubercules sétifères.

Pattes fortes et assez courtes. Chez le ♂, le tibia et les tarses antérieurs présentent un raccourcissement intéressant, mais variable avec la taille du spécimen et parfois même inégal aux deux pattes d'un même individu. Le fémur est toujours long et très épais. Le tibia est nettement plus mince et atteint ordinairement les trois quarts de la longueur du fémur. Les articles des tarses sont courts et leur longueur ne décroît que faiblement du premier au quatrième. Chez les petits exemplaires, le protarse n'est que 2 fois à 2,5 fois plus long que large (fig. 4), alors que, chez les grandes, il l'est 3 à 4 fois (fig. 5). Le fémur est aussi long que les deux ou trois articles suivants réunis. Chez la ♀, les tarses sont nettement plus longs; le protarse est au moins 4 fois plus long que large (fig. 4 a). Les brosses noires sont présentes sous forme d'une fine bande au fémur, au tibia et à la base des tarses. Les épines noires, presque absentes sur le tibia antérieur du ♂, sont au contraire nombreuses chez la ♀ (fig. 4-5). Eperons ♂: 0, 2, 2; 0, 3, 3, ♀: 1, 2, 2; 1, 3, 3. Comme toutes les espèces à tarses courts, le ♂ n'a jamais d'éperons aux pattes antérieures,

Les ailes présentent des caractères très particuliers, sur lesquels sont basés certains genres. Les ailes antérieures sont courtes, très larges et presque toujours arrondies en demi-cercle à l'apex. Cette particularité aura évidemment des répercussions sur la nervulation: l'aire costale devient très large et très convexe; l'aire apicale se raccourcit considérablement et ses nervures deviennent très divergentes; les cellules discoïdale et sous-radiale deviennent larges et anguleuses à l'apex; l'anastomose devient longue et ses deux parties se rapprochent considérablement par un fort raccourcissement de

t7 (fig. 6). Ces particularités se retrouvent chez le genre *Frenesia* Bett. où elles sont dues à la même cause. Comme aux pattes, ces caractères sont influencés par la taille des spécimens: les grands ont des ailes antérieures plus allongées que les petits; chez eux, l'aire costale sera moins élargie, les nervures apicales moins divergentes et t 7 plus longue (fig. 21).

Les ailes sont petites par rapport au corps, surtout chez les petites espèces qui sont fréquemment brachyptères. Il n'y a pas de dimorphisme sexuel dans la forme des ailes, mais les ♀♀ sont en général plus grandes que les ♂♂. Chez plusieurs espèces les ailes postérieures ont une forme très variable suivant la grandeur des individus. De taille ordinairement normale, elles peuvent devenir très petites chez les petits exemplaires, avec une aire anale réduite, un peu comme chez la ♀ de *Anomalopteryx* St. Les nervures sont fortes, mais de largeur irrégulière, car elles sont épaissies au point d'insertion des soies. Celles-ci prennent naissance sur de gros tubercules, ce qui donne à l'aile un aspect granuleux caractéristique. Elles ont un développement prodigieux, mais variable d'une espèce à l'autre, plus faible chez les grandes que chez les petites (fig. 6). Les soies sont toujours présentes sur les nervures et ordinairement aussi sur la membrane qui, alors, ne porte pas de pilosité, sauf chez certaines grandes espèces. Chez *Psilopteryx* McL. et *Pseudopsilopteryx* n.gen. les soies sont petites et présentes uniquement sur les nervures; la membrane porte une mince bande de poils au milieu de chaque cellule. Le bord de l'aile, souvent festonné, porte une très longue frange de soies (fig. 40).

Aux ailes antérieures, la membrane est légèrement coriacée. La coloration est rousse ou grise, sans tache. La nervulation est assez caractéristique; elle est remarquablement constante dans tout le groupe et la description qui suit s'applique, à peu de chose près, à toutes les espèces (fig. 6). Toutefois, les anomalies sont fréquentes, surtout chez les petites formes. R1 presque pas courbé au niveau du ptérostigma qui n'est jamais épaissi. Cellule discoïdale environ trois fois plus longue que son pétiole; elle est large et triangulaire sur toute sa largeur; la sous-radiale, également très large, se termine à peu près au même niveau que la discoïdale. L'anastomose est longue et d'aspect à peu près rectiligne, car les t2 et t5 sont très longues, alors que les trois premières fourches étant étroites à la base, les t 1, 2, 4 et 6 sont très courtes et forment des angles

très obtus; f3 souvent pointue; t7 plus ou moins courte suivant la largeur de l'aile; f5 étroite et pointue. Cellule thyridiale assez courte et ordinairement pétiolée. Cellules anales très longues. Les ailes postérieures sont ordinairement plus larges que les antérieures; l'aire anale est ample. Il y a souvent une faible échancrure du bord apical, sous l'apex. Les soies sont absentes, mais les franges sont assez longues. Cellule discoïdale plus courte qu'aux ailes antérieures; la cellule sous-radiale est très oblique à l'apex et passablement en retrait sur la discoïdale, comme chez *Drusus* Steph.; la cellule apicale 4 correspond souvent avec la discoïdale par une courte nervule transversale; les trois premières fourches sont assez étroites à la base; les médianes bifurquent, peu brusquement, après le niveau du début de la cellule discoïdale.

Abdomen court et robuste; les segments sont toujours fortement emboîtés les uns dans les autres et portent souvent de fortes soies. Le VIII^e tergite est évasé et largement ouvert vers l'arrière; il forme, de la sorte, une vaste cavité apicale au fond de laquelle sont invaginés les IX^e et X^e segments. La constitution de cette cavité apicale semble être une direction d'évolution du groupe, car elle est présente chez tous les genres, réalisée de façon plus ou moins parfaite, par des moyens différents et souvent à l'aide de néoformations du VIII^e ou du IX^e segment.

Chez la plupart des espèces de *Chaetopteryx* Steph., elle est produite par une forte invagination réversible du IX^e segment; chez trois espèces, l'invagination n'est pas réversible; il n'y a pas de néoformation (fig. 36, 41).

Chez *Chaetopterygella* Mart., le IX^e segment est réduit; le VIII^e tergite est soudé au sternite correspondant et porte une grosse masse dorsale recouverte de sétules (fig. 159-160).

Chez *Chaetopterygopsis* St. l'invagination est irréversible et la partie dorsale du IX^e segment est prolongée par une forte pointe dominant la cavité apicale (fig. 71).

Chez *Psilopteryx* McL. et *Praennitella* n.subgen., il y a une invagination réversible, mais la partie dorsale du IX^e segment constitue une large plaque formant le plafond ou le fond de la cavité qu'elle maintient béante (fig. 79).

Chez *Annitella* Klap., l'invagination est très forte et irréversible; la partie dorsale du IX^e segment, développée en plaque, forme le plafond d'une cavité apicale très profonde et circulaire. Les angles

latéraux postérieurs du VIII^e tergite portent deux appendices chitineux tournés vers l'intérieur (fig. 122, 124, 126).

Genitalia ♂: Il est malaisé de trouver dans l'armature génitale des caractères précis qui soient communs à l'ensemble du groupe. Chez le ♂, le IX^e segment est moyennement développé et toujours large latéralement. Appendices supérieurs petits, en forme d'oreille et dépourvus de formations chitineuses. Appendices intermédiaires de grande taille et presque toujours en forme de cônes très allongés, dirigés obliquement vers le haut. Épaississements latéraux du X^e segment toujours bien développés. Plaque sous-anale souvent très grande, parfois absente. Appendices inférieurs de forme variable, en général du type *Drusus*, c'est-à-dire en forme de cône oblique; ils sont souvent très proéminents. Appareil pénial de taille variable. Le pénis est ordinairement de taille moyenne, mais il est parfois très gros; il est armé de formations chitineuses apicales et n'est jamais érectile. Les titillateurs sont spiniformes, mais diminuent progressivement de taille avec l'augmentation de la cavité apicale; chez les formes les plus évoluées ils ont disparu et chez *Pseudopsilopteryx* ils semblent être remplacés par des appendices péniaux (fig. 102-103).

Genitalia ♀: IX^e segment composé de deux parties entièrement distinctes et toujours dépourvu d'appendices. Partie dorsale du IX^e et du X^e segment courte. Pièces ventrales du IX^e segment obtuses et largement séparées l'une de l'autre. Plaque supra-génitale rarement présente et ordinairement remplacée par une concavité de la partie séparant les pièces ventrales du IX^e segment. Ecaille vulvaire de taille moyenne; parfois, les trois lobes sont distincts, mais, le plus souvent, les lobes latéraux ne peuvent être distingués du VIII^e sternite; le lobe ventral, toujours minuscule, paraît alors profondément enfoncé dans une échancrure du bord du VIII^e sternite.

Le groupe de *Chaetopteryx* contient 24 espèces, comprises actuellement dans les genres *Chaetopteryx* Steph., *Psilopteryx* St., *Chaetopterygopsis* St., *Chaetopterygella* Mart., *Heliconis* Dz. et *Annitella* Klap. Cette classification est basée en bonne partie sur la présence ou l'absence de soies sur la membrane des ailes antérieures et sur le nombre des éperons. Quoique reposant sur ces mauvais caractères, la classification est acceptable et je ne la modifierai que peu. Je crée le nouveau genre *Pseudopsilopteryx* pour *Psilopteryx zimmeri* McL. qui, malgré un développement analogue des soies, est trop

différent de *psorosa*, pour rester dans le même genre. *Praeannitella* n. subgen. reçoit *Ch. obscurata* McL.; quoique, à première vue, peu différente des *Chaetopteryx*, cette espèce présente de nombreux caractères des *Annitella* à l'état d'ébauche. *Acropsilopteryx* n. subgen. reçoit *esparaguera* n. sp., voisin de *psorosa*, mais présentant des caractères alaires et une structure de l'armature génitale de la ♀ différents. Je supprime définitivement *Heliconis* Dz. dont toutes les espèces passent dans *Annitella*. J'ai laissé de côté *Psilopterna* Mart., connu seulement par les descriptions de MARTYNOV et dont les affinités avec le groupe de *Chaetopteryx* me paraissent bien faibles.

Mon intervention présente se borne à une multiplication des cadres génériques, donc à une complication de la classification du groupe. Je ne m'y suis résolu qu'à regret, mais, de la sorte, je suis arrivé à obtenir un arrangement plus phylétique et donc plus logique des différentes espèces. Pour ce faire, je me suis basé presque uniquement sur les armatures génitales qui, seules, se sont révélées susceptibles de fournir de bons caractères génériques. Du reste, sans abdomen, la majorité des espèces seraient indéterminables et seraient toutes placées dans le même genre. Or, les *genitalia* nous montrent l'existence de plusieurs genres, souvent très différents et parfois très intéressants.

Du reste, les caractères fournis par la pilosité me paraissent artificiels et sans grande valeur systématique. La présence de fortes soies sur les ailes antérieures semble être, chez les Limnophilides, une des manifestations du brachyptérisme; elles se rencontrent chez plusieurs genres n'ayant entre eux aucune parenté dans le cadre familial, mais qui ont tous les ailes réduites: *Anomalopteryx*, voisin de *Drusus*, *Thamastes* qui est une Apataniine, *Acrophylax* et *Enoicyla* (♀) qui sont parents de *Stenophylax* et tous les genres du groupe de *Chaetopteryx*. Chez ces derniers, leur présence coïncide avec d'autres manifestations du même phénomène: raccourcissement des pattes et surtout des tarses antérieurs du ♂ qui perdent leur éperon, nervures épaisses, en disposition souvent aberrante, fort emboîtement des segments abdominaux, etc. Chose significative, ces particularités sont d'autant moins accentuées que la taille de l'individu est plus grande. Néanmoins, dans un cas (*Acr. esparaguera*), j'ai accordé aux caractères alaires une portée subgénérique parce qu'ils se doublent de caractères génitaux femelles.

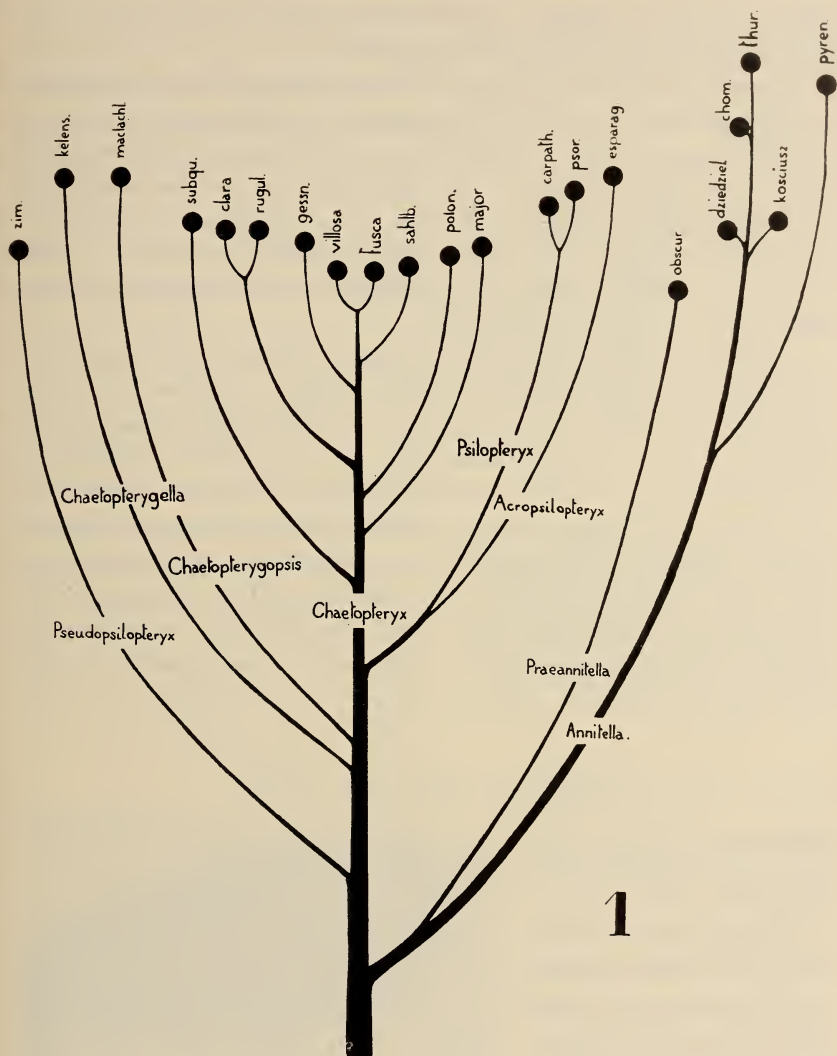


FIG. 1.

Arbre phylétique du groupe de *Chaetopteryx*.

Le groupe de *Chaetopteryx* est assez isolé dans le cadre familial. Il est voisin de *Frenesia* Bett., genre primitif du groupe de *Chilostigma*. *Fr. missum* Milne, en particulier, présente de fortes analogies avec *Pr. obscurata*. Le groupe de *Drusus* se rapproche également de celui de *Chaetopteryx* par son armature génitale, mais s'en éloigne

par les caractères alaires. Les *Pseudostenophylax* se placent peut-être aussi dans un voisinage assez proche.

Toutes les espèces du groupe de *Chaetopteryx* sont automnales; elles apparaissent au mois de septembre et volent jusqu'en novembre. En général, elles affectionnent les rivières pas trop rapides, mais vivent aussi dans les terrains détrempés et les tourbières (*Pseudopsilopteryx zimmeri*), les lacs (*An. pyrenaea*) et même les torrents de montagne (*Acr. esparraguera*). Certaines espèces vivent en plaine, mais beaucoup sont montagnardes et montent parfois jusqu'à une grande altitude (3000 m.).

Le groupe de *Chaetopteryx* est presque exclusivement européen. Bien représenté dans les vieux massifs d'Europe centrale, il l'est de moins en moins lorsqu'on s'éloigne de cette région; il s'avance à l'est jusqu'au Caucase (*Chaetopterygella*) et en Sibérie occidentale (*Chaetopterygopsis*). On en trouve quelques espèces en Laponie et une forme, sans doute relique, habite la Sierra Nevada. Presque toutes les espèces montagnardes sont endémiques et seules quelques rares espèces de plaine ont une large répartition géographique. Beaucoup de *Chaetopteryx* sont sans doute encore à découvrir, protégés qu'ils sont par leur vie automnale et montagnarde et par leurs mœurs cachées.

GENRE CHAETOPTERYX STEPH.

Chaetopteryx STEPHENS 1837, Ill. Brit. Ent., p. 232.

Chaetopteryx MACLACHLAN 1876, Mon. Rev. Syn., p. 191-193.

Chaetopteryx ULMER 1907, Genera Insectorum 60, p. 61-62.

Chaetopteryx fut créé, en 1837, par STEPHENS, pour *villosa* Fabr. Les contributions de MACLACHLAN, KOLENATI, BRAUER, KLAPALEK et DZIEDZIELEVICZ portèrent l'effectif du genre à dix espèces. *Chaetopteryx* est le genre central de son groupe dont il présente toutes les caractéristiques. C'est le plus grand mais en même temps le plus hétérogène. *Chaetopteryx* ne présente aucun caractère générique très net car il est composé d'espèces pas assez différentes pour constituer des genres distincts. Ceci apparaît sur la figure 1. Une description de *Chaetopteryx* sera donc un résumé de la description du groupe et une sélection des caractères qui y sont cités.

Tarses antérieurs du ♂ courts chez les petites espèces et plus longs chez les grandes. Chez celles-ci, le protarse du ♂ est 3 à 4 fois

plus long que large, alors que chez celles-là il l'est 2 à 2,5 fois. Ailes de grandeur et de forme variable; elles sont courtes, très larges et arrondies chez les petites formes et plus vastes et plus élancées chez les grandes. Les soies, parfois extrêmement développées chez les petites espèces, le sont moins chez les grandes où elles sont accompagnées de pilosité dans les cellules apicales.

Genitalia ♂: VIII^e tergite avec une zone de spinules. Il y a une forte cavité apicale non évaginable chez *polonica* Dz., *clara* McL. et *rugulosa* McL.; les autres espèces en ont une, formée par une simple évagination du IX^e segment. Celui-ci est large latéralement et toujours très étroit dorsalement; il est en général fortement concave latéralement au niveau de l'angle moyen.

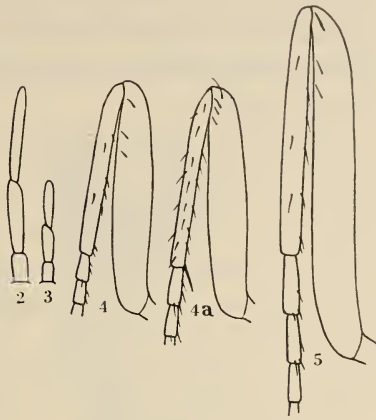


FIG. 2. Palpes maxillaires du ♂ de *Chaetopteryx major* McL. — FIG. 3. Palpes maxillaires du ♂ de *Ch. villosa* Fabr. — FIG. 4. Patte antérieure du ♂ de *Ch. villosa* Fabr. — FIG. 4 a. Patte antérieure de la ♀ de *Ch. villosa* Fabr. — FIG. 5. Patte antérieure du ♂ de *Ch. polonica* Dz.

Appendices supérieurs de taille moyenne, en forme d'oreille. Les appendices intermédiaires ont toujours la forme d'une forte pointe très chitineuse, dirigée vers le haut et plus ou moins recourbée. Plaque sous-anale en général très grande. Appendices inférieurs toujours bien développés; ils sont toujours du type *Drusus*, c'est-à-dire en forme de cône oblique vers le haut. L'appareil pénial présente un développement

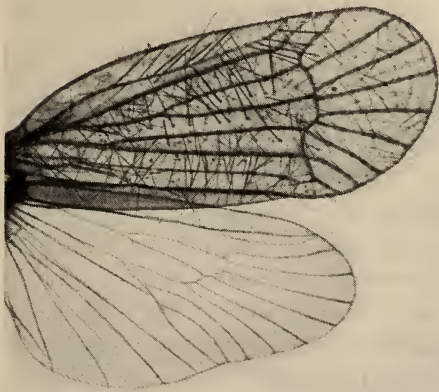


FIG. 6.
Ch. rugulosa McL., ailes.

très variable; chez certaines espèces, le pénis et les titillateurs sont grands et très élancés, alors que chez d'autres le pénis est court et très épais et les titillateurs sont très atrophiés et minuscules. Le pénis est toujours armé de deux ailettes chitineuses latérales apicales; les titillateurs sont spiniformes ou armés d'un bouquet d'épines apicales.

Genitalia ♀: Partie dorsale du IX^e segment bien développée, souvent prolongée latéralement vers le bas par une proéminence obtuse ou triangulaire. X^e segment en forme de deux pointes triangulaires, latérales, plus ou moins largement soudées l'une à l'autre ventralement et parfois aussi dorsalement. Pièces ventrales du IX^e segment de taille variable mais toujours largement séparées l'une de l'autre. Pas de plaque supra-génitale. Ecaille vulvaire plutôt petite et en échancrure; les lobes latéraux sont rarement distincts du bord du VIII^e sternite; le lobe central est toujours très petit.

Le genre *Chaetopteryx* se compose de deux groupes d'espèces homogènes et de trois formes isolées (fig. 1). Il est exclusivement européen. *Chaetopteryx* présente un stade primitif ou aberrant dans la réalisation de la cavité apicale. Générotype: *villosa* Steph.

Espèces isolées

Chaetopteryx subradiata Klap.

Chaetopteryx subradiata KLAPALEK 1907, Acta Soc. Entom. Bohem. IV, p. 27-28, 4 fig.

Dessus de la tête brun-roux, avec les tubercules plus clairs. Antennes palpes, thorax et abomen jaune-roux. Premier article des tarsi antérieurs du ♂ 3,5 fois plus long que large.

Ailes antérieures relativement très grandes et assez larges; à l'apex, elles ne sont pas arrondies mais tronquées obliquement. Nervures relativement minces, soies peu développées; les cellules apicales portent de la pilosité. Aire costale assez étroite; t 7 longue; les trois premières fourches apicales sont larges à la base. Nervures apicales très peu divergentes. La coloration des ailes antérieures est très caractéristique: sur un fond roux, dans chaque cellule s'étend une large bande jaune très claire et très nette; tache thyridiale grande. Les ailes postérieures sont blanchâtres, un peu jaunies à l'apex.

Genitalia ♂: VIII^e tergite sans tubercule ni proéminence. IX^e segment moyennement large latéralement et très étroit dorsalement; angles moyens aigus (fig. 9). Pas de cavité apicale non évaginable. Appendices supérieurs petits, concaves, recourbés vers le bas et arrondis à l'apex (fig. 7). Appendices intermédiaires petits,

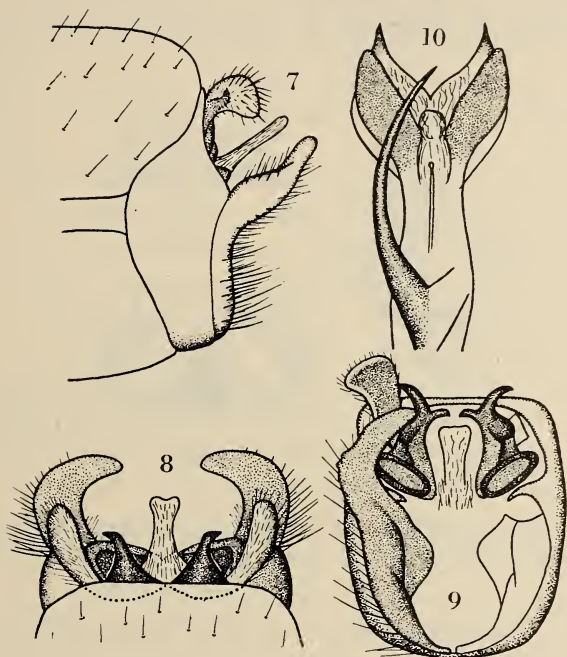


FIG. 7-10.

Armature génitale ♂ de *Chaetopteryx subradiata* Klap.

Fig. 7: Vue de profil. — Fig. 8: Vue de dessus. — Fig. 9: Vue de face.
Fig. 10: Appareil pénial.

en forme d'ergots, divergents et largement séparés l'un de l'autre (fig. 9). Épaississements latéraux du X^e segment grands et de structure compliquée. Plaque sous-anale de taille moyenne. Appendices inférieurs de forme assez curieuse: la partie soudée, aussi longue que la partie libre, est dirigée verticalement, assez mince, mais élargie vers l'intérieur par une plaque chitineuse; la partie libre forme un angle très net avec la partie soudée; elle a la forme d'une lamelle mince, assez large et disposée en un demi-cercle ouvert vers l'intérieur (fig. 9). L'appareil pénial a une taille vraiment

colossale (les figures 7, 8, 9 et 10 sont faites à la même échelle). Le pénis est très fort, cordiforme à l'apex et terminé par deux pointes chitineuses aiguës (fig. 10); à la face supérieure, il est renforcé par deux plaques chitineuses allongées. Titillateurs minces, spini-formes, arqués vers le centre et aussi longs que le pénis.

Genitalia ♀: Partie dorsale du IX^e segment courte et large; son bord dorsal se prolonge en son milieu par une proéminence

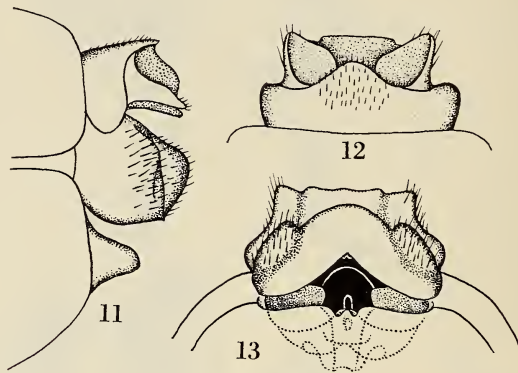


FIG. 11-13.

Armature génitale ♀ de *Chaetopteryx subradiata* Klap.

Fig. 11: Vue de profil. — Fig. 12: Vue de dessus. — Fig. 13: Vue de dessous.

obtuse (fig. 12); latéralement, elle est bien développée et fortement arrondie vers le bas. X^e segment constitué par deux pièces latérales concaves vers le haut et largement séparées l'une de l'autre dorsalement (fig. 12); ventralement, elles sont, au contraire, réunies par une large pièce (fig. 13). Parties ventrales du IX^e segment petites et saillantes; elles sont largement séparées par une proéminence obtuse et arrondie. Ecaille vulvaire assez grande; les trois lobes sont très petits et peu distincts (fig. 13).

Envergure 31-36 mm.

Cette espèce est exclusivement carpathique; elle a été capturée par DZIEDZIELEWICZ à Czarnohora (Carpathes orientales). J'en ai vu un couple de cette localité.

Ch. subradiata est l'espèce la mieux colorée du genre; elle est très isolée, principalement à cause de ses appendices inférieurs peu proéminents et arqués et par son énorme pénis cordiforme.

Chaetopteryx polonica Dz.

Chaetopteryx polonica DZIEDZIELEWICZ 1888, Sprawoz. Komis. Fizjogr. Krakau 23.

Chaetopteryx polonica RACIECKA 1934, Konovia 13, p. 238-239, pl. 1, fig. 5, a-c.

Chaetopteryx polonica AUCTORUM.

Tête, antennes et palpes roux clair. Thorax et abdomen roux, assez foncé. Le méso- et le métanotum portent, en leur milieu, une large bande claire. Pattes roux clair. Chez le ♂, les tarses antérieurs sont relativement allongés; le premier article est trois fois plus long que large.

Ailes relativement longues, étroites, arrondies et non tronquées à l'apex. Aire costale étroite; nervures apicales peu divergentes; t 7 très longue. Les nervures sont minces et les soies relativement peu développées; dans l'aire apicale, elles sont à peine reconnaissables de la pilosité. La coloration des ailes antérieures est rousse, ordinairement uniforme, mais certains spécimens présentent une étroite bordure brune, d'ailleurs peu visible, le long des nervures. Ailes postérieures blanchâtres, à peine jaunies à l'apex.

Genitalia ♂: VIII^e tergite gros et massif; la partie supérieure de son extrémité apicale, prodigieusement développée, forme une grosse masse trilobée, recouverte de tubercules, fortement proéminente et surplombant les autres pièces de l'armature génitale (fig. 14). Latéralement, cette masse est limitée vers l'avant par une zone molle et sans chitine qui doit sans doute lui permettre de basculer vers le bas, coinçant de la sorte le X^e segment de la ♀. IX^e segment assez large; dorsalement, il forme une vaste cavité apicale, qui contient les appendices supérieurs; ceux-ci sont très gros, très massifs et de conformation compliquée; ils sont dirigés verticalement, largement échancrés à leur bord supérieur et très fortement concaves vers l'arrière; leur bord externe est fortement rabattu vers l'intérieur et il forme un petit lobe proéminent, seule partie des appendices supérieurs sortant de la cavité apicale (fig. 14); le bord interne de l'appendice est plus obtus, également rabattu vers l'intérieur et porte en son milieu une petite ailette quadrangulaire (fig. 16). Appendices intermédiaires grands, massifs et assez allongés. Épaississements latéraux du X^e segment de taille moyenne, assez proéminents et largement unis aux intermédiaires. Plaque sous-anale grande et élancée (fig. 14). Appendices inférieurs très grands; ce

sont deux fortes pièces dirigées obliquement vers le haut, fortement aplaties caudalement et dont la face postérieure est très large et presque plane (fig. 16); ces appendices sont minces et larges sur toute leur longueur; la partie libre est aussi longue que la partie soudée. Appareil pénial mince et très long. Le pénis porte à l'apex

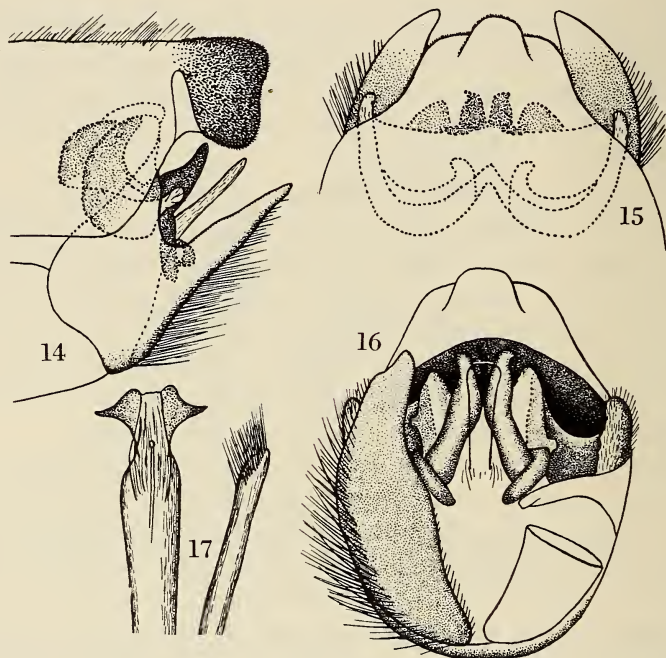


FIG. 14-17.

Armature génitale ♂ de *Chaetopteryx polonica* Dz.

Fig. 14: Vue de profil. — Fig. 15: Vue de dessus. — Fig. 16: Vue de face.
Fig. 17: Appareil pénial.

deux ailettes latérales, triangulaires et pointues. Les titillateurs sont minces, de grosseur régulière et pourvus, du côté interne, deux rangées de fortes soies apicales (fig. 17).

Genitalia ♀ très massifs. Partie dorsale du IX^e segment étroite et allongée; le bord apical supérieur est largement déprimé et les angles latéraux supérieurs sont très obtus; les angles apicaux inférieurs sont assez aigus, mais pas proéminents. X^e segment très court; il prolonge faiblement le IX^e segment et sa partie ventrale est fortement convexe (fig. 20). Pièces ventrales du IX^e segment de taille

moyenne, obtuses et largement séparées l'une de l'autre. Ecaille vulvaire formant une plaque chitineuse massive; les lobes latéraux sont très courts et larges; il n'y a pas de lobe médian (fig. 20).

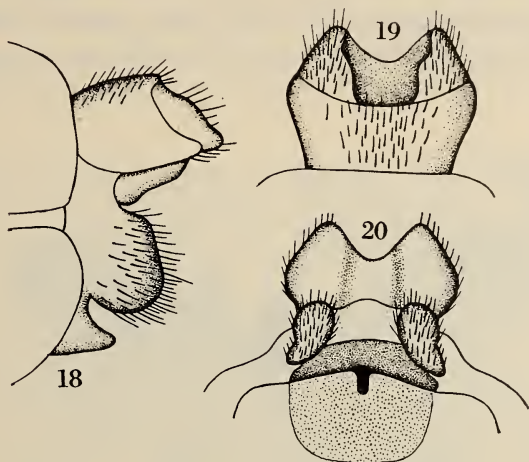


FIG. 18-20.

Armature génitale ♀ de *Chaetopteryx polonica* Dz.

Fig. 18: Vue de profil. — Fig. 19: Vue de dessus. — Fig. 20: Vue de dessous.

Envergure 26-34 mm.

Cette espèce n'est connue que des Carpathes orientales: Bassin du Pruth, 500-1600 m. IX-X. J'en ai vu 2 ♂♂ et une ♀ provenant de cette région.

Ch. polonica est très isolée par le développement extraordinaire du VIII^e tergite du ♂, par la profonde cavité apicale et par la forme des appendices supérieurs; peut-être dérive-t-elle du groupe de *villosa*, ce que suggèrent la forme des appendices inférieurs du ♂ et les genitalia de la ♀.

Chaetopteryx major McL.

Chaetopteryx villosa KOLENATI 1851, Gen. et Spec. Trich. I, p. 72 *partim*?
?Chaetopteryx irregularis KOLENATI 1859, Gen. et Spec. Trich. II, p. 281,
 p. V, fig. 60.

Chaetopteryx major McLACHLAN 1876, Mon. Rev. Syn., p. 198-200, pl. 22,
 fig. 1-6.

Chaetopteryx major AUCTORUM.

Dessus de la tête, antennes, face et palpes roux, très clairs. Pronotum et pleures jaune-roux. Dessus du thorax brun-roux,

avec une large ligne plus claire. Pattes rousses. Tarses antérieurs du ♂ assez longs. Abdomen roux-clair.

Ailes très grandes; les antérieures sont assez larges, mais tronquées obliquement à l'apex (fig. 21). Nervures fines; les soies sont moyennement développées et, dans l'aire costale, sont à peine différenciables de la pilosité qui s'y trouve. Fourches apicales larges et anguleuses à la base; t 7 très courte, malgré l'allongement des

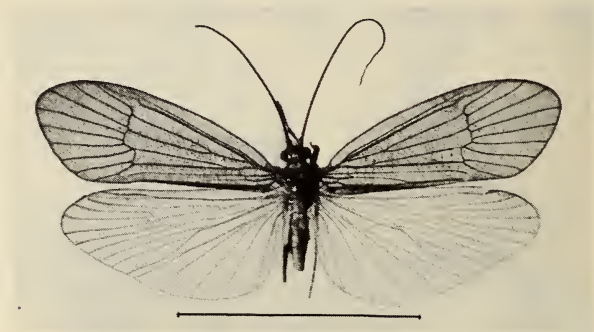


FIG. 21.

Chaetopteryx major McL., ♂.

ailes. Coloration des ailes antérieures uniformément rousse, intense. Ailes postérieures blanc jaunâtre, un peu plus foncées à l'apex.

Genitalia ♂: VIII^e tergite sans tubercules ni proéminence. IX^e segment large latéralement; dorsalement, il est relativement large et épais. Angles moyens obtus et peu proéminents. Appendices supérieurs grands et bien développés; ils ont la forme d'une bande large et disposée transversalement; ils sont soudés aux appendices intermédiaires et situés très près l'un de l'autre du côté interne où leur bord supérieur est chitineux et denticulé (fig. 24); la partie externe est arrondie et concave. Appendices intermédiaires peu développés; ils ont la forme d'une forte épine recourbée vers le haut (fig. 22). Épaississements latéraux du X^e segment petits et peu développés. Appendices inférieurs gros, massifs et peu proéminents; leur partie externe est fortement concave; leur partie ventrale est amincie et arrondie à l'apex; la partie libre a la forme d'un court bâtonnet dirigé horizontalement et arrondi à l'apex (fig. 22, 24).

Appareil pénial moyennement développé. Pénis mince, mais pourvu de deux ailettes latérales apicales, légèrement chitineuses (fig. 25). Titillateurs spiniformes portant à l'apex quatre à cinq dents de taille décroissante.

Genitalia ♀: Partie dorsale du IX^e segment assez bien développée; large et triangulaire dorsalement, elle forme deux lobes

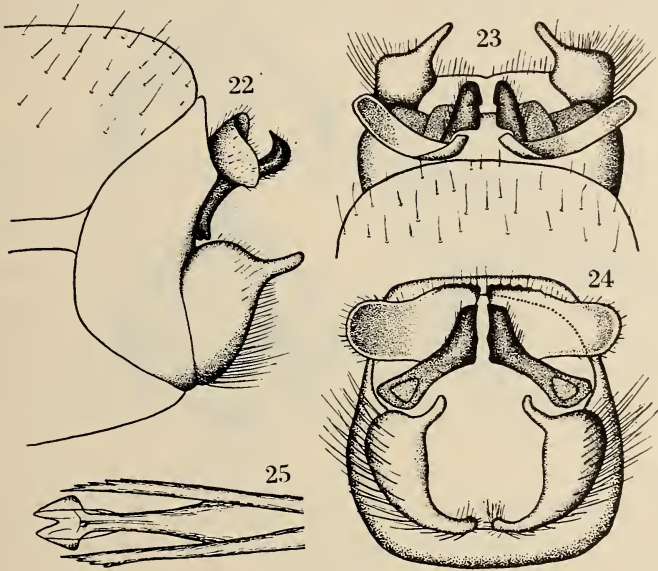


FIG. 22-25.

Armature génitale ♂ de *Chaetopteryx major* McL.

Fig. 22: Vue de profil. — Fig. 23: Vue de dessus. — Fig. 24: Vue de face.
Fig. 25: Appareil pénial.

arrondis latéro-ventralement. X^e segment assez massif; dorsalement, il forme une forte pointe très proéminente (fig. 27); ventralement, il se compose d'une plaque ovale plus courte que la pointe dorsale, portant une forte échancrure triangulaire à l'apex et formant vers le bas une vaste concavité également ovale (fig. 28). La partie terminale du tube digestif est curieusement chitineuse (fig. 26). Pièces ventrales du IX^e segment assez petites, mais fortement proéminentes et largement séparées l'une de l'autre (fig. 28). Ecaille vulvaire assez large, mais peu proéminente; le lobe central est très petit et séparé des deux latéraux par des échancrures

triangulaires; ceux-ci sont très larges, aplatis à l'apex et convergents.

Envergure 24-32 mm.

Cette espèce se trouve en Europe centrale: Allemagne (Lusace), Riesengebirge, Autriche (Carniole), Croatie et Bosnie. J'en ai examiné quelques spécimens des Riesengebirge (STANDFUSS).

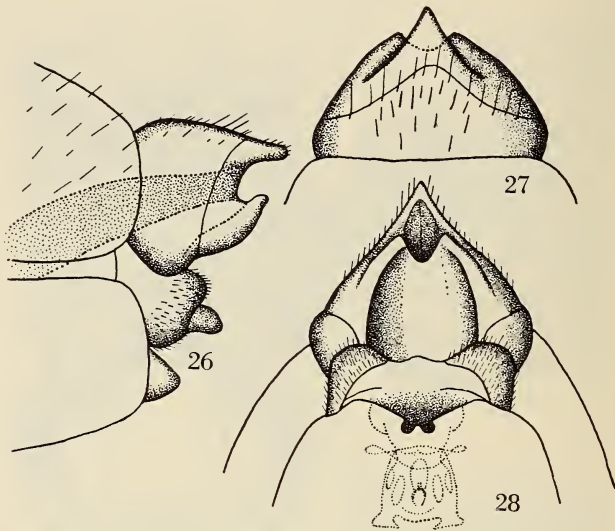


FIG. 26-28.

Armature génitale ♀ de *Chaetopteryx major* McL.

Fig. 26: Vue de profil. — Fig. 27: Vue de dessus. — Fig. 28: Vue de dessous.

MACLACHLAN interprète le *villosa* de PICTET comme étant le *major* de KOLENATI mais il n'indique pas s'il a vu le type. Comme *major* n'appartient pas à la faune de Suisse, je doute fort de l'interprétation de MACLACHLAN. Je crois plutôt que PICTET a décrit, sous le nom de *villosa*, la même espèce que FABRICIUS.

Groupe de *rugulosa*

Ce groupe contient deux espèces voisines qui ont en commun leur petite taille, leur coloration claire, une cavité apicale non évaginable, les appendices intermédiaires en forme d'épine droite presque verticale, les épaissements du X^e segment proéminents,

les appendices inférieurs saillants et concaves vers l'intérieur, le pénis sans armature chitineuse et les titillateurs très réduits. Toutefois, la forme des ailes, la nervulation et le développement des soies sont différents chez les deux espèces. L'aire de répartition des deux formes est orientale.

Le groupe de *rugulosa* marque une étape dans la réalisation du type *Annitella*, étape marquée par la présence d'une cavité apicale, d'appendices inférieurs peu proéminents et par la réduction des titillateurs.

Chaetopteryx rugulosa McL.

Chaetopteryx rugulosa KOLENATI 1848, Gen. et Spec. Trich. I, p. 73.

Chaetopteryx rugulosa MCLACHLAN 1876, Mon. Rev. Syn., p. 197-198, pl. 22, fig. 1-4.

Chaetopteryx rugulosa AUCTORUM.

Dessus de la tête brun foncé, avec les tubercules roux clair. Antennes brunes, assez foncées. Face, palpes, pattes et pleures roux clair. Les tarsi antérieurs du ♂ sont courts; le protarse est deux fois plus long que large; le fémur est aussi long que le tibia et les deux articles suivants réunis. Dessus du thorax et abdomen brun-roux.

Les ailes antérieures présentent ce que l'on pourrait appeler le type « *hyperchaetopteryx* ». Les nervures sont très fortes et d'épaisseur très irrégulière. Les soies sont extrêmement fortes et longues (fig. 6); elles atteignent une taille de loin supérieure à celles des autres espèces. La nervulation est aussi très typique du genre: les nervures apicales sont extrêmement divergentes et t 7 n'est pas plus longue que les autres nervures transversales. La nervulation présente des anomalies chez des quantités de spécimens. Les ailes antérieures ne sont pas très larges, mais bien arrondies à l'apex; elles sont uniformément rousses, comme chez *villosa*. Les ailes postérieures sont beaucoup plus étroites que celles des autres espèces, c'est-à-dire à peine plus larges que les antérieures.

Genitalia ♂: VIII^e tergite sans tubercules. IX^e segment pas très large latéralement et avec une concavité de développement moyen. Il y a sous le VIII^e tergite une cavité assez profonde et bilobée (fig. 30). Appendices supérieurs petits, allongés et faiblement concaves (fig. 31). Appendices intermédiaires en forme de longue épine droite, dirigés obliquement vers le haut et recourbés

vers l'avant à l'apex (fig. 29). Les épaissements latéraux du 2^e segment sont grands et très proéminents. Plaque sous-anale bien développée (fig. 29). Appendices inférieurs coniques, très proéminents et fortement concaves du côté interne (fig. 30). Appareil

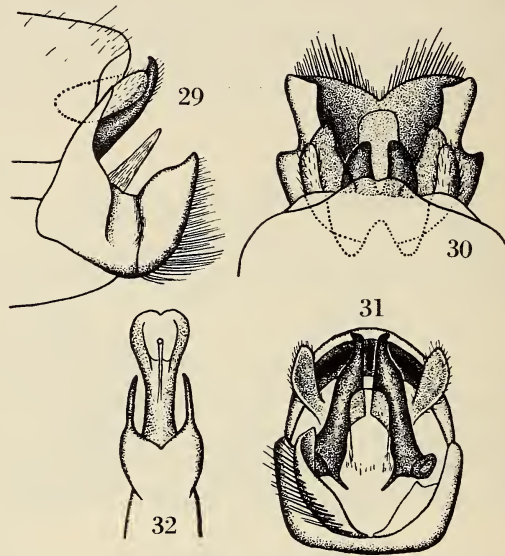


FIG. 29-32.

Armature génitale ♂ de *Chaetopteryx rugulosa* McL.
 Fig. 29: Vue de profil. — Fig. 30: Vue de dessus. — Fig. 31: Vue de face.
 Fig. 32: Appareil pénial.

pénial petit; le pénis est arrondi à l'apex et dépourvu de formations chitineuses. Titillateurs courts; ils sont formés d'une partie basale, très large, sur laquelle s'insère une forte épine (fig. 32).

Genitalia ♀: Partie dorsale du IX^e segment étroite, mais bien allongée, fortement triangulaire dorsalement et sans angle apical inférieur proéminent (fig. 33, 34). Le X^e segment prolonge le IX^e par un court tube très fortement échancré latéralement (fig. 33); la partie dorsale ainsi formée est convexe vers le haut et se termine par deux petites proéminences arrondies (fig. 34). La partie ventrale est rectangulaire. Pièces ventrales du IX^e segment petites, concaves et largement séparées l'une de l'autre. Ecaille vulvaire à lobes obtus et de taille subégale (fig. 35).

Envergure 18-19 mm.

Cette espèce est signalée de Dalmatie et de Carniole. J'en ai examiné une série de spécimens étiquetés « Alpl 24-XI-1912 » (Fritz HOFFMAN, Krieglach).

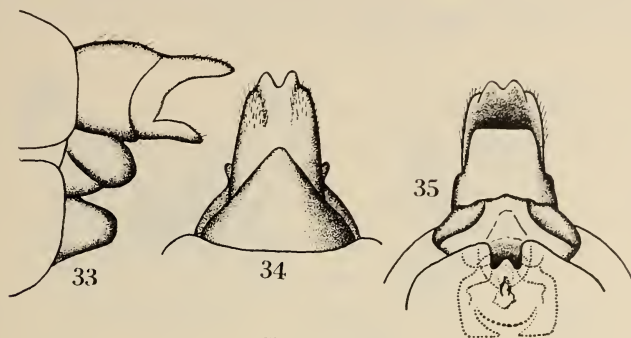


FIG. 33-35.

Armature génitale ♀ de *Chaetopteryx rugulosa* McL.

Fig. 33: Vue de profil. — Fig. 34: Vue de dessus. — Fig. 35: Vue de dessous.

Ch. rugulosa est très voisine de *clara* mais elle est très intéressante par l'énorme développement des soies alaires et par ses nervures apicales si fortement divergentes. Malgré ces caractères si typiques du genre *Chaetopteryx* les ailes ne sont pas très larges.

Chaetopteryx clara McL.

Chaetopteryx clara McLACHLAN 1876, Mon. Rev. Syn., p. 197, pl. 22, fig. 1-5.
Chaetopteryx clara AUCTORUM.

Dessus de la tête brun-roux, assez foncé, avec les tubercules clairs. Antennes brunes, premier article jaune clair. Face et palpes roussâtres. Dessus du thorax, pleures et pattes roussâtres. Aux pattes antérieures du ♂, le protarse est très court. Ailes assez grandes, de taille et de forme à peu près identiques à celles de *villosa*; la nervulation est semblable à celle de *rugulosa*, mais les soies sont beaucoup moins développées.

Genitalia ♂: IX^e segment assez large latéralement, où il est légèrement concave; angles moyens obtus. Sous le VIII^e tergite, il y a une profonde cavité apicale tapissée en bonne partie par les appendices supérieurs; ceux-ci ont une forme caractéristique (fig. 36-38); ils sont très grands et très concaves; leur partie latérale supérieure est disposée horizontalement, dominant ainsi la cavité apicale; les angles apicaux inférieurs sont également déve-

loppés en une longue languette recourbée en crochet vers le haut (fig. 36). Entre les appendices supérieurs, le plafond de la cavité apicale forme un repli qui se prolonge hors de la cavité en un court appendice (fig. 36). Appendices intermédiaires en forme de grande

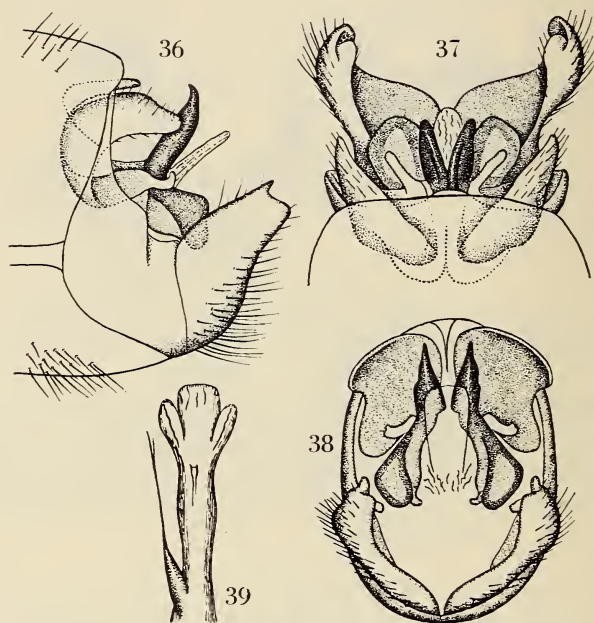


FIG. 36-39.

Armature génitale ♂ de *Chaetopteryx clara* McL.

Fig. 36: Vue de profil. — Fig. 37: Vue de dessus. — Fig. 38: Vue de face.
Fig. 39: Appareil pénial.

épine droite, dirigée vers le haut et recourbée à l'apex (fig. 36). Épaississements latéraux du X^e segment grands et proéminents. Plaque sous-anale de taille moyenne. Appendices inférieurs grands, massifs et fortement concaves; ils sont échancrés à leur bord apical (fig. 36). Appareil pénial de taille moyenne; le pénis est inerme et trilobé à l'apex; les titillateurs, assez gros à la base, ont la forme d'une fine soie bifurquée (fig. 39).

♀ inconnue.

Envergure 22 mm.

Cette espèce n'a été capturée qu'à une ou deux reprises. Le type provient de Carniole (coll. HAGEN). J'en ai vu un paratype

provenant de Görz (Museum de Vienne). Il m'a été aimablement communiqué par M. W. Döhler.

Groupe de villosa

Palpes assez épais. Tarses antérieurs du ♂ courts; le premier article est 1,5 à 3 fois plus long que large, selon la taille des spécimens. Le fémur est aussi long que le tibia et les deux premiers articles réunis ou que le tibia et le premier article ensemble.

Ailes toujours courtes et larges. Les antérieures sont très arrondies à l'apex, parfois festonnées, mais jamais tronquées. Nervures épaisses et soies toujours bien développées. Il n'y a pas de pilosité dans les cellules apicales. Aire costale très large. Cellules discoïdale et sous-radiale très anguleuses à l'apex; t 7 très courte; nervures apicales très divergentes.

Genitalia ♂: VIII^e tergite avec une petite zone recouverte de tubercules. IX^e segment large latéralement, où il présente une très forte concavité s'étendant jusque sur la base des appendices inférieurs (fig. 41, 48). Angles moyens obtus. Appendices supérieurs petits, concaves et en position latérale. Appendices intermédiaires plus ou moins larges, mais toujours en forme de forte épine recourbée vers le haut et l'avant. Appendices inférieurs du type *Drusus*, c'est-à-dire coniques et proéminents. Appareil pénial assez grand; pénis large à l'apex où il est orné de deux pointes chitineuses latérales; titillateurs toujours bien développés, minces et pourvus d'une touffe d'épines apicales.

Genitalia ♀: Partie dorsale du IX^e segment massive et prolongée vers le bas latéralement. X^e segment court, formant deux pointes plus ou moins largement réunies ventralement (fig. 46,47). Pièces ventrales du IX^e segment très obtuses et arrondies, ordinairement bien séparées par une dépression. Ecaille vulvaire petite, à lobe médian minuscule (fig. 47).

Ce groupe contient quatre espèces: *villosa* Fabr., *fusca* Brau., *sahlbergi* McL et *gessneri* McL. Il est très homogène; seule *gessneri* s'écarte un peu des autres. Ces quatre formes ont une aire de répartition géographique intéressante et ne cohabitent que rarement: *gessneri* ne se trouve que sur le versant sud des Alpes et le nord des Appenins, *fusca* dans l'est de l'Europe, *sahlbergi* dans les

Carpathes et en Laponie; *villosa*, par contre, habite une large partie du centre et de l'ouest de l'Europe.

Le groupe de *villosa* est le groupe typique, judicieusement choisi; composé de petites espèces, il réunit les traits les plus caractéristiques du genre: tarsi antérieurs du ♂ courts, larges ailes antérieures arrondies, soies très développées, nervures apicales très divergentes, t 7 courte, etc.

Chaetopteryx villosa Fabr.

Pdryganea villosa FABRICIUS 1798, Ent. Syst. Suppl., p. 200.

Pdryganea tuberculosa PICTET 1834, Recherches, p. 140, pl. VII, fig. 4.

Pdryganea villosa PICTET 1834, Recherches, p. 140, pl. VII, fig. 3 (*n. syn.*).

Chaetopteryx brevipennis STEPHENS 1836, Illustr. British Entom., p. 233, nec Curtis.

Chaetopteryx brevipennis McLACHLAN 1876, Mon. Rev. Syn., p. 193-195, pl. 21, fig. 1-6.

Chaetopteryx villosa AUCTORUM.

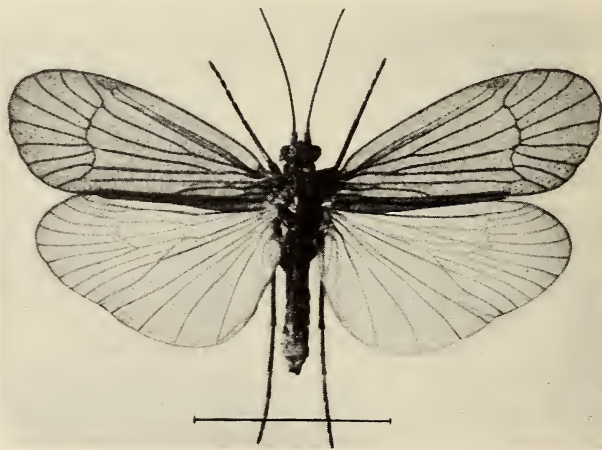


FIG. 40.

Chaetopteryx villosa Fabr. ♂.

Dessus de la tête brun-roux. Face, palpes et antennes roux clair, de même que les pleures et les pattes. Dessus du thorax et abdomen brun, assez foncé. Pattes roussâtres, claires, avec les tarsi un peu plus foncés. Tarsi antérieurs du ♂ courts; le protarse du ♂ est deux à trois fois plus long que large. Ailes toujours courtes et très

larges. Les antérieures sont très arrondies à l'apex, où elles sont légèrement festonnées chez la ♀ (fig. 40). Aire costale très large, f 3 étroite à la base et t 7 courte. Les nervures sont assez fines, mais les soies sont très développées. Les ailes antérieures sont ordinairement jaune-brun, unies, mais certains spécimens ont les nervures

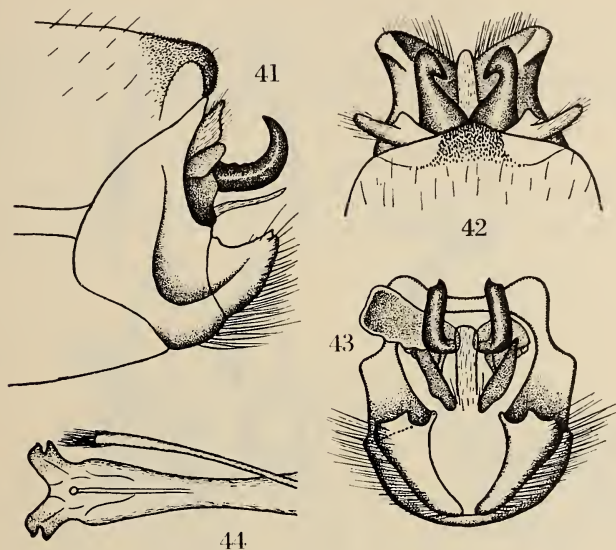


FIG. 41-44.

Armature génitale ♂ de *Chaetopteryx villosa* Fabr.

Fig. 41: Vue de profil. — Fig. 42: Vue de dessus. — Fig. 43: Vue de face.
Fig. 44: Appareil pénial.

bordées de lignes brunes peu marquées. Ailes postérieures blanchâtres un peu jaunies à l'apex.

Genitalia ♂: IX^e segment bien large et très concave latéralement. Les appendices supérieurs sont assez grands, assez allongés et quadrangulaires à l'apex; leur partie interne porte une proéminence pyramidale (fig. 42). Appendices intermédiaires en forme d'ergot subcylindrique, fortement arqués vers le haut; ils sont de grosseur assez régulière et portent à l'apex une petite incision latérale externe, large et peu profonde (fig. 43). Épaississements latéraux du X^e segment minces, allongés et de conformation compliquée. Plaque sous-anale longue et étroite. Appendices inférieurs massifs et obtus à l'apex; vue de face, leur extrémité paraît large

et fortement découpée par deux échancrures inégales, la plus grande étant hémicirculaire (fig. 43). Pénis armé de deux ailettes latérales apicales, divisées chacune en deux lobes par une étroite et profonde incision (fig. 44). Entre ces deux ailettes se trouve une large échancrure triangulaire. Titillateurs minces et pourvus, à l'apex, d'une

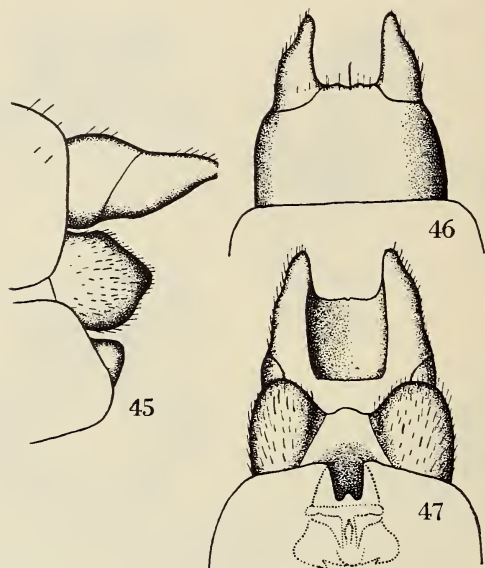


FIG. 45-47.

Armature génitale ♀ de *Chaetopteryx villosa* Fabr.

Fig. 45: Vue de profil. — Fig. 46: Vue de dessus. — Fig. 47: Vue de dessous.

touffe de soies d'autant plus longues qu'elles sont plus apicales (fig. 44).

Genitalia ♀: Partie dorsale du IX^e segment étroite, assez longue et sans angles latéraux apicaux proéminents. X^e segment formant deux pointes triangulaires, parallèles, unies ventralement à leur base seulement (fig. 47). La cavité anale est donc largement ouverte vers le bas. Pièces ventrales du IX^e segment obtuses et séparées par une large dépression. Lobe central de l'écaille vulvaire peu apparent et enfoncé entre les lobes latéraux.

Envergure ♂: 13-25 mm.; ♀: 15-27 mm.

Cette espèce est largement répandue dans presque toute l'Europe. L'aire de répartition s'étend de l'ouest de la Russie aux Iles

Britanniques et de la Laponie aux Alpes environ; les limites méridionale et orientale sont mal définies.

Ch. villosa est le générotype de son genre dont il est en tous points caractéristique.

Chaetopteryx fusca Brau.

Chaetopteryx fusca BRAUER 1857, Neur. Austr., p. 46, fig. 43.

Chaetopteryx fusca SAHLBERG 1894, Acta Soc. F. Fl. Fenn., 9 (3), p. 11.

Chaetopteryx fusca McLACHLAN 1876, Mon. Rev. Syn., p. 195-196, pl. 22, fig. 1-9.

Chaetopteryx fusca AUCTORUM.

Coloration, structure du corps et nervulation identique à celles de *villosa*. Seules les ailes antérieures paraissent plus foncées que celles de cette dernière espèce.

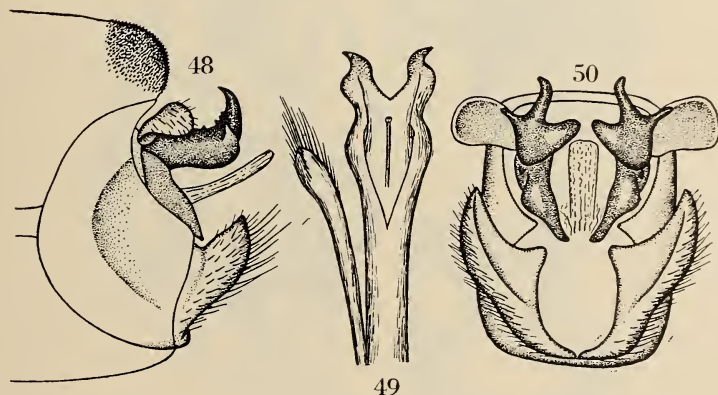


FIG. 48-50.

Armature génitale ♂ de *Chaetopteryx fusca* Brau.

Fig. 48: Vue de profil. — Fig. 49: Appareil pénial. — Fig. 50: Armature génitale, vue de face.

Armature génitale ♂ très voisine de celle de *villosa*. Les principales différences sont: IX^e segment plus massif. La dépression latérale est large, mais moins profonde. Appendices supérieurs plus petits. Appendices intermédiaires plus épais et portant, vers le milieu de leur longueur, une petite branche latérale externe (fig. 48, 50). Appendices inférieurs un peu moins proéminents que ceux de *villosa*. Les ailettes apicales du pénis ne sont pas échancrées,

mais ont plutôt la forme d'un S. (fig. 49). L'armature génitale de la ♀ est également très voisine de celle de *villosa*; elle s'en distingue par un IX^e segment dorsal plus large, par les deux pointes du X^e segment plus largement unies ventralement et par les lobes de l'écaille vulvaire mieux individualisés (fig. 51-53).

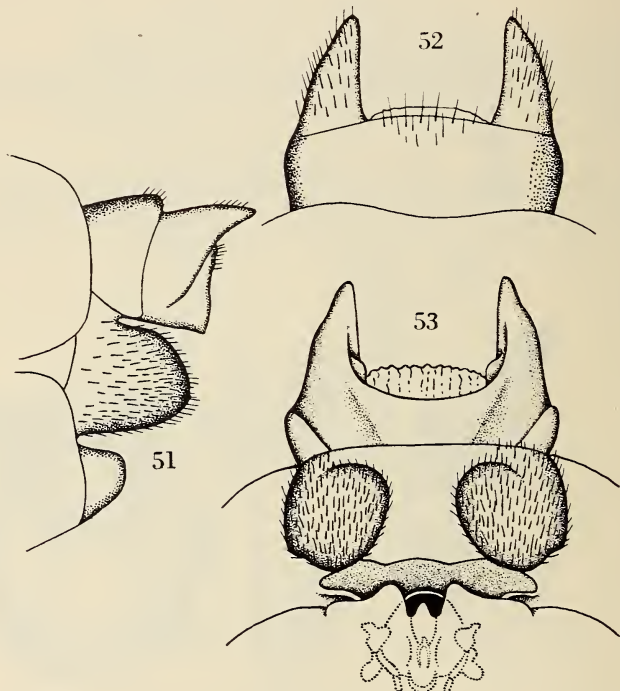


FIG. 51-53.

Armature génitale ♀ de *Chaetopteryx fusca* Brau.

Fig. 51: Vue de profil. — Fig. 52: Vue de dessus. — Fig. 53: Vue de dessous.

Envergure 19-27 mm.

Cette espèce est localisée dans l'est de l'Europe: Autriche, Bosnie, Hongrie. SAHLBERG en a signalé un ♂ de Finlande. J'en ai vu deux couples provenant d'Autriche et de Hongrie.

Ch. fusca est extrêmement voisin de *villosa*; il s'en distingue par de menues différences de l'armature génitale des deux sexes, dont la plus importante réside dans la forme des appendices intermédiaires du ♂.

Chaetopteryx sahlbergi McL.

Chaetopteryx sahlbergi McLACLAN 1876, Mon. Rev. Syn., p. 195, pl. 21, fig. 1-8.

Chaetopteryx sahlbergi SAHLBERG 1894, Acta Soc. F. Fl. Fenn. 9 (3), p. 11.

Chaetopteryx Sahlbergi minor DZIEDZIELEWICZ 1920, Rozpr. Mus. LWOW (1917/1918), 3-4, p. 74.

Chaetopteryx sahlbergi AUCTORUM.

Coloration identique à celle de *villosa* et de *fusca*. Palpes et tarsi antérieurs du ♂ épais et très courts. Ailes très courtes et larges; nervures assez épaisses et soies bien développées. Nervula-

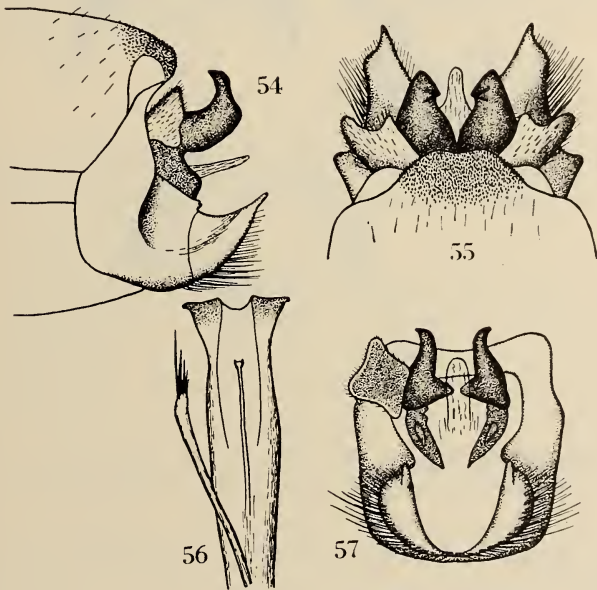


FIG. 54-57.

Armature génitale ♂ de *Chaetopteryx sahlbergi* McL.

Fig. 54: Vue de profil. — Fig. 55: Vue de dessus. — Fig. 57: Vue de face.
Fig. 56: Appareil pénial.

tion identique à celle des autres petites espèces; f 3 pointue aux deux ailes.

Genitalia ♂: VIII^e tergite formant, à son bord postérieur, une assez forte proéminence bilobée, recouverte de nombreuses spinules. IX^e segment large latéralement, où il présente une large dépression. Appendices supérieurs quadrangulaires, avec leurs bords concaves;

ils sont aussi longs mais nettement plus larges que ceux de *villosa* (fig. 57). Appendices intermédiaires très forts; comme chez les autres espèces du groupe, ils sont recourbés vers le haut; très épais à la base, ils sont brusquement et fortement amincis peu après la moitié de leur longueur (fig. 54). Plaque sous-anale assez courte et étroite. Epaissements latéraux du X^e segment étroits, pointus et fortement prolongés vers le bas. Appendices intérieurs petits, proé-

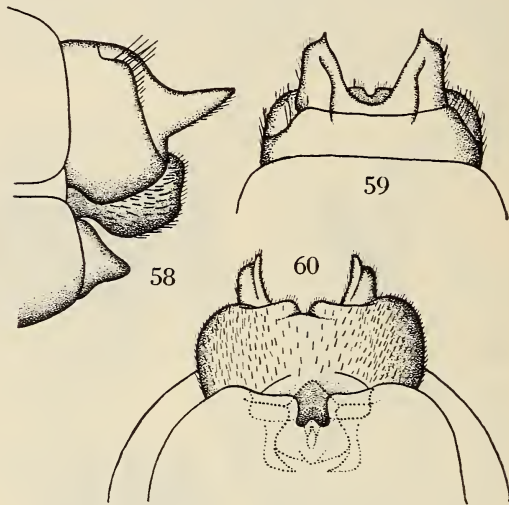


FIG. 58-60.

Armature génitale ♀ de *Chaetopteryx sahlbergi* McL.

Fig. 58: Vue de profil. — Fig. 59: Vue de dessus. — Fig. 60: Vue de dessous.

minents et très effilés à l'apex où ils se terminent par une pointe aiguë (fig. 54); ils ne portent pas d'échancrure, comme ceux de *villosa* (fig. 57). Pénis très large et fort; à l'apex, il est fortement aplati et porte deux ailettes chitineuses, pointues (fig. 56); son bord apical est droit, mais interrompu en son milieu par une petite échancrure semi-circulaire. Titillateurs minces et passablement plus courts que le pénis; ils sont un peu épaissis à l'apex et armés d'un groupe d'épines terminales.

Genitalia ♀: Partie dorsale du IX^e segment large et très massive; assez courte dorsalement, elle est bien développée vers le bas, mais n'y forme pas d'angle proéminent. Le X^e segment forme deux pointes triangulaires aiguës et portant chacune une dépression dor-

sale longitudinale, du côté interne (fig. 59); ces deux pointes ne sont que faiblement unies l'une à l'autre ventralement (fig. 60). Pièces ventrales du IX^e segment très grosses, très obtuses et largement soudées l'une à l'autre (fig. 60). Lobes de l'écaille vulvaire très peu distincts.

Envergure 16-20 mm.

Cette espèce a une répartition géographique curieuse: elle habite l'extrême nord de l'Europe (Laponie) de même que les Carpathes. J'ai étudié un ♂ lapon et un couple carpathique que j'ai trouvés identiques.

Ch. sahlbergi est très voisine de *villosa* et ne s'en distingue que par de faibles caractères de l'armature génitale.

Chaetopteryx gessneri McL.

Chaetopteryx gessneri McLACLAN 1876, Mon. Rev. Syn., p. 198, pl. 22, fig. 11.

Chaetopteryx gessneri NAVAS 1928, Boll. Soc. Ent. Ital. 60, p. 82.

Chaetopteryx gessneri MORETTI 1934, Atti Soc. Ital. Scienc. Nat. 74, p. 112-117, fig. 1-9.

Chaetopteryx gessneri AUCTORUM.

Dessus de la tête roux clair, avec le vertex brun foncé. Antennes rousses sauf le premier article qui est clair, de même que la face, les palpes et les pattes. Meso- et metanotum brun, avec une large ligne médiane rousse. Pleures et abdomen brun. L'espèce est grande, les palpes sont minces et longs. Le protarse antérieur du ♂ est trois fois plus long que large; le fémur est aussi long que le tibia, le protarse et la moitié de l'article suivant. Ailes très grandes; les antérieures sont allongées, mais arrondies à l'apex; les postérieures ont une aire anale très ample et leur bord est assez fortement échancré sous l'apex. Les antérieures ont une coloration générale roux brûlé; l'aire costale est jaune clair; des taches de même couleur se retrouvent dans les cellules apicales, sur le thyridium et l'arculus. La nervulation est identique à celle des autres espèces du genre, mais, à cause de la grandeur des ailes, les nervures apicales sont peu divergentes; t 7 reste très courte.

Genitalia ♂: VIII^e tergite avec deux grandes zones recouvertes de fins tubercules. IX^e segment large latéralement et avec une faible concavité. Appendices supérieurs grands, quadrangulaires et concaves (fig. 63). Appendices intermédiaires assez épais, presque verticaux et recourbés vers l'avant à l'apex seulement (fig. 61).

Épaississements latéraux du X^e segment allongés et bien développés. Plaque sous-anale très grande. Appendices inférieurs à peu près coniques, très allongés et très amincis sur toute leur partie apicale, qui a la forme d'une longue bande de largeur régulière (fig. 62, 63). Appareil pénial très grand et élancé; il est de forme

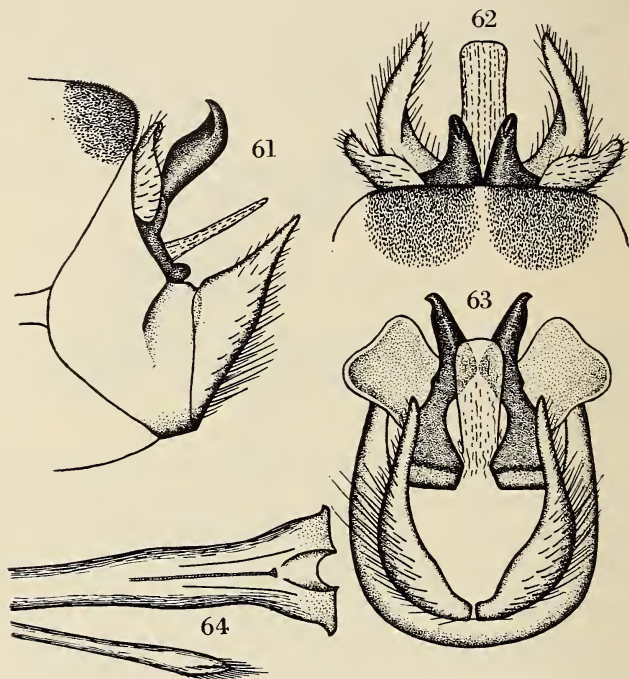


FIG. 61-64.

Armature génitale ♂ de *Chaetopteryx gessneri* McL.

Fig. 61: Vue de profil. — Fig. 62: Vue de dessus. — Fig. 63: Vue de face.
Fig. 64: Appareil pénial.

très semblable à celui de *sahlbergi*. Le pénis est très large à l'apex, où il porte deux expansions latérales séparées par une échancrure apicale semi-circulaire (fig. 64). Les titillateurs ont la forme d'un bâton épaissi à l'apex et portant deux rangées de soies.

Genitalia ♀: Partie dorsale du IX^e segment courte et très large; le bord dorsal apical porte deux larges dépressions (fig. 66); l'angle apical inférieur est fortement proéminent vers le bas (fig. 65). X^e segment composé de deux pointes très obtuses et soudées ventralement sur toute leur longueur; dans cette cavité se distinguent

plusieurs plans, formés par des membranes molles et de forme peu précise (fig. 66). Pièces ventrales du IX^e segment obtuses et arrondies; de forme ovoïde et légèrement convergentes, elles sont séparées par un espace assez étroit. Ecaille vulvaire petite, avec des lobes distincts et bien individualisés.

Envergure 25-35 mm.

Cette grande et belle espèce habite le versant sud des Alpes centrales: Saint-Gothard (McLACHLAN); Mendrisio (RIS) et « Appe-

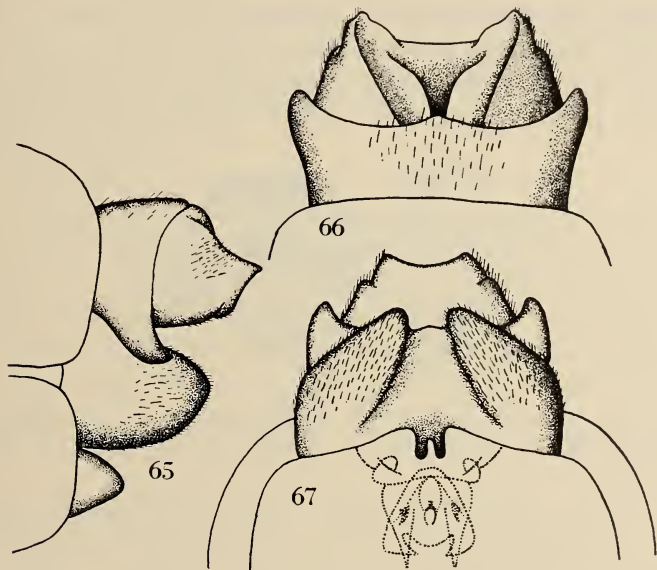


FIG. 65-67.

Armature génitale ♀ de *Chaetopteryx gessneri* McL.

Fig. 65: Vue de profil. — Fig. 66: Vue de dessus. — Fig. 67: Vue de dessous.

nino Ligure » (NAVAS et MORETTI). Cette description est faite sur quelques exemplaires tessinois J'en ai capturé un ♂ dans le Jura, au bord d'un petit affluent de l'Orbe, au-dessus d'Orbe. Ce spécimen présente quelques différences d'avec les exemplaires insubriens. Les ailes sont relativement fortement tachetées et tronquées sous l'apex, comme celles de *major*; les postérieures ont leur bord sous-apical droit. Les appendices intermédiaires sont plus obtus, les inférieurs plus longs et plus larges à l'apex que ceux des exemplaires transalpins; les élargissements latéraux du pénis sont plus étroits et l'échancrure apicale, plus profonde, est limitée par deux pointes chitineuses.

Tout récemment, M. G. MORETTI m'a communiqué 1 ♂ capturé en Ombrie, qui présentait les caractères du spécimen jurassien, à l'exception près que ses ailes sont larges et arrondies et les appendices inférieurs courts.

Chaetopteryx singularis Klap.

Chaetopteryx singularis KLAPALEK 1902, Termeszetráji Füzetek, 25, p. 162-164, fig. a-b.

N'ayant pas examiné personnellement cette espèce, je donne, ci-après, la description et les dessins de KLAPALEK.

« Körper rötlich-braun, der Kopf auf dem Scheitel, und ein unbestimmter Fleck jederseits auf dem Mesonotum schwärzlich;

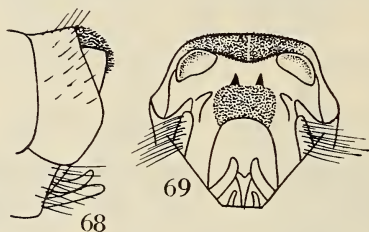


FIG. 68-69.

Armature génitale ♂ de *Chaetopteryx singularis* Klap. (d'après KLAPALEK).
Fig. 68: Vue de profil. — Fig. 69: Vue de face

Fühler braun, an der Basis heller, Taster und Beine rötlich gelbbraun. Forderflügel gelblich braun mit sehr unregelmässig zerstreuten Warzen; Hinterflügel graulich; die Nervatur ist wie die den typischen Arten dieser Gattung, nur die dritte Apicalzelle ist nicht so spitzig. Beim ♂ ist nicht der Hinterrand des achtens Dorsalbogen, sondern auch derjenige des neunten Ringes, welcher auch an den Seiten als ein schmaller, nach oben sich erweiternder Streifen sichtbar ist, dicht mit kurzen, starken, schwarzen Borsten besetzt, nach hinten rundlich forgezogen und nach unten gebogen; die Borsten sind von der Mittellinie auf beiden Seiten gekämmte. Die oberen Anhänge sind kurz, ohrförmig, unter dem Hinterrande des letztes Segmentes versteckt und nur von hinten sichtbar; ihre gegen die Mittellinie gerichtete Spitze ist schwarz und spärlich mit Borsten besetzt. Die mittleren Anhänge sind klein und ragen nur als spitzige Höcker unter dem Hinterrande jederseits von der Mittellinie hervor. Unter ihnen erhebt sich ein mässig gewölbter,

quer viereckiger, etwas gebogener, palsterförmiger Höcker, dessen Oberfläche glänzend schwarz und grob chagriniert ist; es ist der mittlere Teil des oberen Randes der Genitalöffnung, also gewissermaßen eine Supragenitalplatte. Die unteren Anhänge sind ziemlich schmall, nur in der Mitte etwas erweitert und ihr schmalerer Endteil ist schwarz; der Rand des mittleren Teiles ist mit starken Borsten besetzt. Die Ruth ist nur teilweise sichtbar; ihr Ende ist jederseits rundlich flügelartig erweitert und die Spitze ist ausgeschnitten. Die Titillatoren sind sehr stark, strumpf, gegen die Spitze etwas verengt, glänzend schwarz. Die Bauchseite trägt keine Zähne, aber vor dem Hinterrande der letzteren Segmente steht eine Querreihe von kurzen steifen Borsten.

Flügelspannung 17 mm.

♀ unbekannt.

Die Art passt kaum in den Rahmen der Gattung *Chaetopteryx*, wie sie durch die bisher beschriebenen Arten charakterisiert ist, doch da sie in der Flügelform, Nervatur, Spornzahl, mit ihr übereinstimmt und die Morphologie der Genitalanhänge noch nicht eingehender bekannt ist, wage ich es nicht auf dem einzigen ♂, welches mir vorliegt, eine neue Gattung zu gründen. Die Form der Penisscheiden, der in der Mitte verdickte, schwarze Rand der Genitalöffnung und die verkümmerten mittleren Anhänge bilden reichliche Unterschiede von allen übrigen Arten der *Chaetopteryx*.

VARES, 8.X.1900, 1 ♂.

GENRE CHAETOPTERYGOPSIS St.

Chaetopterygopsis STEIN 1874, Stett. Ent. Zeit. 35, p. 249.

Chaetopterygopsis McLACHLAN 1876, Mon. Rev. Syn., p. 200.

Chaetopterygopsis ULMER 1907, Genera Insectorum, 60, p. 62.

Ce genre est voisin de *Chaetopteryx*. Le facies des insectes, la structure des palpes, des tarsi antérieurs, le développement des soies et la nervulation sont identiques à ceux des espèces de ce dernier genre. Les seules différences génériques que l'on remarque sur le corps sont: les ailes antérieures relativement étroites, la très petite taille et, parfois, la réduction des ailes postérieures (fig. 70). Eperons ♂: 0, 2, 2. Ceux de la ♀ sont en nombre variable: STEIN indique 1, 2, 2, DZIEDZIELEWICZ 0, 3, 3, McLACHLAN et ULMER 1, 3, 3; les spécimens que j'ai examinés ont 1, 2, 2.

Les principaux caractères génériques résident dans l'armature génitale. Chez le ♂, la cavité apicale est large et profonde; elle est produite par un grand développement en largeur du VIII^e tergite, qui est fortement prolongé dorso-apicalement par une pointe triangulaire, dont l'apex porte de fins tubercules. Le IX^e segment, étroit et concave latéralement, est profondément invaginé sous le VIII^e tergite; la cavité est béante, car tous les appendices sont



FIG. 70.

Chaetopterygopsis maclachlani St. ♂.

réduits et peu proéminents. Appendices supérieurs triangulaires et légèrement pédonculés. Appendices intermédiaires, avec des « appendices annexes » rudimentaires mais présents; épaissements du X^e segment formant un ensemble circulaire entourant l'anus. Pas de plaque sous-anale. Appendices inférieurs entièrement soudés au IX^e segment. Titillateurs absents. Pénis très gros et très chitineux, fortement recourbé.

Genitalia ♀: Pièce tubulaire encastrée dans une forte échancrure dorsale du VIII^e tergite; elle se prolonge ventralement par une plaque rectangulaire. Pièces ventrales du IX^e segment formant support à la pièce tubulaire. Ecaille vulvaire « en vestibule », sans lobe médian.

Le genre *Chaetopterygopsis* ne contient qu'une seule espèce: *maclachlani*. Sa grande cavité apicale non évaginable marque un genre assez évolué et intermédiaire entre *Chaetopteryx* et *Annitella*.

De nombreux caractères génitaux en font foi: appendices supérieurs pédonculés et en position dorsale, appendices annexes présents, épaissements du X^e segment formant cercle, forme des appendices inférieurs et absence des titillateurs. A l'instar de *Annila*, *Chaetopterygopsis* n'est pas séparable de *Chaetopteryx* si l'on ne tient pas compte des caractères de l'armature génitale. Toutefois, c'est un genre très caractéristique par son mode de réalisation de la cavité apicale et par son pénis. Génératype: *maclachlani* St.

Chaetopterygopsis maclachlani St.

Chaetopterygopsis maclachlani STEIN 1874, Stett. Ent. Zeit. 35, p. 249.

Chaetopterygopsis maclachlani McLACHLAN 1876, Mon. Rev. Syn., p. 200-201, pl. 22, fig. 1-8.

Chaetopterygopsis maclachlani RIS 1889, Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 8 (3), p. 119.

Chaetopterygopsis maclachlani zaitzevi MARTYNOV 1916, Mem. Acad. Imp. Sci. VIII. Phys.-Math. Abt. 28, n° 20, p. 16-18, fig. 12-15.

Chaetopterygopsis maclachlani AUCTORUM.

Dessus de la tête brun-roux, pruinescent. Antennes minces, souvent beaucoup plus longues que les ailes antérieures. Antennes, face, palpes et pattes roux. Chez le ♂, les palpes maxillaires sont petits et épais; le premier article atteint les deux tiers de la longueur du deuxième. Le protarse antérieur du ♂ est 2,5 fois plus long que large; avec le tibia, il atteint la longueur du fémur. Les ailes antérieures ne sont pas très larges, mais l'aire costale est très convexe et l'aire apicale raccourcie. Les ailes postérieures sont de taille variable; ordinairement de grandeur normale, elles sont parfois très réduites et rappellent celles du ♂ de *Anomalopteryx*. Les soies sont aussi longues que celles des petits *Chaetopteryx*, mais sont plus minces; elles sont présentes aussi bien sur la membrane que sur les nervures; celle-là ne porte pas de pilosité. La nervulation est identique à celle des *Chaetopteryx*, mais présente de fréquentes anomalies. Les ailes antérieures ont la coloration rousse habituelle.

Genitalia ♂: bord dorsal apical du VIII^e tergite prolongé par une forte pointe triangulaire; à l'apex, elle est recourbée vers le bas et recouverte de fins tubercules. IX^e segment étroit. Appendices supérieurs de taille moyenne, de forme à peu près triangulaire et de position dorsale (fig. 72). Appendices intermédiaires petits et peu saillants; les épaissements latéraux du X^e segment ont chacun la forme d'une mince bande semi-circulaire tournée vers l'intérieur. Les appendices annexes sont triangulaires et légèrement concaves

(fig. 72). Appendices inférieurs entièrement soudés au IX^e segment, très convexes et portant à l'apex une petite pointe triangulaire (fig. 71). Appareil pénial sans titillateurs; pénis très grand, entièrement chitineux et très fortement recourbé en avant; très gros à la base, il s'amincit considérablement à l'apex qui est large; le canal éjaculateur, à parois chitineuses, est en position dorsale (fig. 74).

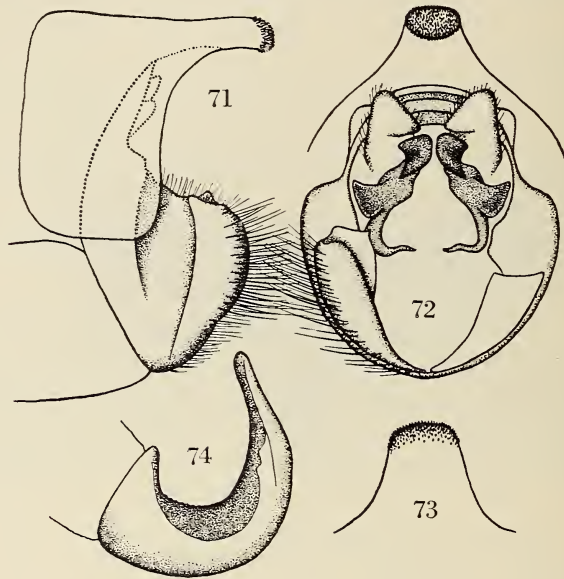


FIG. 71-74.

Armature génitale ♂ de *Chaetopterygopsis maclachlani* St.

Fig. 71: Vue de profil. — Fig. 72: Vue de face. — Fig. 73: Apex du VIII^e tergite, vu de dessus. — Fig. 74: Appareil pénial.

Genitalia ♀: VIII^e tergite très gros et portant dorsalement une profonde échancrure dans laquelle est engagée la pièce tubulaire (fig. 76). Celle-ci est formée par les IX^e et X^e segments qui se complètent si harmonieusement qu'ils ne peuvent être distingués l'un de l'autre. La pièce tubulaire a la forme d'un tube aplati, ouvert à l'apex et dont la face inférieure est prolongée par une plaque rectangulaire à bord apical déprimé et dont le bord supérieur porte un appendice muni de deux tubercules dorsaux et formant rebord au-dessus de la cavité anale (fig. 75, 76). Les pièces ventrales du IX^e segment sont fortement accolées à la pièce tubulaire qu'elles rebordent latéralement (fig. 75); du côté interne, elles sont soudées

l'une à l'autre et forment une forte proéminence triangulaire, remplaçant la plaque supra-génitale (fig. 77). Ecaille vulvaire de taille moyenne; les lobes latéraux sont triangulaires, épais et forment « vestibule », comme chez *Drusus*; le lobe central est réduit à l'état de crête, dans la longueur du vestibule.

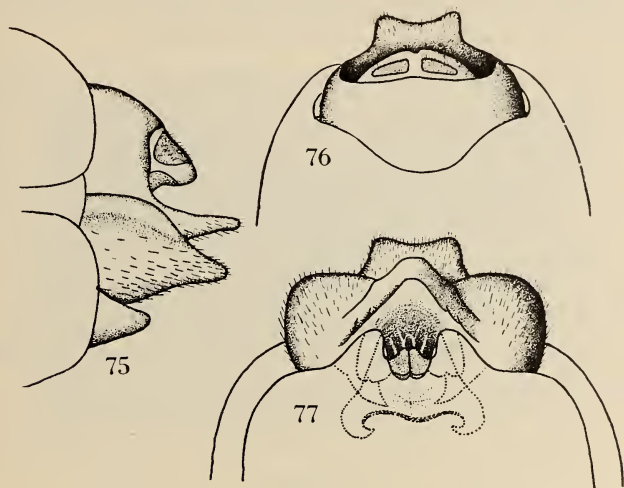


FIG. 75-77.

Armature génitale ♀ de *Chaetopterygopsis maclachlani* St.

Fig. 75: Vue de profil. — Fig. 76: Vue de dessus. — Fig. 77: Vue de dessous.

Envergure ♂: 11-16 mm.; ♀: 19-22 mm. La taille est si variable que McLACHLAN distinguait une *forma major* et une *forma minor* réunies, du reste par tous les intermédiaires possibles.

Ch. maclachlani habite les vieux massifs de l'Europe centrale: Altwater, Riesengebirge, Palatinat, Vosges, Forêt-Noire, Harz, Saxe, Autriche et Suisse alémanique. J'en ai étudié quelques exemplaires des Riesengebirge.

J'ai examiné un paratype de la sous-espèce *zaitzevi* (provenant de l'Oural arctique) que m'a communiqué M. G. ULMER et que j'ai trouvé presque identique aux spécimens allemands que j'ai eu sous les yeux. Je n'ai noté que des différences insignifiantes dans la forme des appendices, une moindre courbure du pénis et une légère troncation apicale des ailes antérieures, différences qui ne justifient pas une distinction, même subsppécifique. L'aire de répar-

tition de *maclachlani* semble donc s'étendre loin à l'est, jusqu'en Sibérie occidentale au moins.

GENRE PSILOPTERYX ST.

Psilopteryx STEIN 1874, Stett. Ent. Zeit. 35, p. 249.

Psilopteryx McLACHLAN 1876, Mon. Rev. Syn., p. 189.

Psilopteryx ULMER 1907, Genera Insectorum, 60, p. 63.

McLACHLAN plaçait deux espèces dans ce genre: *zimmeri* McL. et *psorosa* St., ayant des soies sur les nervures seulement. Comme il le reconnaissait lui-même, ces deux espèces ont des armatures génitales très différentes et la présente étude m'a convaincu que *Psilopteryx* est un genre polyphylétique, car les deux espèces appartiennent nettement à deux tendances évolutives différentes. Je juge nécessaire d'isoler *zimmeri* McL. dans le nouveau genre *Pseudopsilopteryx*. D'autre part, je place dans *Psilopteryx* deux nouvelles espèces: *carpathica*, très voisine de *psorosa*, et *esparraguera*, que j'isole dans le nouveau sous-genre *Acropsilopteryx*.

SUBGEN. PSILOPTERYX ST. S. STR.

Voici les caractères définissant ce sous-genre:

Têtes et pattes identiques à ceux des *Chaetopteryx*. Eperons ♂ 1, 3, 3; ♀ 1, 3, 3. Ailes antérieures avec des soies présentes uniquement sur les nervures et moins développées que celles des *Chaetopteryx*. La membrane porte une pilosité hérissée et claismée, disposée en bandes longitudinales au centre de chaque cellule. Ce caractère, très artificiel, a induit un certain nombre d'auteurs en erreur, car il se retrouve chez quantité de formes appartenant à des genres très différents. Ainsi *Psilopteryx albanica* Pongracz est une ♀ de *Halesus uncatu*s Brau. Les deux ♀♀ de *Psilopteryx* sp., signalées par SILFVENIUS de Finlande (*Acta Soc. F. Fl. Fenn.* 31, 1908, p. 7-10), ne sont, à coup sûr, pas des *Psilopteryx*, mais probablement une « forma borealis » de quelque *Limnophilus*. Les ailes sont plus allongées que celles des *Chaetopteryx*, mais régulièrement arrondies à l'apex. La nervulation est identique à celle des espèces de ce dernier genre, mais ne présente qu'à un faible degré les caractères dus à l'élargissement des ailes: aire costale assez étroite, t 7 longue

et nervures apicales peu divergentes. Il faut également signaler la longueur relativement faible de la cellule discoïdale; l'anastomose est assez courte et fortement concave contre le corps. F 3 étroite ou pointue.

Genitalia ♂: VIII^e tergite sans tubercules, ni néoformations. IX^e segment développé dorsalement où il forme une forte plaque épaisse, proéminente et chitineuse à l'apex et à sa face inférieure.



FIG 78.

Psilopteryx (s. str.) psorosa Kol., ♀.

Cette plaque, analogue à celle de *Praeannitella obscurata* McL. et des *Annitella*, est dirigée obliquement vers le haut et domine les pièces génitales; elle contribue ainsi à agrandir la cavité apicale. Appendices supérieurs de position dorsale; ils sont subrectangulaires, concaves vers l'arrière et en quelque sorte incrustés dans la plaque dorsale du IX^e segment (fig. 80); leur bord interne est proéminent; seul l'angle supérieur externe, libre, est prolongé en un lobe visible latéralement. Appendices intermédiaires très grands et assez minces, divergents et insérés sur des épaissements latéraux du X^e segment petits. Plaque sous-anale chitineuse, trapue et entièrement soudée au X^e segment (fig. 80). Appendices inférieurs très larges, très peu proéminents et entièrement soudés au IX^e segment (fig. 79); à l'apex, ils sont largement déprimés. Appareil pénial très développé; le pénis est énorme, court et armé, à l'apex, de deux très grosses ailettes épaisses et chitineuses (fig. 82). Titillateurs en forme de très petits bâtonnets.

Genitalia ♀: Partie dorsale du IX^e segment large dorsalement et rétrécie latéralement. X^e segment composé de deux pièces triangulaires non soudées l'une à l'autre. Pièces ventrales du IX^e segment proéminentes et séparées par un large espace concave (fig. 86). Plaque supragénitale présente. Ecaille vulvaire en faible échancrure.

Psilopteryx, comme *Pseudopsilopteryx*, a eu une direction d'évolution propre. Les ailes relativement étroites et le faible développement des soies l'éloignent des autres genres. La cavité apicale est grande; elle est produite par une forte invagination réversible du IX^e segment dont la partie dorsale forme une plaque constituant le plafond de la cavité.

Générotype: *psorosa* Kol.

Psilopteryx (s. str.) psorosa Kol.

Chaetopteryx psorosa KOLENATI 1860, Wien Ent. Monat. 4, p. 388.

Psilopteryx psorosa STEIN 1874, Stett. Ent. Zeit., p. 250.

Psilopteryx psorosa MCLACHLAN 1876, Mon. Rev. Syn., p. 190-191, pl. 21, fig. 1-7.

Psilopteryx prorsa ULMER 1909, Süßwasserfauna Deutschland, p. 166-167, fig. 267-268.

Psilopteryx psorosa MAYER 1939, Fol. Ent. Brno, 2, p. 33.

Psilopteryx psorosa AUCTORUM.

Dessus de la tête brun-roux, avec le vertex plus foncé. Pronotum roux clair. Dessus du thorax roux, avec une large ligne argentée plus claire. Les macrochètes sont nombreuses et noires. Antennes, face, pleures et pattes roux clair. Palpes grands et forts. Aux pattes antérieures, le protarse du ♂ est trois fois plus long que large, mais le fémur n'atteint que la longueur du tibia et du protarse réunis. Abdomen brun.

Ailes antérieures moyennement courtes et larges, bien arrondies à l'apex (fig. 70); leur coloration est jaune-roux. Les ailes postérieures sont de forme variable car l'aire anale, en général ample, est parfois réduite chez le ♂.

Genitalia ♂: VIII^e segment sans tubercules. IX^e segment pas très large latéralement, où il porte une large dépression (fig. 79). Dorsalement, il est fortement développé en une grande plaque très proéminente, triangulaire, très amincie à l'apex et disposée presque horizontalement (fig. 79-81). Appendices supérieurs subquadrangulaires, avec l'angle externe supérieur prolongé en un fort lobe

arrondi. Appendices intermédiaires disposés presque horizontalement et dépassant un peu la plaque dorsale (fig. 79). Les épaissements latéraux du X^e segment sont petits et triangulaires. Appendices inférieurs très peu proéminents et très largement déprimés à

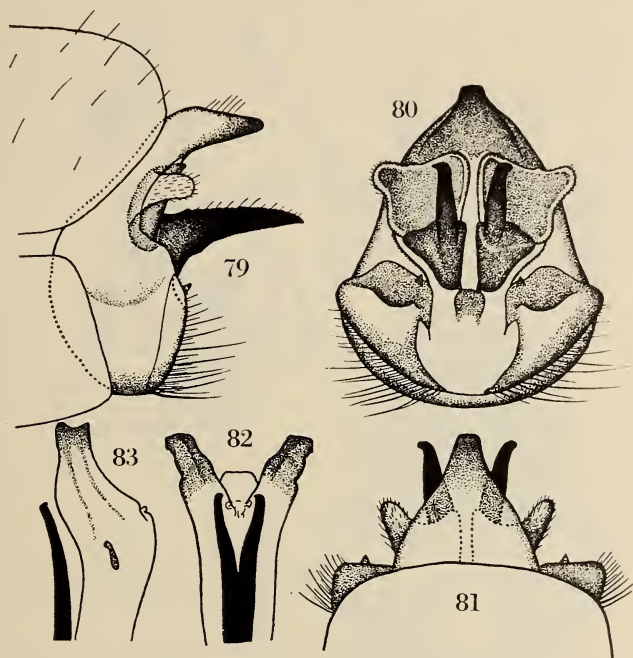


FIG. 79-83.

Armature génitale ♂ de *Psilopteryx (s. str.) psorosa* Kol.

Fig. 79: Vue de profil. — Fig. 80: Vue de face. — Fig. 81: Vue de dessus.

Fig. 82: Appareil pénial, vu de dessus. — Fig. 83: Appareil pénial, vu de profil.

l'apex (fig. 80). Le pénis est court et très fort; à l'apex, il porte deux très gros appendices de forme très particulière. Titillateurs en forme de longs bâtonnets chitineux plus courts que le pénis, soudés à leur base et légèrement recourbés vers l'intérieur à l'apex (fig. 82, 83).

Genitalia ♀: Partie dorsale du IX^e segment large, assez allongée et formant deux petits lobes velus à leur bord dorsal apical. X^e segment formant deux longues pointes aiguës, largement séparées, complètement distinctes l'une de l'autre et chitineuses sur leurs faces internes (fig. 86). Pièces ventrales du IX^e segment assez

minces, mais très allongées et formant un long appendice en forme de doigt; elles sont également complètement distinctes l'une de l'autre et légèrement concaves du côté interne. Il y a une plaque supragénitale mince, bien proéminente et en forme de bande trans-

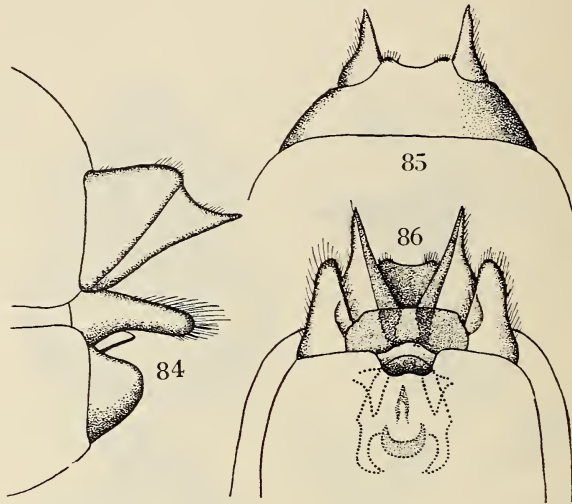


FIG. 84-86.

Armature génitale ♀ de *Psilopteryx (s. str.) psorosa* Kol.

Fig. 84: Vue de profil. — Fig. 85: Vue de dessus. — Fig. 86: Vue de dessous.

versale à bord droit réunissant les pièces ventrales du IX^e segment par leur bord ventral. Ecaille vulvaire peu distincte.

Envergure 16-27 mm.

Cette espèce se trouve dans les vieux massifs allemands: Altvater, Riesengebirge, Slovaquie et Silésie. J'en ai vu quelques spécimens provenant des Riesengebirge.

Ps. psorosa est très voisine de l'espèce suivante; elle paraît plus évoluée que cette dernière, à cause de la plaque du IX^e segment plus allongée.

Psilopteryx (s. str.) carpathica n. sp.

? *Psilopteryx psorosa* DZIEDZIELEWICZ 1890, Spraw. Komis. Fizjogr. 26, p. 72.

Cette espèce est extrêmement voisine de *psorosa*; elle ne s'en distingue que par les caractères suivants:

Ailes antérieures jaune-brun, assez foncées.

Genitalia ♂: IX^e segment très large latéralement; dorsalement, il forme une plaque très large, mais très courte et arrondie à l'apex (fig. 87, 88). Les appendices supérieurs sont de forme plus compliquée que ceux de *psorosa*. L'angle supérieur externe forme un lobe

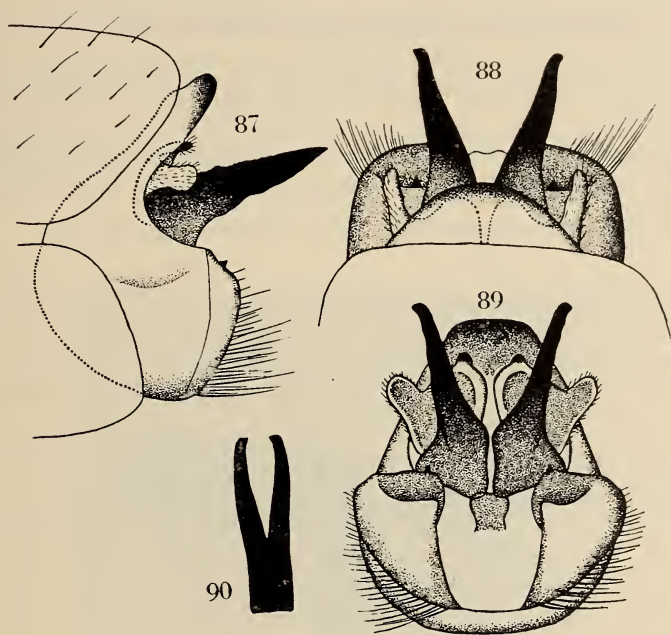


FIG. 87-90.

Armature génitale de *Psilopteryx* (*s. str.*) *carpathica* n. sp.

Fig. 87: Vue de profil. — Fig. 88: Vue de dessus. — Fig. 89: Vue de face.
Fig. 90: Titillateurs.

arrondi et séparé du reste de l'appendice par un étranglement; le bord supérieur de l'appendice est fortement concave et l'angle supérieur interne porte un lobe chitineux (fig. 89). Appendices intermédiaires très forts et très longs; très aigus à l'apex, ils dépassent très largement le niveau de l'apex de la plaque dorsale. Épaississements latéraux du X^e segment subquadrangulaires et presque contigus. Plaque sous-anale plus grande que celle de *psorosa*. Appendices inférieurs un peu plus proéminents et moins largement échancrés à l'apex. Pénis et titillateurs de forme identique à ceux de *psorosa*, mais ces derniers sont plus épais (fig. 90).

♀ inconnue.

Envergure 23 mm.

Holotype: 1 ♂ Czarnohora 17.X.1908, Carpathes (DZIEDZIELEWICZ).

PSILOPTERYX (ACROPSILOPTERYX) N. SUBGEN.

Je crée ce nouveau sous-genre pour une forme nouvelle *esparaguera*.

Son armature génitale ♂ est très voisine de celle de *Ps. psorosa*, mais les caractères alaires et l'armature génitale ♀ sont très différents de ceux des *Psilopteryx*.



FIG. 91.

Psilopteryx (Acropsilopteryx) esparaguera n. sp., ♂.

Les soies alaires sont identiques à celles des *Chaetopteryx* et présentes aussi bien sur la membrane que sur les nervures. Il n'y a pas de pilosité. La forme des ailes antérieures rappelle celle des *Chaetopteryx*, mais leurs différentes parties ne présentent pas un égal développement: les aires costale et sous-costale sont très larges et convexes, tandis que toute la partie postérieure de l'aile et l'aire apicale sont au contraire réduites; les nervures y sont très serrées (fig. 91). Cette particularité est plus accentuée chez la ♀ que chez

le ♂, celle-ci ayant les ailes plus étroites que celui-ci et étant légèrement brachyptère.

Genitalia ♂: IX^e segment portant dorsalement une forte plaque. Appendices supérieurs très petits. Appendices intermédiaires larges et fortement relevés. Appendices inférieurs pas proéminents. Pénis gros et fort, sans titillateurs.

Genitalia ♀ très simples et avec la plupart des pièces atrophiées. Le IX^e segment ne peut être distingué du X^e.

Acropsilopteryx marque un stade d'évolution identique à celui de *Psilopteryx*. La cavité apicale est réalisée de la même façon.

Subgénérotype: *esparraguera* n. sp.

Psilopteryx (Acropsilopteryx) esparraguera n. sp.

Dessus de la tête brun, fortement pruinescent; la partie occipitale et les tubercules postérieurs sont roux. Antennes rousses. Face brune. Thorax et abdomen entièrement brun pruinescent. Pattes jaunâtres. Eperons ♂ 0, 2, 2. ♀ 1, 2, 2; une ♀ a 1, 3, 2 d'un côté.

Genitalia ♂: VIII^e tergite roux et fortement évasé en entonnoir dans la cavité duquel sont cachés les deux derniers segments; IX^e segment très large latéralement; dorsalement, il est développé

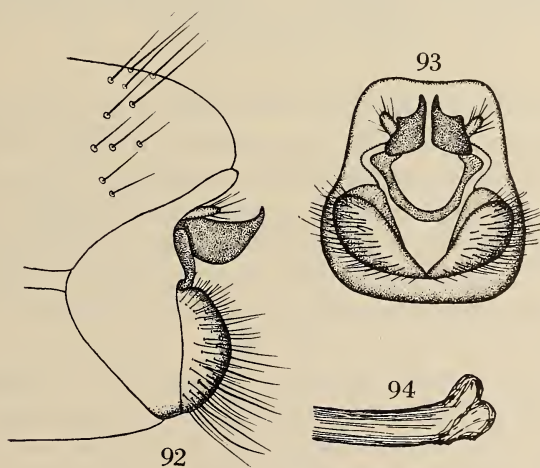


FIG. 92-94.

Armature génitale ♂ de *Psilopteryx (Acropsilopteryx) esparraguera* n. sp.
Fig. 92: Vue de profil. — Fig. 93: Vue de face. — Fig. 94: Appareil pénial.

en une forte plaque assez épaisse, dirigée obliquement vers le haut et surplombant les pièces génitales (fig. 92). Appendices supérieurs petits et ovoïdes. Appendices intermédiaires grands; ils ont la forme de deux grandes plaques de position frontale (fig. 93); ils sont moyennement chitineux, atteignent le bord supérieur du IX^e segment et se terminent par deux branches à l'apex; une branche externe très courte et une branche interne, plus longue. Les

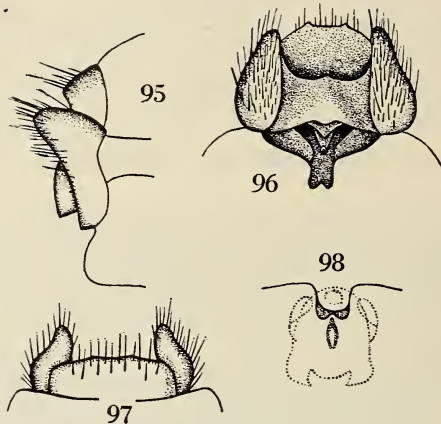


FIG. 95-98.

Armature génitale ♀ de *Psilopteryx* (*Acropsilopteryx*) *esparaguera* n. sp.
 Fig. 95: Vue de profil. — Fig. 96: Vue de dessus. — Fig. 97: Vue de face.
 Fig. 98: Appareil vaginal.

épaississements du X^e segment sont soudés l'un à l'autre ventralement et forment de la sorte un ensemble circulaire régulier; leur partie latérale supérieure est élargie et s'encastre dans une échancrure du bord supérieur du IX^e segment. Les appendices inférieurs sont très gros, très obtus et peu proéminents; ils sont entièrement soudés au IX^e segment (fig. 92). Il n'y a pas de titillateurs; le pénis est gros et peu chitineux; il se termine par deux lobes superposés et aplatis latéralement (fig. 94).

Genitalia ♀: Le IX^e segment est impossible à distinguer morphologiquement du X^e. Dorsalement s'étend une plaque courte et très large dont la base fait partie du IX^e segment et l'apex du X^e. Cette plaque est encadrée par deux appendices, assez proéminents quoique obtus, qui se prolongent vers le bas jusqu'à l'ouverture vaginale; à leur partie inférieure, ces deux pièces sont

réunies l'une à l'autre par une membrane dont la partie supérieure est concave et appartient au X^e segment et dont la partie inférieure, convexe, constitue les pièces ventrales du IX^e segment et sert de plaque supragénitale (fig. 97). Ouverture anale circulaire. Ecaille vulvaire en échancrure.

Envergure 12-16 mm.

J'ai trouvé cette espèce à haute altitude dans la Sierra Nevada IX.1950 (2800-3000 m.). C'est sûrement une relique. L'holotype ♂, l'allotype ♀ et 4 ♂♂♀♀ paratypes sont déposés dans ma collection.

PSEUDOPSILOPTERYX N. GEN.

Je crée ce nouveau genre pour *Psilopteryx zimmeri* McL. Quoique la pilosité des ailes antérieures soit de développement identique à celle des vrais *Psilopteryx*, l'armature génitale présente une structure très différente de celle de *psorosa*.

Le genre *Pseudopsilopteryx* est donc basé sur les caractères suivants:

Eperons ♂ 0, 3, 3; ♀ 1, 3, 3. Aux ailes antérieures, les nervures sont assez fortes et recouvertes de soies beaucoup moins développées que celles des *Chaetopteryx*. La membrane ne porte pas de soies mais une pilosité localisée en une mince bande longitudinale au centre des cellules. Franges courtes. La nervulation est identique à celle des *Chaetopteryx*, mais les caractères dépendant de la largeur des ailes ne sont que faiblement accentués. Cellule discoïdale très longue. F 3 pointue ou courtement pétiolée aux deux ailes.

Genitalia ♂: bord dorsal du IX^e segment mince et sans néoformation. Appendices supérieurs très chitineux, épais et non concaves. Appendices intermédiaires en forme de deux plaques verticales, épaisses et très obtuses. Pénis très gros, très épais et très chitineux, sans titillateurs mais pourvu de deux grandes ailettes chitineuses subapicales.

Genitalia ♀: Partie du X^e segment obtus et formant une large cavité anale maintenue circulaire par un anneau chitineux.

Le genre *Pseudopsilopteryx* est aberrant dans le groupe; il n'a pas de proches parents. Le développement de la pilosité le rapproche, artificiellement, de *Psilopteryx*. *Pseudopsilopteryx* n'a pas évolué, comme les autres genres, vers la réalisation d'une cavité

apicale. Celle-ci, très faible, est produite par une légère invagination réversible des deux derniers segments, comme chez n'importe quel autre Limnophilide.

Pseudopsilopteryx zimmeri McL.

Psilopteryx zimmeri McLACHLAN 1876, Mon. Rev. Syn., p. 189-190, pl. 21, fig. 1-7.

Psilopteryx zimmeri RIS 1889, Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 8 (3), p. 118.

Psilopteryx zimmeri AUCTORUM.

Dessus de la tête et du thorax noir, avec des reflets argentés et des macrochètes concolores. Pronotum jaune-roux. Antennes brun foncé. Face rousse. Palpes longs et bruns. Pattes rousses; aux antérieures, le protarse du ♂ est trois fois plus long que large. Le fémur est aussi long que le tibia et les deux articles suivants réunis. Pleures et abdomen brun foncé.

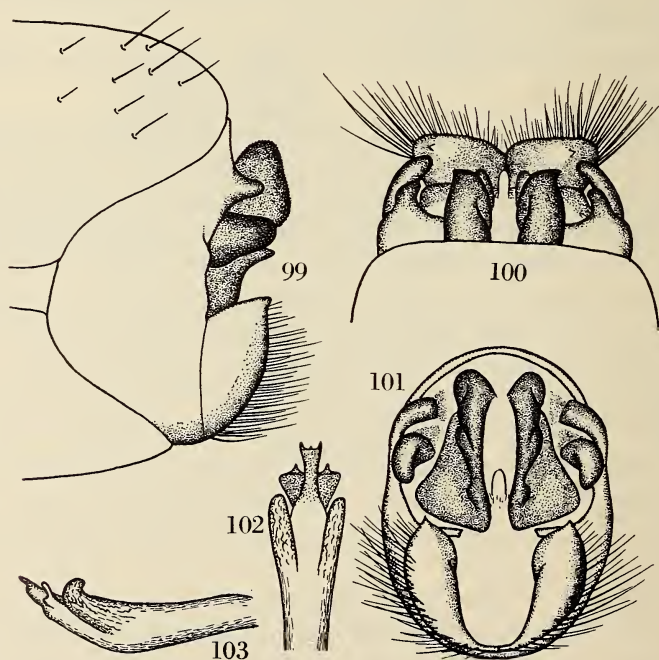


FIG. 99-103.

Armature génitale ♂ de *Pseudopsilopteryx zimmeri* McL.

Fig. 99: Vue de profil. — Fig. 100: Vue de dessus. — Fig. 101: Vue de face.
Fig. 102: Pénis, vu de dessus. — Fig. 103: Pénis, vu de profil.

Ailes antérieures relativement longues et étroites; elles sont légèrement tronquées sous l'apex; leur coloration est gris-blanc, très pâle. Les ailes postérieures ont toujours une aire anale ample, précédée par une faible échancrure.

Genitalia ♂: VIII^e tergite sans tubercules. IX^e segment étroit, de forme simple et sans néoformation; il est large latéralement; angles moyens en forme de longue bande; latéralement, vers le

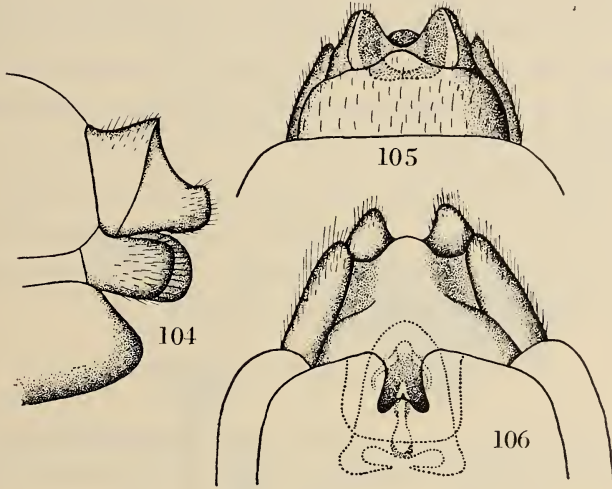


FIG. 104-106.

Armature génitale ♀, vue de profil, de *Pseudopsiloptyryx zimmeri* McL.
Fig. 104: Vue de profil. — Fig. 105: Vue de dessus. — Fig. 106: Vue de dessous.

haut, le bord postérieur forme un gros lobe arrondi et chitineux, légèrement recourbé vers l'intérieur et (fig. 99, 101) accolé aux appendices supérieurs dont ils ont la forme et la couleur; cette particularité a fait croire à McLACHLAN que les appendices supérieurs sont bilobés; en réalité, il n'en est rien; ils sont simples, très chitineux et un peu plus gros que le lobe du IX^e segment. Appendices intermédiaires de forme très particulière; ce sont deux épaisses plaques chitineuses disposées verticalement, largement séparées l'une de l'autre et dont le bord apical, finement crénelé, forme deux gros lobes superposés (fig. 99, 101). Les épaissements latéraux du X^e segment sont très grands, triangulaires et largement unis aux appendices intermédiaires (fig. 101). Plaque sous-anale très

petite. Appendices inférieurs coniques, obtus, assez proéminents et non concaves du côté interne. Pénis très gros, sans titillateurs; il est recourbé vers le haut, assez chitineux et pourvu, à sa partie subapicale, de deux paires d'ailettes latérales de grande taille (fig. 102, 103).

Genitalia ♀: Partie dorsale du IX^e segment assez large dorsalement mais étroite latéralement, où elle se termine en pointe. X^e segment formant deux plaques étroitement unies ventralement (fig. 105). La cavité anale est très large, circulaire et renforcée par une bande circulaire chitineuse. Pièces ventrales du IX^e segment assez proéminentes et largement séparées par un mamelon charnu formant plaque supra-génitale. Ecaille vulvaire à gros lobes latéraux indistincts; lobe central très petit (fig. 106).

Envergure 20-23 mm.

Cette espèce est signalée des Alpes suisses et de Saxe. On la trouve dans les terrains marécageux, les tourbières et les petits torrents entre 1000 et 1800 m. d'altitude. J'en ai étudié un grand nombre d'exemplaires suisses et un allemand.

GENRE ANNITELLA KLAP.

Je pratique dans ce genre une coupe subgénérique pour isoler *Ch. obscurata* McL., que j'y transporte, des autres espèces qui y ont déjà leur place.

PRAEANNITELLA SUBGEN. NOV.

Je crée ce nouveau sous-genre pour *Chaetopteryx obscurata* McL. A première vue cette espèce ne présente aucune particularité importante qui la sépare des autres *Chaetopteryx*. Mais elle possède une foule de caractères qui lui donnent une position très intéressante à la base de *Annitella*. En effet, de nombreux caractères, typiques de *Annitella*, se rencontrent à l'état de tendance chez *obscurata*: IX^e segment formant dorsalement une grande plaque mince mais verticale. Appendices supérieurs avec un long pétiole. Epaissements latéraux du X^e segment élargis latéralement, semi-circulaires et commençant à se différencier en appendices annexes; leur partie ventrale est semi-circulaire. Appendices inférieurs de forme voisine de ceux des *Annitella*. Pénis avec deux petites pointes

latérales apicales. Titillateurs atrophiés, sans doute en voie de disparition. Plaque sous-anale réduite. La cavité apicale est produite par une invagination réversible du IX^e segment, mais elle est maintenue béante par la plaque dorsale du IX^e segment.

Praeannitella est donc en quelque sorte une ébauche du genre *Annitella*.

ANNITELLA (PRAEANNITELLA) OBSCURATA McL.

Chaetopteryx obscurata McLACHLAN 1876, Mon. Rev. Syn., p. 196-197, pl. 22, fig. 1-6.

Chaetopteryx obscurata AUCTORUM.

Dessus de la tête brun foncé, avec quelques zones indistinctes et les tubercules plus clairs. Antennes brunes. Face, palpes et pattes roux clair. Palpes du ♂ épais. Aux pattes antérieures, le

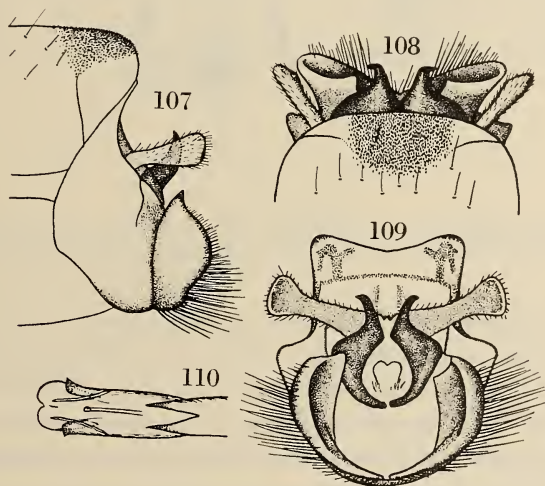


FIG. 107-110.

Armature génitale ♂ de *Annitella (Praeannitella) obscurata* McL.

Fig. 107: Vue de profil. — Fig. 108: Vue de dessus. — Fig. 109: Vue de face.
Fig. 110: Appareil pénial.

protarse est deux fois plus long que large; le fémur est aussi long que le tibia et les deux premiers articles des tarses réunis. Pleures brun-roux. Meso- et métanotum brun. Abdomen brun foncé.

Ailes assez allongées; les antérieures ne sont pas très larges, mais arrondies et très faiblement tronquées; les postérieures ont

une aire anale de largeur variable, précédée par une très faible échancrure. Les ailes antérieures sont grises et non pas rousses; les soies sont relativement peu développées et la nervulation est conforme au schéma général du groupe.

Genitalia ♂: VIII^e tergite avec une zone de fines spinules. IX^e segment large latéralement et très développé dorsalement en une plaque verticale mince et de moitié aussi longue que large (fig. 107, 109); son bord supérieur est profondément déprimé en

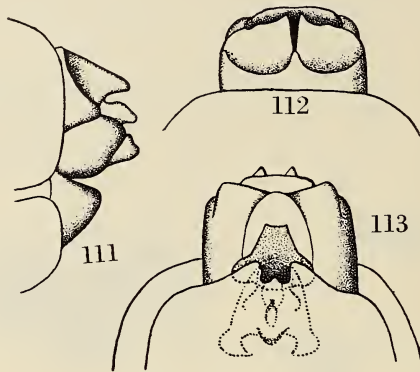


FIG. 111-113.

Armature génitale ♀ de *Annitella* (*Praeanitella*) *obscurata* McL.

Fig. 111: Vue de profil. — Fig. 112: Vue de dessus. — Fig. 113: Vue de dessous.

son milieu; la partie basale présente une forte proéminence médiane; des épaisissements chitineux compliqués divisent transversalement cette plaque et en renforcent les angles supérieurs; le bord inférieur porte, en son milieu, entre les appendices intermédiaires, deux petites dents chitineuses et triangulaires. Appendices supérieurs allongés; minces à la base, arrondis et concaves à l'apex, ils donnent l'impression d'être pédonculés, comme chez *Annitella* (fig. 107, 109). Appendices intermédiaires en forme de deux petits ergots coniques et recourbés vers le haut et l'extérieur; les épaisissements latéraux du X^e segment sont élargis latéralement dans leur partie supérieure, formant ainsi une ébauche d'appendices annexes et, dans leur partie inférieure, constituent un ensemble hémicirculaire (fig. 109). Plaque sous-anale petite, large et échancrée à l'apex. Les appendices inférieurs ont la forme de deux cornets très évasés et ouverts vers l'arrière (fig. 108). Appareil pénial petit;

le pénis, membraneux, est pourvu de deux épaissements latéraux apicaux faisant saillie latéralement. Titillateurs en forme de très petites pointes triangulaires courtes et peu chitineuses (fig. 110).

Genitalia ♀: Partie dorsale du IX^e segment assez large et très courte dorsalement, son bord apical porte deux larges et faibles dépressions circulaires (fig. 112). Partie dorsale du X^e segment en forme de deux triangles concaves s'adaptant aux dépressions du IX^e segment. Partie ventrale du X^e segment en forme de plaque obtuse. Pièces ventrales du IX^e segment assez largement séparées l'une de l'autre et la partie située entre elles, très proéminente, forme une plaque supragénitale concave (fig. 113). Ecaille vulvaire à lobes latéraux distincts.

Envergure 17-27 mm.

Cette espèce est largement répandue dans le centre et le nord de l'Europe. Au sud, on la trouve jusqu'en Suisse septentrionale et, vers le nord, elle monte jusqu'à la presqu'île de Kola. J'en ai étudié quelques spécimens de Suisse, Danemark et Finlande.

SOUS-GENRE ANNITELLA KLAP. S. STR.

Annitella KLAPALEK 1907, Acta Soc. Ent. Bohem. 4, p. 29.

Heliconis DZIEDZIELEWICZ 1908, Acta Soc. Ent. Bohem. 5, p. 21.

Annitella RACIECKA 1934, Konowia, 13, p. 241.

Annitella fut créé par KLAPALEK pour *kosciuszki* Klap. et *apfelbecki* Klap. *Heliconis* fut établi par DZIEDZIELEWICZ pour *chomicensis* Dz. auquel vinrent s'ajouter *thuringica* Ulm. et *pyrenaea* Nav. En 1934 RACIECKA transporta *chomicensis* et *thuringica* dans *Annitella*. Seul *pyrenaea* demeura donc dans le genre *Heliconis*. Aujourd'hui, à regret, je le transporte dans *Annitella*. *Heliconis* disparaît donc.

Ce genre ne se différencie des autres que par l'étroitesse relative des ailes et par l'armature génitale.

Aux pattes antérieures du ♂ le fémur est aussi long que le tibia et les deux articles suivants réunis. Eperons ♂ 0, 2, 2; ♀ 1, 2, 2. Aux ailes antérieures, l'aire costale est relativement large. Aux postérieures, qui sont de forme peu variable, l'aire anale est toujours ample. La nervulation se distingue de celle des *Chaetopteryx*, aux ailes antérieures, par la cellule discoïdale relativement courte,

les nervures apicales peu divergentes et t 7 relativement longue. F 3 étroite ou pointue aux deux ailes. Soies un peu moins développées que celles des *Chaetopteryx* et présentes sur la membrane. Chez toutes les espèces, les ailes antérieures ont une teinte grisâtre, claire et unie. La ♀ est généralement plus grande que le ♂.

Genitalia ♂: L'armature génitale du ♂ a une structure des plus étranges et sans doute unique chez les Limnophilides. Les caractères spécifiques sont graduellement accentués dans la série des espèces et, chez trois formes au moins (*kosciuszki*, *chomiacensis* et *thuringica*), déterminent une magnifique série phylétique presque rectiligne. Le VIII^e tergite est très développé, régulièrement arqué et plus grand que le sternite correspondant; celui-ci diminue de taille, tandis que celui-là augmente considérablement de volume dans la série des espèces (fig. 115, 116, 117). Le VIII^e tergite contient les deux derniers segments et forme, par surcroît, une vaste cavité apicale circulaire, à parois très épaisses. Les angles latéraux postérieurs du VIII^e tergite portent chacun un fort appendice chitineux qui est une des principales caractéristiques du genre. Ces appendices sont très chitineux et d'un noir intense qui contraste avec la couleur rousse du VIII^e segment; finement craquelés chez *chomiacensis*, ils ont, chez *pyrenaea*, la forme d'une longue pointe, effilée et polie, aux formes parfaites. Ils sont dirigés vers l'intérieur et recourbés vers le haut et l'extérieur; leur taille augmente progressivement et, de gros et obtus qu'ils sont chez les espèces primitives, ils deviennent très longs et minces chez les formes plus évoluées, chez lesquelles ils sont disposés en un gracieux arc de cercle (fig. 115, 116, 117). Ces appendices sont articulés sur leur substrat et peuvent effectuer des mouvements verticaux en corrélation avec un élargissement ou une contraction latérale du VIII^e tergite. Ces curieux appendices jouent le rôle ordinairement tenu par les appendices inférieurs, qui sont ici peu développés; ils pincent la ♀ derrière les pièces ventrales du IX^e segment, lors de l'accouplement.

Le IX^e segment est toujours complètement invaginé dans le VIII^e tergite et parfois aussi dans le VIII^e sternite. Il est très étiré en hauteur et d'autant plus petit et plus allongé que le VIII^e tergite est plus grand (fig. 124, 133, 141). Ses faces latérales sont ordinairement larges et légèrement concaves; l'angle moyen n'est pas proéminent. La partie dorsale est très remarquable par son très fort développement; c'est une plaque rigide, mince et chitineuse, cons-

tituant le plafond de la cavité apicale qu'elle maintient béante; elle est très large et oblique chez les formes primitives et d'autant plus étroites et moins obliques que les espèces sont plus évoluées (fig. 124, 133, 141). Le IX^e segment, étant emboîté dans le VIII^e, l'espace, toujours large, compris entre ces deux segments est fermé par une fine membrane, permettant de fortes invaginations.

Appendices supérieurs petits; ils sont très minces, peu chitineux, velus et ont la forme d'une étroite bande sinueuse terminée par une spatule; ils ont toujours une position dorsale et sont d'autant plus courts et épais que l'espèce est plus évoluée (fig. 124, 133, 141). Les appendices intermédiaires sont de constitution compliquée et composés de deux parties: une branche interne, qui est le véritable appendice intermédiaire et une branche latérale, que j'appelle « appendice annexe ». Ces deux branches sont ordinairement bien distinctes, mais, chez *pyrenaea*, ne constituent qu'une seule pièce (fig. 150-151). Les branches internes sont très allongées, disposées horizontalement et faiblement accolées l'une à l'autre; minces chez les formes primitives, elles deviennent de plus en plus larges et aplaties chez les espèces évoluées (fig. 123, 135, 143). Les appendices annexes ont la forme de deux pièces en forme d'oreille; ils sont peu découpés, minces, très chitineux et glabres; ils tiennent vraisemblablement la place des appendices supérieurs atrophiés et sont d'autant plus grands que les espèces sont plus primitives (fig. 124, 133, 141). Épaississements latéraux du X^e segment triangulaires et formant un ensemble circulaire entourant l'anus. Plaque sous-anale apparemment absente. Appendices inférieurs coniques, très peu proéminents et sans partie libre; leur taille diminue avec celle du IX^e segment, mais ils deviennent de plus en plus proéminents; à l'apex, ils portent une plaque concave, de plus en plus grande et de position de plus en plus oblique latéralement que les espèces sont plus évoluées (fig. 122, 132, 144). Pénis de taille moyenne; c'est un organe long et mince, membraneux et pourvu, à l'apex, de deux petites pointes chitineuses, obtuses et divergentes. Titillateurs absents.

Genitalia ♀: Partie dorsale du IX^e segment moyennement développée, se terminant en pointe vers le bas latéralement et de taille croissante dans la série des espèces (fig. 129, 137, 145). X^e segment composé de deux plaques verticales très chitineuses et de taille également croissante (elles sont absentes chez *pyrenaea*). La cavité

anale a la forme d'une fente verticale ouverte ou fermée vers le haut. Pièces ventrales du IX^e segment largement séparées l'une de l'autre et de taille décroissante (fig. 129, 135, 145). Ecaille vulvaire

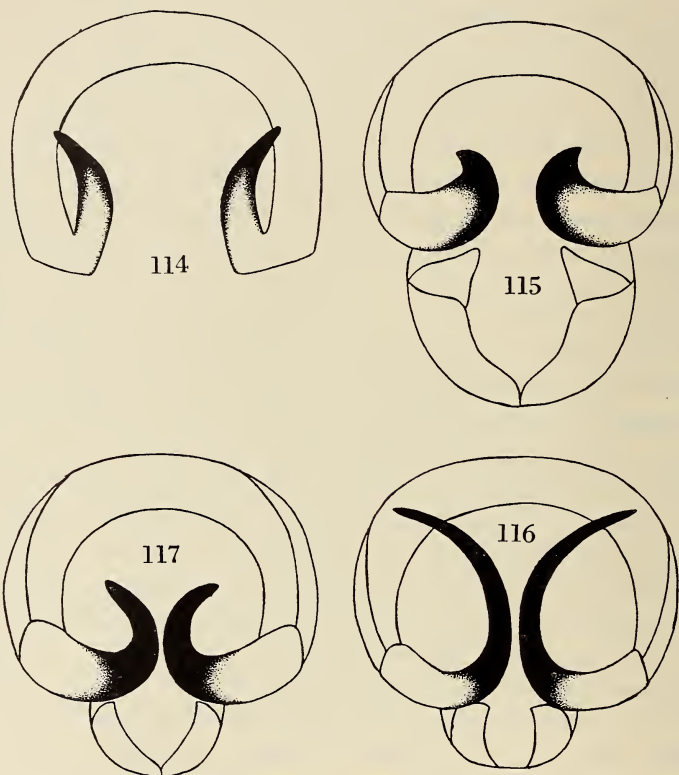


FIG. 114-117.

Représentation schématique des derniers segments abdominaux du ♂ des *Annitella* (s. str.) *dziedzielewiczi* n. sp., *kosciuszkii* Klap., *chomiacensis* Dz. et *thuringica* Ulm. Dessins effectués sur des insectes secs.

assez petite, parfois proéminente et avec un lobe médian bien développé.

Le genre *Annitella* contient six espèces: trois carpathiques, une yougoslave, une allemande et une pyrénéenne. *An. dziedzielewiczi* n. sp., *kosciuszkii* Klap., *chomiacensis* Dz. et *thuringica* Ulm. forment un groupe des plus homogène; *pyrenaea* est moins orthodoxe et *apfelbecki* reste mal connue.

Les particularités qui font de *Annitella* un genre exceptionnel sont les suivantes :

1. *Annitella* présente le cas très rare, du moins chez les Trichoptères, d'un genre extrêmement caractéristique, mais impossible à différencier de ses voisins autrement que par l'armature génitale.

2. La structure de cette dernière fait de *Annitella* le genre le plus évolué du groupe des *Chaetopteryx*. C'est lui qui a réalisé une cavité apicale de la façon la plus parfaite et peut-être la plus originale: IX^e et X^e segments réduits et enfoncés dans un VIII^e segment très volumineux et pourvu de deux grosses pièces internes remplaçant les appendices invaginés et probablement inutilisables.

3. Très homogène, *Annitella* présente des caractères graduellement accentués qui évoluent comme suit dans la série *kosciuszki-chomiacensis-thuringica*: VIII^e tergite de plus en plus gros; appendices internes du VIII^e tergite de plus en plus longs; IX^e segment de plus en plus réduit et allongé; partie dorsale du IX^e segment de plus en plus étroite et moins oblique; appendices supérieurs de plus en plus courts et larges; appendices intermédiaires de plus en plus longs et aplatis; appendices annexes de plus en plus petits; appendices inférieurs de plus en plus petits et proéminents et à concavité apicale de plus en plus large et oblique; chez la ♀, la taille de la partie dorsale du IX^e segment et le X^e segment croissent, tandis que les pièces ventrales du IX^e segment décroissent.

Générotype: *kosciuszki* Klap.

Annitella (*s. str.*) *dziedzielewiczi n. sp.*

Corps brun foncé, avec les palpes, les pattes, les tarse et le dessous de l'abdomen roux. Ailes antérieures brunes.

Armature génitale du ♂ très semblable à celle de *kosciuszki*. Par rapport au IX^e segment, le VIII^e tergite est aussi grand que celui de cette dernière espèce. Les différences sont les suivantes: appendices internes du VIII^e tergite étroits et minces sur toute leur longueur (fig. 119); ils apparaissent comme une languette prolongeant le bord apical du VIII^e tergite et qui aurait été fortement relevée vers le haut, restant invisible de dessus (fig. 118); chez *kosciuszki*, ils constituent un puissant épaissement venu de

l'intérieur de la cavité apicale et visible de dessus (fig. 126). Les appendices annexes sont plus larges et plus grands que ceux de *kosciuszki*.

♀ inconnue.

Envergure 20 mm.

Holotype ♂ et un paratype ♂: Worochta, Okolice, 12.X.1908 (Carpathes). Ils sont déposés dans la collection de RIS.

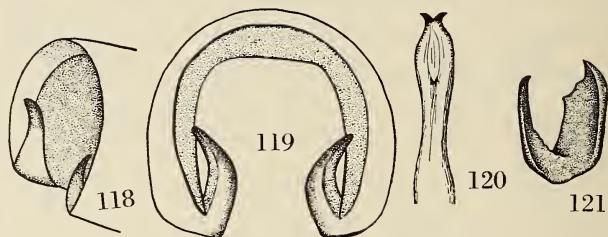


FIG. 118-121.

Armature génitale ♂ de *Annitella dziedzielewiczi* n. sp.

Fig. 118: VIII^e tergite, vue de trois quarts. — Fig. 119: Id., vu de face.
Fig. 120: Pénis. — Fig. 121: Appendice intermédiaire, vu de face.

Ces spécimens ont été envoyés à RIS par DZIEDZIELEWICZ, qui les a confondus avec d'autres spécimens de *kosciuszki*.

An. dziedzielewiczi présente le stade le plus primitif. Très semblable à *kosciuszki* par la plupart des appendices, il est néanmoins évolué, car l'appendice interne est plus petit.

Annitella (*s. str.*) *kosciuszki* Klap.

Annitella kosciuszki KLAPALEK 1907, Acta Soc. Ent. Bohem. IV, p. 29-31, 2 fig.

Annitella kosciuszki DZIEDZIELEWICZ 1911, Spraw. Komis Fizjogr. Krak. 45.

Annitella kosciuszki RACIECKA 1934, Konowia, 13, p. 241-242, pl. 11, fig. 7 a-e.

Annitella kosciuszki AUCTORUM.

Corps brun foncé; pronotum, palpes, pattes et face ventrale de l'abdomen roux. Ailes antérieures brunâtres, relativement foncées.

Genitalia ♂: VIII^e tergite assez fortement développé, un peu plus grand que le sternite correspondant qu'il déborde légèrement (fig. 115). Appendices internes courts, très épais et obtus; ils sont concaves du côté interne et paraissent être constitués par un

fort épaissement de la paroi interne de la cavité apicale (fig. 126); sortant légèrement de celle-ci, ils sont visibles de dessus (fig. 123). IX^e segment large latéralement, peu étiré en hauteur et invaginé dans le VIII^e sternite; dorsalement, il forme une large plaque oblique à 45° (fig. 122). Appendices supérieurs très longs,

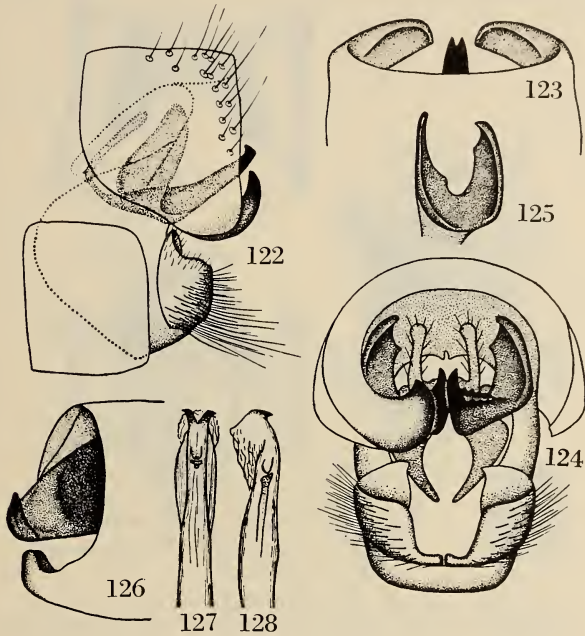


FIG. 122-128.

Armature génitale ♂ de *Annitella kosciuszki* Klap.

Fig. 122: Vue de profil. — Fig. 123: Vue de dessus. — Fig. 124: Vue de face.
 Fig. 125: Appendice intermédiaire, vu de face. — Fig. 126: VIII^e tergite, vu de trois quarts. — Fig. 127: Pénis, vu de dessus. — Fig. 128: Pénis, vu de profil.

minces et très peu élargis à l'apex. Appendices intermédiaires minces, étroitement accolés et légèrement recourbés vers le haut à l'apex. Leurs appendices annexes sont extrêmement grands, minces, concaves et peu découpés (fig. 125). Les épaissements du X^e segment sont larges et trapus. Appendices inférieurs obtus, pas proéminents et n'atteignant pas le bord ventral du IX^e segment (fig. 122).

Genitalia ♀: Partie dorsale du IX^e segment courte et large. X^e segment composé de deux plaques épaisses, très obtuses et verti-

cales; la face supérieure de ses pièces est coiffée d'une plaque moins chitineuse fermant vers le haut la cavité anale (fig. 130). Pièces ventrales du IX^e segment quadrangulaires et très proéminentes (fig. 129). Ecaille vulvaire à lobes bien distincts.

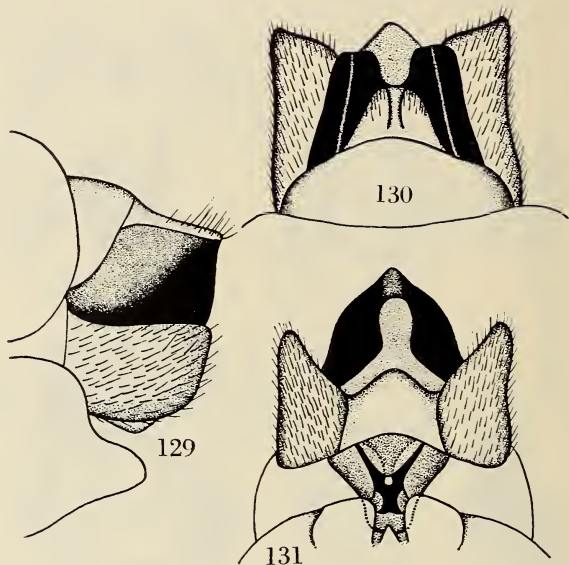


FIG. 129-131.

Armature génitale ♀ de *Annitella kosciuszki* Klap.
 Fig. 129: Vue de profil. — Fig. 130: Vue de dessus. — Fig. 131: Vue de dessous.

Envergure ♂ 12-26 mm.; ♀ 25-28 mm.

Cette espèce est connue des Carpathes orientales: Czarnohora (DZIEDZIELEWICZ). J'en ai vu quelques spécimens de cette localité. C'est une espèce primitive. Le VIII^e tergite n'est pas très gros, les appendices internes courts et épais, les appendices annexes très grands et les appendices inférieurs peu proéminents.

Annitella (s. str.) chomiensis Dz.

Heliconis chomiensis DZIEDZIELEWICZ 1907, Acta Soc. Ent. Bohem. IV, p. 21-24, 3 fig.

Heliconis chomiensis DZIEDZIELEWICZ 1908, Kosmos Lwow, 33.

Annitella chomiensis RACIECKA 1934, Konowia, 12, p. 243, pl. II, fig. 8 a-e.

Heliconis chomiensis et *Annitella chomiensis* AUCTORUM.

Corps brun foncé; pronotum, palpes, pattes et derniers segments abdominaux roux. Ailes un peu plus larges que celles des autres espèces du genre; les antérieures sont gris-brun clair.

Genitalia ♂: VIII^e tergite beaucoup plus gros que le VIII^e sternite qu'il déborde largement latéralement (fig. 117). Appendices internes bien développés, cylindriques, moyennement longs et dis-

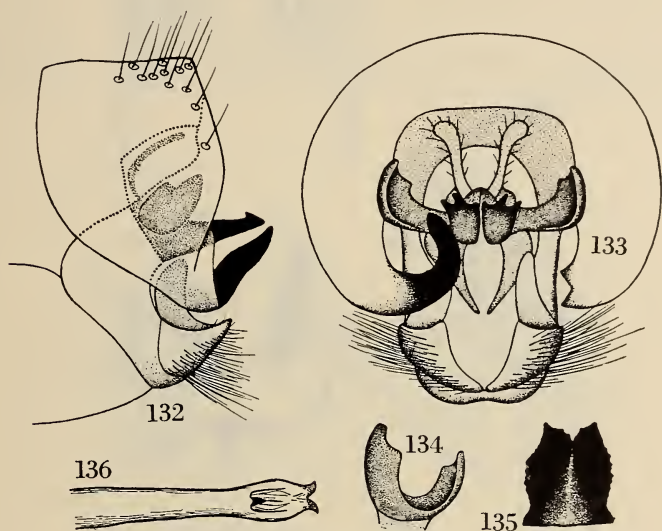


FIG. 132-136.

Armature génitale ♂ de *Anitella chomiensis* Dz.

Fig. 132: Vue de profil. — Fig. 133: Vue de face. — Fig. 134: Appendice intermédiaire, vu de face. — Fig. 135: Appendices intermédiaires, vu de dessus. — Fig. 136: Pénis.

posés en deux étroits demi-cercles opposés (fig. 117, 133); ils sont noirs et finement craquelés. IX^e segment petit, moyennement large latéralement, assez fortement étiré en hauteur et non invaginés dans le VIII^e sternite; il forme dorsalement une plaque assez large, oblique à 30° environ (fig. 132). Appendices supérieurs allongés, mais nettement plus larges que ceux de *kosciuszki* (fig. 133). Appendices intermédiaires forts et très aplatis; épais à la base, ils s'amincissent progressivement jusqu'à l'apex; leur bord latéral est irrégulièrement denté. Appendices annexes de forme identique à ceux de *kosciuszki*, mais de taille beaucoup plus petite (fig. 134). Epaisissements latéraux du X^e segment relativement courts, mais

assez épais. Appendices inférieurs petits et proéminents; à l'apex, ils portent une pièce concave, triangulaire et assez oblique latéralement (fig. 132).

Genitalia ♀: Partie dorsale du IX^e segment large, mais assez longue et échancrée à l'apex. Les pièces verticales du X^e segment

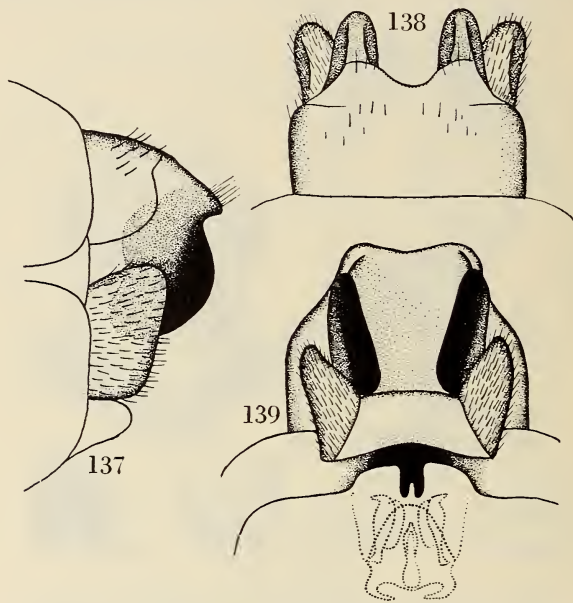


FIG. 137-139.

Armature génitale ♀ de *Annitella chomiacensis* Dz.

Fig. 137: Vue de profil. — Fig. 138: Vue de dessus. — Fig. 139: Vue de dessous.

sont relativement peu proéminentes et ne portent pas de plaque horizontale fermant la cavité anale vers le haut (fig. 138). Pièces ventrales du IX^e segment courtes et allongées. Ecaille vulvaire à lobes bien proéminents; le lobe médian est très mince.

Envergure ♂ 19-24 mm. ♀ 21-28 mm.

Cette espèce est connue des Carpathes orientales: Czarnohora (DZIEDZIELEWICZ); j'en ai vu quelques spécimens provenant de cette localité.

An. chomiacensis est une espèce moyennement évoluée, dont les caractères sont intermédiaires entre ceux de *kosciuszki* et ceux de *thuringica*.

Annitella (s. str.) thuringica Ulm.*Heliconis thuringica* ULMER 1909, Zoologischer Anzeiger, 34, p. 286-287, 2 fig.*Heliconis thuringica* ULMER 1927, Tierwelt Mitteleuropas, 15, p. 21,43.*Annitella thuringica* RACIECKA 1934, Konowia, 13, p. 241.*Heliconis thuringica* AUCTORUM.

Corps brun foncé, avec les palpes et les pattes rousses. Ailes gris clair.

Genitalia ♂: VIII^e tergite extrêmement gros; il est de taille beaucoup plus grande que le VIII^e sternite qu'il déborde très large-

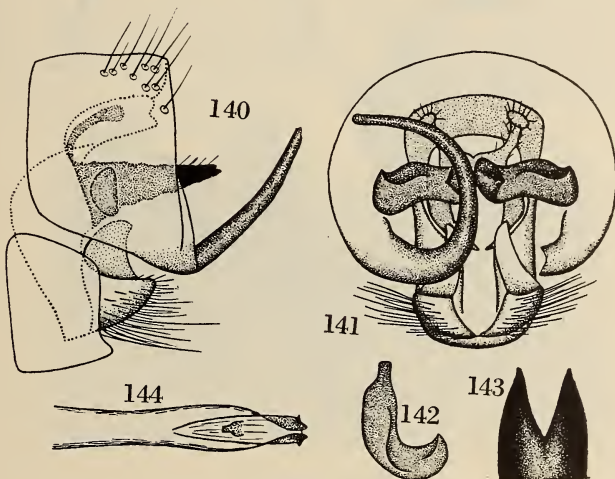


FIG. 140-144.

Armature génitale ♂ de *Annitella thuringica* Ulm.

Fig. 140: Vue de profil. — Fig. 141: Vue de face. — Fig. 142: Appendice intermédiaire, vu de face. — Fig. 143: Appendices intermédiaires, vu de dessus. — Fig. 144: Pénis.

ment latéralement (fig. 116). Appendices internes brunâtres et moins chitineux que ceux des autres espèces et sortant de la cavité apicale; très longs, ils dépassent le bord de l'abdomen lorsqu'ils sont redressés et sont disposés en un large arc de cercle (fig. 116, 141). IX^e segment moyennement large latéralement; très étiré en hauteur et invaginé dans le VIII^e sternite il est relativement étroit dorsalement où il forme une plaque disposée presque horizontalement (fig. 140). Appendices supérieurs moyennement longs, mais fortement élargis en spatule à l'apex. Appendices intermédiaires

très gros et très longs; ils sont fortement aplatis dorso-ventralement et accolés l'un à l'autre sur leur moitié basale seulement (fig. 143). Appendices annexes petits et plans; ils forment deux bandes longitudinales perpendiculaires aux appendices intermédiaires et présentent une carène longitudinale se terminant à l'apex de l'appendice (fig. 140-142). Epaisissements latéraux du X^e seg-

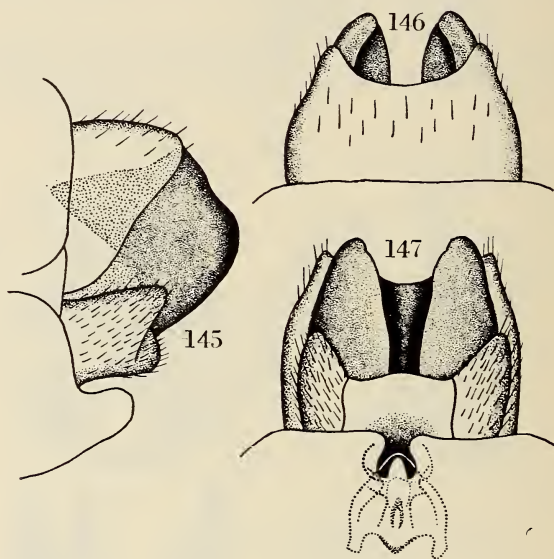


FIG. 145-147.

Armature génitale ♀ de *Anitella thuringica* Ulm.

Fig. 145: Vue de profil. — Fig. 146: Vue de dessus. — Fig. 147: Vue de dessous.

ment larges à la base, mais très allongés. Appendices inférieurs très petits, très proéminents et pourvus, à l'apex, d'une grande languette concave très oblique (fig. 140).

Genitalia ♀: Partie dorsale du IX^e segment relativement très allongée et fortement déprimée le long de son bord apical (fig. 146). Pièces verticales du X^e segment très proéminentes et sans plaque formant couvercle à la fente anale (fig. 146). Pièces ventrales du IX^e segment rectangulaires, mais très petites et très largement séparées. Ecaille vulvaire en échancrure, mais avec le lobe médian bien développé (fig. 147).

Envergure 17,5-24 mm.

Cette espèce est connue de Thuringe, de Silésie et de Westphalie; M. W. DÖHLER me communique (*in litt.*) qu'il en a 1 ♂ du Harz. J'en ai étudié 2 ♂♂ et une ♀ de la localité typique.

An. thuringica est l'espèce la plus évoluée du genre et un des Limnophilides les plus curieux qui soient.

Annitella (s. str.) pyrenaica Nav.

Heliconis pyrenaica NAVAS 1930, Bull. Amis Sci. Nat. Rouen., p. 1-4, 3 fig.

Corps brunâtre, assez clair. Antennes, palpes, pattes et derniers segments abdominaux roux clair. Ailes gris-roux clair (fig. 143).

Genitalia ♂: VIII^e tergite relativement peu développé, de taille voisine de celle de *kosciuszki*. Les appendices internes ne sont pas



FIG. 148.

Annitella pyrenaica Nav. ♂.

enroulés dans la cavité apicale, mais ont la forme de deux belles pointes convergentes et dirigées vers l'arrière (fig. 150). IX^e segment étroit latéralement et non évaginé dans le VIII^e sternite; il est large, peu étiré en hauteur, mais forme, dorsalement, une large plaque oblique (fig. 149). Les appendices supérieurs, intermédiaires et annexes sont intimement soudés; leur face supérieure forme une surface courte et unique, sans changement de plans, comme chez les autres espèces (fig. 151). Les appendices supérieurs sont assez épais et courts, comme ceux de *thuringica*. Les appendices intermédiaires et annexes ne forment qu'une seule pièce triangulaire, concave vers le haut et en forme de vasque fort élégante (fig. 151,

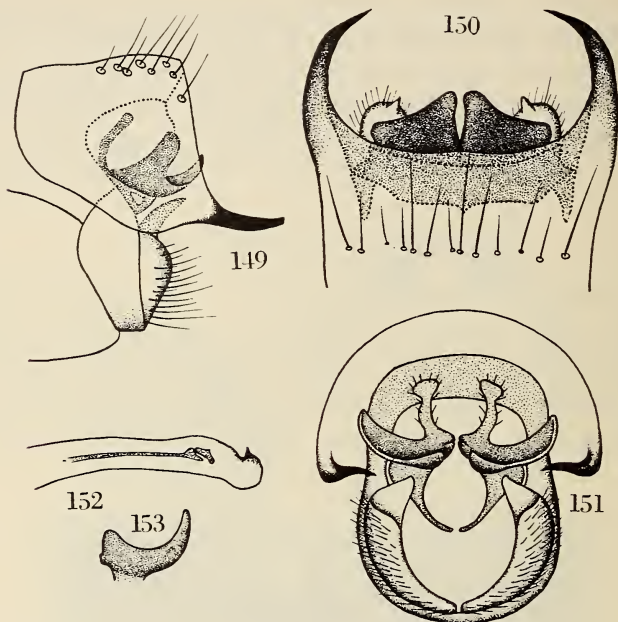


FIG. 149-153.

Armature génitale ♂ de *Annitella pyrenaea* Nav.
 Fig. 149: Vue de profil. — Fig. 150: Vue de dessus. — Fig. 151: Vue de face.
 Fig. 153: Appendice intermédiaire, vu de face. — Fig. 152: Pénis.

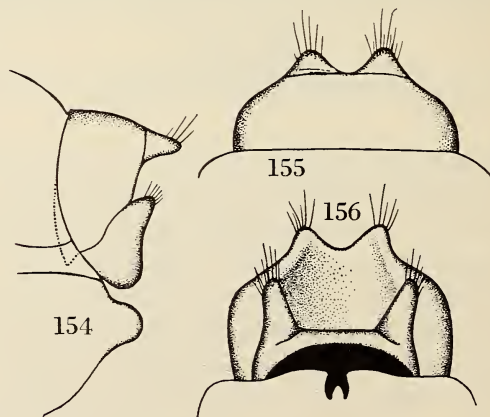


FIG. 154-156.

Armature génitale ♀ de *Annitella pyrenaea* Nav.
 Fig. 154: Vue de profil. — Fig. 155: Vue de dessus. — Fig. 156: Vue de dessous.

153). Epaissements latéraux du X^e segment larges à la base, mais très minces à l'apex. Appendices inférieurs grands et relativement très allongés; ils sont extrêmement peu proéminents et la partie apicale concave est de taille moyenne (fig. 149).

Genitalia ♀: IX^e segment moyennement allongé. Il n'y a pas de pièces verticales du X^e segment. Celui-ci est réduit à une plaque horizontale, prolongeant le IX^e segment et présentant, sur son bord apical, deux petites proéminences arrondies (fig. 155). Pièces ventrales du IX^e segment quadrangulaires, assez grandes et épaisses. Ecaille vulvaire en échancrure, avec le lobe médian très petit.

Envergure ♂ 15-23 mm. ♀ 19-23 mm.

Cette espèce n'a été signalée que dans les Pyrénées centrales, où elle monte à haute altitude (2400 m.).

An. pyrenaea semble être une espèce moyennement évoluée; c'est la seule espèce du genre qui soit assez différente des autres.

Annitella apfelbecki Klap.

Chaeterygopsis apfelbecki KLAPALEK 1900, Wiss. Mitteil. Bosnien Herzeg. 7, p. 676-677, fig. 17-18.

Annitella apfelbecki KLAPALEK 1907, Acta Soc. Ent. Bohem. 4, p. 29.

N'ayant pas pu étudier personnellement cette espèce, je donne ci-après la description et les dessins de KLAPALEK. *An. apfelbecki* me paraît être une espèce primitive, voisine de *kosciuszki*.

„ Habituell einer *Chaetopteryx* vollkommen ähnlich. Die Rücken-seite des Körpers dunkelbraun, Das Gesicht, die Bauchseite des Hinterleibes und die Spitze desselben ebenfalls bräunlichrot, auch die Hinterränder des letzten Segmentes sind rötlich. Die Membran der Vorderflügel ist graubraun mit deutlichem dunkleren Geäder; nur die Costa, besonders gegen die Basis zu heller. Die aufstehenden Haare schwärzlich, besonders an der Basis lang. Die Flügelwärtchen 1—4 reihig. Hinterflügel subhyalin, gegen die Spitze dunkler, mit deutlichem dunkleren Geäder und grauen Fransen.

Beim ♂ ist die Bauchseite des fünften bis achten Segments in der Mitte etwas erhoben und daselbst mit starken Börstchen besetzt. Die untere seitliche Ecke des achten Hinterleibsringes ist in einem starken Kegelförmigen, langen an der Spitze schwärzlichen Dorn vorgezogen. Unterhalb des dünnen und etwas durchsichtigen

Randes des letzten Rückenbogens ragen zwei ganz kleine stumpfe Spitzen hervor, welche ich für die vorspringenden Winkel des zehnten Hinterleibsringen halte. Die oberen Anhänge sind sehr weit gegen die Bauchseite gerückt, so dass sie gleich oberhalb des Seitendornes des achten Segments zu stehen kommen. In der

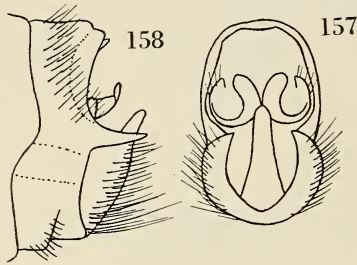


FIG. 157-158.

Armature génitale ♂ de *Annitella apfelbecki* Klap. (d'après KLA-PALEK. — Fig. 157: Vue de face. — Fig. 158: Vue de profil.

Seitenansicht sind sie kurz und ragen wenig hervor ihr Rand ist mit kurzen, steifen, strahlförmig gestellten Borsten bezetzt. In der Ansicht von hinten scheinen sie muschelartig ausgehöhlt, und man kann deutlich beobachten dass sie auf ihrem unteren Rande direkt in die schwarzen und glänzenden mittleren Anhänge übergehen; diese sind breit, an der Spitze stumpf, divergieren von der Mittellinie nach beiden Seiten und aufwärts und sie an dem Ende etwas gekrümmt. Die untere Ananhänge sind in der

Seitenansicht dreieckig in eine stumpfe Spitze vorgezogen, ihre Aussenseite ist mit langen Borsten dicht besetzt. Penis ist lang und sehr stark, gelbbraun, gegen die Basis dunkler, glänzen gegen die Spitze deutlich verengt und daselbst stumpf zugespitzt; seine untere Fläche ist kielförmig. Keine Scheiden sind sichtbar.

Das ♀ unbekannt.

Länge des Körpers 9 mm. Flügelspannung 25 mm.

Ledici bei Sarajevo (APFELBECK).“

GENRE CHAETOPTERYGELLA MART.

Chaetopterygella MARTYNOV 1916, Bull. Mus. Caucase, 9, p. 186-202.

Ce genre contient deux espèces caucasiennes: *abkasica* et *kelenensis*. Je n'ai pas examiné de matériel mais la description et les dessins de MARTYNOV sont assez suggestifs pour susciter quelques commentaires.

Possédant des ailes larges et recouvertes de soies comme les autres genres, *Chaetopterygella* en est assez différent par les caractéristiques.

tères fournis par l'armature génitale. La cavité apicale est réalisée de façon très particulière. Le VIII^e segment est très grand et rigide, le tergite étant soudé au sternite. Celui-ci est fortement proéminent à son bord supérieur apical et forme une grosse masse recouverte de tubercules. Cette conformation rappelle *Chaetopterygopsis*. Le IX^e segment est très petit et entièrement invaginé dans le VIII^e segment.

Chaetopterygella kelensis Mart.

Chaetopterygella kelensis MARTYNOV 1926, Trav. Stat. Biol. Cauc. V, p. 50-53, pl. II, fig. 20-26.

“ Head testaceous or reddish above, with brownish-yellow hairs; palpi yellow, antennae reddish; pronotum yellow, meso- and meta-notum also yellow, but the side portions brown; the hairs brown-

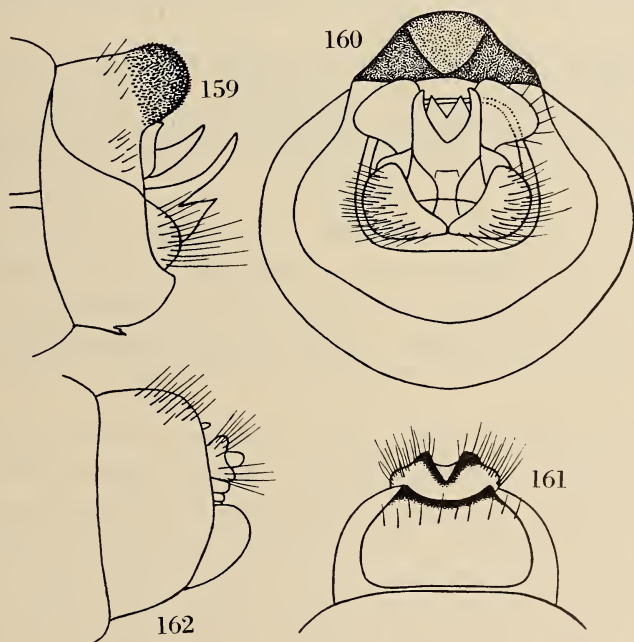


FIG. 159-162.

Armature génitale de *Chaetopterygella kelensis* Mart. (D'après MARTYNOV.)
 Fig. 159: Armature génitale ♂, vue de profil. — Fig. 160: Armature génitale ♂, vue de face. — Fig. 161: Armature génitale ♀, vue de dessus. — Fig. 162: Armature génitale ♀, vue de profil.

yellow; abdomen pale testaceous or reddish above, yellow beneath. Legs yellow, with black spines; spurs ♂ 0, 3, 3; ♀ 1, 3, 3.

In the ♂ tarsus, basal joint short, only slightly longer than the 5th. Anterior wings convex anteriorly, shortened; nervures and membrane bearing small tubercles, from which erect hairs arise; the hair of the nervure being the longest; 9th apical cell short.

Length of the body 10-10,5 mm.; that of the ♀ 10-11,5.

♂. 8th tergite with a large projection posteriorly, clothed with minute black spinules, especially numerous on the under side; sides of the segment with a nearly transverse linear thickening of chitin, dividing the segment into dorsal and ventral halves. Appendices praeanales deeply sunk in the cavity of the 8th segment, pale; seen from behind, they are large, transversely oval, setting in a short pedicel; from side one can see only their apical portion, in the shape of a narrow stripe along the margin of the 8th segment.

9th segment very narrow and invisible from side; seen from behind it has the shape of a quadrangle with rounded angles. Pedes genitales small, bulbous externally, bearing very long hairs; intermediate appendages in the shape of two narrow brown plates, attenuating to the apex and somewhat curved upwards. Penis large and composite; the chief part has the shape of a thick plate with which soon divided into two stick-shaped blackish branches curved somewhat upwards; seen from side, it is much longer than the intermediate appendages. Sternites of the abdominal segments furnished with transverse rows of short blackish hairs in the middle part.

♀: VIII^e segment large, with an obtuse median projection on the under side; posterior margin of the 8th tergite concave and somewhat brown. 9th segment rudimental and mostly fused with 8th and 10th segments; dorsal portion reduced and invisible; lateral portion have the form of two nearly vertical, small brown plates, which are subdivided by a deep excision into a small conical superior and great and nearly quadrate inferior lobe; the last lobe is rounded on the upper angle and provided here with very long bristles; lower margin of it is turned inwards and fused with the 10th segment. The upper portion of the 10th segment is longer than the lower one and, by a triangular excision, subdivided into

two subquadrate processes; lower portion with slightly concave posterior margin.

Length of body 8,5-11 mm.

Near the Lake Kel. ”

Chaetopterygella abkasica Mart.

Chaetopterygella abkasica MARTYNOV 1916, Bull. Mus. Caucase, 9, p. 186-202, 7 fig.

La description de MARTYNOV est en russe et ses dessins sont fort médiocres. Je ne les reproduis donc pas. *Ch. abkasica* est le générotype de *Chaetopterygella*.

En terminant, j'adresse mes chaleureux remerciements à ceux de mes collègues qui m'ont fourni du matériel, qui me fut fort précieux pour l'élaboration de ce travail. Ce sont M. le D^r Georg ULMER, de Hambourg, M. Ola NYBOM, de Vuoksenniska, M. le D^r W. DÖHLER, de Klingenberg, M. O. SCHNEIDER-ORELLI et M. S. L. TUXEN, de l'Universitetets Zoologiske Museum, de Copenhague, et M. G. MORETTI, de l'Université de Camerino (Italie).

Die innersekretorische Steuerung
der postembryonalen Entwicklung
von *Sialis lutaria* L. (Megaloptera)

von

URS HANSPETER RAHM

Basel

Mit 35 Textabbildungen.

INHALTSVERZEICHNIS

EINLEITUNG.

MATERIAL UND TECHNIK.

I. MORPHOLOGISCHER UND HISTOLOGISCHER TEIL.

A. *Inkretorische Organe des Kopfes.*

1. Lage und Innervation des Cerebrum, des Corpus cardiacum und der Corpora allata.
2. Das Cerebrum.
3. Das Corpus cardiacum.
4. Die Corpora allata.

B. *Inkretorisches Organ des Thorax* (die Prothoraxdrüse).

1. Lage und Morphologie der Prothoraxdrüse.
2. Histologie.

II. EXPERIMENTELLER TEIL.

A. *Schnürungen.*

a. *Kopfschnürungen.*

1. an erstjährigen Larven.
2. an zweitjährigen Larven

b. *Schnürungen zwischen Thorax und Abdomen.*

B. *Extirpationen und Implantationen.*

- 1a. Cerebrumextirpationen.
- 1b. Cerebrumimplantationen.
2. Corpus-cardiacum-Extirpationen.
3. Corpus-allatum-Extirpationen.
4. Implantation von Prothoraxdrüsen.

DISKUSSION DER RESULTATE.

SCHLUSSBETRACHTUNG.

EINLEITUNG

Seit der ersten Arbeit von KOPEČ, in welcher er die Resultate seiner Versuche an Schmetterlingsraupen darstellte und zeigen konnte, dass die Metamorphose von *Lymantria dispar* durch einen stofflichen Reiz ausgelöst wird, haben sich viele Autoren mit diesem Problem beschäftigt. Vor allem durch die Arbeiten von KÜHN, PIEPHO, BOUNHIOL, BODENSTEIN, WIGGLESWORTH, FUKUDA, VOGT u. a. wurde klargelegt, dass innersekretorische Drüsen Stoffe abgeben, welche den Metamorphoseablauf sowohl bei den holometabolen, als auch bei den hemimetabolen Insekten steuern. Man spricht direkt von einer hormonalen Wirkung und nennt den Stoff Metamorphosehormon. Die Experimente von KOPEČ, BOUNHIOL und WILLIAMS liessen vermuten, dass bei den Schmetterlingen das Raupengehirn für die Entwicklung von Bedeutung sei, was WIGGLESWORTH auch bei *Rhodnius* nachweisen konnte. PFLUGFELDER, BOUNHIOL, FUKUDA, PIEPHO und WIGGLESWORTH zeigten andererseits, dass die Corpora allata ein Hormon ausscheiden, welches einen metamorphosehemmenden Einfluss ausübt. Dieser Stoff wird auch als Larvenhäutungshormon oder Juvenilhormon bezeichnet. Die Verhältnisse bei den Dipteren, welche von denen der übrigen Insekten etwas abweichen, werden in dieser Arbeit nicht berücksichtigt.

Da bis dahin hauptsächlich die Schmetterlinge der holometabolen Insekten zu Experimenten auf diesem Gebiet gebraucht wurden, war es wünschenswert, ein anderes Insekt mit vollkommener Verwandlung zu untersuchen. Die Megaloptere *Sialis lutaria* L. schien zu diesem Zweck geeignet, da GEIGY u. OCHSÉ (1940), OCHSÉ (1944) und GEIGY (1947) die inneren Faktoren der Meta-

morphose zu analysieren begannen. Ausserdem wurde der Entwicklungszyklus von *Sialis lutaria* L. am Sempachersee und in Laboratoriumszuchten eingehend untersucht und abgeklärt durch DU BOIS u. GEIGY (1935), GEIGY (1937) und DU BOIS (1936 u. 1938). Für die weitere Literatur über *Sialis* verweise ich auf die Literaturverzeichnisse der eben genannten Arbeiten.

Für das bessere Verständnis der Versuche der vorliegenden Arbeit ist es notwendig, den Entwicklungszyklus von *Sialis lutaria* L. nach den Angaben von DU BOIS u. GEIGY (1935) kurz zu rekapitulieren:

Während der Monate Mai und Juni sind die Imagines von *Sialis lutaria* L. in unserem Untersuchungsgebiet in grosser Zahl anzutreffen. Nach erfolgter Begattung legen die Weibchen ihre Eier an den Schilfhalmen über dem Wasser ab. Nach 8—10 Tagen schlüpfen die Junglarven aus und fallen ins Wasser. Bis zur ersten Häutung leben sie planktonisch über dem Wurzelgeflecht des Schilfes, um dann im Seeschlamm in ca. 18 m Tiefe zu wandern. Die Dauer des Larvenlebens im See beträgt zwei Jahre. Im ersten Jahr finden 7 Larvenstadien (die sogenannten erstjährigen Larven) und 7 Häutungen statt, im zweiten Jahr 3 Larvenstadien (die sogenannten zweitjährigen Larven) und 3 Häutungen.

1. Stadium: 2—3 mm. Kopf breiter als Thorax. Abdomen noch unscheinbar.
 1. Häutung im Verlauf der ersten Woche.
2. Stadium: 3—4 mm. Definitiver morphologischer Habitus erreicht.
 2. Häutung ca. nach 3 Wochen (ca. Mitte Juni).
3. Stadium: ca. 6 mm.
 3. Häutung nach 3 Wochen (Juni/Juli).
4. Stadium: 8—9 mm.
 4. Häutung nach 4 Wochen (Juli/August).
5. Stadium: 10 mm.
 5. Häutung nach 6 Wochen (September).
6. Stadium: 11 mm. Larven überwintern in diesem Zustand im Seeschlamm bei 2—3° C.
 6. Häutung nach 3—4 Monaten (Januar).
7. Stadium: 12 mm.
 7. Häutung nach 2 Monaten (März).

8. Stadium: 13—14 mm. Ausprägung des Geschlechtsdimorphismus.
 8. Häutung nach 3 Monaten (Juni).
9. Stadium: ♂ 15 mm, ♀ 19—20 mm.
 9. Häutung nach 3 Monaten (September).
10. Stadium: ♂ 16—19 mm, ♀ 18—23 mm. In der Natur Diapause im Seeschlamm bis im Frühjahr.
 10. Häutung erfolgt, nachdem die verpuppungsreifen Larven an Land gewandert sind. Die Puppe gräbt sich in den Ufersand ein.
 Puppenhäutung nach 5—7 Tagen.
 Imago.

Während der Wanderung der zweitjährigen, reifen Larven ans Ufer wird der Inhalt der 7 Paar Abdominalkiemen und des Schwanzfadens retrahiert. Diese Retraktion ist ein sicheres Anzeichen beginnender Metamorphose¹. Der morphologische Verlauf der Metamorphose wurde von GEIGY (1937) bereits eingehend studiert; ich verweise daher auf diese Arbeit.

Leider ist es bei *Sialis* nicht möglich, den genauen Zeitpunkt der Larvenhäutungen vorauszubestimmen. Bis jetzt ist es noch nicht gelungen, *Sialis* vom Ei bis zur Imago im Laboratorium aufzuziehen. Im Laboratorium findet keine Eiablage statt; Larven des ersten Stadiums nehmen kein Futter zu sich und gehen nach wenigen Tagen ein. Die einzelnen Larvenhäutungen eines Individuums liegen 2—3 Monate auseinander, sind nicht vorausbestimmbar und man weiss nicht, durch welche internen und externen Einflüsse sie ausgelöst werden.

Die experimentellen Arbeiten von GEIGY u. OCHSÉ, OCHSÉ und GEIGY über die inneren Faktoren der Metamorphose bilden den Ausgangspunkt für die vorliegende Arbeit. Die Resultate dieser Autoren seien deshalb kurz zusammengefasst:

Durch Kopfschnürung an Larven des letzten Larvenstadiums konnten die Verfasser zeigen, dass die Metamorphose des Kopfes ohne Thorax und Abdomen nicht stattfinden kann; Thorax und Abdomen hingegen metamorphosieren ohne Kopf normal. Schnürungen zwischen dem 2. und 3. Abdominalsegment verhindern die

¹ Vergl. S. 192.

Verpuppung des Abdominalteiles, der hinter der Ligatur liegt, während sich Thorax und Kopf zur Puppe verwandeln können. Die Ergebnisse dieser Schnürungsversuche sowie der Parabioseversuche von OCHSÉ führten zur Annahme, dass die Metamorphose durch einen hormonalen Stoff ausgelöst werde. Bei Schnürung zwischen Thorax und Abdomen erhielten GEIGY u. OCHSÉ im vorderen und hinteren Körperteil nur eine Teilverpuppung, die je nach dem Zeitpunkt der Schnürung mehr oder weniger weit fortgeschritten war. Wurde vor dem 5. Tag vor Metamorphosebeginn geschnürt, so bleibt der Vorderteil auf einem relativ frühen Metamorphosestadium stehen, der Hinterteil zeigt Kiemenretraktion bis ins 3. oder 4. Segment. Erfolgte die Schnürung 4—0 Tage vor der Verwandlung, so schreitet diese etwas weiter fort, im Hinterteil z.B. bis zur völligen Kiemenretraktion. Die Autoren vermuteten an Hand dieser Ergebnisse eine Emissionszone auf der Grenze zwischen Thorax und Abdomen, welche durch die Ligatur zweigeteilt wurde. Ich werde auf diese Resultate später zurückkommen.

Durch Extirpation und Transplantation von Thoraxganglien konnte OCHSÉ (1944) keine weiteren Aufschlüsse über dieses Emissionszentrum erhalten, da die Versuche kein positives Resultat zeigten. Durch Parabioseversuche, in welchen zwei dekapitierte Larven des letzten Larvenstadiums vereinigt wurden, von denen die eine kurz vor der kritischen Periode, die andere 10-30 Tage vor dieser stand, konnte gezeigt werden, dass die Metamorphose der beiden Larven durch den hormonalen Stoff synchronisiert wird. Bei Parabiosen zwischen zweitjährigen und erstjährigen Larven trat die Metamorphose ebenfalls synchron auf.

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. R. GEIGY, möchte ich auch an dieser Stelle herzlich für die Ueberlassung des Themas, sein Interesse an dieser Arbeit und die stetige Unterstützung danken. Ebenso dafür, dass er mir immer in freundlicher Weise die Beschaffung des Untersuchungsmaterials ermöglichte.

MATERIAL UND TECHNIK

Die für die Untersuchungen verwendeten Tiere wurden alle am Sempachersee zwischen Eich und Sempach nach der von Du Bois u. GEIGY (1935) beschriebenen Methode gefangen. Die

Angaben von DU BOIS u. GEIGY über Aufenthaltsort, Larvenstadien und Grösse der Sialislarven wurden durch meine Fänge während dreier Jahre vollauf bestätigt. Die Larven wurden im Laboratorium auch sofort einzeln in Kristallisierschalen von ca. 5 cm Durchmesser gebracht, da sie sich sonst gegenseitig auffrassen. Die Schalen wurden in der Regel im Eisschrank bei 4—6° C aufbewahrt, da diese Temperatur das ganze Jahr hindurch beibehalten werden konnte. Es wurden jeweils nur soviele Tiere gefangen, als für die Versuche gerade benötigt wurden, so dass immer relativ frisches Material aus dem natürlichen Milieu zur Verfügung stand. Leider war es auch mir nicht möglich, die Sialislarven vom Ei an zu züchten, da die gleichen Schwierigkeiten auftraten, wie bei DU BOIS u. GEIGY.

Um das jeweilige Stadium der Larven zu bestimmen, wurde die Länge der Tiere von der Kopfspitze bis zum After gemessen und nach den Angaben von DU BOIS u. GEIGY das Larvenstadium ermittelt. Vor der Operation wurden die Larven jeweils in Wasser, dem einige Tropfen Aether beigegeben war, narkotisiert. Diese Narkose wurde von den Tieren gut ertragen, doch klebten oft durch die Aethereinwirkung die Kiemen am Abdomen fest. Um dies zu verhindern, wurden die Larven nach der Narkotisierung für einige Sekunden in 70% igen Alkohol gebracht. Diese Methode wurde auch von PIEPHO (1946) angewandt und zeigte keinen nachteiligen Einfluss auf die Tiere. Nach der Operation wurden die Larven in den Kristallisierschalen im Laboratorium aufbewahrt und das Wasser alle zwei Tage gewechselt. Nach begonnener Metamorphose wurden die Tiere für die weitere Entwicklung auf feuchte Watte gelegt.

Die eingegangenen Versuchstiere wurden für eventuelle histologische Untersuchungen in Dubosq-Brasil fixiert. Die 7 μ dicken Schnitte wurden nach der Paraffin-Celloidin-Methode hergestellt. Zur Färbung diente Delafield's Eisen-Haematoxylin. Die Mikrophotographien wurden mit einer Wild-Mikro-Kamera aufgenommen. Die Larven, Puppen und Imagines wurden mit einer Kiné-Exacta photographiert. Alle näheren Angaben über Schnürungen und Transplantationen finden sich bei den jeweiligen Versuchen.

I. MORPHOLOGISCHER UND HISTOLOGISCHER TEIL

A. INKRETORISCHE ORGANE DES KOPFES.

1. Lage und Innervation des Cerebrum, d. Corpus cardiacum u. d. Corpora allata.

Als Erster erwähnte HANSTRÖM (1942) die Lage des Corpus cardiacum und der Corpora allata von *Sialis lutaria*. CAZAL gibt

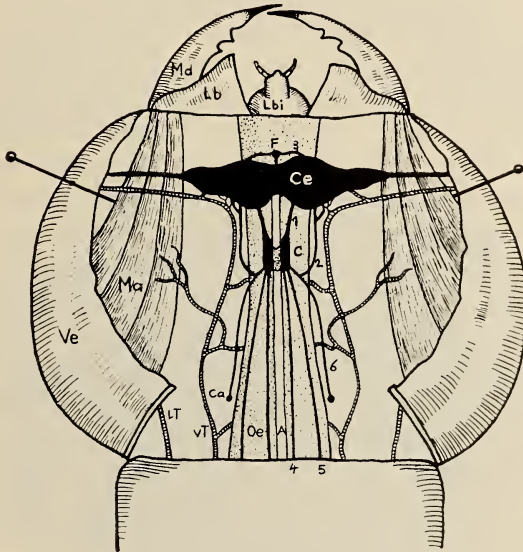


ABB. 1.

- | | |
|------------------------------------|---|
| Md. = Mandibel | Ce = Cerebrum |
| Lb. = Labrum | C = Corpus cardiacum |
| Lbi. = Labium | Ca = Corpus allatum |
| Ve = Vertex (Augen nicht sichtbar) | 1 = Nervus cardiacus internus |
| Ma = Musc. adductor mandibularis I | 2 = " " externus |
| lT = lateraler Tracheenhauptstamm | 3 = Frontalkonktiv |
| vT = ventraler Tracheenhauptstamm | 4 = Nervus aorticus |
| Oe = Oesophagus | 5 = " oesophagus |
| A = Aorta | 6 = " allatus |
| F = Frontalganglion | Hypocerebralganglion und Nervus recurrens verdeckt. |

1948 eine genauere Beschreibung von den Corpora cardiaca und Corpora allata und ihrer Innervation bei *Sialis*. Beide Autoren beschränken sich auf die Verhältnisse bei der Imago. Uebereinstimmend stellen sie die Vereinigung der beiden Corpora cardiaca

zu einem Organkomplex und die entfernte Lage der Corpora allata von diesem Organ fest. Es hat sich gezeigt, dass die Disposition der innersekretorischen Kopforgane bei der Larve mit derjenigen bei der Imago übereinstimmt.

Die Zeichnung (Abb. 1) gibt die Verhältnisse bei einer zweit-jährigen Larve wieder. Die Kopfkapsel wurde dorsal längs geöffnet und seitlich auseinandergeklappt. Es wurde darauf geachtet, (abgesehen von der seitlichen Zerrung), die Lage- und Grössenverhältnisse der einzelnen Organe richtig darzustellen.

Das Cerebrum ist ziemlich gross und bei wenig pigmentierten Tieren durch die Kopfkapsel hindurch sichtbar. Von den Lobi optici führt je eine Verbindung zu den Augen. Vor dem Cerebrum liegt das kleine Frontalganglion, welches durch die Nervi frontales mit dem Gehirn verbunden ist. Die Corpora cardiaca sind auf den hinteren zwei Dritteln miteinander vereinigt und wirken dadurch äusserlich als unpaares Organ. Dieses liegt auf dem Oesophag und wird von der Aorta überlagert. Die beiden Nervi cardiaci interni verbinden das Corpus cardiacum mit dem Cerebrum. Vom Corpus cardiacum aus führen die zwei Nervi aortici unter der Aorta caudalwärts. Die Nervi oesophagi entspringen dem Hypocerebralganglion und ziehen dem Oesophagus entlang thoracalwärts. Neben den Nervi aortici münden die beiden Nervi allati in das Corpus cardiacum ein. Diese zwei Nerven verbinden die beiden kleinen Corpora allata, welche weit caudalwärts im Kopf liegen, mit den Corpora cardiaca. Kurz vor der Einmündung der beiden Allata-Nerven in das Corpus cardiacum zweigen die zwei Nervi cardiaci externi ab und führen rostralwärts zum Gehirn. Ihnen entspringen seitlich zwei weitere Nerven, die Nervi laterales.

2. Das Cerebrum.

Das Cerebrum (Abb. 2) von *Sialis lutaria* ist nach dem allgemeinen Grundplan des Insektengehirns gestaltet. Protocerebrum, Deutocerebrum und Tritocerebrum sind gut zu erkennen. Im Protocerebrum leitet je eine Verbindung vom Lobus opticus zu den Augen. Die beiden Hemisphären sind in der Mitte deutlich voneinander getrennt. Die Antennennerven führen vom Deutocerebrum zu den Antennen. Vom Tritocerebrum ziehen sich Nerven zum Frontalganglion und zum Labrum.

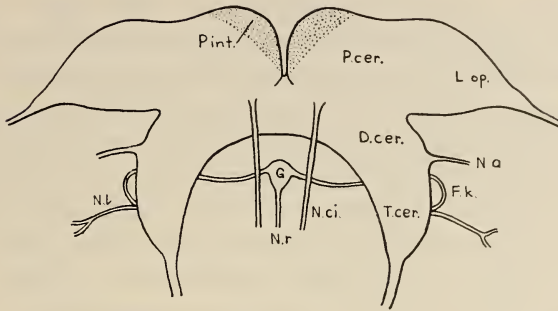


ABB. 2.

Cerebrum, Schema (Ansicht von hinten).

- | | |
|--------------------------------|------------------------------------|
| P. cer. = Protocerebrum | F. k. = Frontalkonktiv |
| D. cer. = Deutocerebrum | N. r. = Nervus recurrens |
| T. cer. = Tritocerebrum | N. ci. = Nervus cardiacus internus |
| L. op. = Lobus opticus | N. a. = Nervus antennalis |
| P. int. = Pars intercerebralis | N. l. = Nervus labralis |
| G. = Frontalganglion | |



ABB. 3.

Mikrophoto. Cerebrum zweitjähriger Larve (Stad. 9). Vergr. 380 ×.

Die Mikrophotographie zeigt einen Querschnitt durch das Cerebrum, in welchem alle drei Gehirnteile getroffen sind. Gut sichtbar sind zwei Commissuren, lateral davon die Globuli und die Antennalgglomeruli.

Besondere Beachtung verdient eine Gruppe von grossen Nervenzellen, die im dorsalen Teil des Pars intercerebralis des Protocere-

brums liegen. Auf der Photographie sind in der linken Hemisphäre drei, in der rechten sieben Kerne sichtbar. Diese Zellen können in den Serienschnitten über 6 Schnitte hin verfolgt werden. WILLIAMS (1948) konnte im Hirn von *Cecropia* eine mediale und eine laterale Gruppe ähnlicher Zellen in den beiden Partes intercerebrales nachweisen. PFLUGFELDER (1949) hingegen fand im Stabheuschrecken-gehirn keine solchen Zellen in den beiden Hemisphären des Protocerebrums. 1938 beschrieb HANSTRÖM ähnliche grosse Nervenzellen im dorsalen Teil des Protocerebrums von adulten *Rhodnius*; Teile dieser Zellen lassen sich mit Säurefuchsin färben. WIGGLESWORTH (1940) konnte sie bei *Rhodnius*larven nachweisen. Es gelang ihm aber nicht, irgendwelche Unterschiede dieser Zellen zwischen Hungertieren und Tieren in der Sekretionsphase festzustellen. Die Zellen haben die gleiche periphere Lage wie die bei *Sialis* beschriebenen Transplantationsexperimente mit diesen Inter-

cerebralteilen an anderen Insekten bewiesen, dass es sich um neurosekretorische Zellen handelt. Auf ihre mögliche sekretorische Bedeutung im Gehirn von *Sialis* während der Entwicklung werde ich im experimentellen Teil zurückkommen.

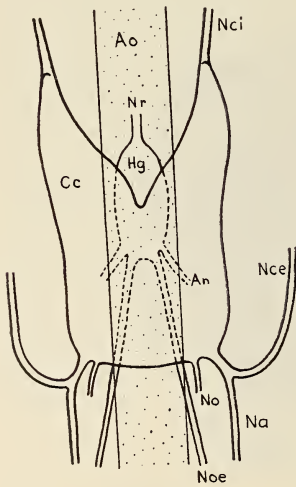


ABB. 4.

Corpus cardiacum (Schema n. CAZAL dargestellt an einer zweijährigen Larve).

- Cc = Corpus cardiacum
- Hg = Hypocerebralganglion
- Nci = Nervus cardiacus internus
- Nce = » » externus
- Na = Nervus allatus
- No = Nervus aorticus
- Noe = » oesophagus
- Nr = » recurrens
- An = Anastomosen
- Ao = Aorta

3. Das Corpus cardiacum.

Eine genauere morphologische und histologische Darstellung der Corpora cardiaca bei der Imago von *Sialis* gibt CAZAL 1948. Er nennt diese Organe in seiner Arbeit Corpora paracardiaca, DE LERMA nannte sie bei anderen Insekten Corpi faringei. Ich wählte den von PFLUGFELDER vorgeschlagenen Namen: Corpora cardiaca. Diese Bezeichnung passt für die Mehrzahl der Insekten und ist auch für *Sialis* geeignet.

Die Corpora cardiaca von *Sialis* sind, wie schon erwähnt wurde, in ihrer hinteren Partie miteinander ver-

schmolzen; es ist daher berechtigt, vom Corpus cardiacum zu sprechen. Der rostrale Teil wird von zwei Schenkeln gebildet, von denen aus die beiden Nervi cardiaci interni zum Protocerebrum führen. Dem caudalen Teil entspringen zwei Nervenpaare, median die beiden feinen Nervi aortici, lateral davon je ein Nerv, welcher sich kurz nach seinem Austritt aus dem Corp. cardiacum in zwei Aeste gabelt. Der äussere Ast, der Nervus cardiacus externus, zweigt in einem weiten Bogen rostralwärts ab; der innere Ast, der Nervus allatus, verbindet das Corpus allatum mit dem Corpus cardiacum. Ventral unter dem Corpus cardiacum liegt das Ganglion hypocerebrale; von ihm aus führt der unpaare Nervus recurrens zum Frontalganglion. Zwei Anastomosen verbinden das Corpus cardiacum mit dem Hypocerebralganglion. Caudal entspringen ihm die beiden Nervi oesophagi, die sich bis weit hinten erstrecken. Dorsal wird das Corpus cardiacum von der Aorta überlagert.

Ueber den histologischen Aufbau des Corpus cardiacum orientieren die Abbildungen S. 115 in der Arbeit von CAZAL 1948. Meine histologischen Befunde stimmen mit diesen Angaben überein.

4. Die Corpora allata.

Die einzigen Autoren, die eine nähere Beschreibung der Corpora allata von *Sialis* geben, sind HANSTRÖM (1942) und CAZAL (1948). Nach diesen Beschreibungen liegen die paarigen Corpora allata ziemlich weit hinter dem Corpus cardiacum und sind mit je einem langen Nervus allatus mit diesem verbunden. Beide Autoren geben die Verhältnisse bei den Imagines wieder. Nach meinen Untersuchungen gelten die Angaben auch für die Larven von *Sialis*. Eine Lageveränderung während der larvalen und imaginalen Entwicklung konnte nicht festgestellt werden. Im folgenden seien die Verhältnisse bei einer zweitjährigen Larve beschrieben:

Auch bei den Larven liegen die beiden paarigen Corpora allata weit hinten in der Kopfkapsel und sind mit je einem langen Corpus-allatum-Nerven mit dem Corpus cardiacum verbunden. Sie liegen lateral dem Oesophag, wo dieser sich etwas verbreitert und in den Thorax einmündet, eng an. In ihrer Nähe befinden sich stets 2—3 rundliche Pericardialzellen. Die beiden Nervi allati führen dem Oesophag entlang nach vorn. Die Corpora allata haben eine ovoide Form und sind bei den zweitjährigen Larven im Durchmesser ca.

50 μ gross (Abb. 5). Oft liegen die Corpora allata links und rechts vom Oesophag nicht symmetrisch, sondern etwas latero-caudal- oder dorso-ventral-wärts verschoben.

Im histologischen Schnitt (Abb. 6 a) sind die beiden Corpora allata zu erkennen (Querschnitt). Während CAZAL die genauere Lage

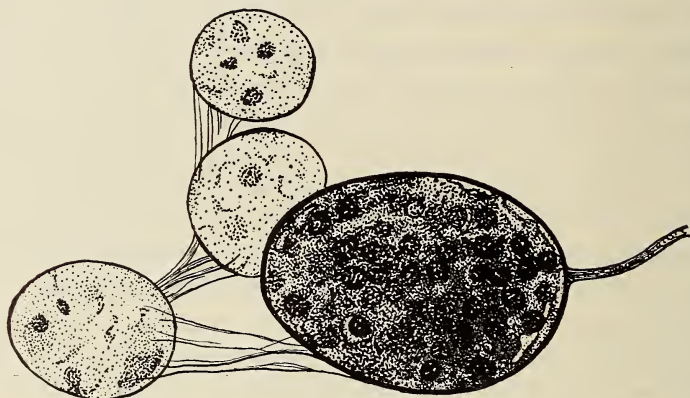


ABB. 5.

Corp. allatum mit 3 Pericardialzellen.
Zeichnung nach Nativpräparaten (Methylenblaufärbung).

als lateral vom Oesophag, aber eher ventral als dorsal angibt, liegen sie auf diesem Schnittbild latero-dorsal.

In Abbildung 6 b ist die Struktur des Corpus allatum zu erkennen. Es ist von einer Hüllschicht umgeben und sein Inneres wird von relativ vielen Zellen ausgefüllt, die eng aneinander liegen und nur wenigen kleinen Vacuolen Raum lassen. Diese sind in der Mikrophoto als helle Stellen sichtbar. Eine zentrale, grössere Lacune ist nicht vorhanden. In den Corpus-allatum-Zellen liegen grosse Zellkerne, die mit Chromatinkörnern angefüllt sind. Dorsal vom Corpus allatum ist eine Pericardialzelle im Schnitt getroffen.

B. INKRETORISCHES ORGAN DES THORAX (DIE PROTHORAXDRÜSE).

1. Lage und Morphologie der Prothoraxdrüse.

Nach den Ergebnissen der Schnürungsversuche von GEIGY, OCHSÉ und GEIGY und nach meinen eigenen Versuchen schien die Existenz einer Thoraxdrüse wahrscheinlich. Diese Vermutung



ABB. 6 a.

Uebersichtspräparat, Vergr. 70 \times ; links und rechts vom Oesophag die beiden Corp. allata (Pfeile).



ABB. 6 b.

Corpus allatum, Vergr. 500 \times .

P = Pericardialzelle

C = Corp. allatum

wurde unterstützt durch die Befunde anderer Autoren. Als Erste beschrieben TOYAMA (1902/3) und KE (1930) Thoraxdrüsen beim Seidenspinner. FUKUDA (1940/41/44) konnte durch Transplantation der Drüse zeigen, dass es sich um ein Organ handelt, welches ein Metamorphosehormon sezerniert. Eine gleiche Drüse beschrieb WILLIAMS (1947/48) beim grossen Seidenspinner. Im selben Jahr fand SCHARRER bei *Leucophaea* ein Organ, das sie ebenfalls als Thoraxdrüse bezeichnete. DEROUX-STALLA (1948) gelang es bei *Aeschna cyanea* durch Extirpation der Ventraldrüsen die Metamorphose zu unterdrücken. BODENSTEIN konnte 1951 als erster experimentell die Existenz einer Thoraxdrüse auch bei Hemitabolen sicherstellen und damit die Befunde SCHARRERS bestätigen. 1951 gelang es auch WIGGLESWORTH bei *Rhodnius* die Thoraxdrüse nachzuweisen. Bei allen diesen untersuchten Insekten liegt die Drüse im Prothorax.

GEIGY und OCHSÉ (1940) schlossen aus ihren Ergebnissen, die sie durch Schnürung zwischen Thorax und Abdomen erhielten, wobei vorn und hinten Teilverpuppung auftrat, dass das vermutete Organ evtl. auf der Grenze zwischen Thorax und Abdomen liegen könnte. Wie schon erwähnt, hatten die Gangliontransplantationen und -extirpationen, die OCHSÉ ausführte, keinen Erfolg, und auch ich konnte auf morphologischem Wege an der Thorax-Abdomengrenze kein drüsenähnliches Organ finden. Deshalb suchte ich im Prothorax eine entsprechende Drüse. In der Folge konnte zuerst morphologisch und dann auch histologisch im Prothorax ein Organ, welches weitgehende Uebereinstimmung mit den bei anderen Insekten beschriebenen Prothoraxdrüsen zeigt, gefunden werden. Das zweifellos drüsige Organ ist paarig angelegt und kann mit einiger Uebung ohne Färbung bereits erkannt werden, nachdem das Fettgewebe des Thorax entfernt worden ist. Bei Vitalfärbung mit Methylenblau (0,25%ig) wird durch den Farbkontrast das Organ besser sichtbar. Die Drüse färbt sich leicht blau an und ist als zartes Band zu erkennen.

Abbildung 7 zeigt den Prothorax einer zweitjährigen Larve vom letzten Larvenstadium, dorsal geöffnet und seitlich auseinandergeklappt. In der Mitte liegt das Darmrohr, links und rechts satt anliegend die beiden Nervi oesophagi. Vom Stigma I führen der laterale Tracheenhauptstamm und der dorsale Hauptstamm in den Kopf.

Die beiden Musculi postoccipito antecostalis diagonalis verlaufen in dorso-ventraler Richtung quer durch das Thoraxsegment.

Die Prothoraxdrüse liegt als zartes Organ zwischen den beiden Tracheen. Der Hauptast der Drüse verläuft vom ventralen Tracheenhauptstamm schräg nach hinten zum lateralen Tracheenhauptstamm. Das Organ ist mit beiden Tracheenstämmen fest ver-

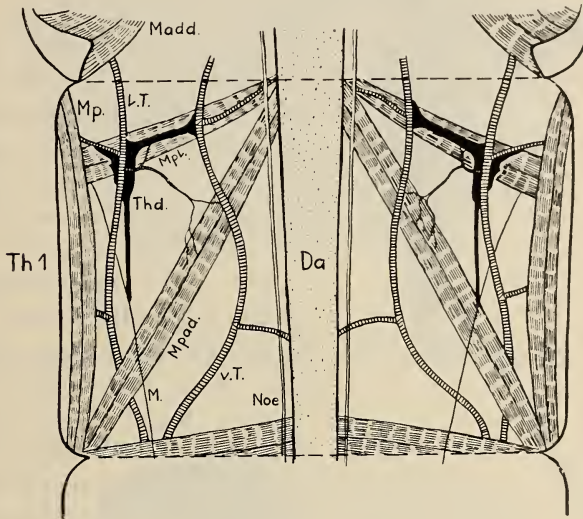


ABB. 7.

Lage der Prothoraxdrüse (Schemazeichnung).

Th 1 = Prothorax	Da = Darm
Madd = Musc. adductor mandibularis 1	Noe = Nervus oesophagus
Mp = Musc. postoccipito antecostalis horizontalis	lT = lateraler Tracheenhauptstamm
Mpad = Musc. postoccipito antecostalis diagonalis	vT = ventraler Tracheenhauptstamm
Mpl = Musc. postoccipito latero tergalis	Thd = Prothoraxdrüse
	M = feine Muskelfaser

bunden. Vom lateralen Tracheenstamm führt ein dorsorostraler, relativ kurzer Ausläufer einer Tracheenabzweigung entlang lateralwärts (evtl. auch von Nerven begleitet). Vom gleichen Punkt aus zieht sich ein feiner, dünner Drüsenast gegen den Musculus postoccipito antecostalis diagonalis caudalwärts hin. Sein Ende ist an einer feinen Muskelfaser befestigt. Dieser Drüsenast ist relativ lang und weist verschiedene Ausbuchtungen auf, die den einzelnen Zellen entsprechen (Vergl. Abb. 7 u. 8).

Bei der herauspräparierten, mit Methylenblau angefärbten Drüse kann bei mikroskopischer Betrachtung bereits die feinere

Struktur erkannt werden (Abb. 8 u. 9 b). In der Drüse liegen grosse, ovale Kerne, umgeben von relativ wenig Plasma. Sowohl die Basisstücke an den Tracheen, als auch das Verbindungsstück und die beiden Drüsenäste weisen nur wenige Zellen mit relativ grossen Kernen auf.

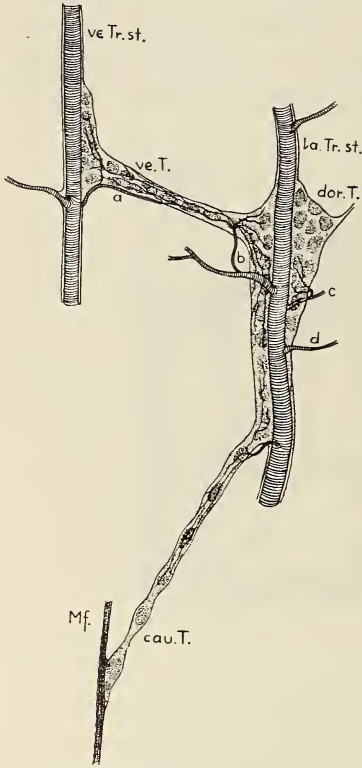


ABB. 8.

Prothoraxdrüse. Zeichnung nach Nativpräparaten. (Methylenblaufärbung.)

- | | | |
|-------------|--|---------------------|
| dor. T. | = dorsaler Teil | } d. Prothoraxdrüse |
| ve. T. | = ventrale Teil | |
| cau. T. | = caudaler Teil | |
| la. Tr. st. | = lateraler Tracheenhauptstamm | |
| ve. Tr. st. | = ventraler Tracheenhauptstamm | |
| a. | } = Tracheen, die Prothoraxdrüse versorgend. | |
| b. | | |
| c. | | |
| d. | | |
| Mf. | = Muskelfaser | |

Die Prothoraxdrüse konnte sowohl bei erstjährigen als auch bei zweitjährigen Larven morphologisch nachgewiesen werden. Sie ist also in allen Larvenstadien vorhanden und weist bei zunehmender Grösse dieselbe äussere Struktur auf. Ich fand sie auch noch in Tieren im Puppenstadium, die gerade im Begriff waren, sich zur Imago zu häuten. In jungen Imagines ist die Thoraxdrüse in Degeneration begriffen, im Innern sind keine Kerne mehr zu finden und die Drüse erscheint leicht geschrumpft. In 8 Tage alten Imagines konnten nur noch spärliche Reste der Hüllschicht des Organs festgestellt werden. Leider konnten diese Untersuchungen nur an fixierten Imagines durchgeführt werden.

Tracheenversorgung: Die Thoraxdrüse wird vom lateralen Tracheenhauptstamm durch vier kleinere, abzweigende Tracheen mit Tracheenästchen versorgt (in Abb. 8, Buchstaben *a*, *b*, *c*, *d*). Der Tracheenast *c* versorgt den dorsalen Drüsenteil, die kleine Trachee *b*

mit wenigen Tracheolen den caudalen Drüsenast. Weit aus am besten ist der Thoraxdrüsenteil, welcher zwischen den beiden Tracheenhauptstämmen liegt, versehen; über diesen hin zieht sich ein dichtes



Abb. 9 a.
Prothoraxdrüse. Vergr. 60 \times .
Vollständig, Nativpräparat, Methylenblaufärbung.

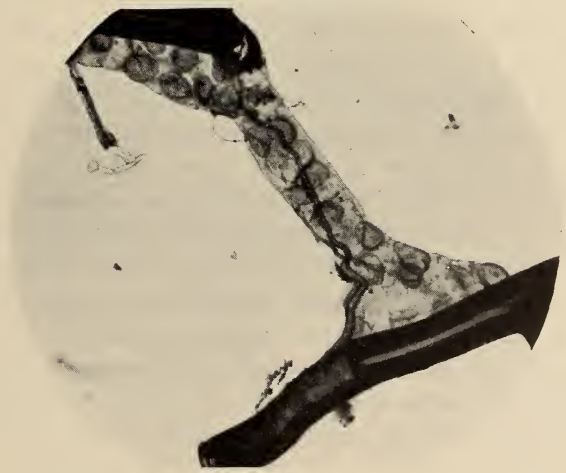


Abb. 9 b.
Ventraler Teil. Vergr. 300 \times .
Färbung: Delafield's Haematoxylin.

Geflecht von Tracheolen (conf. Abb. 8, Buchst. *a*, *d*). Ein Teil der Tracheolen stammt aus der Trachee *a*, die dem lateralen Tracheenhauptstamm entspringt, die übrigen Tracheolen zweigen von einer Trachee des ventralen Tracheenhauptstammes ab.

2. Histologie.

Das histologische Präparat stammt von einer frisch gehäuteten Larve des 9. Larvenstadiums.

Die Abbildung zeigt einen Schnitt durch den vorderen Prothoraxteil. Links vom Darm ist der laterale und der ventrale Tracheenhauptstamm zu sehen. Von der oberen Trachee erstreckt sich der dorsale Teil der Prothoraxdrüse latero-dorsalwärts. Die einzelnen, grossen Zellkerne sind zu erkennen. Zwischen den beiden Tracheenhauptstämmen ist ein kurzes Stück des ventralen Drüsenteils getroffen, welcher diese beiden Tracheen verbindet. Zwischen dem Darm und der lateralen Trachee liegt Fettgewebe.

In den Schnittserien kann die Prothoraxdrüse über ca. 50 Präparate hin (bei 7 μ Schnittdicke) verfolgt werden. Ich beschreibe die Schnitte in rostro-caudaler Reihenfolge: Auf den ersten Präparaten, die durch den vordersten Teil des Prothorax führen, ist der dorsale Teil der Drüse getroffen. Zwischen den beiden Tracheenhauptstämmen wurde der ventrale Teil, welcher schräg verläuft, auf einer kurzen Strecke angeschnitten. Auf den folgenden Schnitten ist der Drüsenstrang am dorsalen Tracheenstamm sichtbar. Auf den weiteren Präparaten kann der dünne, caudalwärts führende, lang gestreckte Ausläufer der Thoraxdrüse im Querschnitt verfolgt werden. Auf allen Schnitten sind die grossen Zellkerne mit den eingelagerten Chromatinkörnern gut sichtbar. Die Drüse weist im Querschnitt nur eine Zellage auf. In der Flächenausdehnung zeigen der caudale Ast und Teile des Verbindungsstückes ebenfalls nur eine Zellschicht, die den Tracheenstämmen anliegenden Teile dagegen 2—4 Lagen nebeneinander. Auch im cytologischen Bild fällt die relative Plasmaarmut und die Grösse der Kerne dieser Drüse auf.

Ob es sich wirklich um die das Metamorphosehormon ausscheidende Prothoraxdrüse handelt, kann letztlich nur durch das Experiment bewiesen werden. Die beschriebene Drüse weist aber grosse Ähnlichkeit mit den von TOYAMA, KE, FUKUDA, LEE und

WILLIAMS beschriebenen Thoraxdrüsen bei Schmetterlingen auf. Die Aehnlichkeit beruht vor allem auf den grossen Kernen, der relativen Plasmaarmut und der verzweigten Struktur. Auch die

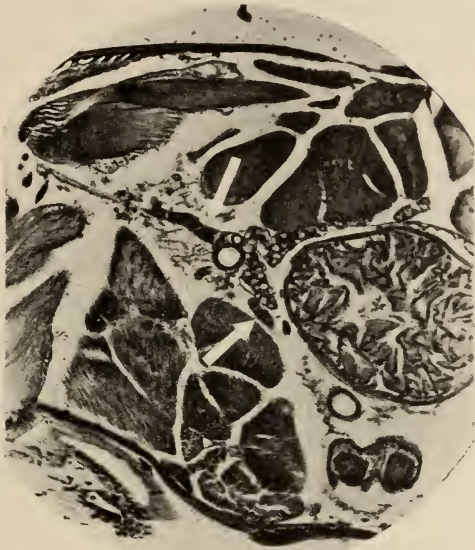


ABB. 10.

Querschnitt durch den Prothorax. Vergr. 120 \times .
Färbung: Delafield's Eisen-Haematoxylin
Prothoraxdrüse durch weisse Pfeile markiert.

Lage unmittelbar an den Tracheen des Prothorax stimmt mit den Verhältnissen bei den Schmetterlingen überein.

Für das Verständnis der im folgenden experimentellen Teil dargestellten Versuche ist eine kurze Uebersicht über die bisher von anderen Autoren erhaltenen Ergebnisse am Platze.

Durch Ausschalten des Gehirns mittels Kopfschnürung und Extirpationen konnte bei Lepidopteren-Raupen und einigen hemimetabolen Insektenlarven eine «kritische Periode» vor jeder Häutung festgelegt werden. Während dieser Periode gibt das Gehirn seinen Wirkstoff ab. Durch Cerebrumimplantationen konnte die stoffliche Natur dieses Gehirnwirkstoffes festgestellt werden. Dieser Reiz von Cerebrum wirkt auf ein zweites Centrum ein, das bei den Lepidopteren im Thorax, bei anderen Insekten im Kopf-

Thorax Gebiet liegt. In diesen Körperregionen konnten Organe nachgewiesen werden, die als Wirkstoffzentrum in Frage kommen, z. B. bei Lepidopteren und Orthopteren die Thoraxdrüsen, bei *Aeschna* und *Dixippus* die Ventraldrüsen. Bei einigen wenigen Insekten gelang es experimentell zu bestätigen, dass diese Drüsen das Metamorphosehormon produzieren. Andererseits fand man im Kopf der Insekten die Corpora allata, welche ein sogenanntes Juvenil- oder Larvenhäutungs-hormon produzieren, das die Metamorphose hemmt, d.h. die Larvenhäutungen bewirkt. Werden die Corpora allata ausgeschaltet, so tritt eine frühzeitige Verwandlung ein. Die Rolle des Corpus cardiacum ist bis jetzt noch wenig untersucht worden.

II. EXPERIMENTELLER TEIL

Die Versuche sind von 1—22 fortlaufend nummeriert. Sie stellen eine Auswahl der durchgeführten Serien dar. Die hier nicht erwähnten Versuche bestätigen lediglich die dargestellten Ergebnisse. Die experimentellen Untersuchungen wurden an insgesamt 2300 Tieren durchgeführt, die für die Morphologie und Histologie verwendeten Tiere nicht eingerechnet.

Die für *Sialis* charakteristischen 7 Paar abdominalen Tracheenkiemen sind von GEIGY (1937) und OCHSÉ (1944) bereits eingehend beschrieben worden. Für die vorliegenden Experimente ist lediglich ihr Verhalten während der Metamorphose von Bedeutung. Bei beginnender Metamorphose wird der lebende Inhalt der Kiemen retrahiert und durch Phagozytose abgebaut. Diese Kiemenretraktion beginnt an den hinteren Kiemen etwas früher, schreitet dann aber an allen 7 Paaren regelmässig weiter fort bis zur vollständigen Retraktion und der Bildung des Retraktionsstummels. Für nähere Details verweise ich auf die Arbeit von OCHSÉ (1944). Diese Retraktion ist, wie schon erwähnt, als sicheres Anzeichen beginnender Metamorphose zu werten. In allen hier beschriebenen Versuchen wird die Rückbildung des lebenden Inhaltes der Kiemen kurz als Kiemenretraktion bezeichnet. In den Tabellen bedeuten ausgefüllte Zeichen Metamorphose, weisse, nicht ausgefüllte hingegen Larvenhäutungen. Massgebend für die Zeiteintragungen war jeweils der Tag der vollständigen Retraktion. Als unvollkommene Retraktion werden die Fälle bezeichnet, bei denen der Abbau des

Inhaltes an allen Kiemen normal begann, aber von einem gewissen Retraktionsstadium an nicht mehr weiter fortschritt, oder die Larven zu diesem Zeitpunkt eingingen. Bei atypischer Kiemenretraktion begannen nur einzelne Kiemen mit der Rückbildung ihres Inhaltes und führten sie nicht zu Ende; die Retraktion kam dann auf verschiedenen weit fortgeschrittenen Stadien zum Stillstand.

A. SCHNÜRUNGEN.

a) *Kopfschnürungen.*

Die Kopfschnürungen an erstjährigen Larven wurden mit einem dünnen Nylonfaden, die an zweitjährigen Larven mit einem feinen Baumwollfaden ausgeführt. Durch diese Kopfschnürungen werden die innersekretorischen Organe des Kopfes, d. h. das Cerebrum, das Corpus cardiacum und die Corpora allata ausgeschaltet. Dadurch wird eine eventuelle stoffliche Wirkung auf den übrigen Körper verunmöglicht. Die Versuchstiere wurden in Wasser, dem einige Tropfen Aether beigefügt war, leicht narkotisiert; nach der Operation kamen sie in frisches Leitungswasser. Todesfälle traten meist auf, weil durch die Ligatur die Haut am ersten Thoraxsegment etwas beschädigt wurde, so dass sich hier Infektionsherde bilden konnten. Es zeigte sich, dass die Operation im allgemeinen desto schlechter ertragen wird, je jünger das Larvenstadium ist.

Die Erfahrung hat gezeigt, dass vor dem 10. Tag nach Kopfschnürung keine Metamorphose zu erwarten ist. Da deshalb über das Metamorphoseverhalten aller Individuen, die nach der Operation den 10. Tag nicht erreichten, nichts ausgesagt werden kann, schien es angezeigt, prinzipiell diejenigen Tiere, die vorher eingingen, in der Statistik nicht zu berücksichtigen. Dies gilt für alle Kopfschnürungsversuche.

Als erstjährige Larven werden laut unseren früheren Angaben die Tiere bis zum 7. Stadium bezeichnet, d. h. bis zum März des zweiten Jahres.

1. *An erstjährigen Larven.*

Versuch 1.

Serie gA 1-19.

Die Tiere wurden am 21. Juli im See gefangen und am 23. Juli kopfgeschnürt. Ihre durchschnittliche Länge betrug 6 mm (ent-

sprechend ca. Stadium 3). Nach der Schnürung traten keine Larvenhäutungen mehr auf. 7 der 19 Versuchstiere starben vor dem 10. Tag nach der Operation. Am 13. Tag p. Op. wies die erste Larve eine Kiemenretraktion auf. Am 15. und 18. Tag retrahierten zwei weitere Larven ihren Kiemeninhalt. Die übrigen 9 Individuen konnten z. T. bis zu 30 Tagen nach der Schnürung beobachtet werden, zeigten aber keine Metamorphoseanzeichen. (Eine Larve zeigte eine unvollkommene Retraktion.)

Ein Individuum entwickelte sich auf der Watte gut weiter. Die Larve konnte sich aber nicht selbständig von der Cuticula

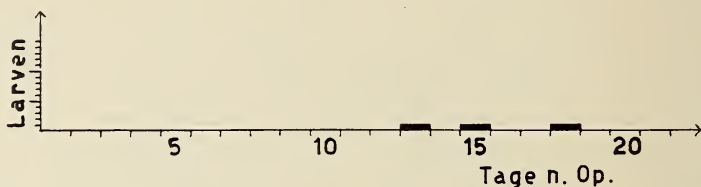


ABB. 11.

befreien; es gelang jedoch noch am lebenden Tier die Larvenhaut mit der Pinzette wegzutrennen. Der darunter liegende Puppenkörper war vollständig ausgebildet. Die Länge betrug ohne Kopf 4,5 mm. Leider ging diese Puppe nach 24 Stunden ein.

Keine Metamorphoseanzeichen . . .	8 = 66,6%
Kiemenretraktion unvollkommen . .	1 = 8,4%
Einsetzen der Metamorphose	3 = 25,0%

Die Larve mit unvollkommener Kiemenretraktion begann sich 11 Tage p. Op. zu verwandeln. Die Retraktion schritt aber bei allen Kiemen nur bis zum 4. Glied fort und blieb auf diesem Stadium stehen, bis das Tier nach 20 Tagen einging.

Versuch 2.

Serie hA 1-27.

Die am 21. August im See gefangenen Tiere hatten eine durchschnittliche Länge von 8—9 mm (Stadium 4). Am 22. August wurden die Kopfschnürungen vorgenommen. 4 Tage nach der Operation trat bei einem Individuum eine Larvenhäutung auf. Das Tier konnte sich aber nur am Abdomen von der Larvencuticula befreien. 8 Tage nach der Häutung ging die Larve ein, ohne dass

der Thorax von der Larvenhaut befreit werden konnte. Im übrigen traten keine Larvenhäutungen mehr auf.

Am 15. Tag nach der Kopfschnürung verwandelte sich die erste Larve. Im Verlaufe der nächsten 10 Tage retrahierten noch weitere 5 Tiere die Kiemen und den Schwanzfaden. Bei 4 Tieren war nach 2 Tagen die Larvencuticula leicht abgehoben und die



ABB. 12.

Puppe hA 22, 5 Tage nach vollkommener Kiemenretraktion; Larvenhaut entfernt. Vergleichsobjekt normale Puppe (fixiertes Tier).

Puppencuticula sowie die Flügelanlagen waren zu erkennen. Alle Individuen gingen ein, ohne dass sie sich von der Larvenhaut zu befreien vermochten. Bei Versuchstier hA 22 konnte sie nach dem Tode mit der Pinzette gut entfernt werden. Die beiden Flügelpaare sind normal gestaltet oder stark gefaltet, die Flügelladern erkennbar. Das Abdomen ist bereits etwas bräunlich pigmentiert, die Beborstung ist wie bei den normalen Puppen ausgebildet. Die Länge der Larve ohne Kopf beträgt 5 mm.

Die übrigen Versuchstiere, bei denen keine Metamorphoseanzeichen auftraten, gingen in der Zeitspanne von 27 Tagen nach der Operation ein. 8 Individuen starben vor dem 10. Tag p. Op. Zwei Tiere wiesen eine unvollkommene Retraktion auf.

Keine Metamorphoseanzeichen . . .	11 = 58,0%
Kiemenretraktion unvollkommen . . .	2 = 10,5%
Einsetzen der Metamorphose	6 = 31,5%

Versuch 3.

Serie aA 1-102.

Die Mitte August 1950 gefangenen, durchschnittlich 8 mm langen (Stadium 4) Tiere wurden ca. 3—4 Tage nach dem Einbringen geschnürt. Auch in dieser Serie gab es einen grossen Ausfall an Tieren in den ersten 10 Tagen nach der Operation; von den 102 geschnürten Tieren starben in dieser Zeitspanne 29. 7 Tiere

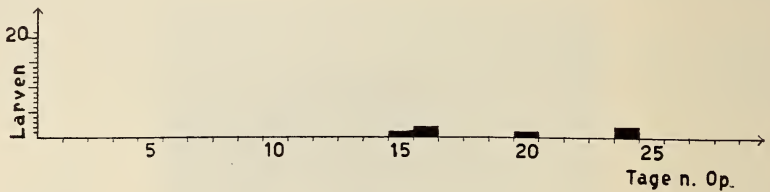


ABB. 13.

machten nach der Schnürung noch eine Larvenhäutung durch, welche am 4. und 5. Tage p. Op. auftrat. Spätere Häutungen gab es keine. Am 15. Tage nach der Schnürung zeigte die erste Larve Metamorphoseanzeichen. Im Verlauf der folgenden 20 Tage verwandelten sich noch weitere 8 Tiere.

Keine Metamorphoseanzeichen . . .	46 = 69,7%
Kiemenretraktion unvollkommen . . .	11 = 16,7%
Einsetzen der Metamorphose	9 = 13,6%

11 Tiere zeigten eine unvollkommene Kiemenretraktion. Einige starben währenddem die Retraktion im Gange war, bei andern wurde der Retraktionsablauf unterbrochen, ohne fortzuschreiten, auch wenn die Larven weiterlebten. Diejenigen Tiere, die eine vollkommene Kiemenretraktion aufwiesen, starben entweder auf dem Metamorphosestadium, oder die Verwandlung ging weiter bis zum Puppenstadium. Auch hier konnte sich keine der Puppen von der Larvencuticula befreien und sie gingen infolgedessen ein. In diesem Versuch sind also alle Varianten des Metamorphoseablaufes, von unvollkommener Metamorphose bis Puppenstadium, vertreten. Diese Ergebnisse werden später analysiert (S. 202).

Kontrollen zu Versuch 3.

Als Kontrollen zu dieser Schnürungsserie wurden Larven des gleichen Fanges unter gleichen Bedingungen gehalten. Da die

geschnürten Tiere keine Nahrung aufnehmen konnten, wurden auch die Kontrollen während der Versuchsdauer nicht gefüttert. Auch bei diesen Tieren war ein grosser Ausfall festzustellen. Diese frühen Larvenstadien erweisen sich im Laboratorium als weniger lebensfähig als die späteren Stadien; eine Beobachtung, die schon DU BOIS u. GEIGY (1935) machen konnten. Von den 30 Kontroll-

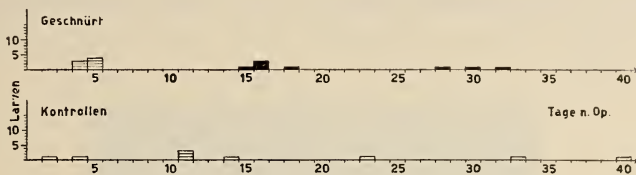


ABB. 14.

tieren starben 7 Larven, 9 Larven häuteten sich im Verlauf der Versuchsdauer (vergleiche Schema).

Aus dem Vergleich der beiden Schemata geht deutlich hervor, dass es sich bei den Puppenhäutungen der geschnürten Tiere um umgewandelte Larvenhäutungen handelt. Diese Reaktion wurde durch die Ausschaltung des Kopfes und damit der Corp. allata provoziert.

Versuch 4.

Serie dA 1—26 (1950).

Die Larven wurden am 10. Dezember gefangen, ihre durchschnittliche Länge betrug 11,5 mm (Stad. 6). Von den 26 Tieren gingen 4 vor dem 10. Tage p. Op. ein. Erst 20 Tage nach der Schnürung war bei der ersten Larve eine totale Kiemenretraktion zu erkennen. Während der folgenden 12 Tage begannen weitere 5 Tiere mit der Metamorphose. Vergleicht man die Zeit der Metamorphoseeintritte dieser Serie mit den übrigen Versuchen, so zeigt sich eine Verschiebung von 5—10 Tagen nach rechts. Diese Larven brauchten also länger, bis ihr Reaktionssystem auf die erfolgte Schnürung antwortete. Erklärung siehe Versuch 5.

Keine Metamorphoseanzeichen . . .	14 = 63,6%
Kiemenretraktion unvollkommen . .	2 = 9,1%
Einsetzen der Metamorphose	6 = 27,3%

Auch in dieser Serie zeigten 14 Tiere, die während 50 Tagen kontrolliert werden konnten, keine Metamorphose. Nach der

Schnürung traten in diesem Versuch keine Häutungen mehr auf. Die in Metamorphose begriffenen Tiere starben alle im Puppenstadium. Bei den beiden Larven mit unvollkommener Kiemenretraktion handelt es sich um atypische Reaktionen, die nur an einigen Kiemen auftraten.

Als Vergleichsversuch wurden Larven desselben Fanges auf dieselbe Weise geschnürt, aber statt in Zimmertemperatur weiter

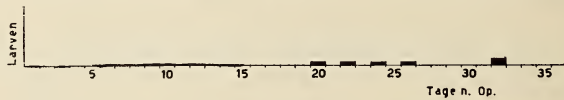


ABB. 15.

in der Kälte bei 4° C gehalten. Bei keiner einzigen dieser 30, während eines Monats kontrollierten Larven, trat eine Metamorphose ein. Der Aufenthalt in Zimmertemperatur ist also notwendig, um das Metamorphosezentrum in Aktion zu bringen. Von den durch die Wärme beeinflussten Larven antworten nur diejenigen mit einer Verwandlung, welche den Stimulus vom Cerebrum bereits vor der Schnürung erhalten haben (s. später). Dieses Resultat wird dadurch gestützt, dass einige der geschnürten Larven, die in der Kälte verblieben, ebenfalls metamorphosierten, als sie nach einem Monat in Zimmertemperatur gebracht wurden.

Versuch 5.

Serie dA 1—96 (1951).

Die Tiere dieser Versuchsserie wurden im März 1951 im See gefangen. Ihre durchschnittliche Länge betrug 11—12 mm, also

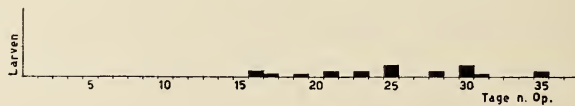


ABB. 16.

Stadien relativ gering. Die Larven sind bedeutend widerstandsfähiger geworden. Am 16. Tag p. Op. wies das erste Tier eine totale Kiemenretraktion auf. In den folgenden 20 Tagen setzte bei weiteren 20 Tieren die Metamorphose ein. Bei den Kontrollen 6.—7. Larvenstadium. Vor dem 10. Tag nach Versuchsbeginn gingen 12 Tiere ein. Der Prozentsatz ist verglichen mit dem jüngerer

häuteten sich in dieser Zeit ungefähr gleich viele Larven, ohne dass eine Metamorphose eintrat.

Keine Metamorphoseanzeichen . . .	59 = 70,3%
Kiemenretraktion unvollkommen . .	4 = 4,7%
Einsetzen der Metamorphose	21 = 25,0%

Diejenigen Tiere, die keine Metamorphoseanzeichen aufwiesen, konnten z. T. bis 45 Tage p. Op. beobachtet werden. Sie starben an



Abb. 17.

Puppe dA 57, kurz nach Entfernung der Larvencuticula,
noch kein bräunliches Pigment.
Normale, frisch geschlüpfte Puppe.

Pilzbefall oder wegen sonstiger Allgemeenschädigungen infolge Nahrungsmangels.

Aus der Tabelle ist ersichtlich, dass in dieser Versuchsreihe der Zeitpunkt der Metamorphose — wie in Versuch 4 — um etwa 5—10 Tage verschoben ist. Während bei den übrigen Versuchsreihen zwischen dem 15. und 20. Tage eine Häufung der Metamorphosen bemerkbar ist, liegt hier die Häufung zwischen dem 25. und 30. Tage nach der Schnürung. Dieses Phänomen kann mit der winterlichen Abkühlung des Sees in Zusammenhang gebracht werden, da die Tiere von Versuch 4 und 5 während des Winters gefangen wurden. Das Reaktionssystem im Körper ist durch die

lang andauernde, niedere Seetemperatur etwas gehemmt, was sich dann auf den Metamorphosebeginn auswirkt. Dass aber auch in dieser Jahreszeit (März) Häutungen auftreten, und durch Kopfschnürungen eine Metamorphose herbeigeführt werden kann, zeigt, dass das innersekretorische System aktiv ist. Als Beispiel sei die Entwicklung der abgebildeten, kleinen Puppe beschrieben:

26. Tag p. Op. totale Kiemenretraktion an den hinteren 4 Kiemenpaaren, die 3 vorderen noch nicht vollständig retrahiert. Auf feuchte Watte gelegt.
29. Tag p. Op. Larvencuticula etwas abgehoben, Flügelanlagen sichtbar.
32. Tag p. Op. Abdomen selbständig von der Cuticula befreit, Larvenhaut vom Thorax und den Extremitäten mit der Pinzette entfernt. Am abgeschnürten Prothoraxsegment hat sich durch die Puppencuticula ein guter Wundverschluss gebildet. Die Flügel sind vollständig, aber stark gefaltet und geschrumpft.
36. Tag p. Op. Beine bräunlich verfärbt, Puppe reagiert nur schwach auf Berührungszreiz.
43. Tag p. Op. tot.

2. An zweijährigen Larven.

Versuch 6.

Serie 9000—9105.

Bei diesen Versuchstieren handelt es sich um zweijährige Larven des Stadiums 8, die im Mai im See gefangen wurden. Von den 105 Versuchstieren starben 34 infolge Pilzbefalls und anderer Infektionen vor dem 10. Tag p. Op. Die ersten totalen Kiemenretraktionen waren am 10. Tag nach der Schnürung zu beobachten. In den nächsten 10 Tagen häufte sich das Eintreten der Metamorphose, um dann gegen den 21. Tag wieder abzusinken. (Siehe Abb. 19.) Nur 8 Tiere zeigten nach diesem Zeitpunkt noch keine Metamorphoseanzeichen.

Keine Metamorphoseanzeichen	8 = 11,3%
Kiemenretraktion unvollkommen . .	12 = 16,9%
Einsetzen der Metamorphose	51 = 71,8%

Auf feuchter Watte entwickelten sich die meisten Larven nach beendigter Tracheenretraktion weiter. Wenn also die kopfgeschnür-

ten Tiere das Stadium der normalen, totalen Retraktion des Kiemen- und des Schwanzfadens erreicht haben, so kommt in allen Fällen auch ihre weitere Ausbildung zur Puppe in Gang. Zumindest wird die Larvencuticula abgehoben und die Flügelanlagen sind sichtbar. Die meisten Larven gingen jedoch auf diesem Entwicklungsstadium infolge Infektionen zu Grunde, da sie sich nicht von der Larvencuticula zu befreien vermochten. Durch die Ausschaltung des Cerebrums wird vor allem die Beweglichkeit der Extremitäten gestört, so dass dieselben beim Abwerfen der Cuticula nicht mehr mitwirken können. Auch die bei den normalen Tieren typischen Zuckbewegungen des ganzen Körpers bei der Häutung fehlen bei den geschnürten Individuen. Dies gilt auch für die erstjährigen Larven, kann aber bei den grösseren zweitjährigen besser beobachtet werden. Nur das Abdomen kann sich in günstigen Fällen der Larvencuticula durch rhythmische Bewegungen entledigen. Ein einziges Tier vermochte sich selbständig von der Larvenhaut zu befreien und ergab eine schöne Puppe, deren Puppen-cuticula mit der Pinzette entfernt werden konnte. Darunter hatte sich eine Imago ausdifferenziert, welche in einer Mitteilung von GEIGY u. RAHM 1951 abgebildet und beschrieben wurde.

Bei den übrigen Tieren, unter deren Larvencuticula eine Puppe ausgebildet war, konnte die Larvenhaut mit der Pinzette meist gut entfernt werden. An der Schnürstelle bildet sich jeweils durch die Puppenhaut, wie das schon bei den erstjährigen Larven erwähnt wurde, ein Wundverschluss, der an den älteren Larvenstadien besonders gut zu erkennen ist. Dieser Wundverschluss ist nur vollständig, wenn bei der Kopfschnürung durch die Ligatur das Darmrohr auch entzweigetreut wird. In Abb. 18 ist bei No. 9036 und 9097 die Abkapselung des Darmrohres sichtbar. In den meisten Fällen bleibt aber eine Darmverbindung mit dem Kopf bestehen, welche beim Entfernen der Larvenhaut zerrissen wird und eine Wundöffnung in der Puppen-cuticula verursacht. Diese Öffnung war dann auch meist der Herd der auftretenden Infektionen.

Die Färbung der Körper und die Beborstung sind normal. Je nach dem Zeitpunkt, in dem die Tiere eingingen, sind die Flügel bereits mehr oder weniger gut ausgebildet. Bei älteren Individuen ist die Flügeläderung gut zu erkennen und oft kann sogar eine Beborstung beobachtet werden. (Abb. 18.)

Neben diesen Larven mit normaler, vollkommener Kiemenretraktion waren auch, wie in allen übrigen Versuchsserien, immer Tiere zu finden, die nur ein Stadium der unvollkommenen Kiemenretraktion erreichten. Im vorliegenden Fall waren es 12 Tiere. Oft gingen die Larven, nachdem die Retraktion auf dem unvollkommenen Stadium stehen geblieben war, nach einigen Tagen ein.

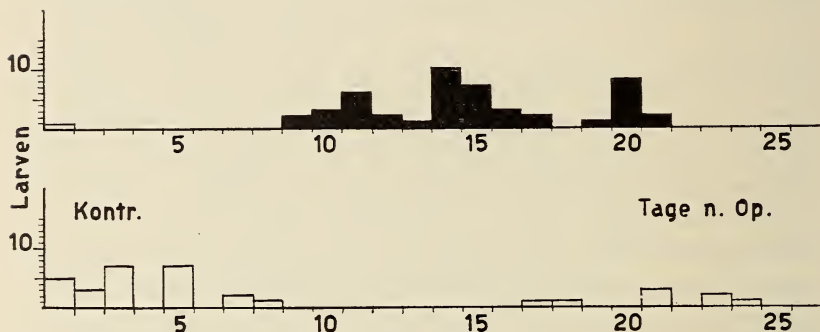


ABB. 19.

Kontrollen zu Versuch 6.

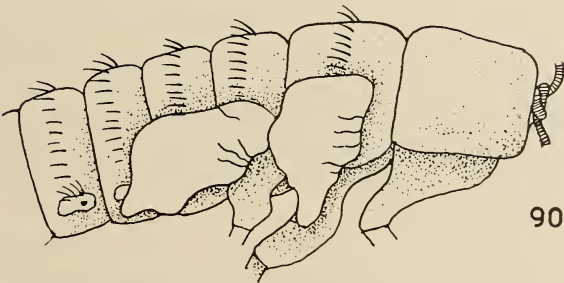
Als Kontrollen dienten 84 Larven aus dem gleichen Fang, die unter den gleichen Bedingungen wie die Versuchstiere gehalten wurden (keine Nahrung). Erwartungsgemäss waren bei diesen Tieren keine Metamorphoseanzeichen zu sehen. In der gleichen Beobachtungszeit von 30 Tagen trat bei insgesamt 35 Larven eine Larvenhäutung auf, während sich bei den Versuchstieren nur eine Larve am ersten Tag nach der Schnürung häutete. Die Häufung der Häutungen in den ersten Tagen nach Versuchsbeginn ist dadurch zu erklären, dass die Tiere aus der Kälte in die Wärme gebracht und dadurch die Häutungen schneller provoziert werden. Auch OCHSÉ (1944) beschreibt dieses Phänomen. Die vielen Larvenhäutungen der Kontrollen aber weisen darauf hin, dass es sich bei den Metamorphosen der Versuchstiere um abgewandelte Larvenhäutungen handelt. Die Corpora allata konnten der Häutung keine larvale Prägung mehr geben. Das Reaktionssystem des Körpers braucht aber mindestens 10—15 Tage um mit einer Metamorphose antworten zu können.



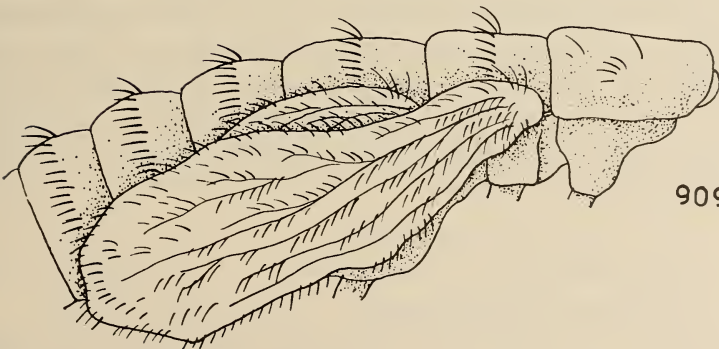
9029



9036



9087



9097

ABB. 18. — Verschiedene Puppenstadien aus Versuch 6.

- | | | |
|----------|---------------------|--|
| No. 9029 | 7 Tage nach vollk. | Kiemenretr. Vorderflügel von Larvencuticula bedeckt. |
| No. 9036 | 5 Tage nach vollk. | Kiemenretraktion. |
| No. 9087 | 6 Tage nach vollk. | Kiemenretr. Beide Flügel noch mit Larvencuticula. |
| No. 9097 | 10 Tage nach vollk. | Kiemenretraktion. |

Versuch 7.

Serie aD 1—40.

Fang der Larven am 8. August. Durchschnittliche Länge der 40 Tiere: 14—15 mm (Stad. 9). Diese geschnürten Larven vom 9. Stadium zeigten in Bezug auf das Auftreten der Metamorphose

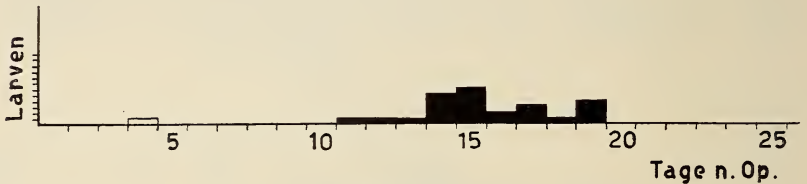


ABB. 20.

gleiches Verhalten wie die Larven des 8. Stadiums im vorhergehenden Versuch.

Keine Metamorphoseanzeichen	5 = 14,3%
Kiemenretraktion unvollkommen	5 = 14,3%
Einsetzen der Metamorphose	25 = 71,4%

Eine Larve häutete sich 4 Tage nach der Schnürung.

Auch in dieser Serie konzentrierte sich das Auftreten der totalen Kiemenretraktion auf den 15. Tag nach der Schnürung. Bei den Kontrollen traten wie im vorhergehenden Versuch weiter normale Larvenhäutungen auf. Das Resultat ist also analog demjenigen von Versuch 6.

Versuch 8.

Serie bJ 1—40.

In diesem Versuch wurden Larven des letzten, 10. Stadiums, die sich in Winterdiapause befanden, in der Kälte kopfgeschnürt und sofort in Zimmertemperatur gebracht. Wie an Hand der Resultate der früheren Versuche zu erwarten war, setzte auch bei diesen Tieren vom 13. Tag an die Metamorphose ein. Von allen Versuchen zeigte diese Serie den weitaus grössten Prozentsatz metamorphosierender Tiere.

Keine Metamorphoseanzeichen	1 = 2,5%
Kiemenretraktion unvollkommen	4 = 10%
Einsetzen der Metamorphose	35 = 87,5%

Vor allem ist zu bemerken, dass sich die Diapauselarven trotz der Ausschaltung des Gehirns verwandeln können. Dies lässt den

Schluss zu, dass das Metamorphosezentrum im Thorax bereits vor der Diapause vom Gehirn aktiviert worden sein muss. Der hohe Prozentsatz der metamorphosefähigen Larven kann dadurch ebenfalls erklärt werden. Die 4 Tiere, bei welchen eine unvollkommene Kiemenretraktion zu verzeichnen war, gingen alle auf diesem

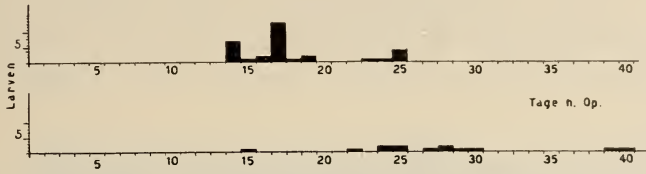


ABB. 21.

Stadium ein, so dass auch bei ihnen noch eine Metamorphose hätte auftreten können.

Interessant ist nun der Vergleich mit den Kontrolltieren, die ohne Kopfschnürung, in gleicher Weise wie die Versuchstiere gehalten wurden. Von den 30 Kontrolltieren zeigten:

Einsetzen der Metamorphose	20 = 66,6%
Keine Metamorphoseanzeichen	10 = 33,3%

Der Eintritt der jeweiligen Kiemenretraktionen konzentrierte sich nicht auf bestimmte Tage, wie bei den Versuchstieren, sondern erstreckte sich über die ganze Dauer des 60 tägigen Versuches. Wie bereits in der Mitteilung von GEIGY u. RAHM dargelegt wurde, kann diese Diskrepanz nur durch eine Wirkung der Corp. all. erklärt werden. Nach den Arbeiten von PIEPHO (1941) und KAISER (1949) zeigen die Corp. all. bei den von ihnen untersuchten Tieren auch im letzten Larvenstadium noch eine sekretorische Tätigkeit. Wahrscheinlich wird durch eine solche Aktivität bei *Sialis* die Metamorphose verzögert oder sogar unterbunden. Durch die Kopfschnürung hingegen wird die Wirkung der Corp. allata im Organismus verhindert und dieser gewissermassen für die Metamorphose freigegeben.

Versuch 9.

Serie aJ 1—40.

Fangdaten, Larvenstadien und Schnürungsmethode entsprechen Versuch 8. Die Larven wurden aber nach erfolgter Kopfschnürung weiter in der Kälte bei 4° C gezüchtet und nicht in Zimmertempe-

ratur gebracht. Während des Aufenthaltes in der Kälte zeigte keine einzige Larve eine Kiemenretraktion. Nach 35 Tagen Versuchsdauer wurden 20 der 40 Versuchstiere in Zimmertemperatur verbracht. Hier setzte bereits nach 7 Tagen bei einigen Tieren die Metamorphose ein. Die 20 Individuen, die in der Kälte verblieben, wiesen weiterhin keine Reaktion auf. Nach weiteren 10 Tagen wurden auch sie in Zimmertemperatur verbracht und zeigten sogar

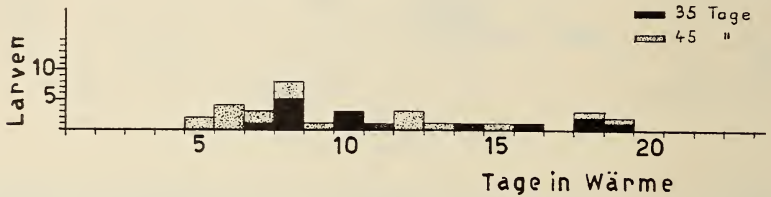


ABB. 22.

schon nach 5—6 Tagen Aufenthalt in der Wärme eine totale Kiemenretraktion.

Dieses Resultat kann damit erklärt werden, dass während des Aufenthaltes dieser kopfgeschnürten Larven in der Kälte das sich noch im Körper befindliche Corp. all.-Hormon eliminiert werden konnte. Neuer Corp. all.-Wirkstoff gelangte nicht in den Körper. Dadurch war es auch dem Metamorphosehormon möglich, rascher zur Wirkung zu gelangen.

Versuch 10.

Serie bL 1—10.

Die folgende Versuchsserie wurde lediglich als Kontrolle zu den Kopfschnürungen durchgeführt; vor allem um sicher zu sein, dass durch die Ligatur jegliche stoffliche Verbindung zwischen Kopf und Thorax unterbrochen wird.

Larven vom Stadium 8 wurde mit einem feinen Skalpell der Kopf vom Rumpf getrennt. Die Thoraxwundstelle wurde dann sofort auf ein paraffiniertes Deckglas gepresst, ringsum mit Paraffin festgeklebt und luftdicht abgeschlossen. Das Resultat sollte also bei Gelingen des Versuchs dasselbe sein, wie bei einer Kopfschnürung. Von den 10 Versuchstieren gingen 6 vor dem 10. Tage p. Op. ein, eine Larve starb nach dem 10. Tag ohne Kiemenretraktion aufzuweisen, 3 Larven metamorphosierten ca. 15 Tage p. Op. Von diesen 3 Tieren konnte eine Larve bis zur Puppenhäutung verfolgt werden.

Abb. 23 zeigt dieses Tier, nachdem die Larvencuticula mit der Pinzette entfernt wurde.

Das positive Resultat bestätigt, dass eine Kopfschnürung einer totalen Abtrennung des Kopfes gleichkommt.

Schlussfolgerungen aus den Kopfschnürungen.

Vergleicht man die Versuchsserien der insgesamt 495 Kopfschnürungen, so fallen folgende übereinstimmende Resultate auf:



ABB. 23.

Ausgebildete Puppe, Larvencuticula mit Pinzette entfernt.
An der Vorderextremität Larvenhaut noch sichtbar.

Bei allen Larven vom 3.—10. Stadium wird durch die Kopfschnürung die normale Weiterentwicklung der Larven unterbrochen, d. h. die noch zu durchlaufenden Larvenstadien und Häutungen fallen aus. Ein gewisser Prozentsatz der geschnürten Larven beginnt sogar mit der Metamorphose und der Verwandlung zur Puppe. Dieser Metamorphosebeginn konnte experimentell sogar schon im 4. Larvenstadium erzeugt werden. Ob eine Verwandlung nach Kopfschnürung auch in den ersten drei Larvenstadien möglich wäre, konnte wegen der fehlenden erfolgreichen Aufzuchtmöglichkeiten nicht nachgeprüft werden. Es darf aber angenommen werden, dass dies auch bei diesen Stadien der Fall sein würde.

Durch die Ausschaltung des Kopfes wird dasjenige System, welches die normalen Larvenhäutungen bewirkt, eliminiert und als Folge tritt die Metamorphose ein (Vergl. S. 192). Folgende Ergebnisse dürften besonders interessieren: In allen Versuchen setzt die Kiemenretraktion bei den ersten Tieren frühestens am 10. Tage nach der Kopfschnürung ein. Eine Anhäufung ist oft um den 15.—18. Tag zu beobachten. Nie trat nach dem 35. Tag p. Op. eine Metamorphose auf. Larvenhäutungen konnten nach der Schnürung nur bis zum 5. Tag beobachtet werden (vergl. S. 226 ff.).

In Analogie zu Versuchen anderer Autoren, BOUNHIOL (1937/38/44), WIGGLESWORTH (1934/35/36/47), PFLUGFELDER (1937 a, 1937 b, 1938/39), PIEPHO (1939, 1940, 1943, 1946, 1948), FUKUDA (1940), wurde angenommen, dass auch bei *Sialis* die im Kopf liegenden Corp. all. für das Zustandekommen der Larvenhäutungen verantwortlich gemacht werden können. Diese Vermutung wurde dann auch durch die Extirpationsexperimente bestätigt.

Können die Corp. all. ihr Larvenhäutungshormon noch vor der Schnürung in den Körper abgeben, so findet nach der Kopfligatur noch eine Larvenhäutung statt. Die „kritische Periode“ der Sekretionstätigkeit des Corp. all. muss 5 Tage vor einer Larvenhäutung liegen. Zu diesem Zeitpunkt würde demnach die Ausschüttung des Larvenhäutungs-Hormons stattfinden.

Andererseits wird erst kurz vor dem 13. Tag nach der Schnürung diejenige Hormonmenge der Thoraxdrüse erreicht, die nötig ist, um eine Kiemenretraktion und damit die Metamorphose in Gang zu bringen. Dass sich nicht alle Larven nach erfolgter Kopfschnürung verwandeln, lässt erkennen, dass noch ein weiterer Mechanismus für das Zustandekommen der Metamorphose notwendig ist. Durch die Versuche von KÜHN und PIEPHO etc. wurde klagestellt, dass vom Gehirn aus ein Stimulus auf das Thoraxzentrum erfolgt. Diese Autoren nennen den Zeitpunkt der inkretorischen Tätigkeit des Gehirns ebenfalls „kritische Periode“. Wird das Gehirn vor diesem Zeitpunkt eliminiert, so kann die Thoraxdrüse nicht zur Wirkung gelangen, da der Stimulus des Gehirns fehlt. Schon die Schnürungsversuche an *Sialis* lassen deshalb vermuten, dass auch hier ein Anstoss vom Kopf ausgehen muss, der die Tätigkeit der Thoracaldrüse anregt. Aus den Ergebnissen ist zu schliessen, dass der Stimulus vom Gehirn sehr früh, d. h. mindestens 35 Tage vor der Metamorphose oder der Larvenhäutung erfolgen muss. Dies

geht vor allem daraus hervor, dass bis 35 Tage nach erfolgter Kopfschnürung noch Metamorphosen auftreten können. Die Thoraxdrüse musste demnach bereits vor der Schnürung vom Gehirn aktiviert worden sein. Andererseits war nach 35 Tagen nie mehr eine Metamorphose zu beobachten, obwohl viele kopfgeschnürte Tiere diese Zeitspanne gut überlebten.

b. *Schnürungen zwischen Thorax und Abdomen.*

Versuch 11.

Serien 9500 und 9600.

Die Thorax/Abdomen Schnürungen von OCHSÉ lassen erkennen, dass das isolierte Abdomen von Tieren des letzten Larvenstadiums nicht zur Metamorphose befähigt ist. Die Ergebnisse der nachfolgenden Versuche sollen diesen Befund bei jüngeren Larvenstadien bestätigen.

20 Individuen vom Stadium 6 wurden entweder zwischen dem 1. und 2., oder dem 3. und 4. Abdominalsegment geschnürt. Leider ist auch hier die Mortalität der Vorderteile sehr gross, da der Darmtraktus getrennt und die Exkretion gestört wird. Die abgeschnürten abdominalen Hinterteile konnten bis 20 Tage nach der Operation kontrolliert werden; nach diesem Zeitpunkt gingen auch diese Teile meist an Pilzbefall zugrunde. 18 Versuchstiere wiesen keine Kiemenretraktion auf. Bei 2 Tieren konnte 14—16 Tage nach der Operation an einigen Kiemen eine atypische Kiemenretraktion beobachtet werden; doch wurde hier der Kiemeninhalt nur bis zur Hälfte retrahiert. Diese atypische Retraktion ist möglicherweise zustande gekommen, weil im abgeschnürten Abdomen bereits Metamorphosehormon in geringer Konzentration vorhanden war, dieses aber nicht ausreichte, um eine normale Kiemenretraktion auszulösen. Auch auf dem 6. Larvenstadium ist also ein vom Thorax isoliertes Abdomen nicht zur Metamorphose fähig.

Versuch 12.

Serie 8800/aa.

Die Larven wurden im Mai im See gefangen. Die Tiere wurden auf der Grenze zwischen Thorax und Abdomen geschnürt. Aus dem gleichen Grunde wie im Versuch 11 gingen die Vorderteile bald p. Op. ein. Ferner wurde durch die Ligatur die Sauerstoffzufuhr zum Thorax und Kopf unterbunden. Die Abdomina wurden durch die Schnürung kaum in Mitleidenschaft gezogen und führten die

üblichen Atembewegungen aus. Da es bei den Vorversuchen oft vorkam, dass sich die geschnürten Larven mit den Kiefern die eigenen Abdomen anfrassen, wurden ihnen in dieser Serie jeweils die beiden langen, spitzen Mandibeln amputiert.

Von den 20 Versuchstieren wiesen 16 keine Reaktionen auf, obwohl die geschnürten Larvenabdomina bis über 30 Tage p. Op. kontrolliert werden konnten. Bei 4 Individuen begannen sich einige Kiemen in atypischer Weise zu retrahieren. Wahrscheinlich waren auch hier Spuren von Metamorphosehormon in den Abdomina vorhanden, welche diese Teilrektion auszulösen vermochten (vergl. Vers. 11). Von Bedeutung ist aber, dass 16 Individuen keine Reaktion aufwiesen. Vergleicht man damit die Kopfschnürungen, so ist das Resultat überzeugend. Während in Versuch 6 durch die Kopfschnürung 71% der Larven metamorphosierten, trat bei diesen Versuchstieren keine solche Reaktion auf. Dadurch wird offenbar, dass sich das Metamorphosezentrum im Thorax befinden muss. Versuch 11 und dieser Versuch weisen auf die Existenz einer Thoraxdrüse hin.

B. EXTIRPATIONEN UND IMPLANTATIONEN

1a. *Cerebrumextirpationen.*

Nach den Ergebnissen der Kopfschnürungen scheint auch bei *Sialis* eine stoffliche Steuerung der Häutungen vom Gehirn aus zu existieren. Diese Stimulation wurde durch die Arbeiten von KOPEČ (1922), BOUNHIOL (1936, 1938), PLAGGE (1938), CASPARI u. PLAGGE (1935), KÜHN u. PIEPHO (1936) experimentell bewiesen. Die genannten Autoren konnten bei verschiedenen Schmetterlingsarten durch Extirpation und Implantation eine sogenannte „kritische Periode“ vor jeder Häutung festlegen. Extirpierten sie das Cerebrum vor dieser „kritischen Periode“, so traten keine weiteren Häutungen mehr auf, wurden die Gehirne nach der „kritischen Periode“ extirpiert, so trat noch eine weitere Larvenhäutung auf. WIGGLESWORTH (1940) glaubte, dass das Gehirn bei *Rhodnius* das eigentliche Metamorphosehormon bildende Zentrum darstelle. Neuerdings wurde jedoch nun auch bei *Rhodnius* eine Thoraxdrüse gefunden.

Um die Verhältnisse bei *Sialis* zu prüfen, wurden Extirpationen und Implantationen vorgenommen. Die Extirpation des Gehirns

war infolge seiner dorsalen Lage im Kopfe relativ einfach durchzuführen. Bei manchen Larven schimmert das Gehirn sogar durch die Kopfkapsel hindurch. Die Larven wurden narkotisiert und in Ringerlösung mit übers Kreuz gesteckten Nadeln auf Paraffin befestigt. Ueber dem Cerebrum wurde mit einer feinen Uhrmacherpinzette eine klappenförmige Oeffnung in die Kopfkapsel geritzt. Mit einer Pinzette konnte der entstandene Chitindeckel umgeklappt, mit der andern Pinzette das Gehirn von seinen Nerven und Tracheenverbindungen isoliert und herausgenommen werden. Dann wurde die Chitinklappe wieder in die Oeffnung eingepasst und die Larve auf Filterpapier gebracht. Die noch vorhandene Flüssigkeit auf der Kopfkapsel wurde abgesaugt und die gut getrockneten Wundränder mit Paraffin verschlossen. Da es sich um aquatile Larven handelt, war ein Wundverschluss notwendig. Nachdem sich Collodium wenig bewährt hatte, wurde Paraffin (Schmelzpunkt 42°) verwendet. War der Paraffinverschluss nicht dicht, so traten leicht Infektionen ein, an deren Folgen die Larven nach wenigen Tagen eingingen. Die operierten Tiere erholten sich in frischem Wasser rasch von der Narkose.

Beobachtungen an den cerebrumlosen Larven.

Durch das Entfernen des Gehirns wird das Verhalten der Larven wesentlich beeinflusst. Die sonst stark negativ phototrop reagierenden Sialislarven zeigen ohne Cerebrum keine Tendenz mehr, dem Licht zu entfliehen. Bei Fütterung mit *Tubifex* stürzen sich normale Larven nach längerer Hungerperiode sofort auf die Beute. Ohne Cerebrum nehmen die Tiere die dargebotene Nahrung ebenfalls zu sich, aber nur dann, wenn sie mit den Mundwerkzeugen mit dieser direkt in Berührung kommen. Die Bewegungen der Extremitäten und die Schwimmbewegungen sind unregelmässiger. Alle diese Anomalien treten bei Larven, denen nur das Corp. cardiacum entfernt wurde, nicht in Erscheinung (vergl. S. 218).

V e r s u c h 13.

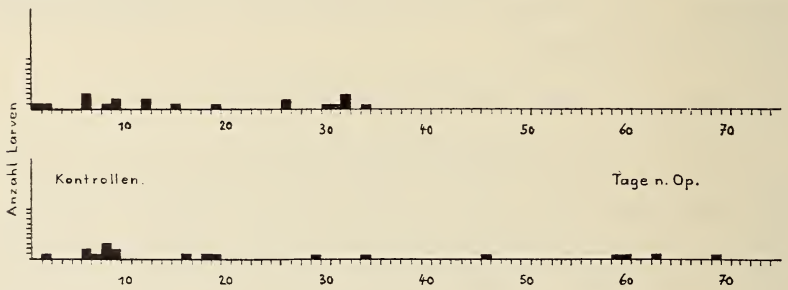
Serie aP 1—50.

Fang der Larven im Mai. Durchschnittliche Länge der Tiere 11 mm, was dem Stadium 7 entspricht. Bei den decerebralisierten Larven traten nach der Operation weitere Larvenhäutungen auf. Diese Häutungen erstreckten sich über eine Zeitspanne von 34 Tagen p. Op. Nach diesem Zeitpunkt traten keine Larvenhäutungen mehr

auf, obschon einzelne Tiere über zwei Monate beobachtet werden konnten. Von den 50 Versuchstieren trat bei 20 eine Larvenhäutung auf, 28 Tiere zeigten keine Häutungsanzeichen.

Larvenhäutung	20 = 41,6%
Keine Häutung	27 = 56,2%
Kiemenretraktion	1 = 2,2%
<hr/>	
tot v. d. 5. Tag p. Op.	2

Die zwei Larven, die vor dem 5. Tag p. Op. eingingen, starben an Infektionen, die von einem undichten Paraffin-Wundverschluss herrührten. Bei der einzigen Larve, die eine Kiemenretraktion aufwies, wurde diese ebenfalls durch eine Infektion am Kopfe, der sich braun verfärbte und abstarb, verursacht. Dies kam dann einer Kopfschnürung gleich, da durch die Infektion der Kopf total zerstört wurde und damit auch die Corp. allata ausgeschaltet wurden.



АВВ. 24.
Larvenhäutungen und Kontrollen.

Im Gegensatz zu den Kopfschnürungen, bei denen Larvenhäutungen nur bis zum 5. Tage p. Op. auftraten, sind hier auch die folgenden Häutungen Larvenhäutungen. Die Corp. allata sind im Kopf noch vorhanden, werden durch das Metamorphosehormon aktiviert und geben ihrerseits einen Stoff ab, welcher der Häutung larvales Gepräge verleiht. Bei allen Tieren, die sich nach der Operation noch häuteten, muss der Gehirnstimulus vor der Operation erfolgt sein. Diejenigen Individuen, bei welchen dieser Anstoss vor der Operation nicht erfolgte, konnten sich nicht mehr häuten. Diese Tiere bleiben Dauerlarven.

Die 20 Kontrolltiere wiesen hingegen die normalen Häutungen auf, die auch nach 35 Tagen seit Versuchsbeginn noch auftraten. Das Schema zeigt die protokollierten Larvenhäutungen der Kontrollen bis zum 70. Tage. Einige der Tiere häuteten sich dann nach diesem Zeitpunkt ein zweites Mal. Eine solche zweite Häutung kam selbstverständlich bei den Versuchstieren nicht vor.

Versuch 14.

Serie bP 1—36.

Die Tiere wurden am 21.7.51 gefangen; die durchschnittliche Länge betrug 13 mm, was dem Stadium 8 entspricht. Die Larven wurden vor der Operation während 3 Wochen kontrolliert und die Häutungen protokolliert. Die Operationstechnik war dieselbe wie im vorhergehenden Versuch. Nach der Operation wiesen 9 Tiere eine Larvenhäutung auf. 16 der 36 Versuchstiere zeigten keine Reaktion. 5 Larven begannen mit der Metamorphose aus dem gleichen Grunde, wie die im vorhergehenden Versuch, weil der Kopf infolge Infektion abstarb.

Larvenhäutungen	9 = 30%
keine Reaktion	16 = 53,3%
Kiemenretraktion	5 = 16,7%
<hr/> tot vor dem 5. Tag	6

Wie aus der Tabelle zu ersehen ist, traten hier nur bis zum 17. Tag p. Op. Larvenhäutungen auf, während bei den Kontrolltieren, ähnlich wie im vorhergehenden Versuch, die normalen Häutungen ihren Fortgang nahmen.

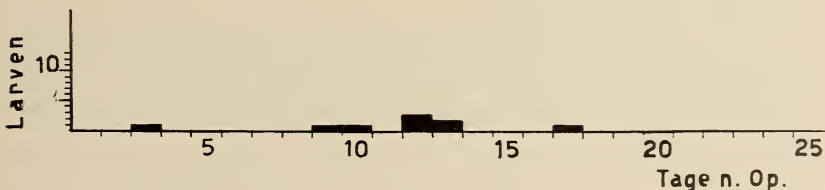


ABB. 25.
Larvenhäutungen.

Interessant ist, dass keine der Larven, die sich während der 21 tägigen Beobachtungszeit vor der Operation häutete, nach der Operation eine Häutung aufwies. Diese Tatsache zeigt wiederum,

dass ein vom Gehirn ausgehender Stimulus die Larvenhäutungen provoziert. Häutete sich eine Larve kurz vor der Operation, so konnte bis zum Operationstage vom Cerebrum aus keine neue Häutung mehr induziert werden.

Versuch 15.

Serie cB 1—20.

In diesem Versuch handelt es sich um Cerebrumextirpationen an Larven des letzten Stadiums, die im Dezember gefangen wurden. Diese Larven begannen sich, wie die Kontrolltiere, nach einigen Tagen p. Op. zu verwandeln. Auffallend ist, dass in diesem Versuch bei Larven, die sich in Winter-Diapause befanden, trotz der Extirpation des Cerebrums eine Metamorphose einsetzte. Wie die Aufstellung zeigt, hat sich ein sehr hoher Prozentsatz der Tiere verwandelt.

Totale Kiemenretr. u. beg. Metam. . .	17 = 85%
Keine Metamorphose	2 = 10%
Beginn der Kiemenretr., dann tot . .	1 = 5%

Die Tiere konnten die abgehobene Cuticula nicht abstreifen und mussten mit der Pinzette befreit werden. Dies hängt, wie schon früher erwähnt wurde, mit der Extirpation des Cerebrums zusammen.

Vergleicht man den Prozentsatz der Tiere mit Metamorphoseanzeichen dieses Versuches mit dem früherer Serien, so fällt eine starke Steigerung auf. Ausserdem setzte bei zwei Tieren noch am 42. und 46. Tag p. Op. eine Metamorphose ein, während die Larvenhäutungen der vorigen zwei Versuchsserien nur bis zum 34. Tage p. Op. eintraten.

Zu bemerken ist, dass ja auch bei den kopfgeschnürten zweitjährigen Diapauselarven noch nach 34 Tagen p. Op. Larven metamorphosierten, wie auch der hohe Prozentsatz der verwandelten Tiere analog ist.

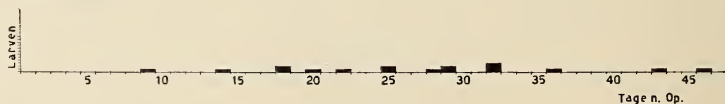


ABB. 26.

Die Resultate bei den Versuchen mit Kopfschnürungen und denen mit Extirpation des Cerebrums an Larven des letzten Sta-

diums können durch eine der folgenden zwei Hypothesen erklärt werden:

1. Es erfolgt bereits kurz nach der letzten Larvenhäutung vor der Diapause eine Aktivierung des Metamorphosezentrums durch das Cerebrum. Dieser Stimulus müsste aber schon im Herbst auf die Thoracaldrüse einwirken, da ja die Metamorphose in der Natur erst im Frühjahr einsetzt.

2. Es erfolgt nach der letzten Larvenhäutung überhaupt kein Metamorphosestimulus mehr vom Gehirn aus und die Verwandlung im Frühjahr wird von der Thoracaldrüse selbst bewirkt. Da aber für die Larvenhäutungen ein Gehirnstimulus notwendig ist, scheint es unwahrscheinlich, dass im letzten Stadium dies nicht der Fall sein sollte.

Ich werde in der Schlussbetrachtung noch einmal auf diese Fragen zurückkommen.

1b. *Cerebrumimplantationen.*

Um die Stimulationswirkung des Cerebrums noch eingehender zu untersuchen, wurden Gehirne transplantiert. Die Transplantationen wurden mit feinen Uhrmacherpinzetten ausgeführt. In die Empfängerlarve wurde eine kleine Oeffnung geschnitten und das Cerebrum in diese hineingeschoben. Bei den Transplantationen ins Abdomen schloss sich die Wunde jeweils sofort wieder, so dass auf ein Paraffinwundverschluss verzichtet werden konnte, was bei Implantationen im Thorax oder in der Kopfgegend nicht möglich war.

V e r s u c h 16.

Serie 9800—9818.

In das Abdomen von kopfgeschnürten Larven des 7. Stadiums wurde je ein Cerebrum einer gleichaltrigen Larve implantiert. Wie schon erwähnt, ist es noch unbekannt, durch welche Einflüsse das Cerebrum aktiviert wird. Da dies eventuell durch einen plötzlichen Temperaturwechsel bewirkt werden kann, wurden die Spenderlarven aus dem Kühlschranks vor der Extirpation für zwei Tage in Zimmertemperatur gebracht. Ob dieser rasche Temperaturwechsel eine aktivierende Wirkung hatte, kann nicht mit Sicherheit festgestellt werden, da die Cerebra ohnehin bereits aktiviert sein konnten. Die Empfängerlarven kamen wie üblich direkt aus der Kälte.

Resultat: Totale Kiemenretraktion . . 13 = 68%
Keine Kiemenretraktion . . 6 = 32%.

Wie aus den Resultaten der Kopfschnürungen zu erwarten war, verwandelte sich ein bestimmter Prozentsatz der Tiere nach der Schnürung. 7 Individuen begannen bereits 4—10 Tage p. Op. mit der Metamorphose. Dieses Ergebnis muss auf eine vom implantierten Cerebrum ausgehende Wirkung zurückgeführt werden, denn in keiner einzigen Versuchsserie der Kopfschnürungen trat je vor dem 10. Tage p. Op. bereits eine Kiemenretraktion auf. Auch bei den 20 kopfgeschnürten Kontrolltieren ohne Cerebrumimplantation zeigte erst 10 Tage nach Versuchsbeginn die erste Larve eine vollständige Kiemenretraktion. Während bei den Versuchstieren 68% Metamorphoseanzeichen aufwiesen, zeigten bei den Kontrolltieren nur 45% eine solche Reaktion.

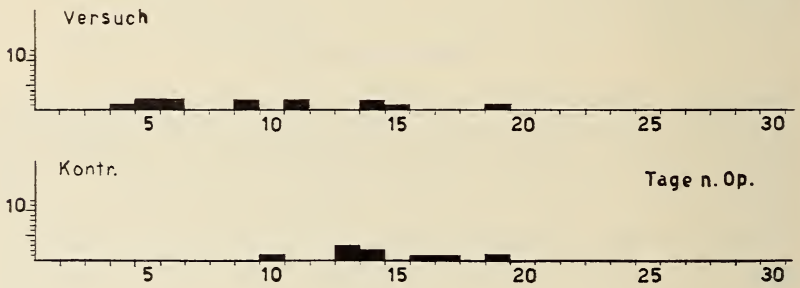


ABB. 27.

Leider ist es, wie erwähnt, noch unbekannt, durch welche primären Einflüsse das Gehirn von *Sialis* aktiviert werden kann. Durch den zweitägigen Aufenthalt der Spenderlarven in Zimmertemperatur scheint eine gewisse künstliche Aktivierung erreicht worden zu sein; doch konnten nicht die Gehirne aller Larven angeregt werden, da nur 68% der Empfängerlarven mit der Metamorphose begannen. Doch liefert dieser Versuch einen weiteren Beweis für die Aktivität des Gehirns.

Versuch 17.

Serie aG 1—25.

Tiere des letzten Larvenstadiums, die sich bereits in Winterdiapause befanden, wurden kopfgeschnürt. In das Abdomen dieser

Larven wurde ein Cerebrum einer Larve gleichen Alters implantiert. Die Spenderlarven wurden aus dem gleichen Grunde wie in Versuch 16 in Zimmertemperatur gehalten (eventuelle Aktivierung des Cerebrums durch Temperatursteigerung). Die Empfängerlarven kamen direkt aus 4° C in den Versuch. Die Implantationsöffnung schloss sich nach der Einführung des Gehirns von selbst und wurde

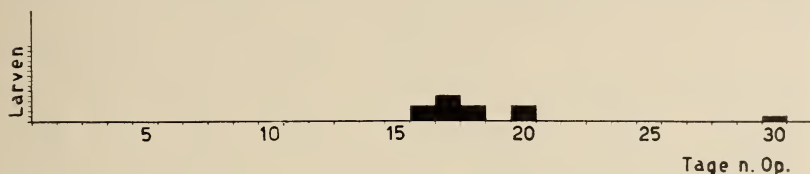


ABB. 28.

nicht mit Paraffin verklebt. 2 Tiere starben vor dem 10. Tage p. Op. Von den restlichen 23 Larven zeigten:

Keine Tracheenretraktion	6 = 26%
Einsetzen der Metamorphose	17 = 74%.

Die erste Larve wies 16 Tage nach der Operation eine vollständige Kiemenretraktion auf. In den folgenden 5 Tagen zeigte sich eine starke Häufung metamorphosierender Tiere; eine Larve verwandelte sich am 30. Tage p. Op.

Die Tabelle zeigt, verglichen mit derjenigen von Versuch 16, dass die Implantation der Gehirne keinerlei Einfluss auf den Metamorphosebeginn ausübte. Das Cerebrum der Diapauselarven ist nicht mehr fähig, die Thoraxdrüse zu stimulieren. Wahrscheinlich findet, wie bereits erwähnt, schon früher, bevor die Larven in Diapause treten, eine Stimulierung statt.

Versuch 18.

Serie 8800—8820.

Die Larven wurden in gleicher Weise wie im Versuch 12 auf der Thorax/Abdomengrenze geschnürt. Ins isolierte Abdomen wurde ein Cerebrum einer Larve gleichen Stadiums mit einer feinen Pipette implantiert. Spender und Empfänger waren Larven des Stadiums 8. Die Empfänger kamen direkt aus der Kälte, die Spender wurden vor der Operation einige Tage in Zimmertemperatur gehalten. Die isolierten Abdomina zeigten folgende Reaktion:

Keine Kiemenretraktion	16 = 76,2%
atypische Kiemenretraktion	5 = 23,8%
<hr/>	
tot vor 10. Tag	0

Das Ergebnis zeigt, dass trotz der Cerebrumimplantation sich die Abdomina nicht anders verhielten, als diejenigen der Tiere in den Versuchen 11 und 12. Im Versuch 16 konnte durch die Cerebrumimplantation die sekretorische Tätigkeit der Thoraxdrüse beschleunigt werden. Der vorliegende Versuch beweist, dass das Cerebrum, welches die Thoraxdrüse aktiviert, allein keine Metamorphose auszulösen vermag. Die atypischen Retraktionen zeigten dieselben Erscheinungen wie im Versuch 12 und blieben auf ihrem Anfangsstadium stehen, obwohl die Larven z. T. während 20 Tagen kontrolliert werden konnten. Die Ursache dieser atypischen Retraktion wurde bereits im Versuch 12 erläutert.

Versuch 19.

Serie aK 1—19.

Mit diesem Versuch soll geprüft werden, ob durch Implantation eines aktivierten Gehirns einer Larve des letzten Stadiums eine Diapauselarve zur Metamorphose angeregt werden kann. WILLIAMS (1948) gelang es durch implantierte, aktivierte Gehirne von *Cecropia*, Diapauselarven zur Weiterentwicklung zu bringen.

Für den Versuch wurden 19 Larven des letzten Stadiums aus dem See (4° C) in Zimmertemperatur gebracht. Die Gehirne dieser Individuen wurden Diapauselarven, die weiter in der Kälte bei 4° C gehalten wurden, in den Kopf implantiert. Diese Larven besaßen demnach neben ihren eigenen ein zusätzliches Spendergehirn.

Diese Implantationen zeigten keinerlei Resultat. Die Larven verharrten weiter in Diapause und wurden 36 Tage nach Versuchsbeginn schliesslich in Zimmertemperatur gebracht. Von den 19 Larven hatten 14 Tiere (73%) nach 10—18 Tagen seit Aufenthalt in der Wärme die Kiemen retrahiert. Dieses Ergebnis zeigt, dass erst ein Aufenthalt des Empfängertieres in Zimmertemperatur die Diapause abzubrechen und die Metamorphose einzuleiten vermag. Das Gehirn weist also keine stimulierende Wirkung mehr auf und hat wahrscheinlich schon zu Beginn der Diapause das Metamorphosezentrum aktiviert, welches später autonom auf die Temperatursteigerung reagiert.

2. *Corpus-cardiacum-Extirpationen.*

Ueber experimentelle Studien mit den Corpora cardiaca der Insekten liegen nur wenige Arbeiten vor. THOMSEN (1943) untersuchte die Wirkung des Corp. card. auf den Farbwechsel bei *Leander*. Bei Libellen hat die Extirpation der Corp. cardiaca keinen Einfluss auf die Metamorphose.

Die Extirpation des Corp. card. bei *Sialis* bereitet keine besonderen Schwierigkeiten. Die unpaare Natur des Organs, seine Lage dorsal über dem Darm hinter dem Cerebrum und die entfernte Lage der Corp. allata vom Cardiacum, gestatten eine Extirpation, ohne die andern erwähnten Organe zu schädigen. Die angewandte Operationstechnik ist dieselbe wie bei den Cerebrumextirpationen. Die das Cardiacum mit den andern Organen verbindenden Nerven wurden sorgfältig durchtrennt und das Organ mit der Pinzette unter möglicher Schonung der darüberliegenden Aorta extirpiert. Ein ausgeprägtes abnormes Verhalten, wie dies bei den cerebrumectomierten Larven der Fall war, konnte hier nicht beobachtet werden.

Versuch 20.

Serie cE 1—28.

Die Tiere wurden im Juni gefangen, in der Kälte aufbewahrt und im Juli operiert. Es waren Larven vom Stadium 7, ihre durchschnittliche Länge betrug 11 mm. Alle Individuen wurden nach der Operation in regelmässigen Abständen mit *Tubifex* gefüttert. Drei Tiere gingen in den ersten 5 Tagen p. Op. ein, da der Wundverschluss nicht genügend war. Die übrigen Individuen zeigten folgende Reaktionen:

Keine Kiemenretraktion	15 = 60%
Larvenhäutung	7 = 28%
Kiemenretraktion	3 = 12%

Die Kiemenretraktion der 3 Larven ist auf eine Infektion, welche die Corp. all. zerstörte, zurückzuführen. (Vergl. Versuch 13). Diese Kiemenretraktionen können also nicht als Folge der Cardiacum-Extirpation gewertet werden. Die Larvenhäutungen traten während 32 Tagen p. Op. auf. 5 Tiere konnten bis 90 Tage nach

der Extirpation beobachtet werden. Keine dieser Larven häutete sich in dieser Zeitspanne und sie blieben deshalb im Wachstum weit hinter den normalen Tieren zurück (Länge der Versuchstiere 10 mm, Länge der Kontrolltiere 16—20 mm). Trotz Nahrung und obwohl Gehirn, Corp. all. und Thoraxdrüse noch vorhanden waren, scheint der normale Entwicklungsablauf durch die Extirpation gestört worden zu sein. Ob es sich eventuell nur um eine Störung der nervösen Bahnen handelt, kann aus diesem Versuch nicht geschlossen werden. Es sei aber erwähnt, dass POSSOMPÈS (1951) durch Untersuchungen an *Calliphora* zu einem ähnlichen Schluss gelangte; allerdings weichen die Verhältnisse bei den Dipteren etwas von denjenigen bei den übrigen Insekten ab.

V e r s u c h 24.

Serie dE 1—28.

Bei den Tieren dieses Versuches handelt es sich um Larven des letzten Stadiums, die sich in der winterlichen Diapause befanden. Die Operation wurde Ende Februar durchgeführt.

Es zeigte sich, dass die Larven auch ohne Cardiacum fähig sind, eine normale Metamorphose zu durchlaufen. Von den 28 Versuchstieren verwandelte sich nur eines nicht. Alle übrigen Larven wiesen 5—20 Tage p. Op. eine totale Kiemenretraktion mit anschließender Metamorphose auf. Das frühe Einsetzen der Metamorphose bereits 5 Tage nach Extirpation und Aufenthalt in Zimmertemperatur konnte auch bei den Kontrolltieren beobachtet werden und ist nicht auf die Extirpation zurückzuführen. Wie aus diesen Resultaten geschlossen werden kann, ist das Corp. card. für einen normalen Ablauf der Metamorphose nicht notwendig. Entgegen den Beobachtungen während der Metamorphose von cerebrumectomierten Larven, die sich nicht mehr selbständig von der Larvenhaut zu befreien vermögen, können diese Tiere die Larven- und auch die Puppenhaut gut abstreifen.

3. *Corpus-allatum-Extirpationen.*

Durch Kopfschnürungen in den verschiedenen Larvenstadien konnte bekanntlich eine frühzeitige Metamorphose ausgelöst werden. Dieses Ergebnis lässt bereits vermuten, dass diese Reaktion durch Ausschalten der Corp. allata zustande kommt. Aber auch in

Analogie zu den Versuchen von WIGGLESWORTH (1934, 1940), KIN (1939), FUKUDA (1940), PFLUGFELDER (1937, 1937, 1938), PIEPHO (1939, 1940, 1943, 1946, 1948), BOUNHIOL (1936, 1944), schien diese Vermutung berechtigt. Diese Autoren konnten durch Extirpation und Implantation der Corp. allata deren Einfluss auf die Larvenhäutungen nachweisen. Durch Extirpation dieser Organe wurde eine frühzeitige Verpuppung erreicht, durch Implantation in Larven des letzten Stadiums weitere, überzählige Larvenhäutungen provoziert.

Da durch die Cerebrumversuche und die Cardiacumextirpationen keine Metamorphosereaktion erhalten wurde, schien es weiter berechtigt, die Corp. allata dafür verantwortlich zu machen. In den folgenden Experimenten sollten daher die Kopfschnürungsversuche durch Extirpation der Corp. allata bestätigt werden. Die Ectomie der Corp. allata ist bei *Sialis* sehr schwierig durchzuführen. Die laterale Lage dieser Organe beiderseits des Oesophagus, d.h. weit im Körperinnern, erfordert einen grossen Eingriff. Die Operationstechnik war dieselbe wie bei den übrigen Extirpationen. Weitere Schwierigkeiten bot die unregelmässige Färbbarkeit der Corp. allata mit Methylenblau. Es gelang lange nicht in allen Fällen, diese Körper zu färben; ohne Anfärbung waren die kleinen Gebilde aber kaum aufzufinden. In die Extirpationsöffnung wurden mit einer feinen Glaspipette einige Tropfen ca. 0,25%ige, wässrige Methylenblaulösung eingespritzt, die ich ca. 1 Minute einwirken liess. Der dorsale Kopfteil wird vor allem durch die beiden Musculi add. mand. 1 ausgefüllt. Damit man für die Extirpation zu den Corp. all. gelangen konnte, mussten zum mindesten einige dieser Muskelstränge durchtrennt werden. Bei den meisten operierten Tieren gelang wenigstens die Ectomie eines Corpus all. In wenigen Fällen war auch die Extirpation des zweiten Körperchens gelungen, ohne dass die Larven nach der Operation gleich eingingen. Ein Vorteil gegenüber anderen Insekten besteht darin, dass die Corp. all. von *Sialis* gut getrennt vom Corp. cardiacum liegen und somit ohne Verletzung desselben extirpiert werden können.

V e r s u c h 2 2 .

Serie aO 55—155.

Als Versuchstiere dienten Larven des 7. und 8. Larvenstadiums, die im Juli gefangen wurden. Zu diesem Zeitpunkt sind im See sicher keine reifen zweijährigen Larven mehr vorhanden, anderer-

seits erlaubt die ordentliche Grösse der Tiere (10—14 mm) ein gutes Operieren. Das Ergebnis lautet:

Keine Metamorphoseanzeichen	39 = 76,5%
Kiemenretraktion unvollkommen . . .	2 = 3,9%
Einsetzen der Metamorphose	10 = 19,6%.

Ein Tier häutete sich vor dem 5. Tag p. Op., zwei Larven häuteten sich noch nach diesem Zeitpunkt. Bei den Versuchstieren,



ABB. 29.

Versuchstier aO 151 ♀ (unten).
Vergleichstier: normale zweijährige Imago ♀ (oben).

bei welchen nur ein Corp. all. ectomiert werden konnte, war die Konzentration des noch vorhandenen Larvenhäutungswirkstoffes anscheinend nicht genügend, um eine Larvenhäutung zu bewirken, andererseits konnte aber auch keine Metamorphose zustande kommen. Auch nach einer Beobachtungsdauer von 30—40 Tagen zeigten diese Tiere keine Reaktion. Bei den Kontrollen traten weiterhin Larvenhäutungen auf. Berücksichtigt man die erschwerten Umstände für die Extirpation, so kann das erhaltene Resultat doch als gut bezeichnet werden. Die Larven mit vollständiger Kiemenretraktion erreichten verschiedene Entwicklungsstadien der Puppenausbildung. Abbildung 29 zeigt eine weibliche Imago, die sich aus einer Larve des Stadiums 8 entwickelt hat. Daneben als Kontrolle ein normales Weibchen.

Damit ist auch für *Sialis* bewiesen, dass die Corp. all. das Häutungshormon produzieren und die Larvenhäutungen bewirken. Der Metamorphosemechanismus stimmt demzufolge mit demjenigen der übrigen Insekten überein.

V e r s u c h 23.

Serie aH 1—44.

Die zur Operation verwendeten Tiere waren alles Diapause-larven vom letzten Stadium. Sie wurden anfangs Oktober gefangen und operiert. Die Operationstechnik war dieselbe wie im Versuch 22.

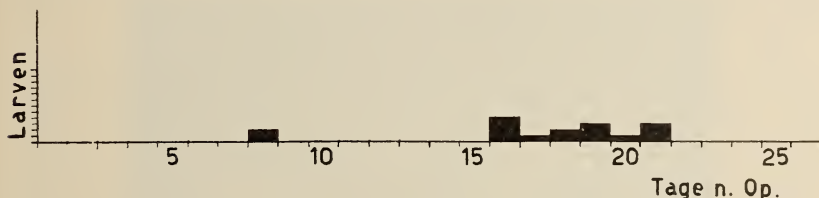


Abb. 30.

Nach der Operation starben 8 Larven, bevor sie den 10. Tag p. Op. erreichten. Von den übrigen 36 Individuen zeigten:

Keine Metamorphoseanzeichen	16 = 44,5%
Kiemenretraktion unvollkommen	4 = 11%
Einsetzen der Metamorphose	16 = 44,5%.

Zu bemerken ist, dass die Operation auch an diesen grösseren Larven dieselben Schwierigkeiten bereitete, wie im Versuch 22. Bei einigen Individuen konnte mindestens ein Corp. all. mit Sicherheit extirpiert werden, bei anderen gelang die Corp.-all.-Ectomie vollständig. Bei den 16 Individuen, welche keine Retraktion aufwiesen, war wahrscheinlich nur ein Corp. all. vollständig entfernt worden. Die meisten dieser Larven gingen nach dem 20. Tage p. Op. an Infektionen ein. Interessant ist, dass die totalen Kiemenretraktionen der 16 Individuen nicht wie bei den Kontrollen (vergl. Versuch 8) zeitlich zerstreut auftraten, sondern sich wie bei den kopfgeschnürten Diapause-larven des Versuchs 8 um den 18. Tag p. Op. häuften.

Vergleicht man also die Resultate dieses Versuchs mit denjenigen von Versuch 8, so ist daraus deutlich ersichtlich, dass die Verzögerung im Auftreten der Metamorphose von Diapause-larven in

der Wärme durch eine nochmalige Aktivität der Corp. all. zu Stande kommt, und dass bei den geschnürten Tieren das Ergebnis in der Tat auf eine Ausschaltung der Corp. all. zurückzuführen ist. Die schon in der Mitteilung von GEIGY und RAHM (1951) ausgesprochene Vermutung konnte damit bestätigt werden.

4. *Implantation von Prothoraxdrüsen.*

Um zu prüfen, ob es sich bei dem als Prothoraxdrüse beschriebenen Organ um die das Metamorphosehormon sezernierende Drüse handelt, führte ich folgendes Experiment aus:

Als aktiviert betrachtete Prothoraxdrüsen von Diapauselarven wurden in geschnürte Abdomen von Diapauselarven implantiert. Als Spender verwendete ich Diapauselarven, die zur Aktivierung der Drüse 9—18 Tage in Zimmertemperatur gehalten wurden. Für die Extirpation der Thoraxdrüsen wurden die Tiere in Ringerlösung dorsal geöffnet und der Thorax mit Methylenblau leicht angefärbt. Die bläulich gefärbten Drüsen konnten mit zwei feinen Pinzetten mit den entsprechenden Abschnitten der beiden Haupttracheenstämme herauspräpariert werden. Als Empfänger dienten Diapauselarven aus dem Kühlschrank. Durch eine Ligatur auf der Thorax/Abdomengrenze konnte das Abdomen vom übrigen Larvenkörper abgetrennt werden. In das isolierte Abdomen wurde zwischen dem 3. und 4. Segment mit einer feinen Pinzettenschere eine Oeffnung geschnitten und mit der Pinzette wurden die Thoraxdrüsen implantiert. Paraffin diente als Wundverschluss. Als Kontrollen dienten Larven gleichen Alters, die auf der Thorax-Abdomen-Grenze geschnürt wurden. Wenige Tage nach der Operation starben die meisten Vorderteile der Versuchslarven ab. Um ein Uebergreifen der Infektionen auf die gut weiterlebenden Abdomen zu verhindern, sind die abgestorbenen Vorderteile meist abgeschnitten worden. Von den 20 Versuchstieren zeigten:

Keine Metamorphoseanzeichen	9 = 45%
Kiemenretraktion unvollkommen	8 = 40%
Einsetzen der Metamorphose	3 = 15%.

Bei den 3 Individuen retrahierte sich der Kiemeninhalt normal bis zur Bildung des Retraktionsstummels. Bei 2 dieser 3 Larven gingen die Abdomina auf diesem Metamorphosestadium ein, bei

der 3. entwickelte sich das Abdomen auf feuchter Watte weiter. Unter der abgehobenen Larvencuticula hatte sich ein normales Puppenabdomen ausgebildet. Abbildung 31 zeigt dieses Versuchstier. Der Vorderteil ist abgestorben, der Hinterteil als Puppenabdomen ausgebildet, die künstlich entfernte Larvencuticula ist noch sichtbar.

Wie bereits erwähnt, ist die Kiemenretraktion ein sicheres Anzeichen beginnender Metamorphose; bei den Kontrollen war

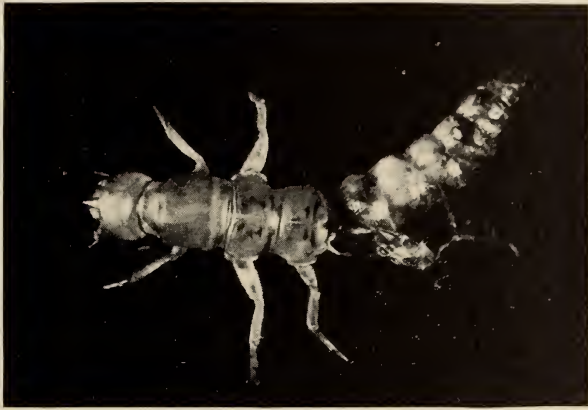


ABB. 31.

Versuchstier aR 18. Vorderteil larval, tot.

Abdomen verpuppt, noch lebend; abgelöste, eingetrocknete Larvencuticula sichtbar.

in keinem Fall eine solche Reaktion festzustellen. Folgende Bemerkungen sollen hier angeführt werden:

1. Der Zeitpunkt der aktiven Phase der Prothoraxdrüse kann in diesem Diapauseabschnitt nicht genau bestimmt werden.

2. Der im morphologischen Teil beschriebene, caudale Drüsenast brach bei der Ectomie meist ab.

3. Es wurde jeweils nur ein Paar Thoraxdrüsen implantiert, um eine zu lange, eventuell schädliche Einwirkung der Insektenringelösung zu vermeiden. Unter Umständen muss die Ringelösung durch Körperflüssigkeit ersetzt werden.

Das vorliegende Experiment soll lediglich als Vorversuch aufgefasst werden, dessen Ergänzung in Aussicht steht. Immerhin

können die erhaltenen Ergebnisse als positive Reaktion auf das Drüsenimplantat gewertet werden und weisen auf eine innersekretorische, die Metamorphose auslösende Tätigkeit dieses Organes hin. Besonders der Fall, bei welchem sich ein Puppenabdomen gebildet hat, ist wohl ein eindeutiger Beweis dafür, da, wie bereits erwähnt, bei den Kontrolltieren nicht einmal Kiemenretraktionen auftraten.

Bei weiteren Experimenten können die 3 aufgeführten Hinweise berücksichtigt werden. Der genaue Zeitpunkt der sekretorischen Tätigkeit der Prothoraxdrüse der Diapauselarven in Zimmertemperatur muss festgestellt werden. Nach meinen Resultaten ist hierzu vor allem die Periode gegen Ende der Diapausezeit im See (März) geeignet, da zu diesem Zeitpunkt das Hormonquantum sein Maximum erreicht. Ferner sollten mindestens 2—3 Paar Thoraxdrüsen implantiert werden, um einen eventuellen Wirkstoffverlust bei Beschädigung der Drüsen zu kompensieren. Diese Testmethode, die auch bei Schmetterlingen Anwendung gefunden hat, ist gut geeignet, die hormonale Wirkung der Thoraxdrüse zu prüfen.

DISKUSSION DER RESULTATE

Im folgenden soll versucht werden, an Hand der Resultate die innersekretorische Steuerung der postembryonalen Entwicklung bei *Sialis lutaria* zusammenfassend zu erläutern.

a) Die Verhältnisse während der Larvenstadien 1—9.

Aus den Kopfschnürungsversuchen können vor allem drei Resultate ermittelt werden:

1. Ausschalten des Kopfes ergibt frühzeitige Metamorphose.
2. Eine Metamorphose ist aber nur bis maximal 35 Tage nach der Operation möglich; alle Larven, die diesen Zeitpunkt überleben, bleiben Dauerlarven.
3. Larvenhäutungen treten nur bis zum 5. Tag nach der Schürung auf.

Aus Punkt 1 kann geschlossen werden, dass die Corp. allata, welche die Larvenhäutungen bestimmen, an ihrer Wirkung ver-

hindert werden. Punkt 2 und 3 weisen darauf hin, dass es sich um einen stofflichen Faktor handelt, der die Larvenhäutungen auslöst und welcher 5 Tage vorher in den Körper abgegeben wird. Dieser Zeitpunkt der Sekretion wird allgemein als „kritische Periode“ bezeichnet. Wird vor der kritischen Periode geschnürt, in unserem Fall also vor dem 5. Tage vor einer Häutung, so kann der Stoff nicht mehr in den abgeschnürten Teil gelangen und seine Wirkung fällt dahin. In Analogie zu den Ergebnissen von PIEPHO, BOUNHIOL, PFUGFELDER, WIGGLESWORTH an anderen Insekten, kommen auch bei *Sialis* die Corp. allata als Organ in Betracht, welches das Larvenhäutungshormon ausscheidet. Diese Körper liegen im Kopf und zeigen den Habitus innersekretorischer Organe. Durch die Extirpationsresultate der Versuche 22 und 23 konnte in der Tat diese Vermutung bestätigt werden. Weitere Larvenhäutungen kamen zustande, wenn statt einer Kopfschnürung nur das Gehirn extirpiert wurde, denn die Corpora allata sind noch vorhanden und ihr Hormon genügt offenbar als Auslöser. Die Verhältnisse bei *Sialis lutaria* L. entsprechen demnach denjenigen bei den übrigen untersuchten Insekten.

Dass das Cerebrum am hormonalen Geschehen ebenfalls beteiligt ist, zeigen die Schnürungsversuche und die Gehirnextirpationen. Aus den Ergebnissen der beiden Versuchsreihen geht hervor, dass der Häutungs- und Metamorphosevorgang einen stofflichen Stimulus vom Gehirn aus braucht, um in Aktion treten zu können. Die kritische Periode für die Sekretion des Gehirnstoffes liegt bei 35 Tagen vor einer Häutung. Wird vor diesem Zeitpunkt geschnürt, so kommt weder eine Metamorphose noch eine Häutung zustande und die Larven bleiben Dauerlarven. Ein weiterer Hinweis auf eine sekretorische Tätigkeit des Cerebrums bilden die grossen Zellen der Partes intercerebrales, die, wie bereits früher erwähnt, bei vielen Insekten nachgewiesen worden sind. Die Rolle des Corp. cardiacum konnte nicht eindeutig abgeklärt werden; sicher bewirkt seine Extirpation keine frühzeitige Metamorphose. Eventuell werden die Corp. allata auf nervösem Weg von diesem Organ beeinflusst.

Das als Prothoraxdrüse beschriebene Organ kann als eigentliches Metamorphosezentrum gedeutet werden. Seine Lage im Thorax und die histologischen Befunde sprechen für diese Annahme.

Im nachfolgenden Schema sind der Wirkungsmechanismus und die -folge der beschriebenen innersekretorischen Drüsen dargestellt.

Die Pfeile weisen auf die Organe hin, die in der dargestellten Reihenfolge aktiviert werden. Bei einer Larvenhäutung wirkt das

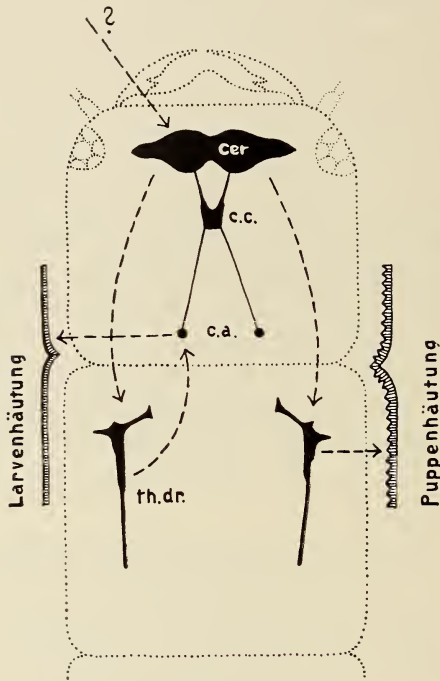


ABB. 32.

Schema der Wirkungsweise der innersekretorischen Drüsen.

Cer = Cerebrum
c. c. = Corp. cardiacum

c. a. = Corp. allatum
th. dr. = Prothoraxdrüse

Gehirn auf die Prothoraxdrüse, diese auf das Corp. allatum und dieses auf den Organismus. Bei der Metamorphose hingegen wirkt die Prothoraxdrüse direkt auf den Insektenkörper.

b) *Die Verhältnisse während des 10. Larvenstadiums.
(Diapausestadium.)*

Bereits GEIGY u. OCHSÉ schenken diesem letzten Larvenstadium besondere Aufmerksamkeit. Beiden Autoren gelang es, Diapauselarven durch Aufenthalt in der Wärme (Zimmertemperatur 17—20° C) zum Abbruch der Diapause und zur Metamorphose

zu zwingen. Es zeigte sich, dass Diapauselarven, welche im Oktober in Zimmertemperatur gebracht wurden, bis zum Metamorphoseeintritt ca. 28 Tage benötigten. Bringt man die Diapausetiere erst im März in Zimmertemperatur, so dauert es durchschnittlich 10—15 Tage bis zur Verwandlung. In Abb. 33 sind die Daten, welche OCHSÉ erhielt, noch einmal dargestellt (punktierte Linie).

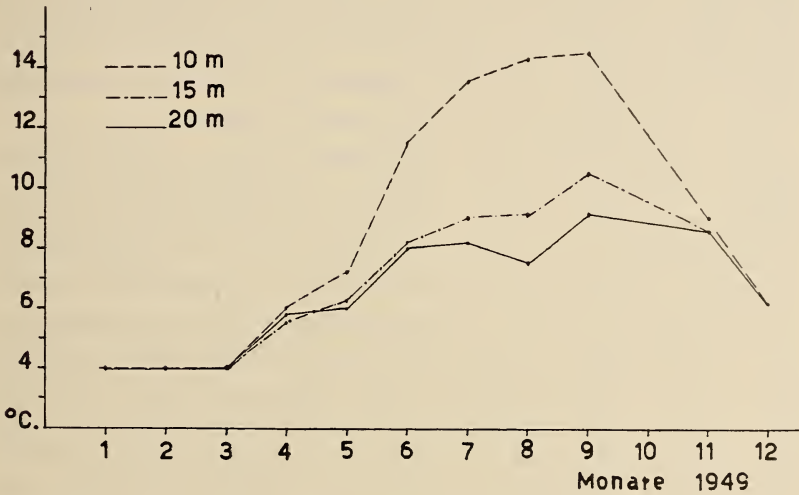


ABB. 33.

Die ausgezogene Linie in dieser Darstellung bezieht sich auf meine Kopfschnürungsversuche an den Diapauselarven.

In der Tabelle 34 sind die Ergebnisse von zwei meiner Versuchsserien aufgetragen. Aus der Darstellung geht klar hervor, dass die im Dezember in Zimmertemperatur verbrachten Tiere eine sehr grosse Streuung in Bezug auf den Metamorphoseeintritt aufweisen. Die im April aus dem See in die Wärme gebrachten Larven metamorphosierten bereits nach 4—7 Tagen und die Zeitspanne, in der die Verwandlungen eintraten, erstreckte sich nur über 4 Tage. Prozentual haben sich im Dezember 66%, im April 75% der Tiere verwandelt.

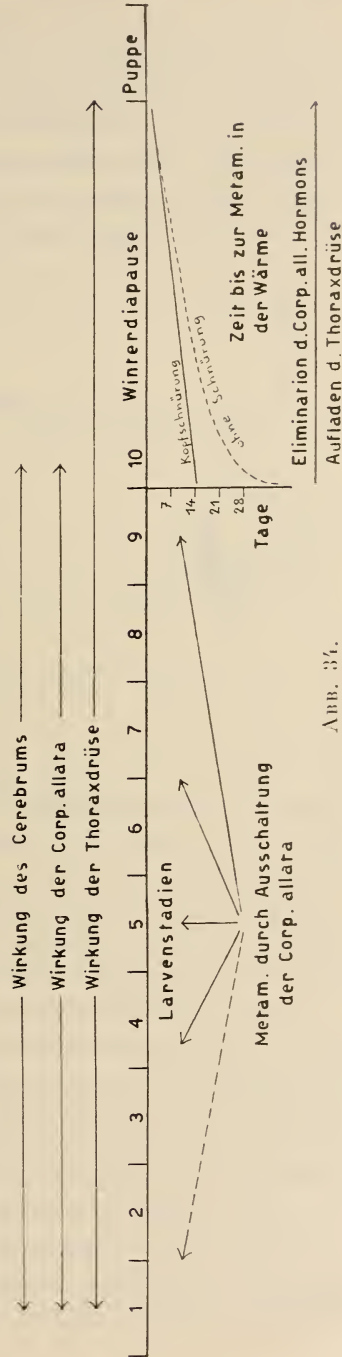
Diese beiden Resultate bestätigen aufs Beste die von GEIGY (1937) und OCHSÉ (1944) gemachten Feststellungen. Es ist klar ersichtlich, dass, je länger die Diapausezeit schon gedauert hat, desto weniger lang die Larven brauchen, bis sie mit der Meta-

morphose beginnen. Wie schon GEIGY feststellte, kann der Metamorphosevorgang selbst nicht beeinflusst werden, sondern nur die von GEIGY als „Periode des Heranreifens zur Metamorphosebereitschaft“ bezeichnete Zeitspanne. GEIGY schreibt, dass es sich wahrscheinlich ganz allgemein um physiologische Zustandsänderungen handeln muss, und dass deren Ablauf durch Temperatursteigerung aktiviert werden kann. Aus den Versuchsergebnissen geht aber hervor, dass die Metamorphosebereitschaft des Reaktionssystems bereits bei den jungen Larven vorhanden ist. Nach den von mir erhaltenen Resultaten können die Verhältnisse während der Diapause folgendermassen präzisiert werden:

Die Schnürungsergebnisse von Versuch 8 zeigen, dass sich diese Larven bereits 16—17 Tage nach dem Einbringen in Zimmertemperatur verwandeln. Durch die Schnürung kann das Corpus-allatum-Hormon nicht in den Körper gelangen. Bei den Kontrolltieren dauert es, wie bei den Versuchen von GEIGY, 3—4 Wochen, bis sich die Mehrzahl der Larven metamorphosieren. Der Prozentsatz der sich verwandelnden Larven ist bei den geschnürten Tieren ebenfalls höher als bei den Kontrollen. Diese Ergebnisse zeigen, dass das Corp. allatum auch im letzten Larvenstadium nochmals eine Tätigkeit entfaltet, allerdings nur noch in minimaler Sekretion, deren Konzentration im Körper nicht mehr ausreicht für eine Larvenhäutung, aber die Metamorphose verzögern kann, oder überhaupt verunmöglicht. Durch die Resultate der Corpus-allatum-Ectomien ist bewiesen, dass diese Verzögerung oder Verunmöglichung der Metamorphose durch das Corpus-allatum-Hormon bewirkt wird. In der Natur kann während der Diapause im See bei 4° C das Corp. allatum nicht zu dieser Entfaltung gelangen. Durch das Einbringen in Zimmertemperatur wird aber die Drüse nochmals aktiviert. Bei den im Frühjahr in die Wärme verbrachten Tieren ist dann die Wirkung der Corp. allata nicht mehr möglich, da sie während der bereits durchlaufenen Diapausezeit ihre Reaktionsfähigkeit weitgehend eingebüsst haben. Im natürlichen Milieu wird also im Frühling, wenn die Metamorphose einsetzt, das Corp. allatum nicht mehr aktiviert und die Verwandlung nimmt ihren normalen Verlauf, ohne eine Verzögerung zu erfahren.

Interessant sind in diesem Zusammenhang die Resultate des Versuchs 9, die zeigen, dass geschnürte Larven, die nach der Operation 35—45 Tage weiter bei 4° C gehalten und dann erst in

Zimmertemperatur gebracht wurden, bereits nach 5—10 Tagen mit der Metamorphose begannen. Diese Tiere reagieren ungefähr wie normale Larven, die sich im Frühjahr verwandeln. Durch die Kopfschnürung wurde ein eventueller Nachschub von Corpus-allatum-Hormon verhindert und das sich noch im Körper befindliche Hormon in den 1½ Monaten eliminiert, so dass die Verwandlung in der Wärme schnell eintreten konnte. Andererseits muss auch ein Aufladen der Thoraxdrüse mit Metamorphosehormon im Verlaufe der Diapause angenommen werden. Wie die Gehirnextirpationen von Versuch 15 zeigen, findet während der Diapause keine Stimulation vom Gehirn aus mehr statt, sie erfolgt kurz nach der 9. Larvenhäutung im September. Die Prothoraxdrüse ist also bereits aktiviert, wenn das Diapausestadium eintritt. Es kann also angenommen werden, dass während der Winterdiapause im See bei 4° C die Anreicherung des Hormons in der Thoraxdrüse während einer längeren Zeitspanne allmählich erfolgt. Im Frühling hat dann das Metamorphosehormon seine maximale Konzentration erreicht, wird ausgeschüttet und gelangt zur Wirkung. Diese Deutung ist vor allem durch folgenden Versuch gerechtfertigt: Diapauselarven wurden am 10. März aus dem See gefangen und im Laboratorium im Eisschrank bei 4—6° C weiter gehalten. Mitte April konnten am



Sempachersee die ersten Imagines beobachtet werden, bei den Larven im Eisschrank waren noch keine Metamorphoseanzeichen zu erkennen. In der Zeit vom 20.—25. Mai metamorphosierten aber 81% der Versuchstiere im Eisschrank trotz der niederen Temperatur. Dieses Resultat erlaubt den Schluss, dass, wenn die nötige Konzentration des Metamorphosehormons einmal erreicht ist, die Metamorphose auch bei diesen Temperaturverhältnissen

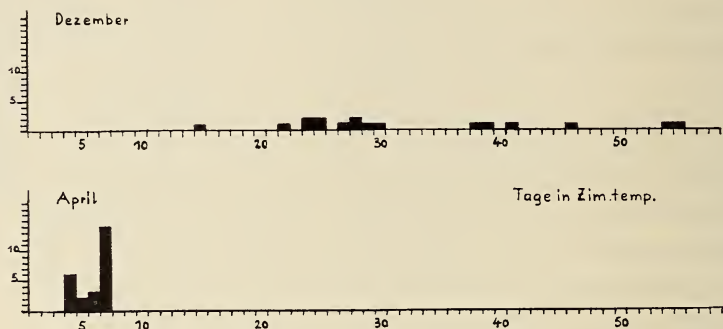


ABB. 35.

Seetemperaturen in 10, 15 und 20 m. (Sempachersee).
Nach GROBE, unveröffentlicht.

zustande kommt. Durch ganz niedrigere Temperaturen von 0—4° C konnte OCHSÉ (1944) den Metamorphosebeginn über die normale Zeit hinaus verschieben; seine Tiere starben im Mai und Juni ohne Metamorphoseanzeichen.

Betrachtet man die Temperaturverhältnisse im See in derjenigen Tiefe, in welcher sich die Diapauselarven aufhalten, (10—20 m), so zeigen sie den in Abb. 35 dargestellten Verlauf.

Vom Dezember bis März herrscht eine konstante Temperatur von 4° C. Mitte März erwärmt sich das Wasser plötzlich um ca 2° C, die Seetemperatur steigt dann weiter an und erreicht im Juli/August ihr Maximum. Die Temperaturmessungen stammen aus der See-Mitte; es ist anzunehmen, dass sich das Wasser in der Uferzone noch rascher erwärmt, als es hier dargestellt ist. Aus der graphischen Darstellung geht deutlich hervor, dass dieser Temperaturanstieg im April/Mai mit dem Zeitpunkt zusammenfällt, in welchem die Diapauselarven aus dem See an Land wandern und mit der Metamorphose beginnen. Eine Temperatursteigerung von wenigen Gra-

den würde demnach bewirken, dass die Thoraxdrüse ihr Metamorphosehormon ausschüttet.

Während der Diapause finden demnach Konzentrationsverschiebungen zwischen dem Corp. allatum-Hormon einerseits und dem Thoracaldrüsen-Hormon anderseits statt. Das Larvenhäutungshormon wird eliminiert und das Metamorphosehormon angereichert. Die Metamorphosebereitschaft des Organismus ist bereits in den jüngsten Larvenstadien vorhanden. Während der Larvenperioden würden die Häutungen den Charakter von Puppenhäutungen aufweisen, wenn ihnen nicht der Corp. allatum-Wirkstoff larvales Gepräge geben würde.

Ich möchte noch kurz auf die von GEIGY u. OCHSÉ und OCHSÉ beschriebenen Thorax/Abdomen-Schnürungen eingehen. Die Autoren erhielten bei dieser Schnürung auf der Grenze zwischen dem Thorax III und dem ersten Abdominalsegment bei Diapauselarven vorn und hinten Teilverpuppung. Dieses Resultat kann nur damit erklärt werden, dass sich zur Zeit der Operation bereits Metamorphosehormon im Abdomen befand, was eine unvollständige Metamorphose auszulösen vermochte. Wahrscheinlich wurden diese Tiere vor der Schnürung zu lange in Zimmertemperatur gehalten.

Schnürungen zwischen den einzelnen Thoraxsegmenten sind undurchführbar, da der Chitinpanzer zu hart ist und bei Anbringen der Ligatur regelmässig Verletzungen eintreten.

Wenn auch die experimentellen Ergebnisse über die Thoraxdrüse zahlenmässig noch nicht überzeugend sind, so kann es trotzdem als ziemlich gesichert gelten, dass das von mir als Prothoraxdrüse beschriebene Organ der Bildungsort des Metamorphosehormons ist. Die Lage, der histologische und cytologische Aufbau, die morphologische Struktur, die Tracheenversorgung, sowie die Degeneration der Drüse in den Imagines sprechen dafür. Ein Vergleich mit den diesbezüglichen Resultaten anderer Autoren bestärken meine Angaben. Es wäre interessant, das histo-cytologische Verhalten der Thoraxdrüse während der Entwicklung von *Sialis* vom Ei bis zur Imago zu verfolgen. Eventuell könnten dadurch Veränderungen der Drüse im Verlauf der einzelnen Häutungsperioden und der Metamorphose festgestellt werden.

Interessant ist, dass bei dieser Insektenart, die viele archaische Merkmale aufweist, das gesamte hormonale System, welches die postembryonale Entwicklung steuert, bereits ebenso vollständig

ausgebildet ist, wie bei höher evoluierten Formen, wie z.B. den Lepidopteren. Die Lage der Corp. allata stellt wohl einerseits noch ein typisch primitives Merkmal dar, der Bau der Prothoraxdrüsen kann andererseits schon mit demjenigen der Lepidopteren-Prothoraxdrüsen verglichen werden.

SCHLUSSBETRACHTUNG

Projiziert man die Resultate der Experimente auf die Verhältnisse in der Natur, so erhalten wir folgende Deutung des zweijährigen Entwicklungszyklus:

Die frisch geschlüpften Larven fallen ins Wasser und gelangen nach kurzem planktonischen Leben in den Seeschlamm. Hier halten sie sich unter mehr oder weniger starkem Ortswechsel zwei Jahre auf und durchlaufen ihre neun Häutungsstadien. Ungefähr 35 Tage vor jeder Larvenhäutung wird das Metamorphosezentrum durch einen Stimulus vom Gehirn aus angeregt. Dieses Zentrum, die Prothoraxdrüse, gibt ihr Metamorphosehormon ab, das eine Puppenhäutung bewirken würde, wenn nicht die Corp. allata durch ihr Juvenilhormon diese Häutung in eine Larvenhäutung abwandeln würden. Die „kritische Periode“, während der das Corp.-allatum-Hormon abgegeben wird, liegt fünf Tage vor der Häutung. Dieser Vorgang wiederholt sich neun Mal bis das letzte Larvenstadium im September des zweiten Jahres erreicht ist. Das Gehirn stimuliert noch ein letztes Mal die Thoraxdrüse, diese gibt aber ihr Hormon nicht mehr ab, sondern speichert den Wirkstoff. Gleichzeitig erlahmt auch die Tätigkeit der Corpora allata, es wird kein Larvenhäutungshormon mehr produziert. Die Larven treten ins Diapausestadium ein, welches bis zum Frühjahr dauert. Mitte April, wahrscheinlich durch die Erwärmung des Sees, wird die Prothoraxdrüse zu neuer Tätigkeit aktiviert und schüttet ihr gespeichertes Metamorphosehormon in den Körper aus. Damit ist der ganze Verwandlungsvorgang angekurbelt worden; die Kiemen beginnen sich zu retrahieren und die reifen Larven wandern ans Ufer. Sicherlich wird diese plötzliche Wanderung durch die beginnende Metamorphose ausgelöst. Am Ufer graben sich die Tiere in den feuchten Sand ein, streifen sich die Larvenhaut ab und

durchlaufen ein kurzes Puppenstadium. Bei schönem, warmem Wetter schlüpfen dann die Imagines aus. Bei ihnen degeneriert die Prothoraxdrüse, denn sie hat ihre Aufgabe erfüllt. Nach erfolgter Copulation deponieren die Weibchen ihre Eier an Schilfhalmern über dem Wasser und damit kann der Kreislauf von neuem beginnen.

LITERATURVERZEICHNIS

1933. BODENSTEIN, D. *Zur Frage der Bedeutung hormonaler Beziehungen bei der Insektenmetamorphose*. Naturwiss. 21.
1939. — *Investigations on the problem of metamorphosis VI Further studies on the pupal differentiation center*. Jour. Exp. Zool. 82.
1951. — *Internationaler Entomologenkongress Amsterdam*.
1937. BOUNHIOL, J. J. *Métamorphose prématurée après ablation des Corp. allata chez le jeune ver à soie*. C. R. Acad. Sc. 205.
1938. — *Recherches expérimentales sur le déterminisme de la métamorphose chez les lépidoptères*. Bul. Biol. France-Belg., suppl. XXIV.
1944. — *Nymphes acéphales prématurées chez le ver à soie*. C. R. Soc. Biol. 138.
1935. CASPARI u. PLAGGE. *Versuche zur Physiologie der Verpuppung von Schmetterlingsraupen*. Naturwiss. XXIII.
1938. CAZAL, P. *Les glandes endocrines rétro-cérébrales des insectes*. Bul. Biol. France-Belg., suppl. XXXII.
1937. DE LERMA, B. *Osservazioni sul sistema endocrino degli Insetti*. Arch. zool. ital. 24.
1948. DEROUX-STALLA, D. *Recherches expérimentales sur le rôle des glandes ventrales dans la mue et la métamorphose chez Aeschna cyanea*. R. d. Sé. Acad. Sci. Paris, tome 227, n° 23.
1948. — *Recherches anatomo-histologiques préliminaires à une étude des mécanismes endocrines chez les odonates*. Bul. Soc. Zool. France, 78.
1935. DU BOIS, A. M. u. GEIGY, R. *Beiträge zur Oekologie, Fortpflanzungsbiologie und Metamorphose von Sialis lutaria*. Rev. suisse de Zool. 42.
1936. DU BOIS, A. M. *Recherches expérimentales sur la détermination de l'embryon dans l'œuf de Sialis lutaria*. Rev. suisse de Zool. 43.
1938. — *La détermination de l'ébauche embryonnaire chez Sialis lutaria*. Rev. suisse de Zool. 45.
1940. FUKUDA, S. *Induction of pupation in silkworms by transplanting the prothoracic glands*. Proc. Imp. Acad. Tokyo, 16.
1940. — *Hormonal control of molting and pupation in the silkworm*. Proc. Imp. Acad. Tokyo, 16.

1941. — *Role of the prothoracic gland in differentiation of the imaginal characters in the silkworm pupa.* Annot. Zool. Japon, 20.
1944. — *The hormonal mechanism of larval molting and metamorphosis in the silkworm.* Jour. Fac. Sci. Tokyo, Imp. Univ., Sec. 4, 6.
1937. GEIGY, R. *Beobachtungen über die Metamorphose von Sialis lutaria.* Mitteil. der Schweiz. Entom. Ges. Bd. XVII, 4.
1947. — *Etude expérimentale de la métamorphose de Sialis lutaria.* Bul. Biol. de France-Belg., suppl. XXXIII.
1940. GEIGY, R. u. OCHSÉ, W. *Versuche über die inneren Faktoren der Verpuppung bei Sialis lutaria.* Rev. suisse Zool. 47.
1935. GEIGY, R. u. DU BOIS, A. M. *Sinnesphysiologische Beobachtungen über die Begattung von Sialis lutaria.* Rev. suisse Zool. 42.
1940. GEIGY, R. u. OCHSÉ, W. *Schnürungsversuche an Larven von Sialis lutaria.* Rev. suisse Zool. 47.
1951. GEIGY, R. u. RAHM, U. *Beiträge zur experimentellen Analyse der Metamorphose von Sialis lutaria.* Rev. suisse Zool. 58.
1938. HANSTRÖM, B. *Zwei Probleme betreffs der hormonalen Lokalisation im Insektenkopf.* Lunds Univ. Arsskr. N. F. avd. 2, No. 16.
1942. — *Die Corpora cardiaca und Corpora allata der Insekten.* Biologia generalis, XV.
1949. KAISER, P. *Histologische Untersuchungen über die Corpora allata u. Prothoraxdrüsen der Lepidopteren in Bezug auf ihre Funktion.* Roux' Archiv, Bd. 144.
1930. KE, O. *Morphological variation of the prothoracic gland in the domestic and the wild silkworms.* Bul. Sci. Fak. Terkultura Kjusu, Imp. Univ. Vol. 4, N. 1.
1917. KOPEĆ, St. *Experiments on metamorphosis of insects.* Bul. intern. Acad. Sc. Cracovie, math.-Sc. nat.
1922. — *Studies on the necessity of the brain for the inception of insect metamorphosis.* Biol. Bul. 42.
1936. KÜHN, A. u. PIEPHO, H. *Ueber hormonale Wirkungen bei der Verpuppung der Schmetterlinge.* Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, 2.
1948. LEE, H. T. *A comparative morphological study of the prothoracic glandular bands of some lepidopterous larvae with special reference to their innervation.* Ann. Ent. Soc. Amer. 41.
1944. OCHSÉ, W. *Experimentelle und histologische Beiträge zur inneren Metamorphose von Sialis lutaria.* Rev. suisse Zool. 51.
1937. PFLUGFELDER, O. *Bau, Entwicklung und Funktion der Corpora allata und Cardiaca von Dixippus mor.* Zschr. Wiss. Zool. 149.
1937. — *Untersuchungen über die Funktion der Corpora allata der Insekten.* Verh. Deut. Zool. Ges. 1937.
1939. — *Hormonale Wirkungen im Lebenslauf der Stabheuschrecken.* Forsch. u. Fortschr. 15.
1949. — *Die Funktion der Pericardialdrüsen der Insekten.* Verh. der Deut. Zoologen Mainz, 1949.
1939. PIEPHO, H. *Hemmung der Verpuppung durch Corpora allata von Junggruppen bei der Wachsmotte Galleria mel.* Naturwiss. 27, 40.

1940. — *Ueber die Hemmung der Verpuppung durch Corpora allata*. Biol. Zen. bl. Bd. 60, Heft 7/8.
1943. — *Wirkstoffe in der Metamorphose von Schmetterlingen und anderen Insekten*. Naturwiss. 29/30.
1946. — *Versuche über die Rolle von Wirkstoffen in der Metamorphose der Schmetterlinge*. Biol. Zen. bl. Bd. 65, 4/6.
1948. — *Zur Frage der Bildungsorgane des Häutungswirkstoffes bei Schmetterlingen*. Naturwiss. 35, Heft 3.
1938. PLAGGE, E. *Weitere Untersuchungen über das Verpuppungshormon bei Schmetterlingen*. Biol. Zen. bl. 58.
1951. POSSOMPÈS, B. Internationaler Entomologenkongress Amsterdam.
1948. SCHARRER, B. *The prothoracic glands of Leucophaea maderae*. Biol. Bul. 95.
1943. THOMSEN, E. *Effect of Corpus cardiacum and other insect organs on the colour change of Leander*. Kgl. Danske Vid. Selsk. Biol. Medd. 19.
1903. TOYAMA, K. *Contributions to the study of silkworms*. Bul. Coll. Agric. Tokyo, Imp. Univ.
1934. WIGGLESWORTH, V. B. *The physiology of ecdysis in Rhodnius prolixus*. Quart. J. Micr. Sci. 76.
1935. — *Functions of the Corpus allatum of insects*. Nature, 136.
1936. — *The function of the Corpus allatum in the growth and reproduction of Rhodnius*. Quart. J. Micr. Sci. 79.
1940. — *The determination of characters at metamorphosis in Rhodnius*. J. of Exp. Biol. Vol. XVII, No. 2.
1947. — *The functions of the Corpus allatum in Rhodnius*. J. of Exp. Biol. Vol. 25, No. 1.
1946. WILLIAMS, C. M. *Physiology of insect diapause: The role of the brain in the production and termination of pupal dormancy in the giant silkworm, Platysamia*. Biol. Bull. 90.
1947. — *Physiology of insect diapause II: Interaction between the pupal brain and prothoracic glands in the metamorphosis of the giant silkworm*. Biol. Bull. 93.
1948. — *Physiology of insect diapause III: The prothoracic glands in the Cecropia silkworm, with special reference to their significance in embryonic and postembryonic development*. Biol. Bull. 94.
1949. — *Extrinsic control of morphogenesis as illustrated in the metamorphosis of insects*. Growth 12.
1949. — *Physiology of insect diapause IV: The developmental functions of the brain in the giant silkworm, Platysamia*.
1949. — *The prothoracic glands of insects in retrospect and in prospect*. Biol. Bull. 97.
-

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

PIERRE REVILLIOD

Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

AVEC LA COLLABORATION DE

GASTON MERMOD

Conservateur de zoologie et malacologie

et

ÉMILE DOTRENS

Conservateur de zoologie des vertébrés
au Muséum d'Histoire naturelle de Genève.



*Ce fascicule renferme les travaux présentés à l'Assemblée
générale de la Société zoologique suisse, tenue à Lausanne,
les 22 et 23 mars 1952*

GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1952

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 59. En cours de publication.

	Pages
N° 1. P. D. NIEUWKOOP und F. E. LEHMANN. Erzeugung von zell- letalen Schädigungsmustern bei Tritonkeimen durch ein Chloräthylamin (Nitrogen-Mustard). (Kurze Mitteilung.) Mit 6 Textabbildungen und 3 Tabellen	1
N° 2. G. MERMOD. Les Types de la Collection Lamarck au Muséum de Genève. (Mollusques vivants, III.) Avec 59 figures dans le texte	23
N° 3. Fernand SCHMID. Le groupe de <i>Chaetopteryx</i> (<i>Limnophilidae</i> , <i>Trichoptera</i>). Avec 162 figures dans le texte	99
N° 4. Urs Hanspeter RAHM. Die innersekretorische Steuerung der postembryonalen Entwicklung von <i>Sialis lutaria</i> L. (<i>Megaloptera</i>). Mit 35 Textabbildungen	173
N° 5. J. G. BAER. Le mâle d'un Phoride commensal des Achatines de la forêt tropicale africaine (communication préliminaire)	239
N° 6. J. B. BAER. Infusoires commensaux d'un Oligochète parasite d'un Ver de terre africain. (Communication préliminaire.) .	240
N° 7. Charles LINDER. Le Zooplancton du Lac de Bret en 1902/3, 1943 et 1951	240
N° 8. R. MATTHEY. Les chromosomes de <i>Mesocricetus auratus</i> WATERH	241
N° 9. Hansjörg HUGGEL. Temperaturabhängigkeit und Herz- frequenz des embryonalen Herzschlauches bei der Forelle (<i>Salmo irideus</i>). (Mit 4 Textabbildungen.)	242
N° 10. P. TARDENT. Ueber Anordnung und Eigenschaften der inter- stitiellen Zellen bei <i>Hydra</i> und <i>Tubularia</i> . Mit 3 Text- abbildungen	247
N° 11. F. E. LEHMANN und H. R. DETTELBACH. Histostatische Wirkungen von Aminoketonen auf die Schwanzregeneration der <i>Xenopus</i> larve. Mit 2 Textabbildungen	253

(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

COMMUNICATIONS FAITES A L'ASSEMBLÉE GÉNÉRALE DE LA
SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE, TENUE A LAUSANNE LES 22 ET 23 MARS 1952

MITGETEILT AN DER GENERALVERSAMMLUNG DER SCHWEIZERISCHEN
ZOOLOGISCHEN GESELLSCHAFT IN LAUSANNE DEN 22 UND 23 MÄRZ 1952

N° 5. **J. G. Baer**, Neuchâtel. — Le mâle d'un Phoride
commensal des Achatines de la forêt tropicale
africaine (Communication préliminaire.)

Nous avons eu l'occasion d'observer sur *Achatina achatina* L.
et *A. ventricosa* Gould, en Côte d'Ivoire, de très nombreux exem-
plaires du Phoride *Wandolleckia achatinae* Cook.

Nos recherches sur la morphologie et la biologie de cette espèce
nous ont permis de considérer comme synonyme *W. biformis*
Schmitz du Congo belge. L'espèce se trouve par conséquent sur
les Achatines du Liberia, de la Côte d'Ivoire, du Cameroun et du
Congo belge.

Les femelles sténogastres signalées par Schmitz ne sont que des
femelles jeunes venant d'éclore. Contrairement à l'hypothèse émise
par cet auteur, *Wandolleckia* n'est pas cryptométabole comme les
Termitoxènes car nous avons pu suivre le développement depuis
l'œuf.

Les femelles sont aptères à l'éclosion déjà tandis que les mâles,
inconnus jusqu'à ce jour, sont ailés et possèdent une paire de
balanciers de forme particulière.

Le travail complet paraîtra dans *Acta Tropica*.

N^o 6. **J. G. Baer**, Neuchâtel. — Infusoires commensaux d'un Oligochète parasite d'un Ver de terre africain. (Communication préliminaire.)

Des Epistylides commensaux d'une nouvelle espèce d'*Aspidodrilus* parasite d'un Ver de terre encore non déterminé de la forêt tropicale, représentent le deuxième cas signalé jusqu'ici d'Infusoires sédentaires commensaux d'organismes terrestres. Nos échantillons, voisins du genre *Ballodora* Dogiel et Furssenko, 1920, commensaux d'Isopodes terrestres de la région paléarctique, représentent un nouveau genre caractérisé par la très grande taille du macronucléus. Nous proposons de nommer ce genre, ainsi que l'espèce, également nouvelle, *Orsomia mangeloti* n. gen. n. sp.

Le travail complet paraîtra dans *Acta Tropica*.

N^o 7. **Charles Linder**, Lausanne. — Le Zooplancton du Lac de Bret en 1902/3, 1943 et 1951.

Oligotrophe en 1902, le lac était eutrophe en 1943. Après construction et fonctionnement d'une station d'aération, les recherches de 1951 montrent la correction des inconvénients de l'eutrophie.

(Le travail est destiné à la publication dans la *Revue suisse d'Hydrologie*, où se trouve le travail de MM. P. MERCIER et S. GAY sur la Station d'aération et ses premiers résultats. Vol. XI, fasc. 3/4, 1949.)

N° 8. **R. Matthey**, Lausanne. — Les chromosomes de
Mesocricetus auratus WATERH.

Mesocricetus auratus a fait l'objet des études cytologiques de KOLLER (1938, 1945) et de HUSTED, HOPKINS et MOORE (1945). Pour KOLLER, le Hamster doré possède 38 chromosomes; l'*X* et l'*Y* sont les éléments les plus grands, celui-là métacentrique, celui-ci submétacentrique. A la méiose, les hétérochromosomes s'unissent par des chiasmas et la division auxocytaire peut être réductionnelle ou équationnelle, ce qui implique l'existence d'un centromère incorporé au « segment pair ».

Les auteurs américains évaluent le nombre diploïde à 44 et estiment que les chromosomes sexuels n'ont pas été correctement identifiés par KOLLER.

Après avoir établi la formule chromosomique de deux autres *Cricetinae* paléarctiques (*Cricetulus griseus* et *Cricetus cricetus*, 1951), j'ai repris l'étude du Hamster doré et j'arrive aux conclusions suivantes:

1. Le nombre $2N$ est égal à 44;
2. La liaison par chiasmas de l'*X* et de l'*Y* est très vraisemblable et ces deux éléments ont été bien reconnus par KOLLER;
3. Aucune figure de post-réduction n'a été rencontrée, ce qui pourrait s'expliquer en admettant que le centromère est placé entre le segment pair et le segment impair.

Ce travail paraîtra *in extenso* dans *Chromosoma*.

N^o 9. **Hansjörg Huggel**, Basel. — Temperaturabhängigkeit und Herzfrequenz des embryonalen Herzschlauches bei der Forelle (*Salmo irideus*).

(Mit 4 Textabbildungen.)

(Zoologisches Institut der Universität, Basel.)*

Der embryonale Herzschlauch besitzt eine dicke myoepikardiale Schicht, deren Myoblasten mit dem Endothel verbunden sind. Das Herzlumen ist mit Flüssigkeit und primären Blutzellen gefüllt. Die verschiedenen Entwicklungsstadien habe ich nach folgenden morphologischen und physiologischen Gesichtspunkten eingeteilt:

- Stadium I, 34–38 Ursegmente: Herzschlauch gestreckt, Puls rein endothelial. Abb. 1a.
- » II, 30–41 Ursegmente: Entstehung der beiden Automatiezentren.
- » III, 42–47 Ursegmente: beide Zentren ausgebildet, Beginn der Schlauchkrümmung. Abb. 1b.
- » IV, 48–60 Ursegmente: Knickung vollendet, Atrioventrikulartrichter erkenntlich, Kreislauf beginnt schwach. Abb. 1c.
- » V, 60–n Ursegmente: Herzform wird gebildet, Muskulaturzuwachs, Kreislauf voll entwickelt.

Jedes Stadium besitzt eine ihm entsprechende Frequenz, die sogenannte Eigenfrequenz. Zum Beispiel schlägt ein Herz von 34 Somiten bei 2,5 Grad C. mit 1,8 Schlägen pro Minute, ein Herz von 48 Somiten bei — 1 Grad C. mit 8,0/Min. Zur Prüfung der Frequenz beschränke ich mich hier auf den Temperatureinfluss, da die Temperatur als der bedeutendste physiologische Reiz anzusprechen ist.

Bis jetzt haben einzig ANDERSEN und GRODZINSKI bei Bach- und Regenbogenforellen gefunden, dass die Herzfrequenz bis zum Schlüpfen kontinuierlich mit dem Alter zunimmt. Ebenso fanden sie, dass die jungen Stadien weniger hohe Temperaturen ertragen können als die älteren. Die Verhältnisse von Pulsbeginn an, wurden

* Die Arbeit wurde unter der Leitung von Herrn Prof. H. Mislin durchgeführt.

aber von keinem der Autoren untersucht. Da nach Grodzinski keine Unterschiede zwischen Regenbogen- und Bachforellen bestehen, habe ich mich auf die Untersuchung der Regenbogenforellen, *S. irideus* beschränkt.

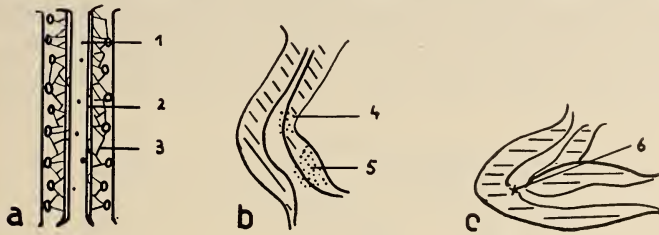


ABB. 1.

a) Entwicklungsstadium I; b) Stadium III; c) Stadium IV. 1. Herzlumen mit primären Blutzellen; 2. Endothel; 3. Epimyokard mit Myoblasten gegen aussen und Plasmaverbindungen zum Endothel. Nach histologischen Schnitten; 4. Automatiezentrum 2; 5. Automatiezentrum 1; 6. Atrioventrikulartrichter.

In einer eigens hierzu getesteten Ringerlösung werden die Eier von ihrer Hülle befreit. Die Lösung hat folgende Zusammensetzung:

NaCl	0,65 %
KCl	0,02 %
CaCl ₂ wasserfrei	0,01 %
NaHCO ₃	0,02 %
MgCl ₂ wasserfrei	0,004%
NaH ₂ PO ₄	0,004%
Glukose	0,1 %

Der Dotter wird bis auf einen kleinen Rest entfernt und der Embryo im Versuchsgefäß mit kleinen Glasblöcken befestigt. Diese schwache Befestigung vermeidet jeden Druck oder Zug auf den Embryo. Auf dem Durchströmungsgefäß befinden sich 4—5 cm³ Ringerlösung. Um eine Temperaturerhöhung von 2°C zu erreichen, wird für diese Menge eine Minute benötigt. Die Frequenzmessungen wurden darum vorsichtshalber nicht vor Ablauf von 4 Minuten durchgeführt. Stündlich wurde frische, auf die jeweilige Versuchstemperatur gebrachte, Ringerlösung zugesetzt. An 96 Embryonen wurden vom Kältstillstand bis zum irreversiblen Wärmestillstand alle 2 Grad 2 Frequenzmessungen durchgeführt.

Abbildung 2 zeigt den Verlauf der Herzfrequenzkurve im Verhältnis zum Alter. Bis zu Beginn von Stadium IV (48 Somiten) steigt die Kurve sehr steil an, von IV an verläuft sie flacher und zeigt von Stadium V an den gleichen Verlauf wie bei Andersen. Im ersten Abschnitt verdoppelt sich die Frequenz; bei 10°C steigt sie von 15,5 auf 34,5 und bei 15°C von 24,0 auf 49 Schläge pro Minute an. Die Zunahme von 48 bis 70 Somiten beträgt für diesen 6 mal längeren Abschnitt 20%. Die gewaltige Leistungssteigerung

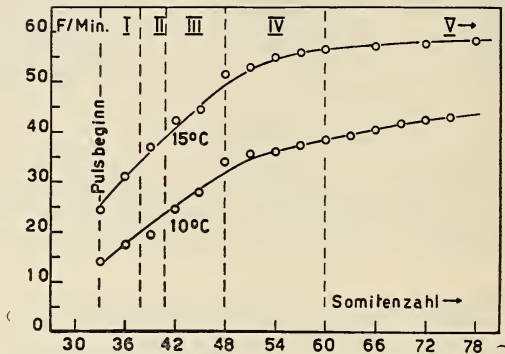


ABB. 2.

Ordinate: Frequenz, Abszisse: Alter durch die Somitenzahl ausgedrückt.
I, II, III, IV, V: Entwicklungsstadien.

in Stadium I—III wird auch bei der unteren Temperaturgrenze sehr deutlich. Die ersten Schläge treten bei Stadium I bei +2,5°C bei Stadium III bei -1°C auf und die Frequenz steigt von 1,8/Min. auf 8,5/Min. an. Der Kältestillstand bei -1°C bleibt von 48 Somiten an bestehen.

Abbildung 3 fasst die Resultate der einzelnen Temperaturversuche zusammen. Der gesamte biokinetische Temperaturbereich wurde in Intervalle eingeteilt: Intervall *a* von Pulsbeginn bis zum Optimum, Intervall *b* vom Optimum bis zum Maximum und Intervall *c* vom Maximum bis zum reversiblen Wärmestillstand. Die Durchschnittswerte jedes Entwicklungsstadiums zeigen, dass Stadium I und II den kleinsten Temperaturbereich besitzen und der maximale Bereich mit Stadium IV erreicht wird. Obwohl die ältesten Embryonen höhere Frequenzen erreichen, bleibt die Beziehung vom Optimum zum Maximum erhalten. Das Zusammenfallen von

Maximum und Optimum bei den frühen Stadien zeigt, dass das Herz schon fast von Anfang an die höchsten Frequenzen erreichen kann. Eine physiologische Regulation bei Temperaturerhöhung tritt erstmals in Stadium III in Erscheinung, gleichzeitig mit der Ausbildung der Herzform und den Automatiezentren. Die frühen Stadien I und II erreichen Frequenzen im Maximum von 60—77

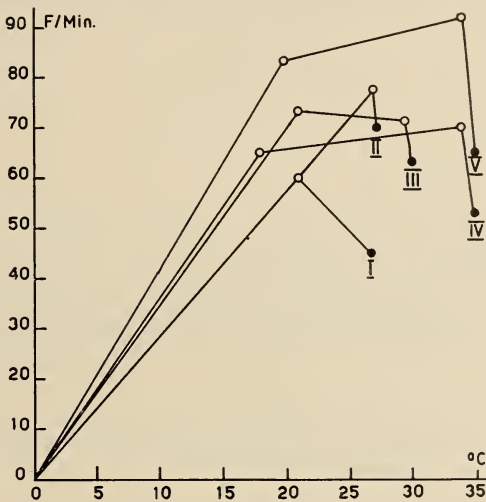


ABB. 3.

Biokinetischer Temperaturbereich der einzelnen Entwicklungsstadien. Kreise: Optima und Maxima. Schwarze Punkte: reversibler Wärmestillstand.

Schlägen pro Minute, während bei den späteren Stadien das Optimum bei 65 Schlägen pro Minute liegt, dafür schlägt das Herz über ein Intervall von 35°C und erträgt noch Temperaturen von 33—34°C, während die frühen bei 26° stehenbleiben. Daraus ergibt sich die Wichtigkeit der Regulation. Da nach SZEPSENWOL und BAUMANN in diesem Alter noch keine Nerven vorhanden sind, geht offenbar die Regulation vom Muskelsystem aus. Ob die gleichzeitig entstehenden Automatiezentren die eigentlichen Regulatoren sind, ist zwar damit nicht bewiesen, jedoch liegt dieser Schluss sehr nahe.

Die Berechnung des Temperaturkoeffizienten Q_{10} nach Arrhenius ergibt ein mathematisch erfassbares Bild der Frequenzsteigerung. Abbildung 4 zeigt die Kurven, die aus 200 Einzelwerten

gewonnen wurden. Die grössten Q_{10} -Werte treten bei niederen Temperaturen auf, die Werte nehmen also innerhalb eines Versuches von -1 bis $+35^{\circ}\text{C}$ ab. Diese Gesetzmässigkeit gilt für alle Stadien. Auch während der Entwicklung nimmt der Temperaturkoeffizient sehr stark ab, z. B. von Stadium I und II auf Stadium IV und V bei $3-5^{\circ}\text{C}$ von 10 nach 4,5 und bei $13-15^{\circ}\text{C}$ von 3,0 auf 2,0. Dieser Vergleich zeigt deutlich, dass das embryonale Herz auf

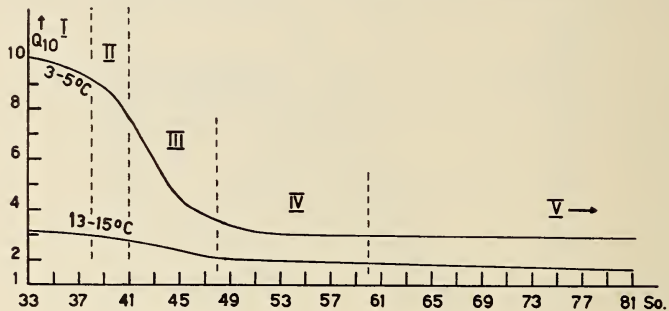


ABB. 4.

Verhalten des Temperaturkoeffizienten einer bestimmten Temperaturstufe während der Entwicklung. I, II, III, IV, V Entwicklungsstadien. Ordinate: Q_{10} -Werte, Abszisse: Alter.

Temperaturreiz generell bei höherer Eigenfrequenz mit einer kleineren Steigerung, resp. bei niederer Eigenfrequenz mit einer höheren Steigerung antwortet. Die abnehmende Steigerung der Herzfrequenz während der Entwicklung und die abnehmende Steigerung bei Temperaturerhöhung können also auf ein und denselben Faktor zurückgeführt werden.

LITERATUR

1930. ANDERSEN, K. *Abhängigkeit der Herzschlagzahl und der Atembewegungen bei Knochenfischen von der Keimlingsgrösse und der Temperatur. Entwicklungsphysiologische Untersuchungen an Bachforellenkeimlingen.* Z. vergl. Physiol. **11**, 56, 1930.
1948. GRODZINSKI, Z. *The influence of temperature upon the rate of the heart in embryos of Teleost fishes.* Bull. Internat. Acad. Polonaise Sci. et Lettr. cl. Sci. Math. et Nat. Séc. B, Sci. Nat. Zool. 1948, 255-293.

1950. GRODZINSKI, Z. *The susceptibility of the heart in Salmo trutta embryo to small changes in temperature.* Bull. Internat. Acad. Polo. Sci. Séc. B, II, 1950, 173-182.
1935. SZEPSENWOL und BAUMANN, A. *Sur la nature des premières fibres nerveuses qui pénètrent dans le cœur chez Trutta fario.* Rev. Suisse Zool. 42, 39, 1935.
-

N^o 10. **P. Tardent**, Bern. — Ueber Anordnung und Eigenschaften der interstitiellen Zellen bei *Hydra* und *Tubularia*. (Mit 3 Textabbildungen.)

Aus der Abteilung für Zoophysiologie des Zoologischen Institutes der Universität Bern.

1. FRAGESTELLUNG.

Die grosse Bedeutung der interstitiellen Zellen (Synonyma: Ersatzzellen, Bildungszellen, Neoblasten) als Blastembildner bei der Regeneration von *Hydra* und *Planaria* steht heute nicht mehr in Frage. Bestrahlungsversuche haben den Beweis dafür erbracht. Eine Totalbehandlung mit bestimmten Dosen von Röntgenstrahlen hat bei diesen Tieren den vollständigen Verlust der Regenerationsfähigkeit zur Folge, da die I-Zellen in selektiver Weise geschädigt werden. Diese, im Turbellarien- und Hydrozoenkörper ständig vorhandenen, totipotenten Zellelemente, wandern bei Amputation oder Verletzung aus dem ganzen Bereich des Stammstückes aktiv zur Wunde und vereinigen sich dort zum Regenerationsblastem (ZAWARZIN 1929, STRELIN 1929, EVKLAHOVA 1946, DUBOIS 1949).

CHILD hat daneben mit seinen Schülern, ohne die cytologische Seite des Problems zu berücksichtigen, eine umfassende Theorie entwickelt, welcher u.a. die Bedeutung der verschiedenen, physiologischen Gradienten für die Regeneration zu Grunde liegt. BARTH (1938) hat in Anlehnung daran bei *Tubularia* einen auf genauen, quantitativen Messungen beruhenden Regenerations-Gradienten nachgewiesen, der sich wie folgt in Worte fassen lässt: Die Regenerationsrate (Masse des Regenerates pro Zeiteinheit) distaler Stammstücke ist höher als diejenige gleich grosser proximaler Abschnitte.

Wir haben uns zur Aufgabe gemacht, eine Beziehung zwischen den Regenerations-Gradienten und dem cytologischen Bild zu finden.

Es drängt sich die Frage auf: Liegt der disto-proximal abfallenden Regenerationsrate ein entsprechender, quantitativer Verteilungsgradient des Regenerationsmaterials zu Grunde, d. h. sind die I-Zellen beim ruhenden Tier in den distalen Körperabschnitten stärker vertreten als in den proximalen ?

Es handelt sich bei unseren Versuchen demnach darum, die Zahl der I-Zellen auf den verschiedenen Axial-Niveaus normaler Tiere festzustellen.

2. MATERIAL UND METHODE.

Diese Auszählungen wurden an *Chlorohydra viridissima* Pall. und *Tubularia* L. durchgeführt, die nach äusserlicher Beurteilung frei von Gonaden und Knospen waren. Mikroskopische Schnitte durch den „Stamm“ dieser beiden Hydrozoen zeigen, dass die rundlichen oder spindelförmigen I-Zellen (siehe Abb. 1) vereinzelt oder in kleinen Gruppen in Interzellularräumen zwischen Epithelmuskelzellen des Ektoderms und der mesoglöalen Stützlamelle eingeschlossen sind. Der plasmatische Anteil der I-Zellen ist verhältnismässig klein und zeichnet sich durch eine starke Basophilie aus (BRIEN 1942, BRACHET 1946), die nach eigenen Befunden (RNS-Test nach BRACHET) auf einen starken Gehalt an Ribonucleinsäure zurückzuführen ist. Es sind demnach im ruhenden Organismus immer stark RNS-haltige Zellen vorhanden, die mit Hilfe basischer Farbstoffe (Toluidinblau, Azur II) aus dem Verband somatischer Zellen hervorgehoben werden können.

Diesem Umstand Rechnung tragend, habe ich eine neue Präparationsmethode entwickelt, welche die Möglichkeit gibt, im supravitalen Ektodermpräparat die selektiv gefärbten I-Zellen rasch und genau auszuzählen:

Ganze Tiere (*Hydra*) oder Teile davon (*Tubularia*) werden ohne vorherige Narkotisierung oder Fixierung in einen Tropfen Toluidinblau-Lösung, die vorher mit etwas Eisessig versetzt wurde, übergeführt. Dieser löst die mesoglöale Stützlamelle auf, sodass sich das Ektoderm in seiner Gesamtheit als dünne Haut von der entodermalen Zellmasse abtrennt. Nach Entfernung der-

selben können die I-Zellen mit Hilfe eines Okularnetzes ($6400 \mu^2$) in den verschiedenen Axialabschnitten des flächenhaft ausgelegten Ektoderms ausgezählt werden. Beim gleichen Individuum werden innerhalb ein und desselben Abschnittes jeweils mehrere Auszählungen vorgenommen, von denen jede in Abb. 2 & 3 dach

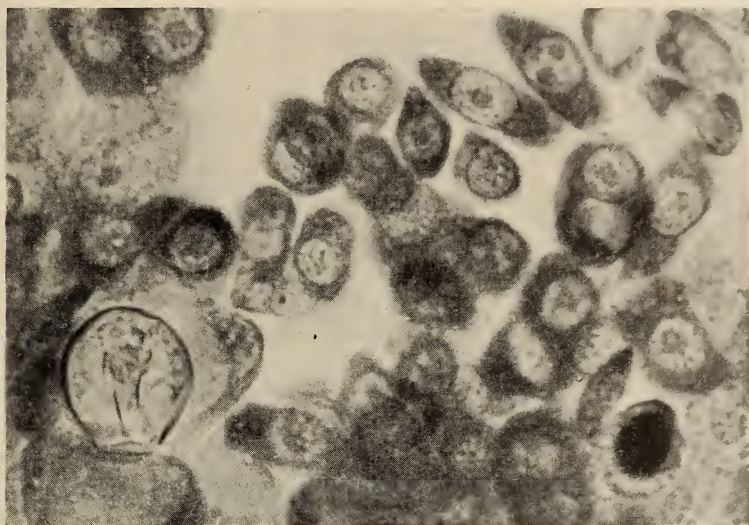


ABB. 1.

Interstitielle Zellen von *Hydra viridissima* Pall. im Ektoderm-Flächenpräparat
Supravitale Toluidinblau-Färbung. (Mikrophoto Vergr. 1900 \times .)

einen Einzel-Punkt dargestellt ist. Infolge der Streuung der Ergebnisse bildet die Gesamtheit der Einzelpunkte einen Punktschwarm.

3. RESULTAT.

Die zwei vorliegenden Beispiele (Abb. 2 & 3), die einem umfangreichen Material entstammen, stellen das Resultat dieser Auszählungsmethode für je ein Individuum dar. Es geht daraus deutlich hervor, dass die numerische Verteilung der I-Zellen sich in beiden Fällen in einem disto-proximal abfallenden Gradienten ausdrückt, der auch bei andern daraufhin untersuchten Tieren immer wieder auftritt. Die totipotenten Zellen sind also in distalen Körperabschnitten von normalen, ruhenden *Hydren* und *Tubularien*

stärker vertreten als in den proximalen Regionen. Dieser Verteilungsgradient kann auf Grund statistischer Prüfungen als gesichert betrachtet werden.

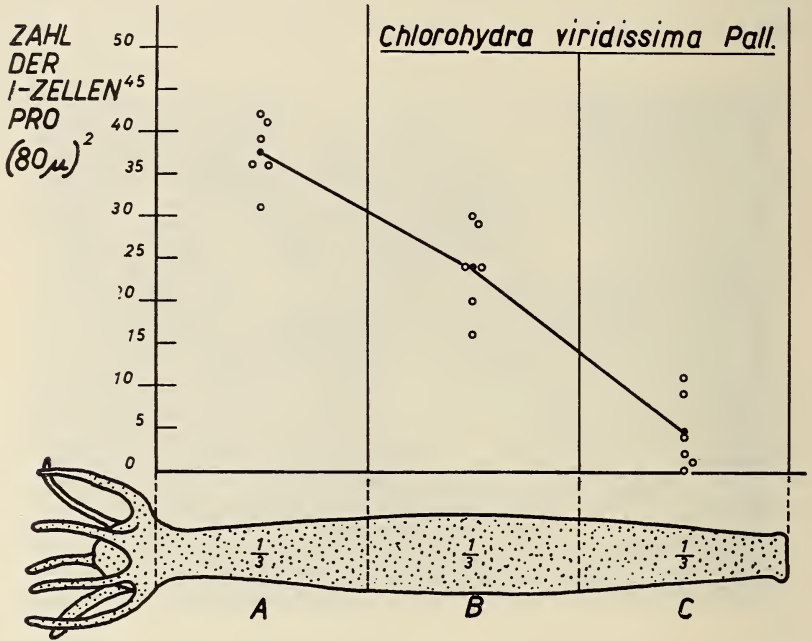


ABB. 2.

Verteilung der interstitiellen Zellen im Körper einer normalen *Hydra*.
Differenz zwischen den 3 Mittelwerten durch *t*-Test gesichert
(A-B: $P < 1\%$; B-C: $P < 1\%$).

4. DISKUSSION.

Die Grösse der Regenerationsrate ist abhängig von der Menge des vorhandenen Regenerationsmaterials. Da dieses aus dem Bestand der I-Zellen geliefert wird, erwarten wir von einem Stammstück, das viele von diesen Zellen enthält, eine hohe Regenerationsrate. Dieses scheint wirklich der Fall zu sein, denn nach den Versuchen von BARTH (1938) ist die letztere in distalen Stammstücken, in denen wir auch die grösste Zahl von I-Zellen nachgewiesen haben, am höchsten. Der Regenerationsgradient der Hydrozoen scheint demnach in unmittelbarer Beziehung zur entsprechenden Verteilung der blastembildenden I-Zellen zu stehen.

Wir sind uns bewusst, dass dieser Befund keine alles erklärende Antwort zur Gradientenfrage darstellen kann, denn ein primärer, noch unbekannter Gradient muss vorliegen, der die I-Zellen zur beschriebenen Verteilung veranlasst. BARTH (1938) und GOETSCH (1919) haben gezeigt, dass zwei morphogenetisch aktive Systeme

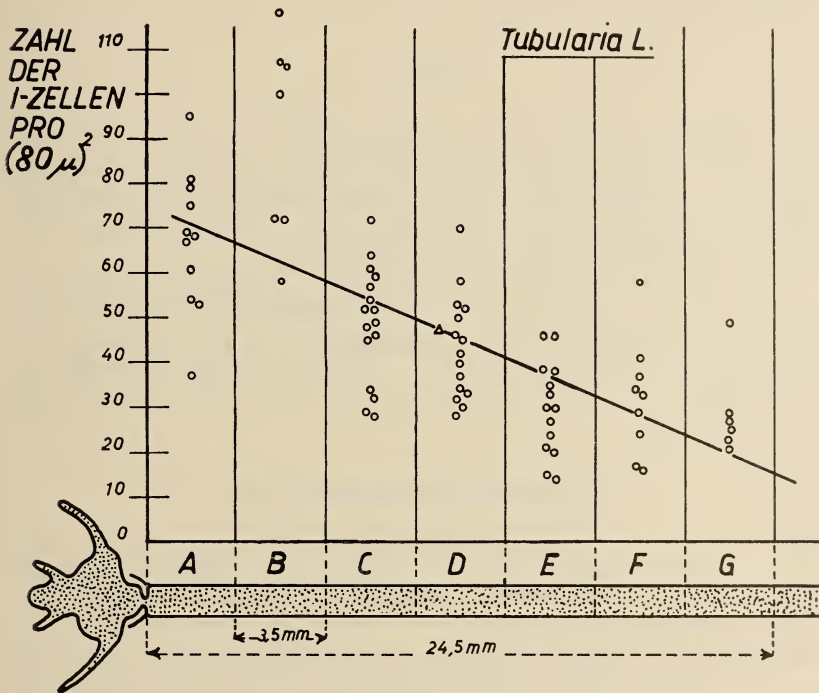


ABB. 3.

Verteilung der interstitiellen Zellen im „Stamm“ einer normalen *Tubularia L.*
 Abfall der Regressionsgeraden durch t -Test gesichert ($b = -8,728$;
 $P < 1\%$).

am gleichen Individuum, d. h. zwei Regenerate oder ein Regenerat und eine entstehende Knospe oder Gonade am gleichen Stammstück sich einseitig oder gegenseitig in ihrer Ausbildung hemmen. SPIEGELMAN (1945) hat diese Erscheinung einer Konkurrenzwirkung zugeschrieben, ohne sich jedoch über deren Natur im Klaren zu sein.

Auf Grund der heute bekannten Tatsachen ist die Annahme berechtigt, dass zwei Regenerate am gleichen Stammstück um das

darin enthaltene Regenerationsmaterial, d. h. die I-Zellen konkurrieren. Es ist dies eine Vermutung, die sich noch nicht auf experimentelle Beweise stützen kann.

Herrn Prof. F. E. LEHMANN möchte ich an dieser Stelle für seine Anregungen und die Unterstützung, die er mir bei meiner Arbeit zuteil werden lässt, bestens danken.

SUMMARY

There is no doubt anymore that the interstitial or formative cells of regenerating Turbellarians and Hydroids migrate towards the cut-surface where they form the blastema. BARTH has shown that there is an axial-gradient of the rate of regeneration declining towards the proximal end of the Tubularian stem. Is there any relation between this gradient and the axial distribution of the formative cells ?

A new method of preparation enables us to determine the number of them in different axial levels of the body of *Hydra* and *Tubularia*. The results show clearly the existence of a gradient in the number of formative cells declining in proximal direction. Therefore it seems, that the rate of regeneration is closely correlated with the distribution of the present interstitial cells.

LITERATURVERZEICHNIS

1938. BARTH, L. G. *Quantitative studies of the factors governing the rate of regeneration in Tubularia*. (Biol. Bulletin 74, p. 155.)
1946. BRACHET, J. *Aspects biochimiques de la régénération*. (Experientia, Vol. 2, Nr. 2, p. 41.)
1942. BRIEN, P. *Etudes sur deux Hydroides gymnoblastiques, Cladonema radiatum (Duj.) et Clava squamata (O. F. Müller)*. (Académie R. de Belgique, Cl. des sc. Collection in-8°, t. XX, Fasc. 1, p. 3.)
1949. DUBOIS, F. *Contribution à l'étude de la migration des cellules de régénération chez les planaires dulcicoles*. (Bulletin biol. de la France et de la Belg., t. LXXXIII, 3^e trim. Fasc. 3, p. 213.)
1936. EVKLAHOVA, V. F. *Form-Building Migration of regenerative Material in Hydra*. (C. R. Ac. Sc. U.R.S.S., Doklady, Russie, 8, p. 369.)
1919. GOETSCH, W. *Neue Beobachtungen und Versuche an Hydra*. (Biol. Zentralbl. Bd. 39, Nr. 7, p. 289.)
1938. HYMAN, L. H. & CLAEVE, v. *Annotated Bibliography of the Scientific Publications of Prof. C. M. Child*. (Physiol. Zool., Vol. XI, Nr. 2, p. 105.)
1945. SPIEGELMAN, S. *Physiological competition as a regulatory Mechanism in morphogenesis* (Quarterly review of Biol., Vol. 20, Nr. 2, p. 121.)

1929. STRELIN, G. S. *Röntgenologische Untersuchungen an Hydren.*
(Archiv f. Entw. Mech. 115, p. 27.)
1929. ZAWARZIN, A. *Röntgenologische Untersuchungen an Hydren.*
(Archiv f. Entw. Mech. 115, p. 1.)
-

N^o 11. **F. E. Lehmann** und **H. R. Dettelbach.** — Histo-
statische Wirkungen von Aminoketonen auf die
Schwanzregeneration der *Xenopus*larve ¹.
(Mit 2 Textabbildungen.)

Aus der Abteilung für Zoophysiologie des Zoologischen Instituts der
Universität Bern.

1. CYTOKLASTISCHE UND HISTOSTATISCHE STOFFWIRKUNGEN
BEI DER EXPERIMENTELLEN HEMMUNG
VON REGENERATIONSVORGÄNGEN

Die Regeneration des amputierten Schwanzes der Kaulquappe von *Xenopus laevis* lässt sich mit verschiedenen Substanzen teilweise oder völlig hemmen. Die histologische und die statistische Analyse verschiedener Stoffwirkungen zeigt sehr deutlich (LEHMANN und BRETSCHER 1952), dass der Regenerationsprozess durch verschiedenartige Einwirkungen blockiert werden kann. Wie bei den meisten Formen gliedert sich der Regenerationsprozess auch bei *Xenopus* in drei gut unterscheidbare Phasen (s. u. a. LÜSCHER 1952):

1. *Die Phase der Aktivierung der Blastembildung*, die unmittelbar auf die Amputation folgt. Dabei entstehen Blasteme gewebsspezifischer embryonaler Zellen aus den Wundflächen der amputierten Organe, ohne dass zunächst Zellteilungen auftreten.

¹ Ausgeführt mit Unterstützung d. Eidg. Kommission zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung aus Arbeitsbeschaffungsmitteln des Bundes.

2. Nach 2—3 Tage setzt *das Wachstum der Blasteme* ein und damit erscheinen zahlreiche Mitosen, zunächst in den Geweben des Stumpfes und dann in den angrenzenden Blastemen.

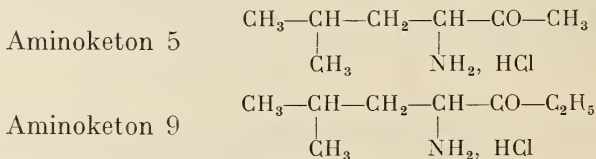
3. Vom 6.—10. Tag schliesslich *differenzieren sich* die regenerierenden Blasteme zu den *charakteristischen Gewebeformen* der Achsenorgane.

Eine weitgehende Hemmung der Regeneration kann nun durch chemische Beeinflussung nur einer der drei Hauptphasen herbeigeführt werden. Nach LÜSCHER (1946) trifft das Colchicin in erster Linie das Wachstum der Blasteme, indem hier die mitosebereiten Zellen in die Mitose getrieben werden, dann stehen bleiben und schliesslich zu Grunde gehen, ohne die Interphase erreicht zu haben. Colchicin hemmt also die Regeneration durch *cytoklastische Effekte* in der Wachstumsphase, während die erste Phase der Blastembildung und die letzte der Histogenese durch die Colchicinwirkung nicht wesentlich verändert wird.

Ganz anders wirken nach unseren Befunden gewisse Aminoketone (LEHMANN, BRETSCHER, KÜHNE, SORKIN, ERNE und ERLÉNMEYER 1950). Sie greifen in die erste Phase des Regenerationsprozesses, die Blastembildung, ein (LEHMANN und BRETSCHER 1952), ohne dass dadurch der Mitoseablauf wesentlich beeinflusst würde. Demnach handelt es sich hier in erster Linie um *histostatische Effekte*, d. h. um eine generelle Hemmung der Leistungen der beteiligten Zellverbände bei der Aktivierung. Im folgenden sei eine kurze Charakterisierung und Erörterung dieser Erscheinungen gegeben, die sich auf detaillierte Befunde des einen von uns stützt (Dissertation H. R. DETTELBACH).

2. DIE HEMMUNG DER BLASTEMAKTIVIERUNG DURCH AMINOKETONE.

Für die Experimente wurden zwei Aminoketone verwendet, die dem Leucin strukturanalog sind.



Aus diesen Körpern entstehen nach unseren Befunden (LEHMANN, WEBER und AEBI unveröff.) in wässriger Lösung die Verbindungen, die als die eigentlichen biologisch aktiven Körper anzusprechen sind. Die amputierten Larven kamen in Lösungen der Aminoketone, angemacht in destilliertem Wasser in einer Konzentration von 1: 16 000 und wurden dann nach einer Behandlungsdauer von 12, 24, 48, 72, 96 und 120 Stunden zugleich mit einigen unbehandelten Kontrolltieren fixiert, geschnitten und histologisch untersucht.

Die *Epidermis* spielt normalerweise beim Anlaufen der Regenerationsvorgänge eine wichtige Rolle. Schon 36 Stunden nach der Amputation zeigt sie Zeichen der Aktivierung. Sie wandelt sich aus einem sehr flachen Plattenepithel in ein hohes Zylinderepithel um, dessen plasmareiche Zellen 48—72 Stunden nach der Amputation grosse, vermutlich eiweissreiche (LEUCHTENBERGER und SCHRADER 1951) Kerne mit grossen Nucleolen, vermutlich beladen mit Ribonucleinsäure (BRACHET u. a.), bilden. Bei der Anhäufung dieser aktivierten Zellen spielt zunächst eine Zuwanderung von Zellen aus dem Stumpf eine Rolle, Mitosen sind anfänglich selten. Ferner darf aus entsprechenden Befunden an anderen Objekten geschlossen werden, dass von der Innenseite der aktivierten *Epidermis* intensive histo- (wohl vor allem proteo-) lytische Wirkungen ausgehen. Diese äussern sich auch bei unbehandelten *Xenopus*-larven im raschen Verschwinden von Bindegewebestrümmern, Zellresten und koaguliertem Blut aus dem Mesenchymraum unmittelbar unter der *Epidermis* der Regeneratsspitze. Insbesondere BROMLEY und ORECHOWITSCH haben für den regenerierenden Axolotlschwanz gezeigt, dass in den ersten drei Tagen nach der Amputation eine Protease, das Kathepsin, in der Regenerationszone stark zunimmt. Die Behandlung mit den Aminoketonen 5 oder 9 hemmt diese Aktivierung der *Epidermis* in den ersten drei Tagen sehr stark. Die Zuwanderung der Zellen zum *Epidermis*-blastem ist verlangsamt. Ein hohes Epithel mit plasmareichen Zellen bildet sich mit einer Verspätung von 24—36 Stunden. Ebenso vergrössert sich das Kernvolumen verspätet und die Bildung der Nucleolen ist stark gehemmt. Der enzymatische Abbau des Detritus im Mesenchymraum geht nur zögernd vor sich. Somit sind alle Prozesse, die auf aktivierte Proteinbildung hindeuten (Vergrösserung der Nucleolen und Volumenzuwachs des Plasmas wie

der Kerne) stark gehemmt. Auch die Aktivität der Proteasen, die aus dem Tempo des Abbaues der Gewebetrümmer ersehen werden kann, ist gegenüber der Norm herabgesetzt. Damit wird deutlich, worin der histostatische Effekt der Aminoketone auf die Epidermis besteht. Reduzierte migratorische Aktivität (die ev. auch auf besonderen proteolytischen Leistungen der Zelle beruht) und

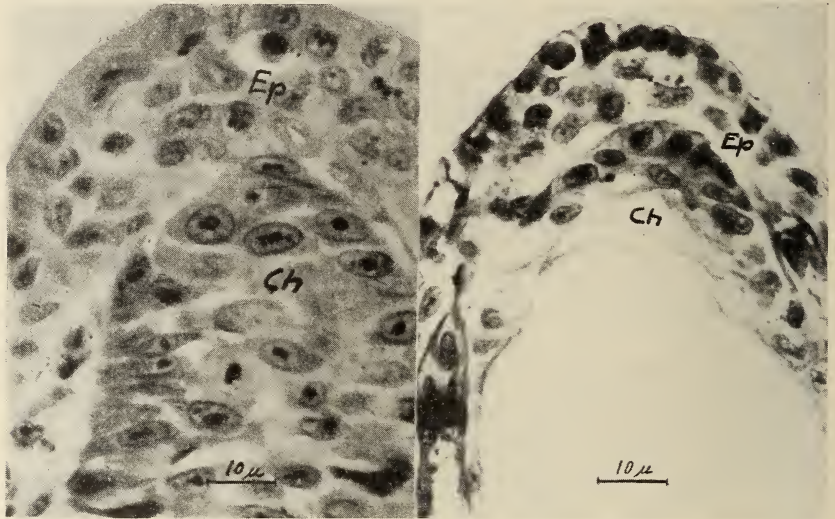


ABB. 1.

Längsschnitte durch 48 stündige Regenerationsblasteme von *Xenopus* Schwänzen. Vergr. 1000 \times . a) Unbehandelte Kontrolle mit grossen Kernen und Nucleolen im Chordablastem (Ch). Dicke Epidermis (Ep); b) Mit E₉ behandelte Keim, kleines zellarmes Blastem auf der Chordaspitze (Ch). Dünnes Epidermisblastem (Ep).

gehemmte Aktivierung des Proteinstoffwechsels. Durch diese Hemmung wird der Aufbau eines Epidermisblastems von normaler Grösse verhindert.

In analoger Weise wie die Epidermis reagiert auch die *Chorda* auf die Behandlung mit Aminoketonen. An der Amputationsstelle der Chorda der Kontrollen werden die Zellen der Chordascheide aktiviert. 36 Stunden nach der Amputation ist das abgeschnittene Chordaende durch eine kleine Blastemkappe zugewanderter Scheidenzellen bedeckt. Das Blastem nimmt in den folgenden Tagen an

Masse zu; das Zytoplasma ist stark basophil, die voluminösen Kerne besitzen grosse, stark basophile Nucleoli. Vom 6.—10. Tage erfolgt das Auswachsen des Regenerates, verbunden mit der histologischen Differenzierung des Chordagewebes. Die Aktivierung der Chordazellen wird durch die Einwirkung der Aminoketone ebenfalls

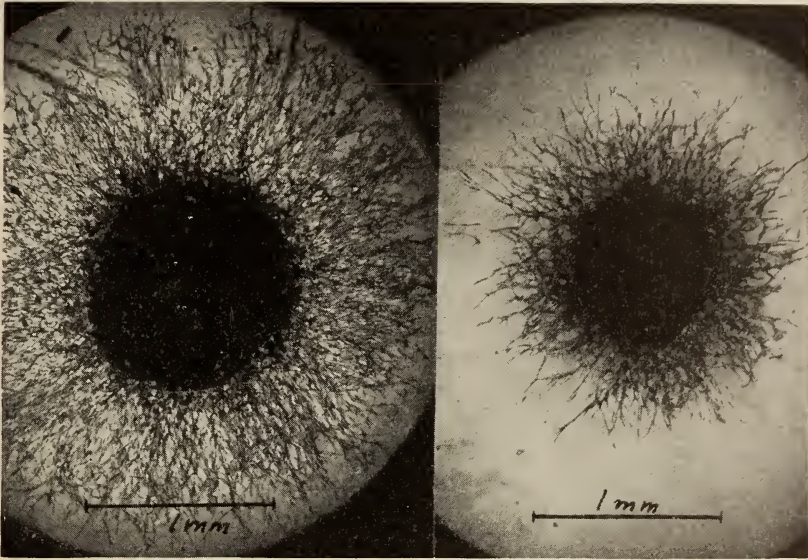


ABB. 2.

Kulturen von Hühnerherzfibroblasten 48 Stunden nach Auspflanzung.
 a) Unbehandelte Kontrolle; b) Kultur, der E_0 in 1:750 zugesetzt worden war. Starke Hemmung der Zellwanderung.

sehr stark gehemmt. Die Aktivierung und Zuwanderung der Chordazellen ist 36—48 Stunden nach der Amputation sehr gering. Das gebildete Blastem ist klein, die Kerne besitzen, wenn überhaupt kleinere Nucleoli und ein kleineres Volumen.

Da das Einsetzen des Wachstums und der Differenzierung selbst bei den behandelten Keimen kaum verzögert wird, so können sich diese Vorgänge nur an einer wesentlich zu kleinen Anlage abspielen. Dementsprechend wird das gebildete Regenerat zu klein oder es ist überhaupt nicht im Stande auszuwachsen, da das Blastem die erforderliche Minimalgrösse nicht erreicht hat.

3. DIE PHASENSPEZIFISCHE BEEINFLUSSUNG DER REGENERATION.

Das Beispiel der Aminoketone zeigt deutlich, dass diese Stoffe in erster Linie die Phase der Blastembildung treffen, während die mitotische Periode ebenso wie die Histogenese kaum verändert sind. Es scheint, als ob wichtige enzymatische Systeme, die bei der Aktivierung des Proteinstoffwechsels in der Epidermis wie in der Chorda beteiligt sind, selektiv blockiert würden. Diese Systeme sind in den späteren Phasen nicht mehr so aktiv oder zum mindesten nicht mehr so empfindlich. Hervorgehoben sei auch die Hemmung der migratorischen Aktivität. Denn diese wird durch die Aminoketone nicht nur bei der Regeneration sondern bei besonders gut wachsenden Hühnerherzfibroblasten betroffen, kaum aber bei langsam wachsenden¹. Merkwürdigerweise wird durch stärkere Konzentrationen nur die Auswanderung von Zellen nicht aber ihre mitotische Aktivität gehemmt (Näheres s. DETTELBACH). Dieser Umstand verdient besondere Beachtung, denn die migratorische Aktivität spielt wohl ganz allgemein (so auch bei der Regeneration wirbelloser Tiere, wie *Hydrozoen* oder *Planarien*) beim Zustandekommen des Regenerationsblastems eine wesentliche Rolle. Es sollte geprüft werden, wie weit die Zellen bei der Lösung aus ihrer bisherigen Ruhelage und bei der Wanderung zum neuen Ort besonderer enzymatischer Einwirkungen auf Proteidgallerten bedürfen, um sich einen Weg zu bahnen.

Die anschliessende Zellvermehrungsphase im Blastem kann nicht mehr durch Aminoketone, sondern vor allem durch die cyto-klastische Wirkung des Colchicins getroffen werden, während die migratorische Periode durch das Colchicin nachweislich nicht geschädigt wird (LÜSCHER).

Aufschlussreich ist ferner der Umstand, dass die Phase unmittelbar vor der Histogenese der Regenerationsblasteme bei *Xenopus* durch Chinoxalinderivate selektiv gehemmt wird (LEHMANN und BRETSCHER 1952). Das geht aus der phasenspezifischen Empfindlichkeit gegenüber der unterbrochenen Behandlung hervor. Ferner aus den histologischen Befunden, die wahrscheinlich machen, dass zahlreiche differenzierungsbereite Zellen der Blasteme kurz vor

¹ Die Versuche wurden von Prof. E. Hintzsche für uns am Kocher-Institut ausgeführt. Wir danken ihm sehr für seine bereitwillige Mitarbeit.

der Histogenese in der Ruhephase zu Grunde gehen, während die ablaufenden Mitosen ein völlig normales Bild zeigen. Es scheinen also in dieser Phase wieder andere biochemische Mechanismen im Vordergrund zu stehen, die wohl auf gewisse Chinoxaline, nicht aber auf Colchicin und nur wenig auf Aminoketone ansprechen.

Somit lassen unsere Befunde in ihrer Gesamtheit vermuten, dass bei den Regenerationsvorgängen die verschiedenen, morphogenetisch unterscheidbaren Phasen sich durch verschiedenartige metabolische Aktivitäten auszeichnen, die in mehr oder weniger selektiver Weise auf bestimmte chemische Einwirkungen reagieren können.

LITERATUR

1934. BROMLEY, N. W. & ORECHOWITSCH, W. N.: *Ueber die Proteolyse in den regenerierenden Geweben*. Biochem. Z. 272, 324.
1952. DETTELBACH, H. R. *Histostatic und Cytostatic effects of some Aminoketones upon tail regeneration in Xenopus larvae*. Inaug. Diss. Bern (im Druck).
1950. LEHMANN, F. E., BRETSCHER, A., KÜHNE, H., SORKIN, E., ERNE, M. & ERLNMEYER, H.: *Ueber die chemischen und biologischen Eigenschaften einiger α -Aminoketone*. Helv. Chim. Acta 33, 1217.
1952. LEHMANN, F. E. & BRETSCHER, A.: *Wirkungsanalyse regenerationshemmender Stoffe mit Hilfe statistischer Methoden*. Helv. Physiol. Acta. 10, 20.
1951. LEUCHTENBERGER, C. & SCHRADER, F.: *Relationship between nuclear volumes, amount of intranuclear proteins and desoxyribonucleic acid in various rat cells*. Biol. Bull. 101, 95.
- 1946a. LÜSCHER, M.: *Die Hemmung der Regeneration durch Colchicin beim Schwanz der Xenopus-Larve und ihre entwicklungsphysiologische Wirkungsanalyse*. Helv. Physiol. Acta. 4, 465.
- 1946b. — *Die Wirkung des Colchicins auf die an der Regeneration beteiligten Gewebe im Schwanz der Xenopus-Larve*. Rev. Suisse Zool. 53, 683.
1952. — *Die Ursachen der tierischen Regeneration*. Exper. 8, 80.
-

N° 12. **H. Faes**, Lausanne. — Les Lucioles du Parc Bourget de Lausanne.

A la Société vaudoise des sciences naturelles, en 1941, à la réunion de la Société helvétique des sciences naturelles à Sils, en 1944, à la Société vaudoise des sciences naturelles, en 1949, nous avons fait connaître la réussite de notre introduction, avec mon collaborateur P. BOVEY, de la Luciole italienne (*Luciola italica*) dans la réserve naturelle, dite Parc Bourget, sise au bord du lac, près de Lausanne.

Nous rappelons que l'insecte, importé du Tessin, de la région de Locarno, fut déposé en quelques exemplaires mâles et femelles dans une prairie assez marécageuse au bord même de l'étang du parc Bourget, au mois de juin 1940. Dès lors la luciole a supporté jusqu'à aujourd'hui des conditions climatiques fort diverses, en particulier les hivers très rigoureux de 1940-41 et surtout de 1941-42 sans en souffrir aucunement. Bien au contraire, leur nombre va sans cesse en augmentant, à la plus grande joie des nombreux spectateurs qui accourent en automobiles, motocyclettes, bicyclettes et à pied pour admirer durant tout le mois de juin la danse féerique des lucioles dans le cadre enchanteur du parc Bourget.

L'introduction si réussie de la luciole du Tessin aux environs de Lausanne et son adaptation parfaite aux conditions de ce nouveau milieu démontrent donc que le climat n'était pas en cause, l'insecte pénétrant du reste à 1000 mètres d'altitude dans les vallées au sud du Gothard. Il est probable que seule la haute altitude des cols alpins a rendu impossible le passage des femelles de la luciole. En tout état de cause, l'établissement de la luciole italienne aux portes de Lausanne est la première pénétration de cet insecte au nord de la chaîne des Alpes.

A Lausanne, la durée du vol dépend des conditions climatiques des trois mois: mai, juin et juillet. Si le mois de mai est beau et chaud, le vol peut commencer dès le milieu du mois. Le mois de juin reste en général le mois des lucioles, qui volent en très grand nombre dans les soirées calmes et chaudes. Mais des retours du froid durant le mois de juin peuvent prolonger le vol de l'insecte jusqu'à la mi-juillet.

La surface occupée actuellement par la luciole autour du point d'implantation est d'une étendue assez considérable mais difficile à préciser, car les vents dominants durant le vol chassent les insectes dans diverses directions, tantôt vers l'est, par vent du sud-ouest, tantôt vers le sud, par vent du nord (bise). Il sera fort intéressant d'étudier par la suite la progression de la luciole dans les diverses directions.

La nourriture des larves de la luciole est discutée. D'aucuns, par analogie avec le genre de vie des Lampyres (vers luisants), estiment que la larve doit être carnivore. Nous sommes d'un avis contraire, considérant le nombre extraordinairement élevé des lucioles dans les régions où elles vivent. En règle générale, la nourriture étant toujours plus abondante à destination des herbivores qu'à destination des carnivores, nous croyons que les larves des lucioles doivent être herbivores. Le ver luisant, carnivore, est infiniment moins répandu.

Nous serions très heureux, s'il en existe, de prendre connaissance de travaux concernant la nourriture des larves de lucioles. Jusqu'à présent nos recherches à cet égard ont été vaines.

N^o 13. **S. Rosin**, Bern. — Veränderungen des Borstenmusters bei der Mutante Pearl von *Drosophila melanogaster*. (Mit 3 Textabbildung.)

Zoologisches Institut der Universität Bern ¹.

Für die Schuppen der Schmetterlinge sind durch Henke, Kühn und Mitarbeiter ² eingehende Analysen der musterbildenden Faktoren vorgenommen worden: Das Muster der Schuppentypen konnte auf eine Reihe von differenziellen Teilungen zurückgeführt werden.

¹ Ausgeführt mit Hilfe der Stiftung zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung an der bernischen Hochschule. Ich hatte Gelegenheit, für kurze Zeit bei Herrn Prof. C. STERN in Paris zu arbeiten. Für die Anregung zu dieser Untersuchung und für seine wertvollen Ratschläge möchte ich ihm herzlich danken.

² KÜHN 1949. Naturforsch. und Med. in Deutschland 1939-1946. 53. Biologie II.

Die Grössentypen entsprechen dabei verschiedenen Polyploidiegraden der schuppenbildenden Zellen. Entgegen dieser an die einzelnen Zellen gebundenen Musterbildung geschieht die Determination der Querbindenzeichnung durch überzellige Vorgänge, durch Determinationsfelder, die sich auf dem Flügel ausbreiten. Die Borsten der Fliegen, die sich in ähnlicher Weise wie die Schmetterlingsschuppen entwickeln, zeigen ebenfalls ein hoch differenziertes Muster. Sie nehmen ganz bestimmte Standorte ein und weisen für jeden Standort eine typische Länge auf. In der vorliegenden Arbeit ist die Frage nach den die Musterbildung der Thoracalborsten bestimmenden Faktoren bei *Drosophila* gestellt worden. Es handelt sich im Besonderen um die Analyse des Dorsozentralfeldes bei der Mutante Pearl (ROSIN 51)³. Diese Mutante ist für solche Untersuchungen gut geeignet, weil sie neben den typischen Veränderungen am Flügel häufig ein gestörtes Borstenmuster zeigt: Bestimmte Borsten können

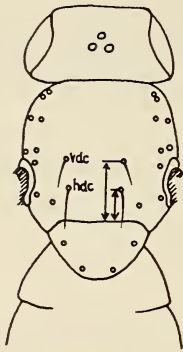


ABB. 1.

Standorte der Thoracalborsten bei *Drosophila*. vdc = vordere Dorsozentralborsten; hdc = hintere Dorsozentralborsten. Die Pfeile geben die gemessenen Abstände vom Skutellum an.

fehlen oder in ihrer Lage oder Länge verändert sein. Neben Individuen mit abgeändertem Borstenmuster können aber auch immer wieder ganz normale Typen auftreten. Diese Erscheinung, zusammen mit der Feststellung, dass in den Imaginalscheiben dieser Mutante ein teilweiser Zellerfall auftritt, lässt vermuten, dass die Hauptwirkung von Pearl auf die musterbildenden Faktoren nicht allgemeiner Art ist, sondern, dass verschiedenartige, wechselnde Defekte entstehen. Es ist denkbar, dass die Defekte die Einzelborste betreffen. Sie können aber auch ein etwa vorhandenes Feld verkleinern, verschieben oder zertrennen. Es müssen dann bestimmte Störungstypen auftreten, die auf die Wirkung bestimmter musterbildender Faktoren schließen lassen. Wenn z. B. beide Dorsozentralborsten oft in der gleichen gesetzmässigen Weise verschoben sind, dann zeigt das,

dass der Störungsprozess hier nicht an der Einzelborste angreift, sondern an einem übergeordneten System, am Borstenfeld.

³ Rev. Suisse Zool. 54.

Methode. Zur Lage- und Längenbestimmung der Dorsozentralborsten (Abb. 1), auf die sich die vorliegende Untersuchung beschränkt, wurden die Fliegen in etwa 1,5 mm tiefe, mit Agar ausgegossene Objekt-

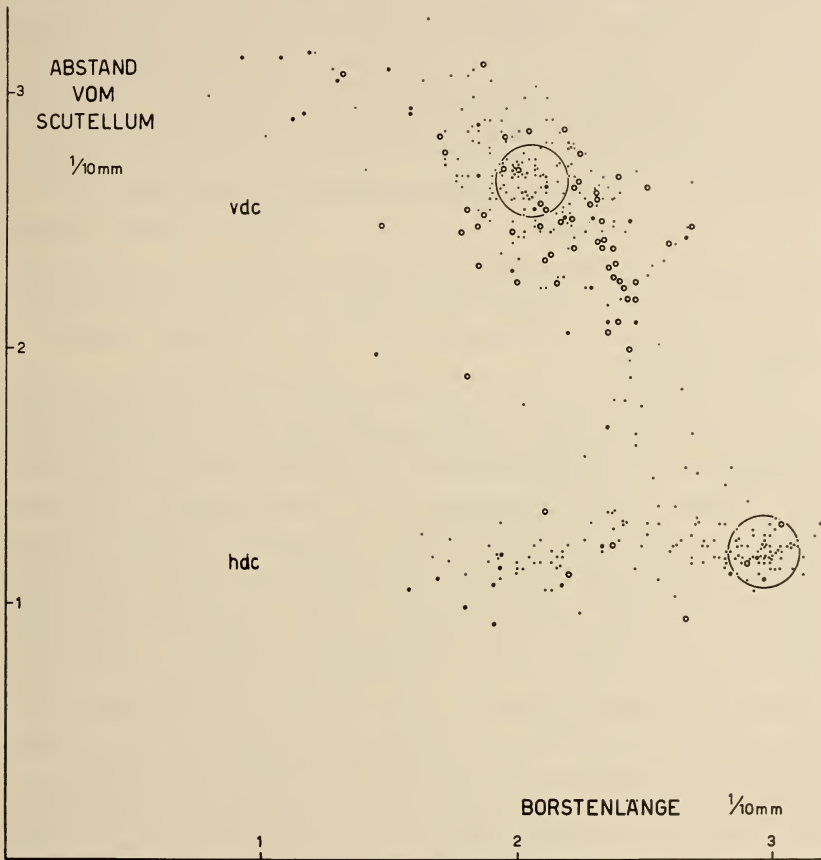


ABB. 2.

Längen und Abstände vom Skutellum der gemessenen Dorsozentralborsten bei Pl/Cy ♀. Kleine Punkte: 2 Borsten auf der betreffenden Thoraxseite. Grosse Punkte: 3 Borsten auf der gleichen Thoraxseite. Kreise: Einzelborsten. Die grossen Kreise geben die Häufungszentren (Normallage) für die vorderen und hinteren Dorsozentralborsten (vdc, hdc).

kammern gelegt und mit einem Deckglas so gepresst, dass der zu messende Bereich flach anlag. Durch eine Mikroprojektionseinrichtung mit sehr heller Lichtquelle wurde ein 228 fach vergrössertes Bild entworfen, gezeichnet und dann ausgemessen. Zur Lagebestimmung der Borsten diente der Abstand von der Scutellargrube. Seitliche Verschiebungen

waren nicht auffällig und wurden nicht erfasst. Bei der Längenbestimmung blieb die Krümmung unberücksichtigt. Das hier ausgewertete Material umfasst 119 Pl/Cy — Weibchen.

Beziehung zwischen Länge und Standort der Dorsozentralborsten.

Neben 160 Thoraxhälften mit 2 Borsten (Zweier) sind deren 59 mit nur einer Borste (Einer) und 11 mit 3 Borsten (Dreier) ausgemessen worden. Abb. 2 zeigt die Grösse aller Borsten in Abhängigkeit von ihrer Lage, nach diesen drei Gruppen gesondert.

Für die Thoraxhälften mit 2 Borsten (kleine Punkte) zeigen sich deutlich zwei Häufungszentren (grosse Kreise), die als Normal-lage der vorderen (vdc) und hinteren (hdc) Dorsozentralborsten für die Weibchen des untersuchten Pl/Cy — Stammes angesehen werden können ¹.

Die in ihrer Grösse und Lage veränderten Borsten zeigen trotz grosser Streuung einige Gesetzmässigkeiten: Beträchtliche Verschiebungen vor den Standort der vdc sind selten; sie gehen mit einer starken Grössenreduktion einher; diese ist nach vorne stark progressiv. Im Bereich der vdc ist eine grosse Streuung in Lage und Länge wahrzunehmen. Im Zwischenbereich liegen nur wenige Borsten. Ihre Länge ist intermediär. Eine Grössenzunahme nach hinten ist im Allgemeinen vorhanden, aber möglicherweise nicht linear ². Am Standort der hdc ist offenbar nur eine geringe Lagevariabilität möglich. Dagegen ist die Streuung in der Länge sehr stark. Die Grössenänderung ist jedoch nicht kontinuierlich, sondern gestuft. Es sind hier, allerdings nur undeutlich, drei Gruppen zu erkennen. Hier liegen wahrscheinlich verschiedene Polytaeniestufen vor ³, die den Polyploidiestufen bei Schmetterlingsschuppen ⁴ entsprechen. Dasselbe gilt wahrscheinlich für die vdc, wird hier aber

¹ Gegenüber 19+/Cy — Kontrollen sind diese Zentren allerdings wenig aber gesichert verschoben. Die „ungestörten“ Pl/Cy haben etwas kleinere, nach vorne verschobene Dorsozentralborsten. (Tabelle 1.) Dies kann als Ausdruck eines allgemeinen Entwicklungseffektes des Pl-Gens aufgefasst werden.

² SALLY WALKER hat in ihrer Arbeit „Some quantitative observations on bristles and bristle pattern in *Drosophila melanogaster*“ (unpubl. Masters thesis. University of Rochester, Rochester, N.Y.) für die Mutante Dichaete herausgefunden, dass Einzelborsten umso grösser sind, je näher sie beim Skutellum stehen.

³ G. WAGNER hat für *Calliphora* eine Borstenbildungszelle abgebildet, deren Kern ähnlich wie bei Speicheldrüsen Riesenchromosomen aufweist. Z. Naturforsch. 6b. 1951.

⁴ HENKE und MERTZ. Biol. Zentralbl. 61. 1941.

wegen der geringen Zahl der abweichenden Grössentypen und durch die grosse Streuung stark verdeckt. Ob die Borstengrösse bei gleichem Polytaeniegrad mit der Lage variiert, kann erst an einem grösseren und vor allem homogeneren Material geprüft werden. Es ist also vorerst noch unbestimmt, ob vdc und hdc zum Beispiel den gleichen Polytaeniegrad aufweisen, oder ob die vdc etwa der Gruppe der stark reduzierten hdc im Kernbau entsprechen.

Die Einer sowie die Dreier fügen sich in ihrer gegenseitigen Beziehung von Länge und Standort grösstenteils in das Verteilungsbild der Zweier.

Beziehungen zwischen vorderer und hinterer Dorsozentralborste.

NEEL¹ hat für verschiedene Mutanten mit Extraborsten ebenfalls die Dorsozentralregion untersucht und gefunden, dass die grössten Borsten immer in der Nähe der vdc- und hdc-Standorte vorkommen. Die Zusatzborsten nehmen bevorzugte Stellen ein. Für die Analyse des normalen Borstenfeldes haben PI-Fliegen gegenüber den Mutanten mit Extraborsten den Vorteil, trotz Veränderungen in Lage und Grösse häufig die Normalborstenzahl zu besitzen. Für die Zweier sind die hdc in verschiedene Gruppen aufteilbar. Es stellt sich nun die Frage, ob die entsprechenden vdc innerhalb des wenig differenzierten Punktschwarmes ebenfalls gesonderte Gruppen bilden. Wären diese vdc gleichmässig über ihr Areal verteilt, so variierten die Borsten unabhängig voneinander. Abb. 3 zeigt, dass dies nicht zutrifft. Die Gruppen der hinteren Borsten sind wie folgt gewählt worden: 1) normal, 2) mässig verkleinert, 3) stark verkleinert, 4) nach vorne verschoben bis zur Mitte zwischen den Normalstandorten, 5) weiter nach vorne verschoben. Zu diesen fünf Gruppen wurden die Mittelwerte der zugehörigen vorderen Borsten eingetragen. Die zusammengehörigen Werte sind miteinander verbunden. Diese Auswertungsart lässt deutlich erkennen, dass auch die scheinbar homogen variierenden vdc in verschiedene Gruppen zerfallen, deren Streuungsbereiche sich allerdings stark überschneiden. Die beiden Dorsozentralborsten sind in Lage und Grösse also voneinander abhängig. Die statistische Ueberprüfung der Zahlen, die in Tabelle 1 zusammengestellt sind, ergibt ferner folgende interessante Punkte:

¹ Genetics 25, 1940.

1. Die Gruppen 1—3 der hdc haben geringe aber gesicherte Standortsdifferenzen. Gruppe 2 liegt etwas nach vorne, Gruppe 3

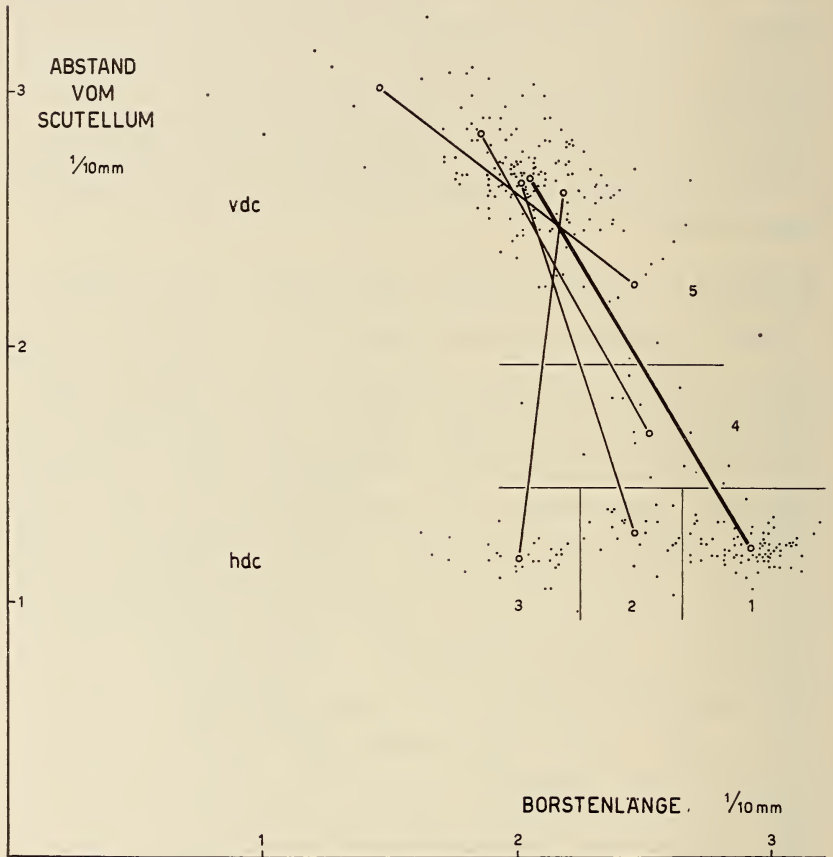


ABB. 3.

Wie Abb. 2 jedoch nur Fälle mit 2 Borsten auf einer Thoraxseite. Die hinteren der beiden Borsten wurden je nach Standort und Grösse in 5 Gruppen eingeteilt. Die Mittelwerte dieser Gruppen sind mit den Mittelwerten der zugehörigen vorderen Borsten verbunden. Vergl. Tab. 1.

etwas nach hinten verschoben. Die zugehörigen vdc zeigen keine wesentlichen Lageveränderungen. Bei normaler Lage der vdc bewirkt also schon eine kleine Vorverschiebung der hdc oft eine Verkleinerung der Borste (Gruppe 2). Liegt die hdc aber nur wenig weiter hinten als normal, so kann die Verkleinerung sehr beträchtlich

sein (Gruppe 3). Das für die Grössenrealisation verantwortliche System fällt offenbar vom Normalstandort der hdc nach hinten sehr steil ab und erreicht bald die Realisationsgrenze. Auch vor den vdc ist ein plötzlicher Abfall der Borstenlänge festzustellen.

Tabelle 1.

Gruppe	Vordere Dorsozentralborsten			Hintere Dorsozentralborsten		
	M	s ²	N	M	s ²	N
	Abstand vom Skutellum					
1	60,56	9,55	80	27,71	1,33	80
2	60,22	13,22	23	29,00	4,36	23
3	59,35	14,15	31	26,68	2,63	31
4	64,57	6,10	15	37,93	10,21	15
5	68,64	12,56	11	51,18	12,86	11
+/Cy ♀	57,59	4,16	38	26,50	0,78	38
	Borstenlänge					
1	46,68	8,36	80	66,44	8,07	80
2	45,91	14,49	23	56,02	6,26	23
3	49,71	22,25	31	45,64	13,60	31
4	42,30	15,46	15	57,30	23,60	15
5	33,32	64,66	11	55,91	12,39	11
+/Cy ♀	49,11	7,85	37	69,21	9,94	38

M = Mittelwert in mm (228 fach); s² = Streuung; N = Zahl der Borsten.

2. Die Differenz zwischen vdc und hdc nimmt bei Verschiebung von vorne nach hinten ständig zu (5—4—1, 2—3), oder: die hintere Borste steht in einem bestimmten Abstand von der vorderen Borste. Dieser ist umso grösser, je weiter hinten die vordere Borste steht ¹.

Aus diesen beiden Regeln erklärt sich zwanglos das Auftreten der vorderen Einzelborsten sowie deren Lage und Grösse. Diese können als Fortsetzung der Gruppen 5—4—2—3 aufgefasst werden. Sie liegen weiter hinten als die vdc von Gruppe 3. Die zugehörigen hintern Borsten würden aber schon ausserhalb des Realisationsbereiches stehen und können deshalb gar nicht ent-

¹ S. WALKER (siehe Anmerkung 1) Seite 2) beschreibt für Dichaete das gleiche Ergebnis wie folgt: Die Borsten sind umso grösser, je grösser die Distanz zwischen ihnen ist. Nach der vorliegenden Darstellung würde die Aussage so lauten: Je grösser die Distanz zwischen den Borsten ist, desto weiter hinten liegen sie; und je weiter hinten sie liegen, desto grösser sind sie.

stehen. Bei den Dreiern entsprechen die beiden vordern Borsten in Lage und Grösse etwa den beiden Borsten der Gruppe 5 (Abb. 2 und 3). Die hinterste liegt weiter hinten als die hde der Gruppe 3. Bei extremer Vorverlagerung der vordersten Borste scheint somit bei etwas verkleinerten Abständen noch gerade eine dritte Borste in den Realisationsbereich fallen zu können.

Zusammenfassung.

Die Grössen-Standortanalyse lässt für die Länge und Lage der Dorsozentralborsten bei der Mutante Pearl drei bestimmende Faktoren erkennen.

1. Für die beiden Dorsozentralborsten zusammen existiert ein begrenztes Realisationsfeld. Die Lage der Borste in diesem Feld bedingt ihre Länge.

2. Die beiden Dorsozentralborsten sind in ihrer Lage voneinander abhängig. Ihr gegenseitiger Abstand ist umso grösser, je weiter hinten sie liegen.

3. Die Längenrealisation ist gestuft, wahrscheinlich im Zusammenhang mit der Ausbildung verschiedener Polytaeniegrade.

N^o 14. **R. Weber**, Bern. — Elektronenmikroskopische Untersuchungen an Leberzellen von *Xenopus laevis* Daud.¹. (Mit 5 Textabbildungen).

Aus der Abteilung für Zoophysiologie des Zoologischen Instituts der Universität Bern.

1. P r o b l e m s t e l l u n g .

Es gilt heute als gesichert, dass im Cytoplasma tierischer Zellen Partikel von verschiedener Grösse mit spezifischer chemischer Zusammensetzung vorkommen (Abb. 1). Ausgehend von Zell-

¹ Ausgeführt mit Unterstützung der Eidgen. Kommission zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung aus Arbeitsbeschaffungsmitteln des Bundes.

homogenaten lassen sich mit Hilfe der fraktionierten Zentrifugation in geeigneten Medien zwei Sorten von Partikeln isolieren:

a) **Mitochondrien** („grosse Partikelchen“), schon lange bekannt aus der klassischen Cytologie als sehr labile Zellorganellen von wechselnder Form, sedimentieren in isotonischer Elektrolytlösung als Kügelchen mit einem Durchmesser von $0,5-2 \mu$. In $0,8 \text{ m}$ Saccharose bleibt die charakteristische Form fadenförmiger Mitochondrien erhalten (HOGBOOM & al. 1948). An ihrem Aufbau überwiegen komplizierte Fermentsysteme, besonders solche der biologischen Oxydation (WARBURG-KEILIN-System, Fermente des Citronensäurecyklus). Charakteristisch ist ferner ihr geringer Gehalt an Ribonucleotiden ($\sim 1\%$) (LANG 1951).

b) **Mikrosomen** („submikroskopische Partikelchen“) mit einem Durchmesser von $0,08-0,15 \mu$ sind im Ultramikroskop sichtbar als kleine Kügelchen mit aktiver BROWN'scher Bewegung. Verschiedene Befunde sprechen für ihre Identität mit der stark basophilen „Chromidialsubstanz“, welche bei geeigneter Färbung im Cytoplasma lichtmikroskopisch zu sehen ist (BRENNER 1947). Jedenfalls handelt es sich dabei um sehr RNS-reiche Partikel mit geringem Fermentanteil, der sich nach den bisherigen Befunden aus Cytochrom C, Cytochrom-C-Reduktase, Katalase, Arginase, Esterase, Lipase sowie aus verschiedenen Phosphatasen zusammensetzt (LANG, l. c.).

Die funktionelle Bedeutung der Mitochondrien für die Zelle als Träger energieliefernder Oxydationsreaktionen ergibt sich aus deren chemischen Zusammensetzung; sie konnte ausserdem im Experiment teilweise klargestellt werden. Die Mikrosomen sollen in einer noch nicht aufgeklärten Weise an der Proteinsynthese der Zelle beteiligt sein (BRACHET 1950). Mitochondrien und Mikrosomen treten gehäuft auf in physiologisch aktiven Zellen, was

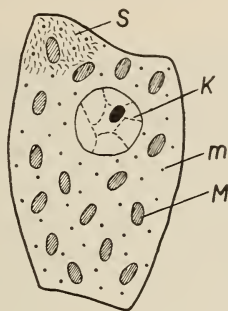


ABB. 1.

Schema einer Leberzelle.

Mit den „generellen Strukturen“: Kern (K), Mitochondrien (M) und Mikrosomen (m) sowie den Strukturproteinen (S).
Verändert nach de ROBERTIS & al. (1948).

darauf hindeutet, dass Cytoplasmapartikel Träger wichtiger Zellfunktionen darstellen.

Wir haben mit der systematischen Untersuchung der Leberzelle von *Xenopus laevis* Daud. begonnen, wobei uns zunächst die Frage nach dem Vorkommen von Mitochondrien und Mikrosomen im Cytoplasma interessierte. Aus der elektronenmikroskopischen Analyse ultrafeiner Schnitte¹, für deren Herstellung wir das Verfahren von DANON & KELLENBERGER (1950) dem Material entsprechend abänderten, suchten wir Aufschluss über die Verteilung dieser geformten Elemente des Cytoplasmas zu erhalten. Ausserdem untersuchten wir das gleiche Gewebe unfixiert im Phasenkontrast- und Dunkelfeldmikroskop; denn nur aus dem umfassenden Vergleich aller Befunde lässt sich mit einiger Sicherheit auf die relative Übereinstimmung der EM-Bilder mit der vital vorliegenden Struktur schliessen.

2. Befunde.

Bisher erhielten wir aus einem umfangreichen Untersuchungsmaterial nur nach Fixierung mit OsO_4 , Formol und einigen K-bichromat enthaltenden Gemischen (z. B. ALTMANN, REGAUD, MAXIMOW) ultra-feine Schnitte von ca. $0,1 \mu$ Dicke, die sich bei elektronenmikroskopischer Beobachtung² als brauchbar erwiesen (Abb. 2).

Dass die Strukturäquivalenz auch technisch vollendeter Schnitte in jedem Falle kritisch zu erwägen ist, möchten wir im folgenden Vergleich von verschieden fixierten Leberzellen zeigen. Bei Fixierung mit OsO_4 wie auch mit einem Gemisch von diesem, zusammen mit K-bichromat, Sublimat und Formol, treten zwar die Mitochondrien stets deutlich hervor, besonders zahlreich in der Umgebung von Gallenkapillaren oder an der Peripherie der Zellen (Abb. 3, 4A).

Das Cytoplasma dagegen wird bei OsO_4 -Behandlung in derart kleinen Partikeln ausgefällt, dass selbst im EM keine submikro-

¹ Zum Schneiden des Materials wurde das bei TRÜB-TÄUBER nach den Angaben von DANON & KELLENBERGER (l. c.) gebaute Spezialmikrotom verwendet. Fr. N. PFENNINGER sei an dieser Stelle für ihre Mithilfe bestens gedankt.

² Alle EM-Bilder wurden aufgenommen mit dem TRÜB-TÄUBER Elektronenmikroskop der Abt. für Elektronenmikroskopie des Chem. Inst. der Univ. Bern.

skopische Ordnung der Teilchen zu erkennen ist. Einzig in der Umgebung der Mitochondrien findet man eine Anhäufung osmophilen Materials. Das Fehlen der RNS-reichen Mikrosomen, deren Existenz durch Isolierung aus Amphibien- wie auch aus Säugerleber nachgewiesen werden konnte, legt den Verdacht nahe, dass OsO_4 allein die genannten Partikel nicht vollkommen stabilisiert.

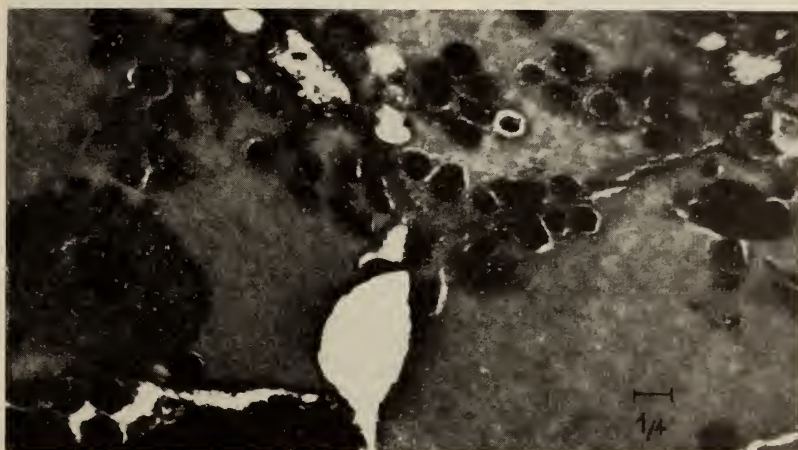


ABB. 2.

Leberschnitt von Xenopus, ca. 0,1 μ dick.

Fix. OsO_4 2%. Aufnahme 3000:1, nachvergrössert auf 5000:1. Man beachte den Kern wie auch die Anordnung der Mitochondrien um die Gallenkapillaren und entlang der Zellgrenzen.

Die Anwendung eines Fixiergemisches mit stark eiweissfällenden Stoffen, wie z. B. K-bichromat-Sublimat-Formol, in Verbindung mit der fettstabilisierenden OsO_4 (Gemisch nach MAXIMOW) ergibt nun im Cytoplasma ein dreidimensionales Netzwerk, das neben fibrillären Elementen, „Leptonen“ im Sinne von BRETSCHNEIDER (1951), charakteristische Granula von ca. 0,1 μ Durchmesser enthält. Unsere Bilder lassen auf eine ungleiche Verteilung dieser Partikel im Cytoplasma schliessen. Sie erscheinen in der Umgebung von Speichervakuolen gehäuft, während ihre topographische Beziehung zu den Mitochondrien noch nicht völlig abgeklärt ist (Abb. 4B).

Untersucht man nun frische Leberzellen in isotonomischer Lösung geeigneter Elektrolyte (KCl, CaCl_2) oder Mannit, so findet man im Dunkelfeld neben den hellaufleuchtenden Mitochondrien auch kleinere Partikel in grosser Zahl. An MAXIMOW-fixierten Schnitten resultieren bei Toluidinblau-Färbung basophile Zonen im Bereiche der Mitochondrien und zugleich auch eine

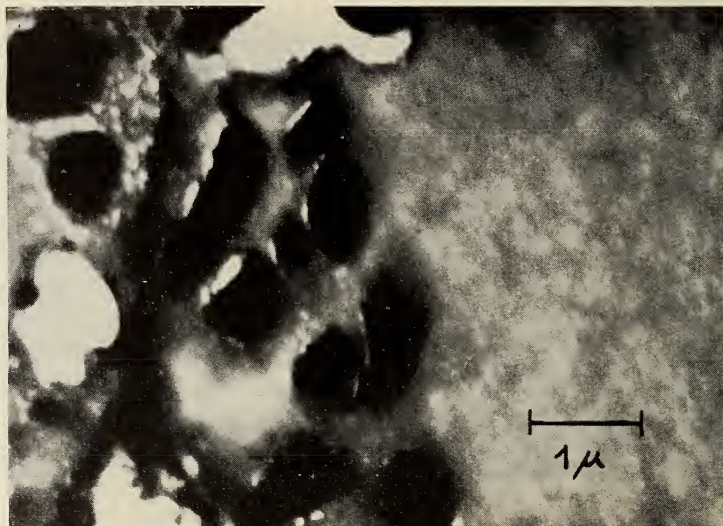


ABB. 3.

Leberschnitt von Xenopus, ca. 0,1 μ dick.

Fix. OsO_4 2%. Aufnahme 3000:1 nachvergrössert auf 15000:1. Links eine Gruppe von Mitochondrien und rechts das strukturlose Cytoplasma.

diffuse Anfärbung des Cytoplasmas. Nach den Befunden von BRENNER (*l. c.*) an Leberzellen der Ratte beruht die diffuse Färbung im Cytoplasma auf dem Vorhandensein der RNS-haltigen Granula, die als „Chromidien“ oder Mikrosomen zu bezeichnen sind. Bei saurer Fixierung (CARNOY) und anschliessender Färbung mit Methylgrün-Pyronin lassen sich einzig RNS-haltige Klumpen nachweisen, die in Kontrollpräparaten nach Ribonuklease-Behandlung fehlen. Das Ausbleiben der diffusen Anfärbung des Cytoplasmas mit Pyronin nach saurer Fixierung darf wohl auf eine Verklumpung der RNS-reichen „Chromidialsubstanz“ mit den Mitochondrien zurückgeführt werden. Schliesslich ergaben

sich aus EM-Bildern fixierter Leberhomogenate ebenfalls Hinweise auf das Vorkommen von sog. Mikrosomen, deren Durchmesser $0,05-0,1 \mu$ beträgt (Abb. 5). Vielfach haften solche Partikel an der Oberfläche von Mitochondrien.

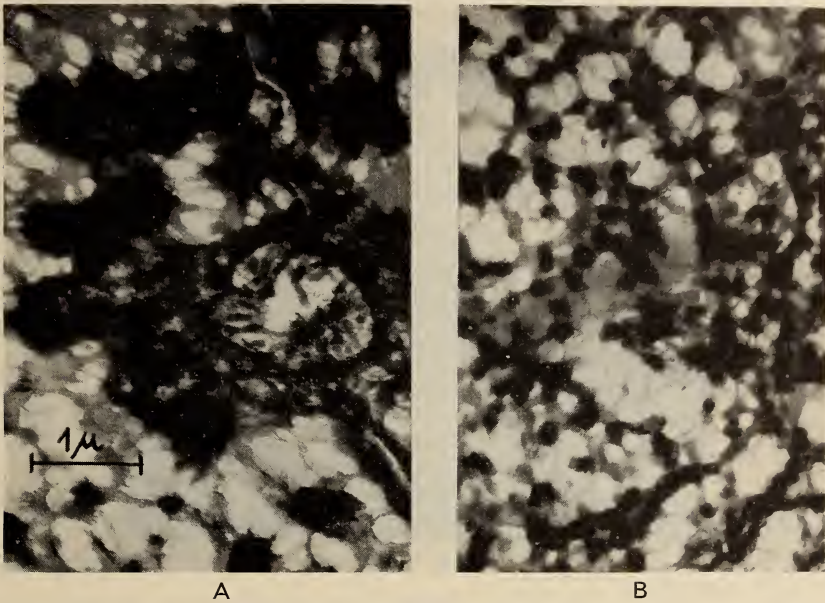


ABB. 4.

Leberschnitt von Xenopus, ca. $0,1 \mu$ dick.

Fix. K-bichromat-Sublimat-Formol- Os_4 (MAXIMOW). Vergrößerung wie Abb. 3. A typische Lagerung von Mitochondrien um Gallenkapillare. B Cytoplasmaretikulum mit fibrillären Elementen („Leptonen“) und kugeligen Partikeln („Mikrosomen“).

3. Diskussion.

Beim Vergleich unserer Schnittbilder mit solchen der Literatur (CLAUDE & FULLAM 1946, HILLIER & GETTNER 1950, BERNHARD 1951) stellt man fest, dass die allgemeine Zellstruktur für *Xenopus*- und Säugerleber erstaunlich ähnlich ist. Der Gehalt an Mitochondrien ist in Leberzellen der Ratte (BERNHARD, *l. c.*) bedeutend höher als in solchen von *Xenopus*. Wir heben diesen Tatbestand hervor, da er im Hinblick auf vergleichend-physiologische Studien von Interesse sein dürfte.

Trotz gutem technischen Gelingen der ultrafeinen Schnitte von OsO_4 -fixiertem Material sind nur die Mitochondrien gut stabilisiert, während Mikrosomen völlig fehlen. Den Äquivalenzgrad der cytoplasmatischen Feinstruktur müssen wir daher bei diesen Präparaten als fragwürdig bezeichnen.

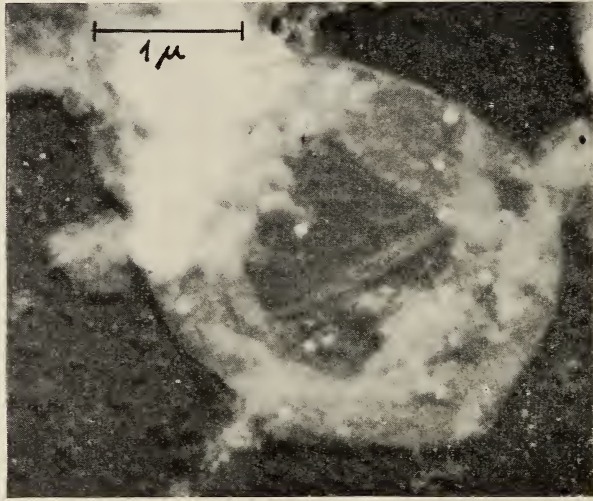


ABB. 5.

Mitochondrium aus Leberhomogenat.

Homogenat in gepufferter LOCKE-Lösung $\text{pH} = 7,0$. Fix. Formol 10%, dann OsO_4 2%. Aufnahme 5000:1, nachvergrößert auf 20000:1. Auf der „Membran“, des gequollenen Mitochondriums erkennt man kugelige Partikel („Mikrosomen“).

Wir möchten die Netzstruktur des Cytoplasmas als dem vitalen Zustande ähnlicher bezeichnen, obwohl bei der Dehydratisierung seiner Bestandteile immer strukturelle Umlagerungen vorkommen dürften. Die optimale Fixierungswirkung des MAXIMOWSchen Gemisches leiten wir ab einmal aus der vortrefflichen Formerhaltung selbst der leeren Lipoid-vakuolen und ferner aus den regelmässigen Feinstrukturen des Cytoplasmas. Offenbar unterbleibt hier die Verklumpung und Auflösung der Mikrosomen, sodass diese überall im fibrillären Netz auftreten.

Wir glauben, in diesen kugeligen Elementen Mikrosomen „in situ“ nachgewiesen zu

h a b e n . Dafür spricht ihre Grössenordnung von 0,05-0,1 μ Durchmesser, wie er an verschieden präpariertem Material ermittelt werden konnte. Ähnliche Werte ergaben die Messungen von BAIRATI & LEHMANN (1951 *a/b*) an Mikrosomen im Hyaloplasma der Amöbe.

Als technische Erfahrung der vorliegenden Untersuchung ultrafeiner Schnitte sei festgehalten, dass wir zur Zeit keine Methode kennen, die gleichzeitig alle Zellbestandteile für die EM-Analyse optimal fixiert (vergl. auch BAIRATI & LEHMANN, *l. c.*). Vielmehr bedarf es einer Auswahl der Agentien, was umso aussichtsreicher ist, je besser wir über die chemische Konstitution der betreffenden Partikel Bescheid wissen.

Aus solchen Überlegungen müssen wir die Ansicht von BRETSCHEIDER (1950) ablehnen, wonach die Güte einer Fixierung sich ausdrücken soll in minimaler Teilchengrösse und kleinsten Maschen des cytoplasmatischen Grundnetzes. Dabei scheint der Autor offenbar keine Rücksicht darauf zu nehmen, ob solche Verhältnisse tatsächlich „in vivo“ vorliegen.

Den endgültigen Beweis für die Identität der von uns im cytoplasmatischen Netzwerk gefundenen Granula mit den Mikrosomen hoffen wir im Verlaufe der weiteren Untersuchungen erbringen zu können. Wichtige Aufschlüsse in dieser Richtung sind zu erwarten aus der EM-Analyse isolierter Partikelfractionen wie auch aus dem Vergleich der Cytoplasma-Feinstruktur von Leberzellen in verschiedenen Funktionszuständen.

4. Summary.

Mitochondria and microsomes represent cytoplasmic particles of different size and specific chemical composition, both of them being considered as the carriers of important functions in cell metabolism. In the present investigation an attempt has been made, to demonstrate these cytoplasmic entities within the liver cells of *Xenopus laevis* Daud. Electron micrographs of ultra-thin sections ($\sim 0,1 \mu$) demonstrate a good preservation of mitochondria, after fixation with OsO_4 or MAXIMOWS fluid, whereas the fine structure of cytoplasm is supposed to be adequate to the living state only after MAXIMOW-fixation. In such preparations the cytoplasm shows a regular reticulum, containing granular elements of 0,05-0,1 μ , which are considered as identical to microsomes.

Particles of about the same size, often adhering to mitochondria, are also to be seen in electron micrographs of cell homogenates. The occurrence of submicroscopic particulates in fresh liver cells, when observed in the dark-field, and the distribution of the „chromidial substance“ as revealed by appropriate staining methods, are further arguments in favour of our conclusion.

LITERATUR

- 1951a. BAIRATI, A. & LEHMANN, F. E.: *Über die Feinstruktur des Hyaloplasmas von Amoeba proteus*. Rev. Suisse Zool. 58, 443.
- 1951b. ——— *Diversi costituenti della Amoeba proteus (plasmalemma, ialoplasma, vacuoli) esaminati al microscopio elettronico*. Pubbl. Staz. Zool. Napoli, 23 Supplemento, 192.
1951. BERNHARD, W. & GAUTIER, A.: *Le développement des méthodes de coupes ultrafines pour le microscope électronique et leur application à l'étude du cancer*. Bull. Cancer, 38, 294.
1950. *BRACHET, J.: *Le rôle du noyau et du cytoplasme dans les synthèses et la morphogénèse*. Ann. Soc. Roy. Zool. Belgique, 81, 185.
1947. BRENNER, S.: *The identity of the microsomal lipoprotein ribonucleic acid complexes with cytologically observable chromidial substance (cytoplasmic ribonucleoprotein) in the hepatic cell*. S. Afr. J. Med. Sci., 12, 53.
1950. BRETSCHEIDER, L. H.: *Elektronenmikroskopische Untersuchung der Pflanzenzellen*. Kon. Ned. Akad. Wet. (Proc. Ser. C), 53, 3.
1951. ——— *Die elektronenoptische Feinstruktur von organischen Kolloiden und dem Grundcytoplasma*. Kon. Ned. Akad. Wet. (Proc., Ser. C), 54, 2.
1946. CLAUDE, A. & FULLAM, E. F.: *The preparation of sections of Guinea Pig liver for electron microscopy*. J. exp. Med. 83, 499.
1950. DANON, D. & KEELLENBERGER, E.: *Un nouveau microtome pour la microscopie électronique*. Arch. Sci. 3, 169.
1948. *DE ROBERTIS, E. P. D., NOWINSKI, W. W. & SAEZ, F. A.: *General Cytology*. Philadelphia & London.
1950. HILLIER, J. & GETTNER, M. E.: *Sectioning of tissue for electron Microscopy*. Science, 112, 520.
1948. HOGEBOM, G. H., SCHNEIDER, W. C. & PALLADE, G. E.: *Cytochemical studies of mammalian tissues. I. Isolation of intact mitochondria from rat liver; some chemical properties of mitochondria and submicroscopic particulate material*. J. Biol. Chem. 172, 619.

1952. *LANG, K.: *Lokalisation der Fermente und Stoffwechselprozesse in den einzelnen Zellbestandteilen und deren Trennung*. 2. Coll. Dtsch. Ges. physiol. Chem. 1951 in Mosbach (Baden) — Springer-Verlag 24.,
1952. LEHMANN F. E.: *Mikroskopische und submikroskopische Bauelemente der Zelle*. Ebenda.

* Zusammenfassende Darstellungen.

N^o 15. **H. A. Guénin**, Hétérochromosomes de Cicindèles.
(Avec 15 figures dans le texte).

Laboratoire de Zoologie et d'Anatomie comparée, Université de Lausanne

En 1906 et en 1909, STEVENS décrivait les chromosomes des *Cicindela prineriana* et *C. vulgaris* et attribuait à ces espèces une digamétie mâle de type XY semblable à celle que l'on observe communément chez les Coléoptères: l'X, métacentrique, s'apparie au cours de la méiose à un Y punctiforme et s'en sépare préréductionnellement à la maturation. Dans une contribution plus récente, GOLDSMITH (1919) reprend l'étude de *C. vulgaris*, conteste la valeur des résultats de STEVENS et étend ses investigations aux *C. ancocisconensis*, *purpurea*, *repanda* et *sexguttata*. Pour lui, toutes ces formes américaines ont un stock chromosomique identique, caractérisé par un complexe sexuel relevant du schéma X_1X_2O pour les mâles et $X_1X_1X_2X_2$ pour les femelles. Le cas de ces Adéphages reste ainsi douteux. Il mérite pourtant d'être examiné à nouveau car, si l'interprétation de GOLDSMITH est conforme à la réalité, les Cicindèles sont les seuls Coléoptères à posséder un tel mécanisme sexuel.

Le présent travail a pour but d'apporter quelques précisions sur la détermination chromosomique du sexe chez quelques espèces européennes. Les *Cicindela campestris* L., *hybrida* L., *silvicola* Latr., fréquentes en Suisse romande, et *C. lunulata* F., abondante sur le littoral méditerranéen français, ont été choisies pour matériel d'observation. Toutes s'étant révélées cytologiquement semblables, je les embrasserai dans une description commune.

La formule chromosomiale.

Les cinèses spermatogoniales renferment 22 chromosomes dont 16 ont certainement un attachement fusorial médian (fig. 1 et 2). Deux éléments subterminaux se remarquent déjà à ce stade de la spermatogenèse, le premier par une longue constriction qui s'étend de la région centromérique vers l'extrémité du bras court et qui ne se retrouve dans aucun autre constituant de la plaque métaphasique, le second par l'absence d'un partenaire de même taille. Ce sont vraisemblablement deux hétérochromosomes. Les premières

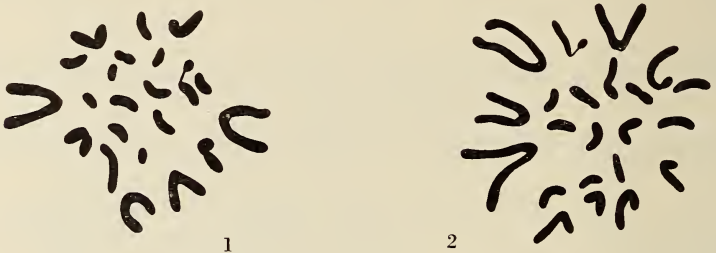


FIG. 1 et 2.

Cicindela campestris et *C. hybrida*. Métaphases de cinèses spermatogoniales Bouin-Allen, cristal violet). Gross. lin. 3.600.

divisions de maturation (fig. 3-7) montrent 9 tétrades autosomiques et le complexe sexuel. Ce dernier est constitué par 4 chromosomes de longueur moyenne, dont 3 à l'anaphase se dirigent vers l'un des pôles du fuseau tandis que le quatrième gagne le pôle opposé. Ainsi les secondes cinèses réductionnelles sont de deux types, les unes renfermant 12 éléments, les autres 10 (fig. 8 et 9). Enfin les métaphases diploïdes femelles montrent 24 chromosomes (fig. 10). La formule chromosomiale des Cicindèles observées est donc la suivante:

pour les ♂♂ $2N = 18$ autosomes + $X_1X_2X_3Y$

pour les ♀♀ $2N = 18$ » + $X_1X_1X_2X_2X_3X_3$

Les propriétés des hétérochromosomes.

De la zygoténie à la diploténie, les quatre chromosomes sexuels sont complètement hétérochromatiques. Etroitement unis ils forment une masse très chromophile dont la périphérie et deux bandes

transverses, plus foncées, marquent probablement les limites de chaque élément (fig. 11). L'hétérochromatie positive diminue d'intensité dès la diacinèse et il n'est alors plus possible d'identifier le complexe sexuel par cette particularité.

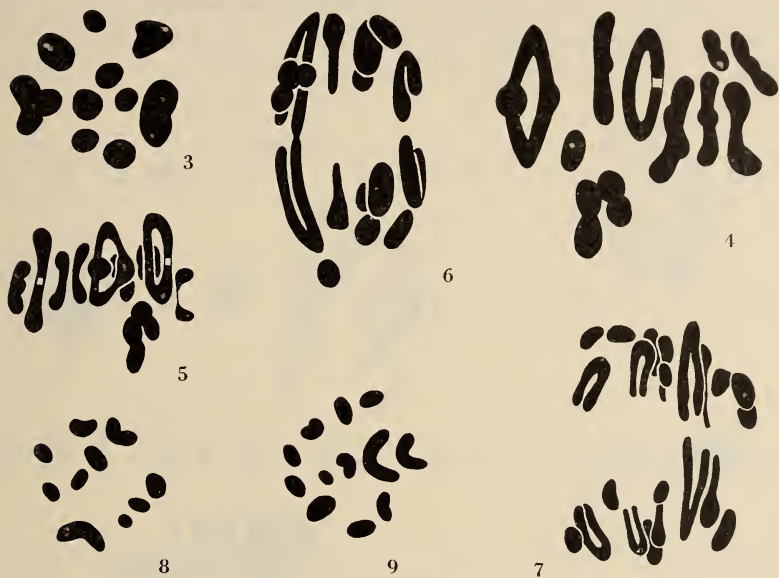


FIG. 3 à 9

Fig. 3. *Cicindela silvicola*. Métaphase de première division réductionnelle (Sanfelice, cristal violet). — Fig. 4 et 5. *C. campestris*. Même stade en vue de profil (carmin acétique, Feulgen; Bouin-Allen, cristal violet). — Fig. 6 et 7. *C. campestris*. Anaphases de première division réductionnelle (carmin acétique; Feulgen). — Fig. 8 et 9. *C. hybrida*. Secondes cinèses réductionnelles à 10 et à 12 chromosomes (Sanfelice, cristal violet). Gross. lin. 3.600.

L'association entre hétérochromosomes n'est pas de nature chiasmatique. A la fin de la pachyténie on remarque dans les cas favorables (par exemple dans des préparations extemporanées au carmin acétique) qu'ils sont associés seulement par l'extrémité de leurs bras (fig. 12): ils ne constituent pas un authentique polyvalent. En métaphase auxocytaire les X demeurent côte à côte et l'un d'entre eux est en connexion avec l'Y, prenant tous ensemble l'aspect d'un point d'interrogation (fig. 4). Au début de l'anaphase il s'établit un pont de chromatine entre les deux éléments qui se séparent sans que l'on assiste à la résolution d'un véritable chiasma: ce pont de chromatine résulte plutôt d'un « sticking » (fig. 13).

Ces deux propriétés essentielles ne militent pas en faveur d'une origine autosomique des X multiples; ceux-ci proviennent plus vraisemblablement de la « fragmentation » d'un X primitif. En cela, les Cicindèles diffèrent des *Blaps mortisaga* et *mucronata* qui, bien que possédant le même type de digamétie, présentent un complexe sexuel multiple apparu par adjonction d'éléments banals (GUÉNIN, 1949).



FIG. 10 à 13.

Fig. 10. *C. campestris*. Mitose folliculaire (Bouin-Allen, cristal violet). — Fig. 11. *C. hybrida*. Zygoténie mâle (Sanfelice, cristal violet). — Fig. 12. *C. campestris*. Pachyténie mâle (Carmin acétique). — Fig. 13. *C. campestris*. Début d'anaphase auxocytaire (Sanfelice, cristal violet). Gross. lin. 3.600.

De la présence d'un X_1X_2O chez les Cicindèles.

A défaut de matériel américain qui permettrait de préciser en quoi les Cicindèles néarctiques se distinguent cytologiquement des formes européennes, une analyse critique du travail de GOLD-SMITH nous rend sceptique sur l'existence d'un X_1X_2O mâle dans le groupe en question et par suite chez les Coléoptères.

Remarquons tout d'abord que les espèces étudiées par GOLD-SMITH et les nôtres ont évolué chromosomiquement d'une manière semblable. En effet, les nombres diploïdes mâle et femelle sont identiques; 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 (fig. 14 et 15); la répartition des dyades dans les secondes divisions réductionnelles est la même. La seule différence apparaît dans le nombre des hétérochromosomes. Pour l'auteur américain, les métaphases auxocytaires comprennent toujours 11 bivalents autosomiques et un couple sexuel de forme trilobée qui, à l'anaphase, passe en entier

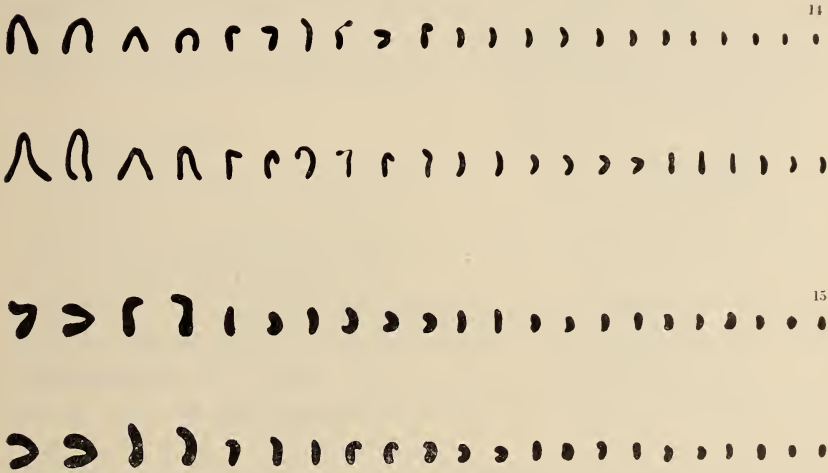


FIG. 14 et 15.

Fig. 14. Caryogrammes établis d'après les fig. 1 et 2. — Fig. 15. Caryogrammes de divisions spermatogoniales selon GOLDSMITH.

à l'un des pôles fusoriels. La valeur de ces données n'est pas convaincante. De deux vues polaires de la plaque équatoriale que publie GOLDSMITH, l'une ne renferme que 10 éléments ! Aucun dessin n'illustre clairement le comportement anaphasique des chromosomes sexuels. Enfin, l'aspect trilobé n'est certes pas une preuve de la constitution double du complexe hétérochromosomique: dans notre matériel l' $X_1X_2X_3Y$ apparaît de même configuration suivant l'angle sous lequel on l'observe. Aussi ne serions-nous pas étonné d'apprendre par de nouvelles recherches que les Cicindèles américaines et celles d'Europe sont caractérisées par le même type de digamétie mâle. S'il en était bien ainsi, l'apparition de chromosomes sexuels multiples dans ce groupe d'Adéphages remonterait à des

temps très anciens, avant l'époque où les espèces des deux continents se sont séparées. Quoi qu'il en soit, l'existence d'un X_1X_2O chez les Coléoptères reste à démontrer.

AUTEURS CITÉS

1919. GOLDSMITH, W. M. *A comparative study of the chromosomes of the tiger beetles (Cicindelidae)*. J. Morph. 32.
 1949. GUÉNIN, H. A. *L'évolution de la formule chromosomique dans le genre Blaps (Col. Tenebr.)*. Revue suisse de Zoologie, 56.
 1906. STEVENS, N. M. *Studies in spermatogenesis, Part. II*, Publ. Carneg. Inst., n° 36.
 1909. — *Further studies on the chromosomes of Coleoptera*. J. Exp. Zool., 6.

N° 16. **H. Mislin** und **L. Riesterer**, Basel. — Das Elektrokardiogramm (EKG) des isolierten Schneckenherzens (*Helix pomatia* L.). (Mit 2 Textabbildungen).
 Aus der Zoologischen Anstalt der Universität Basel.

C. LOVATT EVANS¹⁾ und später ARVANITAKI und CARDOT²⁾ haben vom freigelegten und isolierten Helixherzen die mit den rhythmischen Pulsationen entstehenden Potentiale abgeleitet und zu interpretieren versucht. Uebereinstimmend fanden die Autoren, einfache diphasische Schwankungen, mit Beginn der Kontraktion und darauffolgende langsamere Potentialänderungen. Die diphasischen Komponenten konnten von Puls zu Puls pausenlos ineinander übergehen. Meist wurden mehrere Zacken beobachtet und diese dann mit dem QRS- und T-Komplex des Wirbeltierherzens verglichen. ARVANITAKI und CARDOT³⁾ entwickelten in ihrer Veröffentlichung 1932 eine Vorstellung die annimmt, dass im EKG von *Helix* zwei diphasische Vorgänge einander entgegenlaufen. Die bisher in der Literatur veröffentlichten Elektrokardiogramme der Mollusken lassen keine befriedigende Interpretation, weder der schnellen noch der langsamen Potentialschwankungen zu. Die unvollständig beendete Initialzacke ist immer mit dem langsameren Komplex verschmolzen. Oder, unregelmässige Oszillationen er-

scheinen auf die langsamen Veränderungen der O-Linie aufgesetzt. Auf Grund der vergleichenden Untersuchungen, vor allem der Arbeiten Bozlers⁴⁾ dürfen wir annehmen, dass die publizierten langsamen Potentiale nicht beweisend sind für die langsamen bioelektrischen Schwankungen. Wir haben darum mit einer neuentwickelten Versuchsanordnung, bei verbesserter Ableitung und Verstärkertechnik die Registrierung des EKG von *Helix* vorgenommen.

Das Herzpräparat.

In den Anfangsteil der isolierten Kammer des Schneckenherzens wird eine Glaskanüle eingebunden. Kanüle und Herzkammer werden über einen Dreiweghahn von einer Recordspritze oder einer Druckflasche aus mit Flüssigkeit gefüllt. Durch Vermittlung eines, nach allen Seiten beweglichen, an einem senkrecht montierten Mikroskopkreuztisch befestigten Arm, kann das Präparat auf dem Durchströmungsgefäß in jede gewünschte Lage gebracht werden⁵⁾. Nach sorgfältiger Durchströmung der Herzkammer mit reinem Parafinoel wird die Aorta in der Nähe der Herzkammer abgebunden. Das parafinoelgefüllte Herz pulsiert bei konstantem Druck, stundenlang sehr regelmässig, auch dann, wenn als Aussenmedium ebenfalls Parafinoel verwendet wird.

Die Parafinoelfüllung wurde im Hinblick auf die Ableitung der bioelektrischen Ströme als völlig neutrales Innenmilieu gewählt. Sie garantiert uns den Wegfall von Shunt, Kurzschlüssen und Joneneffekten. Parafinoel hat auf die normale Tätigkeit des

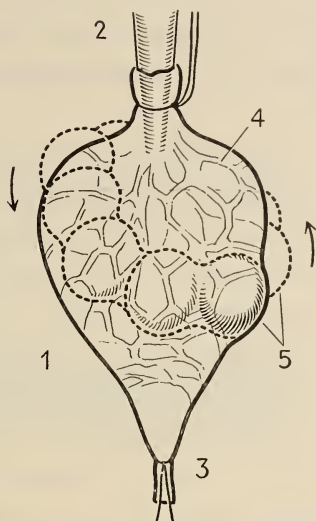


ABB. 1.

Halbschematische Darstellung der mit Parafinoel gefüllten *Helix* — Herzkammer an der Kanüle, mit einer angedeuteten in sich selber kreisenden Erregungswelle. Man erkennt die einzelnen pulsierenden Bläschen und das durchschimmernde Trabekelsystem des Syncytiums. 1. Umriss der Herzkammer. 2. Kanüle mit Ligaturstelle. 3. Ligatur an der Aorta. 4. Gewebe des Syncytiums. 5. Pulsierende Bläschen. Die Pfeile geben die Richtung der kreisenden, peristaltischen Welle an.

Schneckenherzens keine störende Wirkung. Einzig unmittelbar nach der Einfüllung des Oeles zeigt sich eine kurzfristige Erregungssteigerung. Bei raschem Einströmen des Parafinoels und steilem Druckanstieg lässt sich öfters ein Kontraktionsphänomen provozieren, das auch sonst, durch Binnendruckreize bei Verwendung von Haemolymph oder Helixringer erzeugt werden kann. Es handelt sich um raschlaufende Kontraktionswellen die nicht die ganze Herzkammer als solche ergreifen, sondern die als Kontraktionsringe, bestehend aus einer Folge einzelner metachron pulsierender, kleiner Bläschen in Erscheinung treten (siehe Abb. 1). Solche peristaltischen Ringe laufen schräg bis quer zur Längsachse der Herzkammer. Ihre Erregungsrichtung kann 10—20 Minuten beibehalten bleiben. Erst allmählich erlischt die insichselber kreisende Erregungswelle wieder, die diastolisch auftretenden Bläschen flachen ab und der Erregungsablauf ordnet sich wieder in Längsrichtung von Kammerbasis zur Aorta. Das einzelne Pulsbläschen hat einen Durchmesser von ca. 1—2 mm und scheint der direkt erregten Region des Kammersyncytiums zu entsprechen. Wir haben in einer früheren Untersuchung ⁶⁾ zeigen können, dass isolierte Kammerteilstücke von *Helix pomatia* L. deren Durchmesser ca. 1,5 mm betragen haben, Automatie besitzen und rhythmisch kontrahieren. Auch an der stillstehenden Herzkammer gelingt es, die hier ermittelte „kleinste aktive Region“ zur Pulstätigkeit zu wecken. Das Herzgewebe wird an einer Stelle durch ein Saugröhrchen von einem Durchmesser unter 1 mm während längerer Zeit (10—30 Minuten) aspiriert. Nach dem das Gewebe wieder aus dem Glasröhrchen ausgestossen worden ist, pulsiert diese Stelle als kleines diastolisches Bläschen weiter. Offenbar ist der Dehnungsreiz günstig für das Manifestwerden des rhythmischen Automatismus einer kleinsten, erregten Region. Dieselbe haben wir mit den bisherigen Methoden in ihrer Grösse nur annähernd bestimmen können.

Die Ableitelektroden.

Die *Helix*herzkammer an der Kanüle wird an der Aorta, mittels Faden, durch das Loch in der Trennungswand zweier Perspexbassins gezogen. Die Wand ist doppelt und wird mit Parafinoel gefüllt, nachdem das Loch vom Herzgewebe vollständig ausge-

füllt ist. Jetzt stehen die beiden Bassins nur noch durch das syncytiale Gewebe in leitender Verbindung.

Als Elektroden verwenden wir unpolarisierbare Silberelektroden, welche in ein Aspirationskanüle eingeführt werden. Das Glasrohr wird bis auf einen Oeffnungsdurchmesser von 0,5 bis 0,8 mm ausgezogen und hat ein Seitenstück mit starkwandigem Gummihütchen, von welchem aus das Herzgewebe aspiriert werden kann.

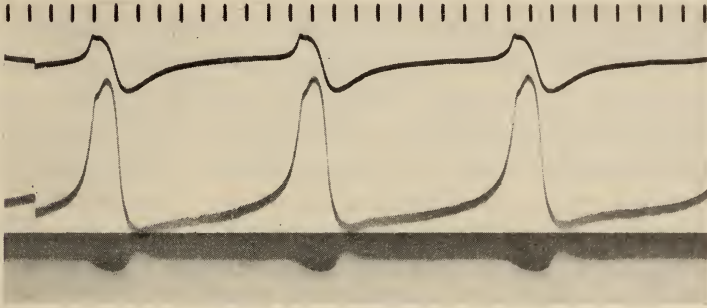


ABB. 2.

Kurvenbeispiele der optischen Synchronregistrierung. Zeitmarke: 1 Sekunde. Links aussen: Signal von 30 μ V. Untere Kurve: Pulsierende Wandstelle der Herzkammer von *Helix pomatia* L. (9 Kontraktionen pro Minute.) Man erkennt einen deutlich diastolischen Puls. Mittlere Kurve: EKG mit Gleichstromverstärkung. Obere Kurve: EKG mit Wechselstromverstärkung. Beim Potentialabfall schwingt der Lichtpunkt des Oszillographen deutlich unter die O-Linie. Auch der Potentialanstieg ist zeitlich verzerrt, kann aber mit der Gleichstrom-Vergleichskurve realiter bestimmt werden.

Der ins Glasrohr eingesaugte Gewebepropf muss ca. 0,5 mm Länge haben, damit er sich nicht mehr selbsttätig herausarbeiten kann. Nach der Aspiration gibt er sehr bald seine Eigenbewegungen auf und schliesst die Oeffnung des Glasröhrchens dicht ab. Die Aspirations-elektrode wird mit Hilfe des Mikromanipulators an einer gut-pulsierenden Stelle festgesetzt und so als definierte Ableitelektrode verwendet. Da wir monophasisch ableiten, wird die zweite Elektrode als Erde benützt. Das verletzte Gewebe der Aorta wird hinter der Ligatur aspiriert. Bei dieser Anordnung sind Bewegungs-Artefakte ausgeschlossen. Die unipolare Ableitung unmittelbar von einer aktiven Region, deren Breite die Elektrodenbreite nicht übertrifft, ist zweifellos eine günstige experimentelle Bedingung für die Ermittlung der bioelektrischen Erscheinung einer Stelle.

Die Registrierung.

In Weiterentwicklung einer von uns kürzlich eingeführten optischen Synchronregistrierung ⁷⁾ von Elektrogramm und Myogramm, registrieren wir jetzt gleichzeitig photokymographisch 1. den Wechselstromverstärkten Aktionsstrom, 2. den Gleichstromverstärkten Aktionsstrom und 3. die Kontraktionswelle bzw. Pulsstelle des Schneckenherzens. Der Aktionsstrom wird einerseits mit geeignetem niederfrequentem Wechselstromverstärker und einem langsamen Kathodenstrahloszillographen (Philips) aufgenommen. Gleichzeitig wird er über den Gleichstromverstärker von König geleitet. Beide Braunschen Röhren sind um 90° gedreht worden, sodass die horizontallaufenden Lichtpunkte auf die Bildebene des Photokymographs projiziert werden können. Neben die beiden Lichtpunkte wird die Mikroprojektion der pulsierenden Herzregion über ein Okularprisma mit rechtwinklig abgelenktem Strahlengang gespiegelt. Wir erhalten somit drei Kurven, die dank ihrer Synchronizität den unmittelbaren Vergleich von Gleichstromverstärktem-, Wechselstromverstärktem Aktionsstrom gestatten.

Das Elektrocardiogramm.

Beim EKG. von *Helix* unterscheiden wir zwei typische Komplexe von Potentialänderungen, die bei Gleichstromverstärkung deutlich zu trennen sind. Bei langsamer Pulsfrequenz kann das Ruhepotential während der Herzpause, unmittelbar nach Ablauf der Diastole, 1—2 Sekunden horizontal stehen.

Als Vorbereitung auf die neue Kontraktion (siehe Abb. 2) steigt das Potential (manchmal synchron einem kaum merklichen diastolischen Vorgange verlaufend), sehr gleichmässig an, um z. B. bei einer Pulsfrequenz von 9 pro Minute, bereits 3 bis 4 Sekunden vor der Systole steiler anzusteigen. Der eigentliche Steilanstieg des Spitzenpotentials setzt ca. 1 Sekunde vor Kontraktionsbeginn ein. Die Spitze der initialen Zacke wird unmittelbar nach dem Beginn der Systole erreicht. Ein sonst bei Herzstrukturen beobachtetes und auf das Spitzentential folgendes deutlicheres Plateau ⁸⁾ scheint bei *Helix* zu fehlen. Hingegen kann man zuweilen kurz vor Erreichen der Spitze noch einen verlangsamten Anstieg registrieren. Eine Interpretation dieser Verhältnisse kann erst später versucht werden. Der Abfall des Potentials auf das Niveau des Ruhepotentials

erfolgt stets gleichmässig und rasch und ungefähr in der Steilheit des Anstieges. Nach Vollendung der Diastole ist dieser Vorgang in der Regel zu Ende.

Das Elektrokardiogramm (Herzkammer) der Weinbergschnecke zeigt sehr einfache Verhältnisse. Die unregelmässigen Oszillationen und langsamen Veränderungen früher publizierter Elektrogramme geben nicht die wirklichen Verhältnisse wieder.

LITERATUR

- 1) 1913. C. LOVATT EVANS. *Toxikologische Untersuchungen an bioelektrischen Strömen*. Z. Biol. 59, 397.
- 2) 1932. A. ARVANITAKI et H. CARDOT. *Etude analytique des modifications d'un Electrocardiogramme; L'électrogramme des lambeaux ventriculaires de l'escargot et son évolution*. C. r. Soc. Biol. Paris 111, 986-988.
- 3) 1933. — — — *D'une possible homologie entre les électrocardiogrammes des Mollusques et des Vertébrés*. C. r. Soc. Biol. Paris, 112, 1615.
- 4) 1942. E. BOZLER. *The action potentials accompanying conducted responses in visceral smooth muscles*, American J. Physiol. 136, No. 4.
- 5) 1947. H. MISLIN, *Das Präparat des Venensäckchens*, Helv. Physiol. Acta, 5, C 3—C 4.
- 6) 1944. — *Zum Problem der Herzautomatie bei Helix pomatia L.* Revue Suisse de Zoologie, 51, No. 12.
- 7) 1951. — *Zur Analyse des Elektrovenogramms (Evg.) der isolierten Flughautvene (Chiroptera)*, Helv. Physiol. Acta, 9, C 74—C 76.
- 8) 1951. H. DRAPER and S. WEIDMANN, *Cardiac resting and action potentials recorded with an intracellular electrode*, J. Physiol. 115, No. 1, P. 74.

N^o 17. **Adolphe Portmann.** — Les bras dorsaux de *Tremoctopus violaceus* Delle Chiaje. (Avec deux figures dans le texte.)

Laboratoire de Zoologie, Université de Bâle et Station zoologique, Villefranche-sur-Mer.

Dans la grande Monographie de NAEF (1923-1928) sur les Céphalopodes se trouve une description de la femelle de *Tremoctopus violaceus* Delle Chiaje, consacrant l'image des belles planches que JATTA (1896) nous a laissées: un Octopode dont les deux bras dorsaux sont toujours raccourcis, mutilés...! NAEF voit en ce fait, chez un animal d'un haut degré d'organisation, une évolution bien particulière dans l'achèvement de sa forme spécifique définitive, une évolution qui n'a d'analogie qu'avec celle de la perte d'organes larvaires (p. 741/42). La plupart des exemplaires que montrent nos collections correspondent évidemment à cette représentation de *Tremoctopus*. Cependant cette description de la femelle, si énigmatique sous beaucoup de rapports, n'est ni la seule ni la première. En effet, il y a un siècle, en 1852, H. MÜLLER de Würzburg a décrit un aspect très spectaculaire des bras dorsaux de cet animal. Il note que, parmi les exemplaires trouvés à Messine, plusieurs représentent des bras qui mesurent 45 cm. de long sur environ 15 cm. de large. Il observe que, par l'effet de leur propre poids, les bras s'allongent jusqu'à environ 60 cm. Il attire l'attention sur les ocelles, si voyants, dont les plus grands mesurent à peu près 25 mm. Il mentionne aussi, entre les ocelles, des lignes transversales qui divisent la surface du bras en segments réguliers.

La couleur du côté dorsal passe du gris au brun-rouge. Du côté ventral, elle passe de l'orangé brillant au rouge cerise et au pourpre, allant jusqu'au violet ou au brun le plus foncé. Les ocelles, vus du côté ventral, sont rouge vif avec un bord d'un blanc éblouissant. De surcroît, dit MÜLLER, il s'y ajoute tantôt un éclat irisé verdâtre, tantôt un reflet doré métallique. « Ainsi cette surface donne dans l'eau un jeu de couleurs qui peut-être n'est dépassé par aucun autre animal. » MÜLLER ajoute que ce ruban se déchire facilement et que les lambeaux détachés peuvent se ressouder au bras, et donner ainsi

des structures très bizarres. Si nous soulignons l'importance de cette ancienne description, c'est que, par la suite, elle a été oubliée. VÉRANY (1851), si soucieux pourtant de l'aspect vivant de ses belles images, ne reproduit pas non plus la forme réelle de ces bras dorsaux. NAEF considère la perte de la paire dorsale des bras comme un caractère spécifique de la femelle adulte de *Tremoctopus*. Ce n'est qu'en 1937 que, de nouveau, KRAMER signale l'aspect étonnant de ces structures membraneuses. Il a eu la bonne fortune de voir à Rovigno quelques exemplaires complètement adultes et parfaitement vivants, et sa description est conforme à celle de MÜLLER. Cependant, KRAMER apporte des précisions: il constate que ces bras et leurs membranes latérales sont segmentés, que chaque segment contient une ventouse et un ocelle et qu'il peut être détaché par un processus d'autotomie le long de lignes préformées (qui ne sont autres que celles vues par MÜLLER). Sa figure montre par bras environ 10 segments dont la taille augmente vers le pôle distal. Il note le fait que les segments détachés se distendent lorsqu'ils ne sont plus en contact avec le corps.

Nous pouvons préciser, aujourd'hui, la description de *Tremoctopus* par quelques détails nouveaux. Ils sont dus au fait heureux que la collection de la Station zoologique de Villefranche-sur-Mer fut augmentée en 1934 d'une femelle de cette espèce, trouvée vivante, dont la présentation remarquable est due à l'extension produite par un bain au chlorure de magnésium qui a précédé la fixation au formol. Il s'agit d'un exemplaire adulte dont les dimensions sont semblables à celles que NAEF indique comme maximum (longueur sans bras: 140 mm.; longueur palléale: 67 mm. Les exemplaires de Rovigno sont plus grands: longueur sans bras: 200 mm.; longueur palléale: 125 mm.). Grâce à la grande complaisance de M. G. TRÉGOUBOFF, nous avons pu entreprendre un examen détaillé des bras dorsaux. Notre intérêt s'est porté avant tout vers l'étude de la membrane, son système moteur et sa segmentation (fig. 1).

L'exemplaire de Villefranche présente dans chacun des deux bras dorsaux six segments intacts et deux en train de se détacher. En tenant compte de la perte de quelques segments due aux circonstances de la capture, leur nombre total se rapproche de celui indiqué par KRAMER. Les dimensions de la membrane interbrachiale, qui longe les bras des deux côtés, démontrent sa grande contractilité. La largeur totale d'un segment distal est de 78 mm., celle d'un

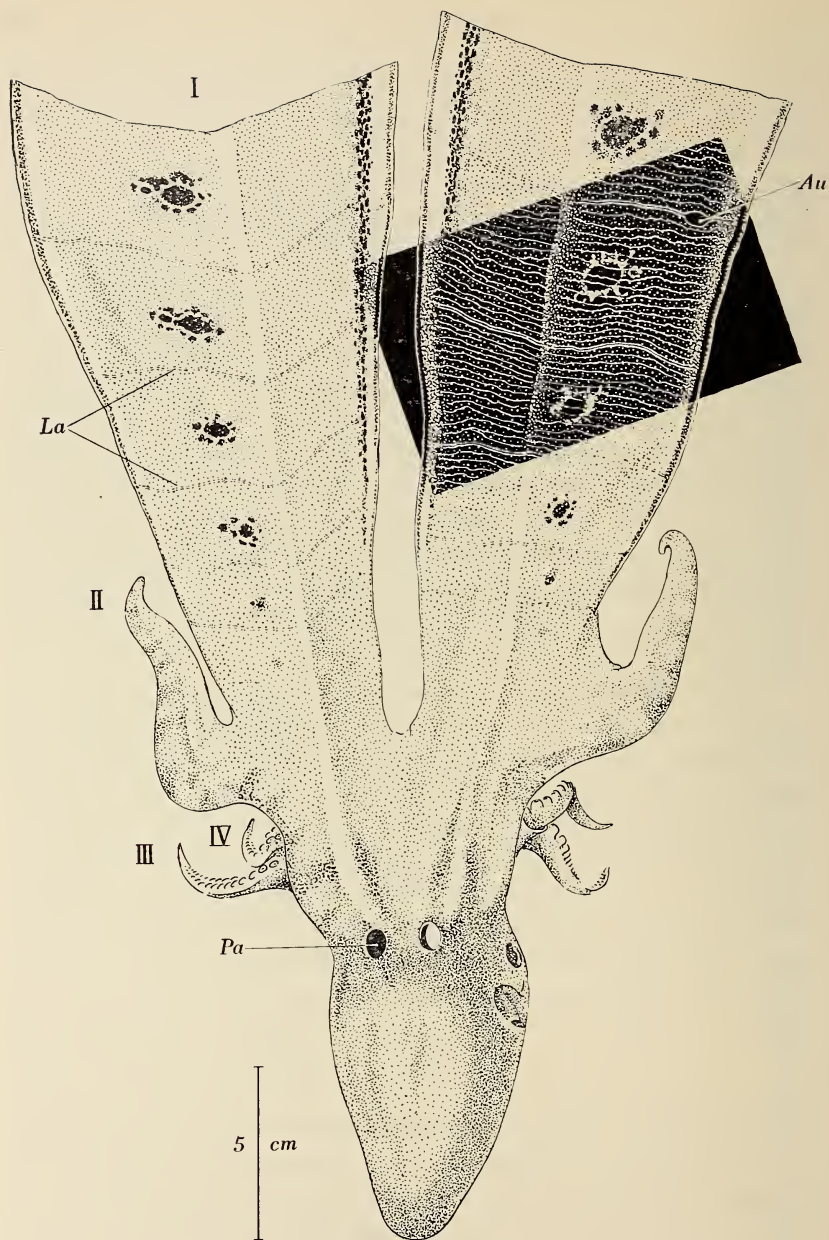


FIG. 1.

Tremoctopus violaceus Delle Chiaje, ♀ capturée à Villefranche-sur-Mer, (Alpes maritimes, France), vue du côté dorsal.

I à IV: bras; Au: Début d'autotomie entre deux segments; La: Lignes d'autotomie; Pa: Pores aquifères dorsaux.

segment détaché, par contre, est de 198 mm. Ceci confirme l'observation de KRAMER et démontre que le segment intact est sous l'influence d'un tonus qui maintient une certaine contraction.

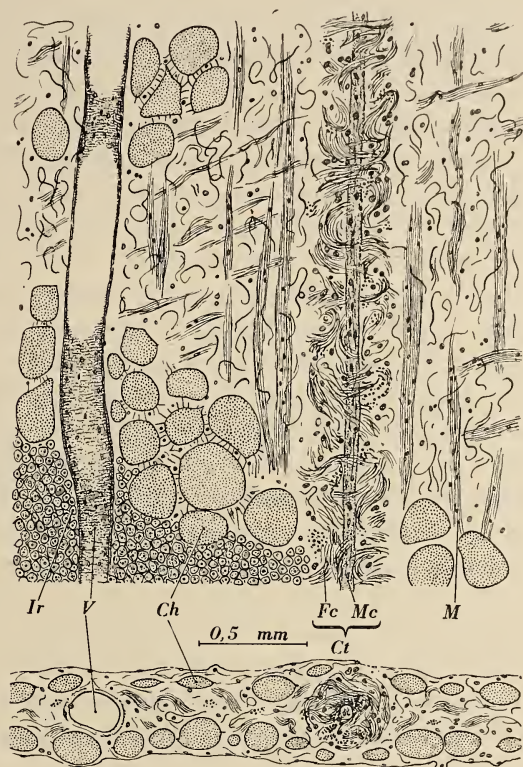


FIG. 2.

Coupe horizontale (en haut) et longitudinale (en bas) de la membrane d'un bras dorsal.

Ch: Chromatophores; Ct: Cordon transversal; Fc: Fibres conjonctives; Ir: Iridocytes; M: Musculation; Mc: Muscle central; V: Vaisseau sanguin.

L'extension du segment isolé est due à l'absence de cette influence centrale.

Chaque segment est parcouru par un système de lignes parallèles, particulièrement visibles sur un fond noir. Dans la partie latérale, où se trouvent les ocelles, nous en comptons 14 par segment dans 6 cas, 13 dans un cas et 15 dans un autre. Du côté médian, le nombre de lignes varie entre 11 et 20, le nombre 16 étant le plus fréquent.

L'étude microscopique de la membrane révèle une structure jamais encore signalée chez un Céphalopode. La figure 2 montre la disposition des deux rangées de chromatophores situées sous l'épiderme, l'une du côté dorsal, l'autre à la face ventrale. Les remarques suivantes négligent à dessein les vaisseaux sanguins, les nerfs et les iridocytes pour ne traiter que l'arrangement particulier des muscles et du tissu conjonctif.

Les muscles forment un réseau assez régulier de faisceaux croisés, entre les deux couches de chromatophores. Entre ces faisceaux les fibres conjonctives sont réparties en grand nombre. C'est très probablement à l'élasticité de ce coussin fibrillaire qu'est due l'extension maximum qui suit immédiatement le détachement d'un segment. Nous ne pouvons pas préciser la nature de ces fibres; le séjour de dix-sept ans dans le formol — bien que la conservation macroscopique soit excellente — n'est pas favorable à une étude histologique. De plus, le tissu conjonctif comme les fibres musculaires des Céphalopodes sont différents de ceux des vertébrés. Par conséquent, nos remarques ne peuvent qu'attirer l'attention sur l'appareil locomoteur de cette membrane, dont l'étude plus détaillée serait d'un grand intérêt.

Les structures capitales de ces membranes sont les cordons transversaux. Chacun se compose d'un faisceau musculaire central et d'une enveloppe très dense de fibres conjonctives massées par faisceaux spirales qui s'enroulent autour du muscle central. De ce dernier dépendent les contractions rapides de la membrane. Les faisceaux conjonctifs en spirale assurent par leur élasticité le retour à la position de repos de tout ce système; cette position marque l'extension maximum, réalisée quand le segment perd son contact avec le système nerveux central, contact qui est la condition essentielle du tonus central maintenant normalement un état moyen de contraction musculaire.

Les lignes d'autotomie sont composées de deux cordons transversaux très rapprochés. La rupture du tissu se fait toujours exactement dans la partie mince entre ces deux cordons. Cette autotomie pose le problème de la régénération des segments. Nous ignorons tout du nombre définitif de segments et de leur durée de vie dans des conditions normales. L'étude macroscopique de l'exemplaire de Villefranche montre que vers la base de chaque bras dorsal les ocelles deviennent de plus en plus petits et rapprochés,

et que dans les segments basaux les cordons transversaux ne sont pas encore visibles. Tout l'aspect suggère qu'il y a là une zone de production, de strobilation susceptible de renouveler les segments perdus. Toutefois, ce n'est qu'une supposition; il faut attendre des observations nouvelles et des recherches ultérieures. La même remarque s'impose en ce qui concerne la signification vitale de ces grandes membranes.

Nous ne connaissons que l'utilisation de la base des bras dorsaux qui sert à l'incubation des œufs: ceux-ci constituent une masse attachée à un support formé par sécrétion et maintenu par les ventouses basales de l'un ou de l'autre bras (toujours une seule masse par femelle).

KÖLLIKER (1844) précise qu'environ 12 ventouses basales d'un bras participent à cette fixation. Mais il attribue cette fonction à un des bras de la deuxième paire tandis que KRAMER décrit le bras dorsal comme porteur des œufs. Par KRAMER nous savons que la femelle, qui nage tranquillement, porte les membranes des bras dorsaux enroulées du côté ventral et que, irritée, elle les déploie subitement en nageant rapidement à reculons, traînant ainsi les membranes ocellées étalées derrière elle.

Il serait vain, sans observations supplémentaires, de vouloir attribuer à ces membranes si voyantes des fonctions qui ne seraient qu'hypothétiques. Nous nous bornons donc à la constatation que les deux bras dorsaux de la femelle de *Tremoctopus* sont aussi particuliers et spécialisés que le sont ceux d'*Argonauta*, qui forment la coquille secondaire de cette espèce. A la description de la femelle de *Tremoctopus* de nos traités, on doit donc ajouter les belles membranes ocellées dont la structure et le rôle posent encore bien des problèmes à la recherche future.

AUTEURS CITÉS

1896. JATTA, G. I. *Cefalopodi viventi nel Golfo di Napoli*. Fauna u. Flora d. Golfes v. Neapel, Monogr. 23, Berlin.
1844. KÖLLIKER, A. *Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden*. Zürich.
1937. KRAMER, G. *Einige Beobachtungen an Tremoctopus violaceus*. Not. Istit. Biolog. Rovigno, N° 25.
1852. MÜLLER, H. *Ueber das oberste Armpaar von Tremoctopus*. Verh. d. physik. med. Ges. Würzburg, Bd. 3.
- 1921-28. NAEF, A. *Die Cephalopoden*. Fauna und Flora d. Golfes v. Neapel, Monogr. 35.
1851. VERANY, J.-B. *Céphalopodes de la Méditerranée*. Gènes.

N^o 18. **H. Nüesch**, Basel¹. — Ueber den Einfluss der Nerven auf die Muskelentwicklung bei *Telea polyphemus* (Lepid.). (Mit 2 Textabbildungen und 1 Tabelle.)

Biological Laboratories, Harvard University, Cambridge, Mass. U.S.A. und Zoologische Anstalt der Universität Basel.

Neben der Uebermittlung effektorischer oder sensorischer Erregungsimpulse üben die Nerven einen sog. trophischen Einfluss auf andere Organe aus. So führt die Degeneration eines motorischen Nerven zur Atrophie des innervierten Muskels. Auch Denervation sekundärer Sinneszellen, wie etwa der Seitenlinienorgane, ergibt Rückbildung dieser Sinnesorgane (SPEIDEL 1948). Amputationsstümpfe von Amphibien benötigen zur Bildung eines Regenerationsblastems eine beträchtliche Innervation. Die Wirkung ist dabei unabhängig von der Art der Nerven, sensible Fasern regen so stark zur Entwicklung an wie motorische (SINGER 1946).

Bei Wirbellosen ist über diesen Einfluss des Nervensystems auf andere Organe noch kaum etwas bekannt. Während meine Arbeit schon im Gang war, fand ich in der Arbeit von KOPEČ (1917) die Angabe, dass bei *Lymantria* die Exstirpation eines Ganglions zum Ausfall der Muskeln des betreffenden Segments führt.

Im folgenden wird über Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Nerven und Muskulatur in der Puppenentwicklung von *Telea polyphemus* berichtet. Dieser Schmetterling ist durch eine unmittelbar an die Verpuppung anschliessende Diapause charakterisiert, aus der er erst nach mehrwöchiger Abkühlung erwacht, um dann in etwas über 3 Wochen die Imaginalentwicklung zu durchlaufen (WILLIAMS 1946, 1951). Meine Untersuchung erstreckte sich hauptsächlich auf die Abhängigkeit der thorakalen Flugmuskeln von ihrer Innervierung. Ich beschränke mich hier auf die Besprechung der Verhältnisse im 2. Thorakalsegment.

¹ Die Untersuchungen wurden ermöglicht durch ein Stipendium der Janggen-Pöhn-Stiftung in St. Gallen. Ich danke dem Stiftungsrat auch an dieser Stelle wärmstens für diese Unterstützung. Mein herzlicher Dank gebührt auch Prof. C. M. WILLIAMS (Biolog. Laboratories, Harvard University) für die sehr freundliche Aufnahme in seine Arbeitsgemeinschaft und für seine mannigfache Hilfe.

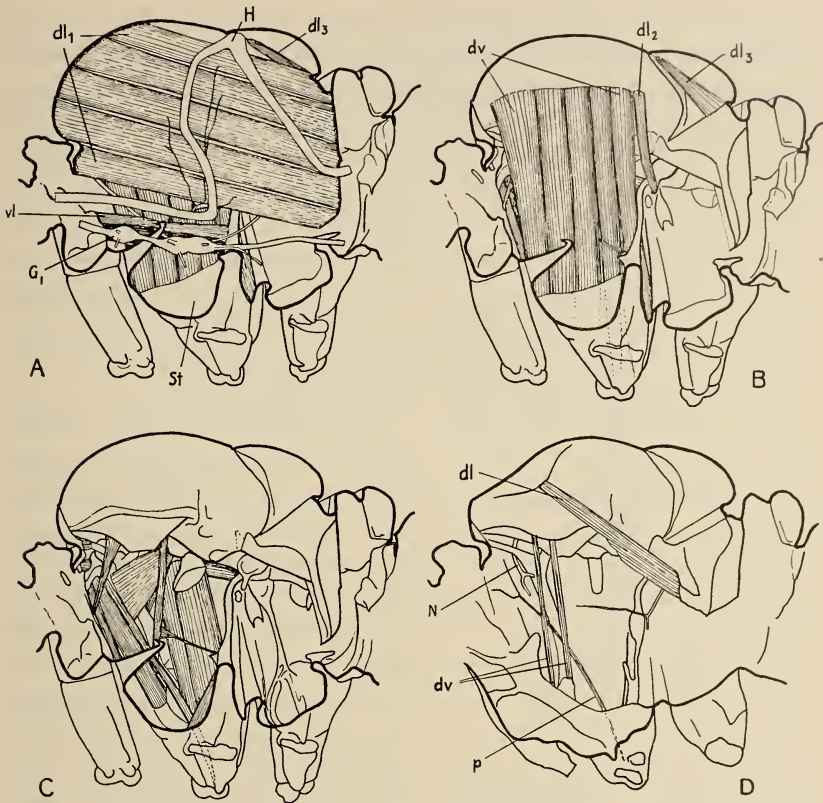


ABB. 1.

Telea polyphemus. Imago. Rechte Thoraxhälfte von links. Nur die Muskulatur des 2. Segmentes eingezeichnet. Vergr. 4,6 \times . A-C: Normaltier.

- A. Mediane Schicht: Herz, Nervensystem, dorsale und ventrale Längsmuskeln.
 B. Längsmuskeln dl_1 und vl entfernt. Dorsoventrale Muskeln.
 C. Dorsoventrale Muskeln und der mediane Sternalgrat entfernt. Ein sternaler und die pleuralen Muskeln sichtbar.
 D. Op. Tier 95. Alle 3 Thoraxganglien in der Diapause-Puppe entfernt. Entwickelt sind: 1 dorsaler Längsmuskel, 2 Dorsoventralstränge, 1 sehr dünner pleuraler Muskel. Die von den Flügeln und vom Bein her führenden Nerven enden blind.

dl_1 , dl_2 , dl_3 dorsale Längsmuskeln (dl_2 nach ventral zum Postnotalhaken führend).
 dv dorsoventrale Muskeln.
 p pleurale Muskeln.
 vl ventrale Längsmuskeln.
 G_I 1. Thoraxganglion.
 H Herz.
 N Vorderflügelnerf.
 St Sternalgrat.

Der ganze Thorax der Imago ist prall gefüllt mit Muskeln (Abb. 1 a-c). Besonders imponiert der starke dorsale Längsmuskel dl_1 , an den seitlich eine Gruppe starker Dorsoventralmuskeln

(dv) anschliessen. Beide stellen die antagonistisch wirkenden Flugmuskeln dar. Ganz lateral liegt eine grosse Gruppe von Muskelsträngen, die die Pleura einerseits mit dem Sternit und dem Bein, anderseits mit dem Tergit und der Flügelwurzel verbinden. In der bei den Schmetterlingen in den Thorakalraum einbezogenen Coxa

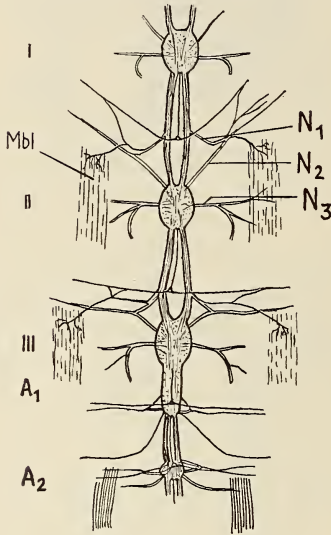


ABB. 2.

Telea polyphemus. Thorakales Nervensystem der Diapausepuppe. Vergr. 9,6 ×.

- | | |
|---------------------------------|---|
| I, II, III | Thoraxganglien. |
| A ₁ , A ₂ | 1. und 2. Abdominalganglion. |
| Mbl | „Myoblasten“. |
| N ₁ | Vom Th ₁ -Ganglion zum Flügel- |
| | nerv ziehender Nerv. |
| N ₂ | Flügelnerf. |
| N ₃ | Beinnerv. |

liegen schliesslich sternale und coxale Beinmuskeln. Im ganzen Th₂-Segment können etwa 35 paarige Muskelstränge unterschieden werden. Ihr Verlauf und gegenseitiges Grössenverhältnis sind weitgehend konstant.

Die Diapause-Puppe besitzt im Thorax nur wenige ausserordentlich schwächliche Muskelbündel, die wohl den betreffenden Raupenmuskeln entsprechen. Im übrigen ist der Thorax angefüllt mit Fettkörperlappen, zwischen denen einige sehr dünne, vohangartige Zellverbände liegen, die möglicherweise Myoblasten darstellen (Abb. 2; die histologische Untersuchung ist noch nicht durchgeführt). Fast die ganze Muskelmasse des Thorax entsteht also in den 3 Wochen der Imaginalentwicklung in der Puppe.

Das thorakale Nervensystem der Diapause-Puppe besteht aus drei weit auseinanderliegenden Ganglien, das 3. ist mit dem 1. Abdominalganglion verschmolzen (Abb. 2). Vom 2. und 3. Ganglion zieht ein Nervenpaar gegen die Beine und die untere Pleura, ein zweites feineres gegen die Flügelbasis. Dieser Flügelnerf erhält mehrere Fasern vom nächst vorderen Ganglion; er besitzt feine Seitenäste, die sich besonders auf den erwähnten „Myoblasten“-Verbänden ausbreiten.

Die Abhängigkeit der Muskelentwicklung vom Nervensystem wurde so untersucht, dass in der jungen Puppe ein oder mehrere

Ganglien entfernt, oder einzelne der abgehenden Nerven durchschnitten wurden. Durch Sektion stellte ich bei der Imago zunächst morphologisch fest, welche Muskeln sich entwickelt hatten. Der Differenzierungsgrad wurde immer auch durch Feststellen der Kontraktion auf elektrische Reizung geprüft. Im ganzen wurden 264 Tiere operiert, von denen sich 179 bis zur Imago entwickelten.

Exstirpation des 2. Thoraxganglions allein führt zum Ausfall der dorsoventralen und pleuralen Muskeln, während die dorsalen und ventralen Längsmuskeln entwickelt sind (Tab. 1). Nach Exstirpation des 1. und des 2. Thoraxganglions fehlen im 2. Segment auch die Längsmuskeln. Der Thorax ist in diesen Tieren frei durchzogen von zahlreichen grossen Tracheen und ihren Seitenästen, die normalerweise eng zwischen den dicken Muskelbündeln eingeschlossen sind. Die Tracheen sind in ihrer Entwicklung also unabhängig von der Muskulatur. Zwischen diesen Tracheen sind nur einzelne sehr dünne dorsale Längsmuskelzüge und Dorsoventralmuskeln vorhanden, die nur wenige Prozent der normalen Faserzahl aufweisen (Abb. 1 *d, p* in Tabelle 1). Nur selten spricht diese Muskulatur schwach auf elektrische Reizung an. Es handelt sich hier möglicherweise um die frühpupale Muskulatur, die in die Imago übernommen wird. Ihr Verlauf entspricht dem der imaginalen Muskeln. Die Entwicklung der grossen Imaginalmuskulatur selbst erfolgt also nur bei normaler Innervierung. Fehlt diese, so fehlen auch die eigentlichen imaginalen Muskeln.

Das Thoraxskelett ist auch bei völligem Fehlen der Muskulatur im wesentlichen normal gebaut. Das Scutum zeigt neben der Mediane eine paarige Eindellung, an der die wenigen Längsmuskeln ansetzen; auch sind die grossen pleuralen Sehnenkappen und das Postphragma oft verlängert und in der Form abnorm.

Um abzuklären, ob der Einfluss des Nervensystems durch die Nerven übermittelt werde oder etwa in der Abgabe eines Stoffes aus dem Ganglion direkt ans Blut bestehe, wurden in der Diapause-Puppe einzelne Nerven der einen Körperseite durchschnitten. Die andere Körperseite diente als Kontrolle. Die Muskulatur entwickelte sich auf dieser Seite immer normal. Durchtrennen der vom 1. Thoraxganglion an den Flügelnerve ziehenden Fasern (N_1) ergab starke Entwicklung der obern Längsmuskeln, die untersten 2 Stränge fehlen, ebenso die beiden kleinen Muskeln dl_2 und dl_3 . Bei Durchtrennung des 2. Nerven (N_2) ist die Entwicklung der

Längsmuskeln meist völlig normal, Störungen betreffen besonders die obern Stränge; dl_2 und dl_3 sind normal vorhanden. Trennung des 1. und 2. Nerven, also des ganzen Flügelnerven, unterbindet die Ausbildung der gesamten Längsmuskulatur (dl_1, dl_2, dl_3). Bei diesen Operationen ist die Dorsoventral- und Pleuralmuskulatur völlig normal. Wird dagegen nur der Beinnerv (N_3) durchtrennt, so fehlen diese 2 Muskelgruppen, während die Längsmuskeln normal sind. Durchtrennen aller drei Nerven (N_{1+2+3}) ergibt Ausfall aller Muskeln der betr. Körperseite. Es sind nun nur die schon erwähnten sehr dünnen längs und dorsoventral verlaufenden Stränge ausgebildet, die auch bei Entfernen der Ganglien meistens vorhanden sind. Die Längsmuskeln der andern Körperseite scheinen oft etwas stärker entwickelt zu sein, sie ragen dann in die linke Seite hinüber und setzen gelegentlich auch links neben der Mediane an. Ihre Zugehörigkeit kann aber immer durch die Lage des Herzens festgestellt werden, das median zwischen den Längsmuskelpaketen eine Schleife bildet (Abb. 1 a). In diesen Fällen wird das Herz durch die Vergrößerung der rechten Muskeln nach der Operationsseite verschoben.

Der postulierte Einfluss des Nervensystems muss also vom Ganglion über die Nerven auf die Muskeln übergehen. Auch bei Entfernung aller Ganglien ragen von der Flügelbasis und aus dem Bein dicke Nerven in den Thoraxraum, gabeln sich hier meistens auf und enden schliesslich blind zwischen den Tracheen. Da die Ganglien frühpupal entfernt wurden, wenn Flügel- und Beinnerv noch sehr dünn sind, müssen diese imaginalen Nerven also von der Peripherie her zentripetal gewachsen sein. Diese Feststellung kann sicher in Parallele gesetzt werden zu den Ergebnissen von HENKE u. RÖNSCH (1951), die erstmals bei Trichopteren die Bildung der sensiblen Nervenfasern durch periphere Zellen beschrieben. Es handelt sich also hier um rein sensible Fasern. Da der Zeitpunkt ihres Einwachsens in den Thorax noch nicht feststeht, besteht allerdings die Möglichkeit, dass ausser den zentrifugal wachsenden motorischen Nerven auch die sensiblen Fasern die Muskulatur anregen könnten, dass sie aber den Thorax für diese Wirkung zu spät erreichen.

Um abzuklären, wann in der Imaginalentwicklung eine Innervation der Muskelanlagen notwendig ist, wurden gleiche Operationsserien (Ganglionexstirpation und Nervendurchtrennung) in späteren

Stadien durchgeführt. Nach Fensterung des Abdominalendes mit einem Plastikdeckglas wurde die Entwicklung des äusseren Genitalapparates verfolgt, sodass gleiche Entwicklungsstadien verwendet werden konnten. Die 6—8 Tage nach Beginn der 3-wöchigen Imaginalentwicklung vorgenommenen Operationen zeigen, dass sowohl die dorsolongitudinalen als auch die dorsoventralen und pleuralen Muskeln nun in wesentlich stärkerem Mass entwickelt sind als bei Operation der Diapause-Puppe. Der Durchmesser der imaginalen Muskeln misst in den besten Fällen etwa $\frac{1}{4}$ des Normalen. Abgesehen von Störungen auf der Ventralseite, die auf die Operation zurückzuführen sind, können die vorhandenen Muskeln immer mit Muskeln der Normaltiere homologisiert werden. Ansatz und Ursprung sind also immer normal. Zwischen den Muskelfasern liegen zahlreiche Tracheen und eine histologisch noch nicht untersuchte Füllmasse. In seltenen Fällen spricht die Muskulatur auf elektrische Impulse durch Kontraktion an.

In dieser 1. Woche scheint also schon ein Teil des Einflusses des Nervensystems erfolgt zu sein. Da die Entwicklung nicht vollständig ist, ist aber das Nervensystem auch in späteren Stadien für die Differenzierung noch notwendig. Es besteht auch die Möglichkeit, dass die Nerven zeitlich gestaffelt auswachsen, sodass bis zum Operationsstadium nur ein kleiner Teil der Fasern die Muskelanlagen erreicht hat und damit auch nur ein Teil davon zur Entwicklung stimuliert wurde.

Schlussfolgerungen.

In der Tabelle 1 sind die Ergebnisse zusammengefasst. Es zeigt sich deutlich, dass Exstirpation der Thoraxganglien oder Durchschneidung einzelner Nerven in der jungen Puppe zum Ausfall ganz bestimmter Muskelgruppen führt. Das Nervensystem übt also einen trophischen Einfluss auf die Entwicklung der imaginalen Thoraxmuskeln aus.

Die Art der Nervenwirkung auf die Muskelentwicklung ist noch ganz unbekannt; das gilt für die Schmetterlinge so gut wie für die Wirbeltiere. Vielleicht gelingt es aber bei unserm Objekt eher — etwa mit Gewebekulturen —, in dieser Frage weiterzukommen¹. Denn hier dauert die ganze Entwicklung nur 3 Wochen, während

¹ Untersuchungen in dieser Richtung sind im Gange.

bei Wirbeltieren die Abhängigkeit des Muskelgewebes von den trophischen Einflüssen des Nervensystems erst nach langer Zeit in Erscheinung tritt. Man denke nur an die Verhältnisse bei der Muskelatrophie. Die Hauptschwierigkeit dürfte bei *polyphemus* sein, den Kulturen die für diese rasante Entwicklung nötigen Nährstoffe zu liefern.

TABELLE 1.

Zusammenstellung der Operationsergebnisse.

Operations- stadium	Operation	Muskulatur	
		dorsolongitudinal	dorsoventral pleural
Diapause-puppe	Th ₂	normal	fehlt (p)
	Th ₁₊₂	fehlt (p)	fehlt (p)
	N ₁	untere M. fehlen	normal
	N ₂	meist normal	normal
	N ₁₊₂	fehlt	normal
	N ₃	normal	fehlt
	N ₁₊₂₊₃	fehlt (p)	fehlt (p)
P—I 6—8 T.	Th ₁₊₂	bis ¼	bis ¼
	N ₁₊₂₊₃	bis ¼	bis ¼

Das Ergebnis zeigt, dass bei Schmetterlingen die Abhängigkeit der Muskulatur vom Nervensystem viel grösser ist als bei den Wirbeltieren. Hier bilden sich die Muskeln auch ohne Innervierung völlig normal aus und werden erst im funktionsfähigen Zustand auch im trophischen Sinn vom Nervensystem abhängig. Auch bei der Regeneration bedarf nur die Frühentwicklung des Blastems der Nervenversorgung, die histologische Differenzierung ist wieder unabhängig (SCHOTTÉ u. BUTLER 1944).

Bei *Telea* entwickeln sich nicht-innervierte Muskelanlagen überhaupt nicht. Dies ist nun für die Entwicklung der imaginalen

Muskeln während der Metamorphose festgestellt; es wäre interessant, sie mit der Differenzierung der larvalen Muskeln im Embryo zu vergleichen.

LITERATUR

1951. HENKE, K. und G. RÖNSCH. *Ueber Bildungsgleichheiten in der Entwicklung epidermaler Organe und die Entstehung des Nervensystems im Flügel der Insekten*. Naturwiss. 38, 335-336.
1917. KOPEČ, St. *Experiments on metamorphosis of insects*. Bull. Acad. Sci. Cracovie, Cl. Sci. math. nat., Sér. B. Sci. nat. 1917, 57-60.
1944. SCHOTTÉ, O. und E. G. BUTLER, *Phases in regeneration of the urodele limb and their dependence upon the nervous system*. J. exp. Zool. 97, 95-121.
1946. SINGER, M. *The nervous system and regeneration of the forelimb of adult Triturus*. V. *The influence of number of nerve fibers, including a quantitative study of limb innervation*. J. exp. Zool. 101, 299-338.
1948. SPEIDEL, C. C. *Correlated studies of sense organs and nerves of the lateral-line in living frog tadpoles*. II. *The trophic influence of specific nerve supply as revealed by prolonged observations of denervated and reinnervated organs*. Amer. J. Anat. 82, 277-320.
1946. WILLIAMS, C. M. *Physiology of insect diapause: The role of the brain in the production and termination of pupal dormancy in the giant silkworm, Platysamia cecropia*. Biol. Bull. 90, 234-243.
1951. — *Biochemical mechanisms in insect growth and metamorphosis*. Federation Proc. 10, 546-552.

N^o 19. **E. Hadorn**, Zürich. — Weitere Experimente zur Bildung des „Dotterblockes“ in der embryonalen Chorda von *Triton*. (Mit 2 Textabbildungen.)

Aus dem Zoologisch-vergl. anatomischen Institut der Universität Zürich.

I. PROBLEMSTELLUNG.

Werden aus der embryonalen Vorderrumpf-Chorda eines Schwanzknospenstadiums von *Triton* kleinere Stücke herausgeschnitten, so unterbleibt in denjenigen Chordapartien, die an

die Operationswunde grenzen, der Dotterabbau und die Vakuolisierung. Es kommt zur Bildung eines lokalen „Dotterblockes“ (HADORN 1951). Es konnte ferner gezeigt werden, dass zwischen der Längenausdehnung des Dotterblockes und der Länge des anstehenden Chordastückes eine positive Korrelation besteht. In kurzen Kopfstücken entstehen im Mittel kürzere Blockzonen als in längeren Kopfstücken, und in den noch längeren Rumpf-Schwanzteilen der Chorda bilden sich in der Regel bedeutend längere Dotterblöcke als in den Kopfstücken. Da sich ausserdem die exstirpierten kurzen Chordafragmente als Transplantate und Explantate fast durchwegs ohne Dotterblock entwickeln, ist anzunehmen, dass die Differenzierungshemmung nicht einfach durch die Schnittverletzung ausgelöst wird. Für die Entstehung des Dotterblockes wären vielmehr intrachordale Faktoren massgebend. Sie müssten umso stärker wirken, je grösser das angeschnittene Chordastück ist.

Diese Gesetzmässigkeiten ergaben sich aus Exstirpationsserien, in denen im Hinterkopf oder Vorderrumpf operiert wurde (HADORN 1951). Es stellte sich nun die Frage, ob sich eine entsprechende Beziehung zwischen der Ausdehnung des Blockes und der Chordalänge auch dann nachweisen lässt, wenn der Defekt in der mittleren oder hinteren Rumpfpartie gesetzt wird. Da jetzt das Vorderstück zunehmend länger wird, müsste sein an die Exstirpationslücke angrenzender Dotterblock länger werden als in dem kurzen Hinterstück.

II. METHODIK.

Es wurde ausschliesslich mit *Triton alpestris* gearbeitet. Die Operation erfolgte in den Glaesnerstadien 21—25 (Abb. 1: oben). Bei solchen, im frühen Schwanzknospenstadium stehenden Embryonen lässt sich die Chorda mit feinen Messerchen relativ leicht durchtrennen. Herausgeschnitten wurden Stücke, die $1/10$ — $1/5$ der Gesamt-Chordalänge ausmachen. Die operierten Keime züchtete ich, bis sie die Stadien 40—42 erreicht hatten (Abb. 1: unten). Dann kamen sie zur Fixierung und histologischen Untersuchung. Die Länge des Dotterblockes wurde durch Auszählung der Querschnitte (je $10\ \mu$) bestimmt. In unserer statistischen Bewertung wird nicht unterschieden zwischen Stellen mit totalem Dotterblock (Abb. 1: schwarz) und Regionen, wo zwischen vakuolisierten

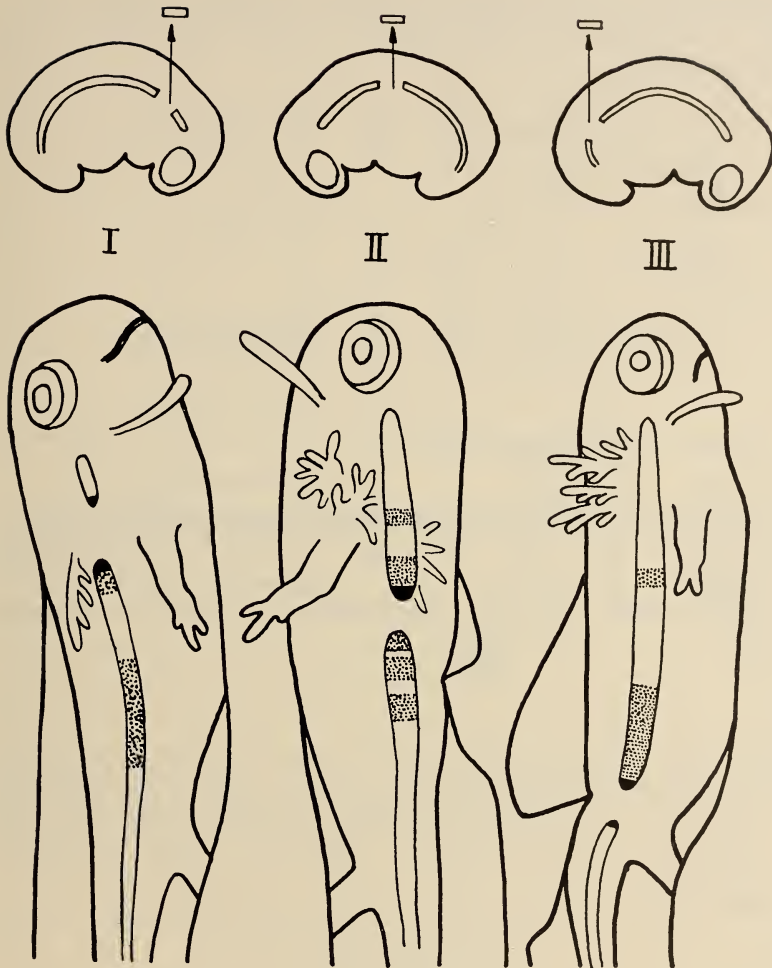


ABB. 1.

Oben: Operations-Schemata: Entfernung von Chordastücken aus verschiedenen Zonen. Unten: Rekonstruktion von 3 Fällen mit vorderer (I), mittlerer (II) und hinterer (III) Chordalücke. Schwarz ausgefüllt: totaler Dotterblock; punktiert: partieller Dotterblock. Vergrößerung: 20 ×.

Partien mehr oder weniger grosse Zellkomplexe mit Dotterschollen und Kernpyknose stehen geblieben sind (partieller Dotterblock; Abb. 1: punktiert). Die Ergebnisse sind somit nur in bezug auf die Längenausdehnung des Blockes quantitativ genau. Eine exaktere

mengenmässige Erfassung der nicht-vakuolisierten Partien dürfte aber die allgemeinen Ergebnisse der vorliegenden Arbeit kaum beeinträchtigen.

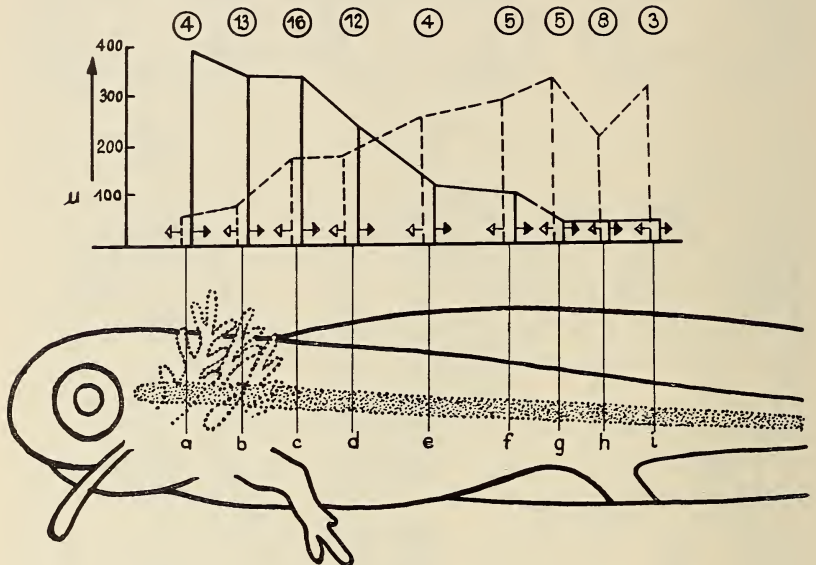


ABB. 2.

Unten: Larve im Fixierungsstadium. Die Zonen *a-i* bezeichnen die Stellen, wo die im Schwanzknospenstadium (Abb. 1, oben) gesetzte Exstirpationslücke in der Chorda liegt. Oben: Die mittlere Länge der Dotterblöcke (in μ) ist senkrecht nach oben für die Zonen *a-i* aufgetragen. Punktirt: vorderer Dotterblock; ausgezogen: hinterer Dotterblock. Die eingekreisten Zahlen geben die Zahl der untersuchten Fälle pro Zone an.

III. BEFUNDE.

Wir veranschaulichen zuerst in den Rekonstruktionen der Abb. 1 drei Einzelfälle. Sie zeigen je das charakteristische Verhalten nach Defektsetzung im vorderen (I), im mittleren (II) und hinteren (III) Chordabereich. Bei I misst der vordere Dotterblock 40 μ , während hinten 850 μ betroffen sind. Im Falle II sind die Blöcke beidseits der Lücke ungefähr gleich lang (320 und 380 μ). Nach der Defektsetzung im Hinterrumpf (Fall III) blieben vorn zwei Blockzonen stehen, die sich zusammen über 770 μ ausdehnen; der hintere Dotterblock ist dagegen nur 40 μ lang.

Es konnten total 70 operierte Keime bis zum Fixierungsstadium aufgezogen werden; sie sind alle für die graphische Darstellung der Abb. 2 verwendet. Je nach der Lage der Operationslücke haben wir sie von vorn nach hinten fortschreitend zu 9 Klassen ($a-i$) zusammengefasst. Für jede Klasse wurden die Mittelwerte der vorderen und hinteren Dotterblöcke berechnet. Die Zahl der pro Klasse zur Verfügung stehenden Fälle ist oben in Abb. 2 angegeben. So sind z. B. der Klasse c , die alle Fälle vereinigt, bei denen das stehengebliebene Vorderstück im Fixierungsstadium 600—900 μ misst, 16 Larven zugeteilt. Der Mittelwert der Vorderblöcke beträgt hier 175 μ (punktierte Linie oben); für die 16 Hinterblöcke ergibt sich ein Mittelwert von 341 μ (ausgezogene Linie oben). In Klasse h (vorderer Teil der Chorda 2400—2700 μ) betragen für die 8 Fälle die Mittelwerte der vorderen Blöcke 215 μ , diejenigen der hinteren Blöcke nur 42 μ .

Im einzelnen besteht in jeder Klasse eine ansehnliche Streuung. Dabei kommt es aber nur ausnahmsweise dazu, dass in den Operationsklassen mit vorderer Lücke (a und b) der vordere Dotterblock länger wird als der hintere. Ebenso selten sind Fälle, wo nach Defektsetzung im hinteren Bereich (Klassen $e-i$) ein kurzer Vorderblock einem längeren Hinterblock gegenübersteht. In den beiden Mittelklassen (c und d) ergeben sich geringere Unterschiede in den Mittelwerten, wobei teils der vordere, teils der hintere Dotterblock überwiegen kann. Die Tabelle 1 gibt Auskunft über die relative Länge der beiden Blöcke in sämtlichen Klassen.

TABELLE 1.

Zahl der Fälle mit grösserem vorderen oder grösserem hinteren Dotterblock in den einzelnen Operationsklassen $a-i$.

Klasse	a	b	c	d	e	f	g	h	i
Länge des cranialen Chordastückes in μ .	50-300	300-600	600-900	900-1200	1200-1800	1800-2100	2100-2400	2400-2700	2700-3400
Anzahl Fälle	4	13	16	12	4	5	5	8	3
vorn länger	0	1	4	4	4	5	5	7	3
hinten länger	4	12	12	8	0	0	0	1	0

Aus dem Verlauf der Kurven der Abb. 2, welche die mittleren Längen des vorderen (punktiert) und des hinteren (ausgezogen)

Dotterblockes angeben, ist ersichtlich, dass der hintere Dotterblock abnimmt, wenn die Operationslücke von cranial nach caudal verschoben wird (Richtung $a-i$). Gleichzeitig steigt mit der zunehmenden Länge des Kopfstückes die Längenausdehnung des vorderen Dotterblockes an.

Es ist somit für den ganzen Bereich der Kopf- und Rumpfhorda gezeigt, dass die von der Differenzierungshemmung betroffene „Dotterblock-Zone“ umso grösser wird, je länger das an die Schnittwunde angrenzende Chordastück ist. Ansätze zur Deutung des Phänomens wurden bereits in der ersten Arbeit (HADORN 1951) diskutiert.

LITERATUR

1951. HADORN, E. *Experimentell bewirkte Blockierung der histologischen Differenzierung in der Chorda von Triton*. Roux'Archiv, Band 144, 1951, S. 491-520.

N^o 20. Jacques de Beaumont, La valeur systématique des caractères éthologiques.

Musée zoologique de Lausanne.

INTRODUCTION.

La systématique est basée avant tout sur les caractères morphologiques, mais il peut être intéressant, dans bien des cas, de faire appel à des particularités tirées de disciplines variées: physiologie, cytologie, écologie, éthologie. Le problème que je désire traiter, celui de la valeur systématique des caractères éthologiques, peut être envisagé à deux niveaux: spécifique et supra-spécifique. L'on peut en effet se demander si les habitudes, le comportement des animaux sont caractéristiques, d'une part pour une espèce donnée, d'autre part pour un groupe, genre ou famille par exemple. Seul ce deuxième aspect du problème nous intéressera ici.

L'on a tout avantage, pour une étude de ce genre, à s'adresser à des animaux ayant une éthologie très spécialisée, et les Hyménoptères aculéates représentent un matériel de choix. Parmi les caractères éthologiques, j'ai choisi, pour en faire une brève analyse, la nature des proies que capturent les Hyménoptères prédateurs pour en nourrir leurs larves, la structure de leurs nids, la vie sociale et le parasitisme; j'entends par ce dernier terme le cleptoparasitisme des Hyménoptères solitaires, qui exploitent à leur profit les nids établis et les provisions accumulées par d'autres espèces, ainsi que le parasitisme dit social.

LES FAITS.

Nature des proies chez les Hyménoptères prédateurs.

Si nous étudions la nature des proies récoltées, nous constaterons tout d'abord, comme l'a fait remarquer GRANDI (1930), que tous les intermédiaires existent entre des espèces très spécialisées et d'autres qui manifestent un grand éclectisme. Ainsi, le Philanthe apivore ne s'attaque qu'à l'Abeille domestique, tandis que le *Microbembex sulphurea*, au Chili, emmagasine dans son terrier des Arachnides, des Diptères, des Hyménoptères, des Odonates, des Hémiptères et des Coléoptères ¹.

Considérant ce même problème à l'échelle générique ou familiale, des faits semblables nous apparaîtront: tous les représentants de la famille des Pompilides sont chasseurs d'Araignées; dans le genre *Crabro*, au sens large, les proies sont très variées. Précisons ces faits à l'aide de quelques exemples.

La sous-famille des Sphecinae comprend quatre grands genres: *Sphex*, *Ammophila*, *Sceliphron* et *Podium*. A première vue, le comportement éthologique correspond très bien à la systématique établie sur des bases morphologiques: les *Sphex* chassent des Orthoptères sauteurs, les *Ammophila*, des Chenilles, les *Sceliphron*, des Araignées, les *Podium*, des Blattes. Mais il existe quelques Ammophiles, dont j'ai pu récemment confirmer l'éthologie (1951), qui s'attaquent à des Orthoptères sauteurs, comme le font les *Sphex*. Ces Ammophiles forment un petit groupe (*Eremochares*) qui, morphologiquement, n'est pas essentiellement distinct des autres.

¹ Voir aussi, à ce sujet: BERLAND (1943) et CREVECŒUR (1950).

Un deuxième exemple nous sera fourni par les Sphecidae appartenant à la sous-famille des Larrinae. Les genres les plus caractéristiques forment la tribu des Larrini; presque tous sont chasseurs d'Orthoptères, souvent avec une spécialisation marquée pour un genre donné; ainsi, dans le monde entier, les *Larra* capturent des Courtilières, les *Liris*, des Grillons. Les proies sont plus variées dans le genre *Tachysphex*, où, selon les groupes d'espèces, on les voit s'attaquer à des Orthoptères sauteurs, des Mantides ou des Blattes. Comme nous l'avons constaté au Maroc, un genre très voisin de *Tachysphex*, *Parapiagetia*, fait exception parmi les Larrini, puisque M. R.-M. NAEF a surpris un individu appartenant à ce genre transportant une chenille. Une autre tribu des Larrinae, les Miscochini, nous montre une beaucoup plus grande variété de proies: Orthoptères ou Hémiptères pour les *Solierella*, Araignées pour les *Miscophus*, Grillons pour les *Lyroda*, Pucerons pour les *Nitela*.

Étudions encore le cas des *Cerceris*. Les uns nourrissent leurs larves avec des Hyménoptères, principalement des Apides, d'autres avec des Coléoptères. L'on a tenté de les grouper, sur cette base morphologique, en deux sous-genres, mais, du point de vue morphologique, ce classement est illogique, comme je l'ai montré récemment (1952). En effet, si les chasseurs d'Apides forment un groupe d'espèces assez homogène, les chasseurs de Coléoptères représentent des groupes morphologiquement très variés, dont les uns sont très proches des chasseurs d'Apides, d'autres, au contraire, très éloignés. Bien plus, j'ai été amené, par l'étude morphologique, à considérer comme très voisines deux espèces, dont l'une approvisionne son terrier avec des Coléoptères appartenant au genre *Clythra*, l'autre avec des Hyménoptères Chalcidiens. Chez les *Cerceris*, la classification sur base éthologique ne cadre donc pas avec celle que l'on peut établir en tenant compte de la morphologie.

Structure des nids.

Les nids des Aculéates solitaires sont de nature variée. Ce sont souvent des terriers dans le sol; d'autres fois, ils sont établis dans des cavités diverses, telles des lignes creuses; certaines espèces les construisent en terre gâchée. En étudiant la répartition de ces types de nids dans les divers groupes, nous pouvons mettre en évidence des faits comparables à ceux que nous avons signalés à propos des proies. En voici deux exemples.

Chez les Sphecinae, les *Sceliphron* construisent des nids en terre gâchée, les *Ammophila* et les *Sphex* creusent généralement des terriers. Les espèces d'un des sous-genres de *Sphex*, par contre, nidifient dans les tiges de diverses plantes.

Dans l'un des sous-genres de *Psen*, *Mimusema*, certaines espèces établissent leurs nids dans le sol, d'autres sont rubicoles.

La vie sociale.

Mon seul propos, dans ce domaine, est d'indiquer brièvement, parmi les Hyménoptères, quelle est la répartition systématique de ceux qui vivent en sociétés. Nous constaterons tout d'abord que la vie sociale est constante, avec quelques cas de régression secondaire, dans toute la famille des Formicidés. Chez les Vespides, si l'on admet, comme divers auteurs, l'existence de 9 sous-familles, on observe que quatre d'entre elles ne comprennent que des espèces solitaires, quatre autres uniquement des formes sociales, tandis que dans la neuvième on rencontre des formes solitaires et des formes sociales. Parmi les diverses sous-familles des Apides, trois ne comprennent que des espèces sociales. Dans deux autres sous-familles on voit côte à côte des représentants solitaires et sociaux. C'est le cas en particulier chez les *Halictus* de nos régions, où des espèces très voisines manifestent l'un ou l'autre de ces genres de vie; bien plus, chez certaines espèces, la vie sociale n'apparaît que sous certaines latitudes.

La vie parasitaire.

Chez les Hyménoptères solitaires, le cleptoparasitisme est souvent l'apanage de tous les représentants d'une sous-famille ou d'un genre: Ceropalinae parmi les Pompilides, *Nysson* parmi les Sphécidés, d'assez nombreux groupes chez les Apides. Mais nous le voyons aussi apparaître plus sporadiquement dans certains groupes; ainsi, la plupart des représentants du genre *Pompilus* (au sens large) présentent la biologie typique des prédateurs, mais certaines espèces (*pectinipes*) sont cleptoparasites.

Chez les Hyménoptères typiquement sociaux, nous observons aussi des formes ayant passé à la vie parasitaire. Chez les Fourmis, les modalités de cette éthologie particulière, qui apparaît dans divers groupes, sont très variées. Nous la constatons aussi chez

tous les représentants du genre *Psithyrus*, qui parasitent les Bourdons, dans un sous-genre de *Polistes* et chez certaines espèces du genre *Vespa*.

DISCUSSION.

Nous nous sommes posé la question: quelle est la valeur systématique des caractères éthologiques ? Les exemples que nous avons étudiés nous permettent de répondre qu'elle est très variable. Nous avons constaté que la nature des proies, par exemple, peut être selon les cas un caractère de valeur individuelle, spécifique, générique ou familiale. Nous avons noté aussi que, lorsqu'elle caractérisait une unité systématique supra-spécifique, il y avait cependant souvent des exceptions. Il en est de même si nous considérons la structure des nids, la vie sociale ou la vie parasitaire.

Or, ces constatations sont tout à fait superposables à celles que nous pouvons faire en étudiant les caractères morphologiques, base de la systématique: une particularité donnée peut avoir, selon les cas, une valeur très différente. Un exemple classique nous est offert par la variation de un à trois du nombre des cellules cubitales dans l'aile antérieure des Hyménoptères aculéates. Dans certaines sous-familles, le nombre est constant; dans d'autres, le nombre sera variable, mais constant pour certains genres; parfois le nombre de cellules sera caractéristique pour un sous-genre, un groupe d'espèces ou une espèce; enfin, il existe des espèces où ce nombre n'est pas fixe.

Si nous observons ainsi un parallélisme dans la valeur systématique relative des caractères morphologiques et éthologiques (et nous pourrions y joindre les caractères physiologiques, cytologiques ou écologiques), cela ne signifie-t-il pas qu'il y a communauté aussi dans les mécanismes évolutifs qui leur ont donné naissance ? Quels sont alors les processus que nous pouvons invoquer ? Nous pouvons distinguer divers cas, d'ailleurs réunis par tous les intermédiaires, et qui nous permettront de préciser le parallélisme dont nous venons de parler.

Assez fréquemment, dans un genre, on constate qu'une espèce ou un groupe d'espèces, tout en présentant les caractères génériques principaux, se singularisent par une particularité morphologique. En voici un exemple, tiré de l'étude des armatures génitales, dont la valeur taxonomique est souvent si importante. Chez les *Ammo-*

phila, l'armature est construite sur un type généralement très constant; cependant, quelques espèces (celles du groupe d'*armata*) se distinguent très nettement à ce point de vue de toutes leurs congénères. N'avons-nous pas vu qu'un autre groupe d'*Ammophila* se différenciait aussi très nettement par la capture d'Orthoptères, alors que la chasse aux Chenilles est la règle dans le genre ? Nous constatons ici un phénomène semblable dans l'ordre morphologique et dans l'ordre éthologique, sans chercher à en donner une explication.

Dans l'étude d'un genre, l'on peut être amené à considérer un certain nombre de caractères morphologiques et à définir, pour chacun d'eux, une tendance évolutive, allant d'un type primitif à un type plus évolué. On peut admettre *grosso modo* que, chez les formes ancestrales du genre, tous les caractères considérés se trouvaient à l'état qualifié de primitif; puis, selon les rameaux, ce sont les uns ou les autres qui auront évolué. Les espèces actuelles présentent donc des combinaisons multiples des particularités étudiées, à des degrés divers d'évolution.

J'ai tenté récemment (1952) de classer les *Cerceris* paléarctiques en groupes d'espèces, en me basant sur ces principes, et j'ai admis que le caractère éthologique de la chasse aux Apides devait être considéré comme primitif par rapport à la chasse aux Coléoptères. Le caractère éthologique primitif a été conservé, avec un assez grand nombre de caractères morphologiques primitifs, dans un des groupes d'espèces. Chez les autres groupes, d'origine probablement polyphylétique, le caractère éthologique évolué est apparu, accompagné de diverses combinaisons de caractères morphologiques évolués.

Revenons encore sur cette notion de tendance évolutive, qui peut être féconde pour l'interprétation de certains faits. Reprenons par exemple le cas du nombre des cellules cubitales. Primitivement, celles-ci étaient au nombre de trois; mais, dans tout le groupe des Hyménoptères aculéates, nous observons une tendance à la réduction à deux, puis à une; le passage de trois à deux cellules s'est réalisé à de nombreuses reprises, et plus ou moins anciennement. S'il s'est produit tout à la base d'un rameau, les représentants de toute une famille pourront présenter deux cellules cubitales; s'il s'est effectué plus récemment, ce nombre réduit de cellules caractérisera un genre ou une espèce; dans certains cas, la transforma-

tion est en train de s'opérer et l'on pourra trouver les deux types chez une même espèce.

Transportons-nous dans le domaine éthologique et des faits tout à fait semblables nous frapperont. S'il est en général difficile de saisir une tendance évolutive dans la nature des proies ou la structure des nids, elle est par contre très évidente dans le passage de la vie solitaire et laborieuse à la vie sociale d'une part, à la vie parasitaire d'autre part.

L'origine de la vie sociale est polyphylétique et plus ou moins ancienne selon les groupes. Ainsi, elle doit remonter très loin chez les Formicides, qui sont tous sociaux. Chez les Vespides, elle a dû apparaître à diverses reprises, plus ou moins anciennement selon les rameaux évolutifs. Parmi les *Halictus*, elle est, peut-on dire, en train de s'établir, indépendamment, chez quelques espèces.

L'origine du parasitisme est également polyphylétique et d'ancienneté variable, comme le montre sa répartition parmi les Hyménoptères. Evoquons ici seulement le cas des *Polistes* et des *Vespa*. Chez les premiers, nous trouvons, dans nos régions, trois espèces parasites, qui semblent proches parentes, et dont il est difficile de savoir de quelles formes sociales elles ont pu dériver; l'origine du parasitisme est donc ici relativement ancienne (voir: DE BEAUMONT et MATTHEY, 1945). Les Guêpes du genre *Vespa* peuvent être réparties, sur base morphologique, en trois sous-genres (voir DE BEAUMONT, 1944). Les espèces européennes de l'un de ces sous-genres sont sociales, trois sont sociales et deux parasites dans le deuxième groupe, trois sont sociales et une parasite dans le troisième groupe. Les formes parasites, tout en présentant des caractères adaptatifs communs, sont chacune très proche, comme le montre en particulier l'étude de l'armature génitale, d'une espèce sociale dont elle est probablement issue; elles sont donc moins apparentées entre elles qu'elles ne le sont chacune d'une espèce sociale. L'origine polyphylétique, reflet de la tendance évolutive, est ici manifeste.

CONCLUSIONS.

Tous les faits exposés montrent que des processus évolutifs semblables ont amené la diversification des caractères morphologiques et éthologiques. Ces deux ordres de particularités ont donc la même valeur, et cette valeur est relative; c'est-à-dire qu'un

caractère donné peut être, selon les cas, l'apanage d'unités systématiques d'importance très diverse. Cela s'explique aisément si l'on tient compte des mécanismes évolutifs en cause et en particulier de la notion de tendance évolutive.

TRAVAUX CITÉS

1944. DE BEAUMONT, J. *Les Guêpes (Vespa L. s. l.) de la Suisse*. Bull. Soc. vaud. Sc. nat., 62, p. 329-362.
1951. — *Hyménoptères récoltés par une mission suisse au Maroc (1947)*. *Sphecidae I*. Bull. Soc. Sc. nat. Maroc, 29 (1949), p. 259-284.
1952. — *Les Cerceris de la faune française*. Ann. Soc. ent. France, 119 (1950), p. 23-80.
1945. — et MATTHEY, R. *Observations sur les Polistes parasites de la Suisse*. Bull. Soc. vaud. Sc. Nat., 62, p. 439-454.
1943. BERLAND, L. *Les classifications des naturalistes confirmées par l'instinct des Insectes*. Rev. scientif., 81, p. 59-64.
1950. CREVECEUR, A. *Nids et proies des Sphégides de Belgique*. Bull. et Ann. Soc. ent. Belgique, 87, I-II, p. 8-22.
1930. GRANDI, G. *Specificità ed eterogeneità delle vittime degli Imenotteri predatori, specializzazione di comportamento delle femmine nidificanti e necessità dietetiche delle loro larve*. Mem. R. Ac. Sc. Ist. Bologna, Cl. Sc. Fis. (8) 7, p. 75-79.
-

N° 12.	H. FAES. Les Lucioles du Parc Bourget de Lausanne	260
N° 13.	S. ROSIN. Veränderungen des Borstenmusters bei der Mutante Pearl von <i>Drosophila melanogaster</i> . Mit 3 Textabbildungen	261
N° 14.	R. WEBER. Elektronenmikroskopische Untersuchungen an Leberzellen von <i>Xenopus laevis</i> Daud. Mit 5 Textabbildungen	268
N° 15.	H. A. GUÉNIN. Hétérochromosomes de Cicindèles. Avec 15 figures dans le texte	277
N° 16.	H. MISLIN und L. RIESTERER. Das Elektrokardiogram (EKG) des isolierten Schneckenherzens (<i>Helix pomatia</i> L.). Mit 2 Textabbildungen	282
N° 17.	Adolphe PORTMANN. Les bras dorsaux de <i>Tremoctopus violaceus</i> Delle Chiaje. Avec 2 figures dans le texte	288
N° 18.	H. NÜESCH. Ueber den Einfluss der Nerven auf die Muskelentwicklung bei <i>Telea polyphemus</i> (Lepid.). Mit 2 Textabbildungen und 1 Tabelle	294
N° 19.	E. HADORN. Weitere Experimente zur Bildung des „Dotterblockes“ in der embryonalen Chorda von <i>Triton</i> . Mit 2 Textabbildungen	301
N° 20.	Jacques DE BEAUMONT. La valeur systématique des caractères éthologiques	306

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, BRANCHIOBDELLES 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^{re} partie. — FOSSILES

1 vol. 4^o avec 117 planches.

Fr. 300.—

IMPRIMÉ EN SUISSE

590. 5494
(S.D)

Tome 59

Fascicule 3 (Nos 21-23)

Septembre 1952

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

PIERRE REVILLIOD

Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

AVEC LA COLLABORATION DE

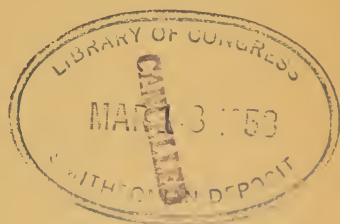
GASTON MERMOD

Conservateur de zoologie et malacologie

et

ÉMILE DOTRENS

Conservateur de zoologie des vertébrés
au Muséum d'Histoire naturelle de Genève.



GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1952

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 59. En cours de publication.

	Pages
N° 1. P. D. NIEUWKOOP und F. E. LEHMANN. Erzeugung von zell- letalen Schädigungsmustern bei Tritonkeimen durch ein Chloräthylamin (Nitrogen-Mustard). (Kurze Mitteilung.) Mit 6 Textabbildungen und 3 Tabellen	1
N° 2. G. MERMOD. Les Types de la Collection Lamarck au Muséum de Genève. (Mollusques vivants, III.) Avec 59 figures dans le texte	23
N° 3. Fernand SCHMID. Le groupe de <i>Chaetopteryx</i> (<i>Limnophilidae</i> , <i>Trichoptera</i>). Avec 162 figures dans le texte	99
N° 4. Urs Hanspeter RAHM. Die innersekretorische Steuerung der postembryonalen Entwicklung von <i>Sialis lutaria</i> L. (<i>Megaloptera</i>). Mit 35 Textabbildungen	173
N° 5. J. G. BAER. Le mâle d'un Phoride commensal des Achatines de la forêt tropicale africaine (communication préliminaire)	239
N° 6. J. B. BAER. Infusoires commensaux d'un Oligochète parasite d'un Ver de terre africain. (Communication préliminaire.) .	240
N° 7. Charles LINDER. Le Zooplancton du Lac de Bret en 1902/3, 1943 et 1951	240
N° 8. R. MATTHEY. Les chromosomes de <i>Mesocricetus auratus</i> WATERH	241
N° 9. Hansjörg HUGGEL. Temperaturabhängigkeit und Herz- frequenz des embryonalen Herzschauches bei der Forelle (<i>Salmo irideus</i>). (Mit 4 Textabbildungen.)	242
N° 10. P. TARDENT. Ueber Anordnung und Eigenschaften der inter- stitiellen Zellen bei <i>Hydra</i> und <i>Tubularia</i> . Mit 3 Text- abbildungen	247
N° 11. F. E. LEHMANN und H. R. DETTELBACH. Histostatische Wirkungen von Aminoketonen auf die Schwanzregeneration der <i>Xenopus</i> larve. Mit 2 Textabbildungen	253

(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

Untersuchungen über die Histogenese der Drüschicht des Muskelmagens bei Vögeln

von

Charlotte JOOS

Mit 8 Textabbildungen.

INHALT

	Seite
Einleitung	315
Material und Technik	316
1. Kapitel: Histogenese des Hühnermuskelmagens	317
2. Kapitel: Vergleich der Entwicklung des Hühnermuskelmagens mit derjenigen anderer Vogelformen	324
3. Kapitel: Diskussion der Literatur	327
4. Kapitel: Vergleich des Vogelmuskelmagens mit dem Repti- lienmagen	335
ZUSAMMENFASSUNG	337
LITERATURVERZEICHNIS	338

EINLEITUNG

Im Jahre 1941 habe ich eine Arbeit über die „Ontogenese des Darmtraktes von *Melopsittacus undulatus* Gould“ veröffentlicht. Bei der Schilderung der Ontogenese des Muskelmagens wurde darauf verwiesen, dass die Entwicklung der Drüsen von der sonst üblichen Entwicklung der Drüsen im Verdauungstraktus abweiche.

Da aber weder die Ergebnisse der beiden Autoren (CAZIN 1887 und CORNSELIOUS 1925), die sich bisher mit diesem Problem beim Hühnchen beschäftigt hatten, noch die eigenen Befunde an *Melopsittacus* ganz befriedigten, haben wir diese Fragen neuerdings aufgegriffen und, ebenfalls beim Hühnchen, besonders die Histogenese der Drüsenschicht untersucht. Es stand eine lückenlose Reihe von Tieren vom 5.—21. Embryonaltag zur Verfügung. Auch Wellensittich, Star, Amsel, Taube und Wachtel wurden berücksichtigt, doch verfügte ich bei diesen Formen nicht über eine vollständige Reihe von Embryonen. Sie erlaubten aber trotzdem, wenigstens andeutungsweise die Ontogenese des Muskelmagens bei verschiedenen Vogelgruppen als Evolutionsproblem darzustellen.

Die vorliegenden Untersuchungen stehen somit im Zusammenhang mit den Arbeiten von PORTMANN 1935, 1938, 1942, in denen er durch eine möglichst umfassende Betrachtung der Ontogenese der Vögel Ansätze gewinnt zu einer Gruppierung der Vögel in ein stammesgeschichtliches System. In meiner jetzigen Arbeit wurden vier Ziele verfolgt:

1. Untersuchung der Histogenese der Drüsenschicht des Muskelmagens beim Hühnchen.
2. Vergleich der Histogenese des Hühnchens mit derjenigen anderer Vogelformen.
3. Diskussion der Literatur.
4. Vergleich des Vogelmuskelmagens mit dem Reptilienmagen.

MATERIAL UND TECHNIK

Die Hühnereier wurden im Brutschrank ausgebrütet. Zur Präparation des Magens wurden die Embryonen aus dem Ei befreit und sofort in physiologische Kochsalzlösung gebracht. Dort wurde der Muskelmagen herauspräpariert und dann sogleich in die Fixierflüssigkeit von Bouin-Duboscq übergeführt.

Die Einbettung erfolgte in Paraffin.

Gefärbt wurde Hämatoxylin-Heidenhain-Mucicarmin oder Hämatoxylin-Heidenhain-Azan. Die Kernfärbung Hämatoxylin-Heidenhain ist dem Hämalau vorzuziehen, da sie viel klarere Bilder ergibt.

Die Wellensitticheier entstammen einer seit vielen Jahren in der Zoologischen Anstalt durchgeführten Zucht. Sie wurden von den Elterntieren bebrütet. Die weitere Behandlung war dieselbe, wie bei den Hühnerembryonen. Die Staren-, Amseln-, Tauben- und Wachtelembrionen waren nicht besonders zu diesem Zweck fixiert worden und waren daher uneröffnet geblieben. Die Fixierung des Muskelmagens war deshalb auch nicht überall einwandfrei, sodass nicht alle Stadien brauchbar waren.

Die Ueberwachung der Bruteier, das Herauspräparieren der Muskelmägen, das Herstellen der Schnittserien und ihre Färbung wurde von Frl. Marianne HEDRICH mit viel Sorgfalt besorgt. Ich möchte ihr an dieser Stelle meinen wärmsten Dank dafür aussprechen.

1. KAPITEL

HISTOGENESE DES HÜHNERMUSKELMAGENS

Als Ausgangspunkt diente der 5 Tg. alte Embryo. Das Epithel ist hoch zylindrisch, 2—3 reihig, mit vielen distal gelegenen Mitosen. Es entspricht der Fig. 19 meiner Arbeit von 1941, nur sind die dort dargestellten zungenförmigen Sekretbildungen beim Huhn noch kaum entwickelt, höchstens in den ersten Anfängen als etwas unebene Zelloberfläche. Auf einem Teil der Schnitte findet sich, wenn sie mit Mucicarmin gefärbt werden, in der Mitte des Lumens ein kleiner, rot gefärbter Sekretfetzen. Er steht aber nirgends in Zusammenhang mit den Epithelzellen und in den Zellen ist auch kein Schleim nachzuweisen.

Am 6. Tg. ist das Epithel etwas höher geworden, es ist jetzt 3—4 reihig, die Kerne liegen nicht mehr so zwanglos wie am 5. Tg. sondern sie sind mit ihren Längsachsen straff nach der Mitte des Magenlumens gerichtet. Die übrigen Verhältnisse sind gleich.

Der 7. Tg. bringt keine Epithelveränderungen und auch am 8. Tg. sind nur kleine Fortschritte zu verzeichnen. Die Sekretzungen sind etwas deutlicher entwickelt, wenn auch noch winzig klein, darüber lagert ein schmales Sekretband, das sich mit Mucicarmin rot färbt. Stellenweise ist es abgerissen und liegt als Knäuel im Magenlumen. In den Zellen ist noch immer keine Mucicarminreaktion zu beobachten, es wäre denn, man dürfte eine leichte

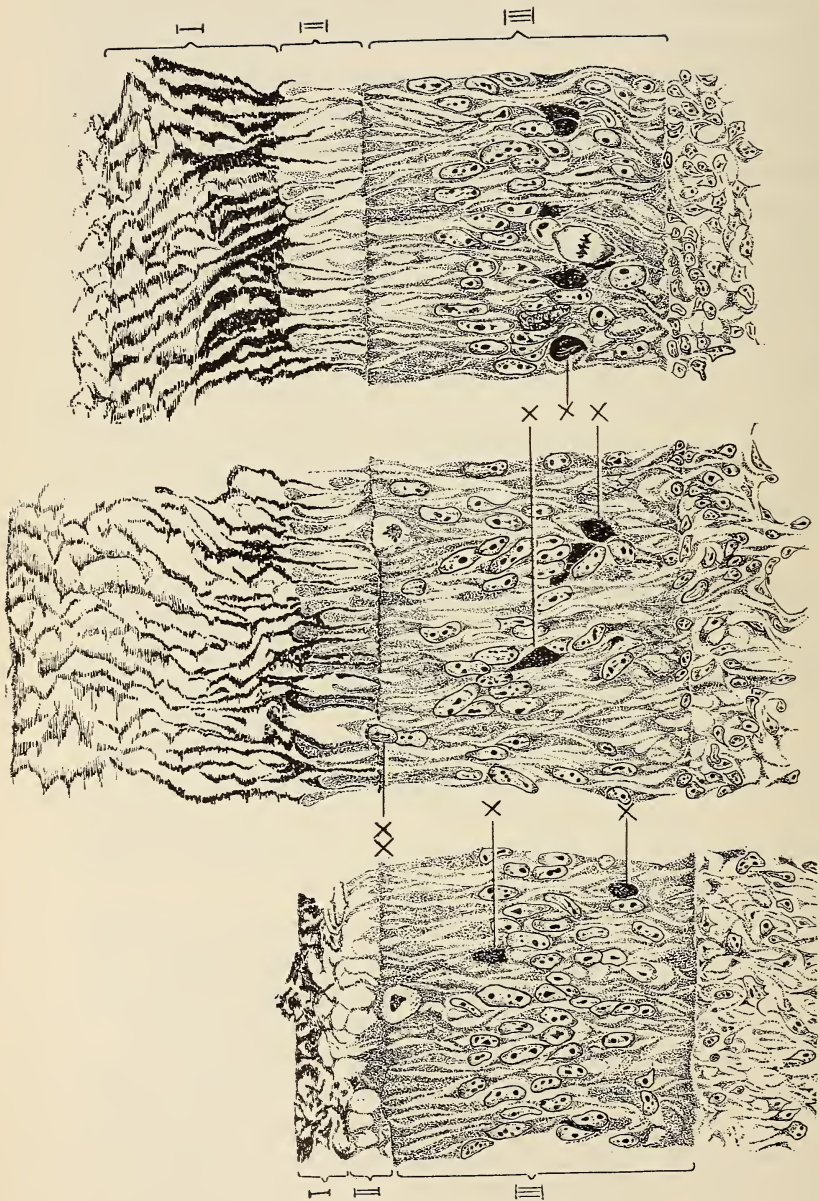


Abb. 1. Muskelmagen, Embryo von 10 Tg., Querschnitt.

Abb. 2. Muskelmagen, Embryo von 14 Tg., Querschnitt.

Abb. 3. Muskelmagen, Embryo von 14 1/2 Tg., Querschnitt.
 I = ausgeschiedene Schleimschicht; II = zungenförmige Sekretbildungen; III = Epithel.
 Bei x Schleimeinschlüsse. — Bei x x austretender Kern.

hellrosa Färbung des distal gelegenen Plasmas der Epithelzellen als solche betrachten. Diese Färbung tritt, wenn auch noch zarter und blasser, schon am 6. Tg. auf. Der 9. Tg. erweist sich bezüglich der Sekretungen und des Sekretbandes nur sehr wenig weiter entwickelt, hingegen ist das Epithel noch etwas höher geworden, es ist jetzt 4—5 reihig.

Am 10. Embryonaltag zeigt sich erstmals innerhalb der Epithelzellen eine positive Schleimreaktion (Abb. 1). Spärlich verstreut



ABB. 4.

Muskelmagen, Embryo von 12 Tg., Querschnitt.

zwar und noch nicht sehr kräftig gefärbt, aber doch deutlich sichtbar, liegen im Plasmakörper einzelner Epithelzellen Schleimeinschlüsse. Die rosafarbene Tönung der lumenwärts gelegenen Zellteile hat sich erhalten, die Sekretungen sind nun wohl entwickelt und die darüber lagernde Sekretschicht ebenfalls. Sie färbt sich bei Anwendung von Mucicarmin kräftig rot.

Der 11. Tg. bringt eine Zunahme und stärkere Färbung der schleimhaltigen Zelleinschlüsse und gleichzeitig die Erhöhung der über den Sekretungen lagernden Sekretschicht um ein Mehrfaches (Abb. 2). Mit Mucicarmin färbt sie sich leuchtend rot.

Distal sind die Zellen durch eine sehr deutliche Basalkornreihe abgeschlossen, über der die schlanken keulenförmigen Sekretungen stehen. Hin und wieder wird die Basalkornreihe durch eine aus dem Epithelverband austretende Zelle durchbrochen (Abb. 2).

Nach $11\frac{1}{2}$ Tg. haben die Schleimeinschlüsse in den Zellen weiterhin an Zahl und Intensität der Färbung zugenommen. Sie liegen ungefähr in der Mitte der Epithelschicht (Abb. 3). Die zahlreichen Mitosen, die bisher nur in dem distal gerichteten Epithel zu finden waren, treten nun erstmals auch in der proximalen Seite auf. Die so gebildeten Zellen beginnen am 12. Tg. in das

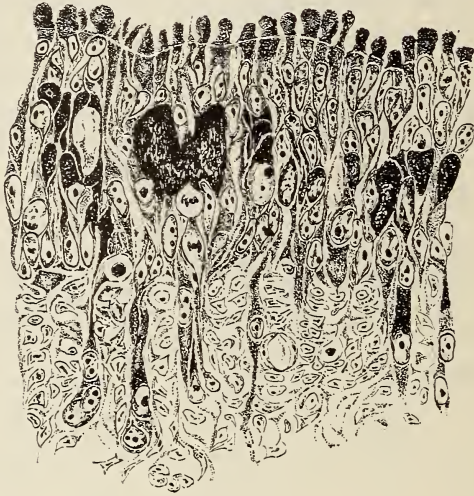


ABB. 5.

Muskelmagen, Embryo von $13\frac{1}{2}$ Tg.

Distal zungenförmige Sekretbildungen. Im Epithel und in den absteigenden Zellen schwarz gehaltene Partien bedeuten Schleimeinschluss.

anschliessende Bindegewebe hinunter zu gleiten (Abb. 4). Die schleimhaltigen Zelleinschlüsse haben noch mehr zugenommen und sind blasig aufgetrieben. Stellenweise hat es auch den Anschein, als ob die aufgeblähten Schleimeinschlüsse den Zellkörper, in dem sie lagen, gesprengt hätten. An Stelle der schlanken Sekretzungen finden sich ebenfalls stark aufgetriebene, kolbenförmige Gebilde, die sich mit Mucicarmin bald tief rot wie die Schleimeinschlüsse, bald mehr schwärzlich oder bräunlich färben. Man darf jedenfalls annehmen, dass es die früheren Sekretzungen sind, denn es sprechen keine Anhaltspunkte dafür, dass es sich um eine Neubildung handelt. Das an den früheren Tagen über dem Epithel lagernde, stark rot gefärbte Sekretband hat sich abgehoben und liegt entfärbt im

Lumen. Zwischen diesem abgehobenen Band und der Epitheloberfläche findet sich stellenweise ein feinkörniger hellbrauner Inhalt.

Nach 13½ Tagen haben sich zu den einzelnen, in die Tiefe gegliederten Epithelzellen weitere hinzugesellt (Abb. 5), sodass sich

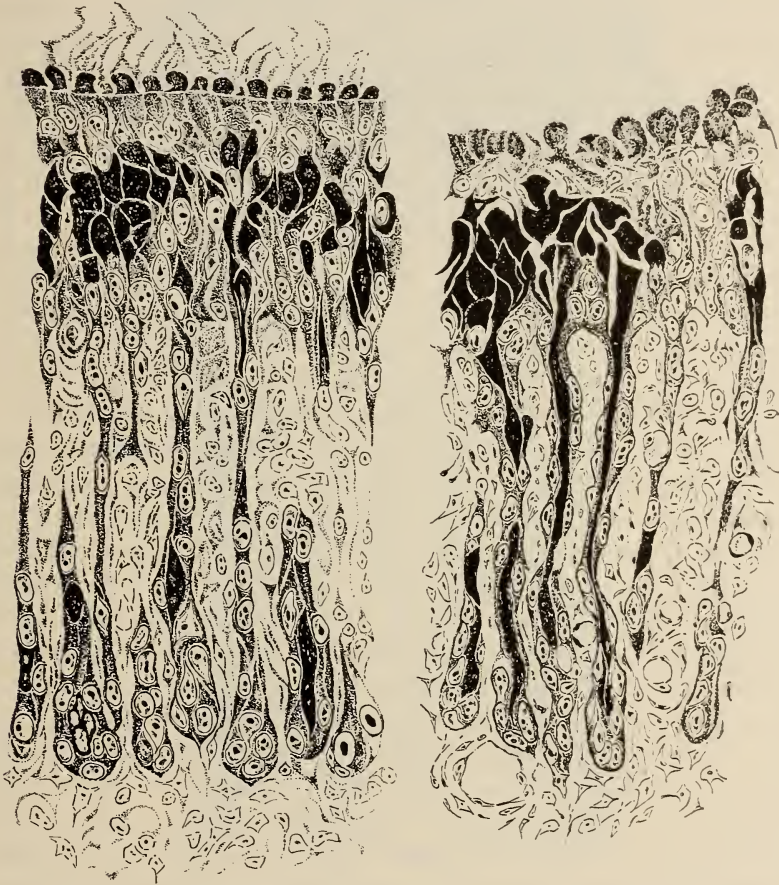


ABB. 6. Muskelmagen, Embryo von 16 Tg., Querschnitt.

ABB. 7. Muskelmagen, Embryo von 17 Tg., Querschnitt.

zapfenartige Gebilde entwickelt haben. Die meisten dieser Zellen enthalten in ihrem Zelleib einen Schleimeinschluss. Die Mitosentätigkeit im proximalen Epithelteil hält weiterhin an und erstreckt sich auch auf die Epithelzapfen, im lumenseitigen Teil hingegen hat sie ganz aufgehört. Die Schleimeinschlüsse in der Mitte des

Epithels sind noch stärker aufgebläht als an den vorhergehenden Tagen, die kolbig aufgetriebenen Sekretzungen sind unansehnlich geworden und färben sich nur noch leicht bräunlich.

Mit dem Wachstum des Magens nehmen die Epithelzapfen an den folgenden Tagen an Länge zu (Abb. 6) und zeigen sich am 17. Tg. als Drüsenschlauch mit durchwegs offenem, mit Schleim gefülltem Lumen (Abb. 7). Das unterhalb der Schleimeinschlüsse in der Epithelschicht gelegene Zellmaterial ordnet sich zu Faltenkuppen, die Schleimeinschlüsse selbst, sowie die oberhalb derselben gelegenen Zellen gehen in Zerfall über. Das endgültige Bild der Epithelfalte und der Faltenkuppen tritt am 18. Tg. noch deutlicher hervor (Abb. 8). Die degenerierten Zellen sind vom übrigen Zellverband abgehoben. Die Schleimschichten umgeben noch immer die Faltenkuppen und füllen die Drüsenschläuche. Im Fundus der Schläuche aber beginnt bereits die Sekretion der keratinoiden Schicht. Einzelne Schläuche sind im Fundus schon ganz frei von Schleim, in andern trifft die keratinoide Sekretion auf noch vorhandene Schleimschichten. Was die Färbung betrifft, so ist von diesem Zeitpunkt an die Methode Hämatoxylin-Heidenhain-Azan am geeignetsten. Der Schleim erscheint leuchtend blau, das keratinoide Sekret hebt sich davon ebenso leuchtend orange ab, wie es für diese Färbung bezeichnend ist. Mit der Hämatoxylin-Heidenhain-Mucicarmin Methode wird das keratinoide Sekret gelblich-braun, hingegen scheinen sich die Schleimschichten in ihrer chemischen Beschaffenheit verändert zu haben. Während sie sich bisher lebhaft rot färbten, reagieren sie auf Mucicarmin nur noch mit einer schwachen Rotfärbung. Die Drüsenschläuche sind am 19. Tg. ganz frei von Schleim, dieser findet sich nur noch über den Faltenkuppen. Aus den meisten Schläuchen ergießt sich indessen ein feiner keratinoider Sekretstrom in das Lumen, ohne aber noch eine zusammenhängende Schicht zu bilden. In einzelnen Schläuchen beginnt die helle Orangefarbe des keratinoiden Sekretes in ein dunkles Rotorange umzuschlagen, anscheinend handelt es sich um eine stärkere Konzentration der keratinoiden Substanz. Das degenerierte Zellmaterial wird durch den ausfließenden keratinoiden Strom in das Lumen hinausgetragen.

Die Mucicarminpräparate zeigen gar keine positive Schleimreaktion mehr und das vorher gelb-bräunlich gefärbte keratinoide Sekret wird jetzt tiefschwarz.

Am 20. und 21. Bruttag sind die Drüenschläuche stärker als bisher von concentriertem, keratinoidem Sekret erfüllt, ohne dass es indessen noch zu einer Schichtbildung im Lumen käme.



ABB. 8.

Muskelmagen, Embryo von 18 Tg., Querschnitt.

Im Epithel und in den Drüenschläuchen schwarz gehaltene Partien bedeuten Schleimeinschluss. In Abb. 8 bedeuten die schraffierten Stellen in den Drüenschläuchen keratinoide Substanz.

In den Mucicarminpräparaten setzt wieder eine Rotfärbung ein, doch handelt es sich um eine Neubildung. Die distalen Teile der

Epithelzellen, welche die Faltenkuppen bilden, sind nun schleimhaltig, eine Erscheinung, die auch dem erwachsenen Tier zukommt.

Rückblickend lassen sich, wenn auch nicht immer ganz scharf voneinander getrennt, folgende Entwicklungsperioden des Hühnermuskelmagens unterscheiden:

1. 5.—9. Embryonaltag: Zylinderepithel, in der Höhe stets zunehmend von 2—3 reihig bis zu 4—5 reihig. Distal sehr mitosenreich. Sekretzungen kaum sichtbar entwickelt. Im Lumen einige kleine, mit Mucicarmin rot gefärbte Sekretfetzen. Im Epithel keine sichtbare Mucicarminreaktion ausser einer blassen Rosa-färbung der distal gelegenen Zellteile.
2. 10.—11½. Tg. Deutliche Entwicklung der Sekretzungen. Zahlreiche stark gefärbte Schleimeinschlüsse in den Epithelzellen. Ueber den Sekretzungen, in das Lumen hineinragend, hohe intensiv gefärbte Schleimschicht. Am Ende dieser Entwicklungsperiode erstmals an der Basis des Epithels Mitosen.
3. 12.—17. Tg. Entwicklung der Drüsenschläuche durch Abgleiten von Epithelzellen in das darunter liegende Bindegewebe. Drüsenschläuche mit Schleim gefüllt. Degeneration des oberhalb der Epithelschleimeinschlüsse gelegenen Zellmaterials. Keine Schleimausscheidung mehr in das Lumen.
4. 18.—21. Tg. Beginn und Entwicklung der keratinoiden Sekretion. Degeneration der primären Schleimsubstanzen, Entwicklung einer sekundären und bleibenden Schleimproduktion in den Epithelzellen der Faltenkuppen.

2. KAPITEL

VERGLEICH DER ENTWICKLUNG DES HÜHNERMUSKELMAGENS MIT DERJENIGEN ANDERER VOGELFORMEN

Von den übrigen Vogelformen standen vom Wellensittich am meisten einwandfrei fixierte Stadien zur Verfügung. Auch hier ist eine erste Entwicklungsperiode, die sich vom 5.—9. Embryonaltag erstreckt, zu beobachten. Sie gleicht derjenigen des Huhnes, weicht aber doch in einigen Punkten davon ab. Das Epithel bleibt etwas niedriger, es wird höchstens 4 reihig. Die Sekretzungen sind von

Anfang an vorhanden, nicht sehr stark entwickelt aber doch etwas stärker als beim Huhn. Auch aus dem Epithel austretende Kerne sind zu beobachten. Im Gegensatz zum Huhn ist bei *Melopsittacus* nicht die geringste Schleimreaktion zu erkennen, weder im Epithel noch im Lumen. Die zweite Periode erstreckt sich ebenfalls, wie beim Huhn, vom 10. zum 12. Tg. Sie wird charakterisiert durch ein stärkeres Auftreten der Sekretzungen, doch sind sie hier kurz und breit. Die Kernaustritte sind sehr deutlich. Erstmals findet sich auch eine Schleimreaktion in den Epithelzellen, doch sind die Schleimeinschlüsse, verglichen mit dem Huhn, sehr spärlich und nur schwach gefärbt. Im Lumen finden sich einige zusammengeballte, rot gefärbte Sekretfetzen. Die dritte Entwicklungsperiode, die mit dem 13. Embryonaltag eingeleitet wird, zeigt erstmals die Mitosen an der Basis des Epithels und gleichzeitig die ersten Vorstöße der Epithelzellen in das Bindegewebe. Die Schleimreaktion im Epithel hat sich nicht verändert, sie ist noch immer sehr schwach. Die Tätigkeit der Sekretzungen scheint beendet zu sein, teilweise sind sie noch sichtbar, an andern Stellen hingegen sind sie verschwunden. In der Mitte des Lumens lagert eine rot gefärbte Sekretmasse und zwischen dieser und dem Epithel eine feinkörnige Masse.

Der 14½ tägige Keim besitzt schon wohlentwickelte Epithelzapfen, die teilweise einen ganz schwach gefärbten schleimigen Inhalt aufweisen. Die distalen Epithelzellen gehen der Degeneration entgegen, die proximalen Zellen haben aber die Faltenkuppen noch nicht aufgebaut.

Zur Zeit des Abschlusses der Arbeit standen keine weiteren Wellensittichstadien mehr zur Verfügung, sodass, abgesehen von den bereits in der Arbeit von 1941 erwähnten Tatsachen, keine neuen Angaben mehr gemacht werden können über die 4. Entwicklungsstufe, nämlich die genaue Entstehung der keratinoiden Schicht. Die übrigen Formen, Taube, Star, Amsel und Wachtel wurden, wie schon erwähnt, nicht besonders zu diesem Zwecke fixiert, sodass die Ergebnisse nur mit Vorbehalt zu verwerten sind.

Als gesichert darf angesehen werden, dass auch bei Taube, Star und Amsel eine in vier Stufen ablaufende Entwicklung zu beobachten ist.

Am Anfang steht überall das mehrreihige Zylinderepithel mit den distal gehäuft auftretenden Mitosen. Bei der Taube sind die

Sekretzungen schon vom 5. Tg. an sichtbar, zuerst klein, später als ansehnlichere Gebilde verbunden mit auswandernden Kernen.

Vom 10.—11. Tg. lagert über den Sekretzungen eine hohe, mit Mucicarmin rot gefärbte Sekretschicht wie beim Huhn und im Epithel finden sich Schleimeinschlüsse, stärker gefärbt als beim Wellensittich, aber nicht so zahlreich wie beim Huhn.

Um den 12.—13. Tg. beginnt die Entwicklung der Drüsen-schläuche, die, in Ermangelung von geeignetem Material, nicht mehr zu Ende beobachtet werden konnten.

Von der Wachtel lagen nur einige wenige Stadien vor, die nicht mit Mucicarmin gefärbt wurden. Hingegen zeigen sich auf einer Entwicklungsstufe, die bereits Epithelzapfen aufweist, mit der Azanmethode sich blau färbende Zelleinschlüsse im Epithel, die sicher als Schleim anzusehen sind. Diese Tatsache wird hervorgehoben, weil später nochmals darauf eingegangen wird.

Bei Star und Amsel zeigt eine erste Entwicklungsstufe vom 5.—6. Tag niedrige Sekretzungen, eine zweite Stufe, die den 7.—8. Tg. umfasst, hohe Sekretzungen, Kernaustritte und ein schmales Sekretband über dem Epithel. Da aber diese Präparate nicht mit Mucicarmin gefärbt wurden, können keine sicheren Angaben gemacht werden über die Schleimreaktion des Sekretbandes noch über Schleimeinschlüsse des Epithels.

Auf Grund meiner Erfahrungen mit *Melopsittacus*, darf aber wohl angenommen werden, dass die Schleimreaktion eher gering wäre.

Am 9. Tg. beginnt die Bildung der Drüsen-schläuche, die auch wieder, in Ermangelung geeigneten Materials, nicht zu Ende beobachtet werden konnte.

Zusammenfassend können folgende Punkte hervorgehoben werden:

1. Das Prinzip der Entwicklung der Drüsen-schläuche des Muskel-magens ist bei mehreren Vogelgruppen von systematisch ver-schiedener Stellung dasselbe und darf daher wohl als weitgehend für Vögel geltend angesehen werden. In das Bindegewebe ab-gleitende Epithelzellen bilden Epithelzapfen. Durch sekundäre Lumenbildung entsteht daraus der Drüsen-schlauch.
2. Die Entwicklung verläuft bei allen hier genannten Formen in 4 Etappen. Die erste umfasst ein Stadium hohen Zylinder-epithels mit keinen oder nur gering entwickelten Sekretzungen

und ohne Schleimvorkommen, die zweite zeigt stärkere Entwicklung der Sekretungen, mehr oder weniger starke Schleimreaktion im Epithel und über den Sekretungen. Im dritten Zeitabschnitt findet die Entwicklung der Drüsenschläuche statt, Degeneration der lumenwärts gelegenen Epithelzellen und der Schleimsubstanzen. Im 4. Zeitabschnitt endlich entsteht die keratinoide Sekretion und die sekundäre Schleimbildung in den Epithelzellen der Faltenkuppen.

3. Die Entwicklung der Drüsenschläuche des Muskelmagens ist so über die Embryonalzeit verteilt, dass die Schläuche, unbekümmert um die Dauer der Embryonalperiode, eben auf den Schlüpftag fertig werden.
4. Was die Schleimproduktion in der zweiten Entwicklungsstufe betrifft, so lassen sich zwei Gruppen unterscheiden. Die eine umfasst Formen mit starken Schleimeinschlüssen in der Mitte des Epithels und mit hoher Schleimschicht über dem Epithel. Sie gehören den rangniederen Nestflüchtern Huhn und Wachtel oder den rangniedrigsten unter den Nesthockern, Taube, an (PORTMANN 1942.). Die ranghohen Nesthocker Wellensittich, Star und Amsel gehören der andern Gruppe mit kaum sichtbarer Schleimreaktion im Epithel und keiner oder nur sehr schwacher Schleimschicht im Lumen an.

3. KAPITEL

DISKUSSION DER LITERATUR

Die bereits bestehende Literatur über die Ontogenese des Muskelmagens bei Vögeln ist in meiner Arbeit von 1941 z.T. schon erwähnt, muss aber, da das Problem jetzt auf breiterer Grundlage erfasst werden kann, nochmals erörtert werden, umsomehr, als in der Zwischenzeit zwei weitere Arbeiten von SJÖGREN 1941 und 1945 hinzugekommen sind.

Die Ontogenese des Muskelmagens, und zwar beim Huhn, wird erstmals von CATTANEO 1885 beschrieben, allerdings nur bei einem 7 Tage und bei einem 14 Tage alten Embryo. Diese Auswahl begründet er mit folgenden Worten: „Specialmente interessanti mi

si presentarono gli embrioni del 7° e del 14° giorno d'incubazione. Prima del 7° giorno non trovai importanti differenziamenti dello stomaco; e cioè era da prevedersi. Questi caratteri di complicazione gastrica non sono di antica data, anzi sono molto recenti; non solo non sono anteriori al tipo vertebrato, ma non si trovano nei pesci, batraci e rettili, e cominciano propriamente da quei sauri, a cui rimonta il tipo degli uccelli. Sono dunque differenziazioni assai tarde nella filogenia, e quindi è da aspettarsi che siano tarde pur nell' ontogenia. » (S. 150.) Das einzige, was er über den 7 tågigen Muskelmagen zu sagen hat, ist, dass seine Wände von einem einfachen Zylinderepithel bedeckt seien. Die Stadien bis zum 14. Tg. überbrückt er mit der Feststellung, dass sich das Epithel allmählich weiter entwickle, « talchè, al 14° giorno, l'epitelio della porzione pilorica, che prima era liscio, diviene invaginato, formandosi così l'abbozzo delle glandule tubulari del gigerio ». (S. 150.) Zur Bekräftigung dieser Aussage fügt er eine reichlich schematische Zeichnung bei, auf welcher ein in regelmässige Falten gelegtes Epithel dargestellt wird.

Am Schlusse seiner Ausführungen über die Embryologie betont er nochmals: « Le glandule poi, si nell'echino che nel'gigerio, si svillupano allo stesso modo, cioè per invaginazione dell'epitelio; sono quindi tutte fra di loro omologhe. » (S. 153.) Das Phänomen der Sekretzungen, der Sekretschicht und des Mageninhaltes wird weder auf der Zeichnung dargestellt, noch irgendwo erwähnt.

In seiner sehr ausführlichen und sorgfältigen Arbeit lehnt CAZIN 1887 CATTANEO in allen Punkten ab und bezeichnet seine Beobachtungen als oberflächlich. Die Schilderung von CAZIN beginnt mit dem 3. Embryonaltag. Zu diesem Zeitpunkt findet er den ganzen Magen von mehrreihigem Zylinderepithel bekleidet, das bis zum 8. Tg. keine Veränderungen erfährt, ausser dass am 5. Tg. die Drüsenmagenanlage vom Muskelmagen abgegrenzt wird, indem sich seine zusammengesetzten Drüsen zu entwickeln beginnen. Vom 8. Tg. an ist die innere Magenoberfläche von einer hellen Substanz bekleidet, die im Muskelmagen stärker entwickelt ist als im Drüsenmagen. Im Muskelmagen zeigt sie nach Fixierung mit Osmiumsäure im Innern dunkle gewellte Linien, die sehr nahe beieinander und senkrecht zum Epithel stehen. Weiter sagt er über dieses Stadium: „On distingue en outre, à la base de ce revêtement, des petits bâtonnets, qui paraissent être en rapport avec les

raies sombres, et qui font saillie au-dessus de la surface interne de la couche épithéliale.» (S. 296-297.) « En examinant des coupes très minces, perpendiculaires à la surface de la muqueuse, on reconnaît que ces bâtonnets ne sont pas autre chose que des prolongements des cellules épithéliales situées plus ou moins profondément, ces prolongements faisant saillie en dehors de la couche épithéliale, de façon à dépasser la limite interne des cellules superficielles.» (S. 297.)

Für den 9. Tg. notiert er stärkere Entwicklung der hellen Substanz mit den dunklen Linien und sagt weiter: « A ce moment, en effet, la couche épithéliale du gésier présente à sa surface un aspect tout à fait hérissé; les bâtonnets sont alors très développés et la plupart d'entre eux se terminent par une extrémité renflée, ressemblant ainsi à de petites massues.» (S. 299.) Am 10.—11. Tg. beobachtet er keine Neuerungen, für das Ende des 12. Tg. hingegen sagt er: « Dans le gésier, on voit nettement, après douze jours d'incubation, l'ébauche des tubes en cul-de-sac qui doivent donner naissance aux colonnettes du revêtement coriace, et, sur des coupes perpendiculaires au plan de la muqueuse, la couche épithéliale présente des ondulations correspondant aux soulèvements qui se produisent à la surface de la couche conjonctive sous-jacente.» (S. 300.)

Am Ende des 13. Tages schreibt er: « A ce moment les connexions existant entre le revêtement interne de l'estomac et l'épithélium sous-jacent ne sont plus aussi nettes que pendant les jours précédents, ... les raies sinueuses du revêtement ne sont plus, comme précédemment, en rapport immédiat avec les cellules épithéliales, et le revêtement est constitué dans sa partie profonde par une zone granuleuse, irrégulière, reposant immédiatement sur la surface interne de la couche épithéliale. Il devient évident, à ce moment, que le revêtement stomacal, apparu au huitième jour de l'incubation, n'est qu'un revêtement provisoire, destiné à disparaître lorsque l'organisation de la couche épithéliale aura subi elle-même une transformation complète.» (S. 301.)

Für den 14. Tg. bemerkt er schon eine beachtenswerte Weiterentwicklung der Schläuche; auf schiefen Schnitten sehe man in Abständen ringförmige Gebilde, nämlich Schnitte durch die in Bildung begriffenen Drüsenschläuche. Ferner sagt er: « Les cellules épithéliales, au lieu d'être, comme au début, superposées et juxtaposées

les unes aux autres et de former une couche dense et homogène, sont maintenant disposées en groupes à peu près cylindriques, perpendiculaires au plan de la muqueuse, et séparés les uns des autres par des cloisons de tissu conjonctif qui se sont développées aux dépens de la couche conjonctive sousjacentes.» (S. 302.)

Am Ende des 14. Tg. ist die neue Anordnung der Zellen noch deutlicher und die freie Oberfläche der Epithelzellen ist hell, granuliert, der Kern befindet sich im untern Teil. Die Sekretionen betreffend sagt er: « Quant aux bâtonnets qu'on observait aux jours précédents, ils se sont confondus avec l'extrémité inférieure des lignes sombres qui leur faisaient suite, et l'on peut encore les distinguer, bien que leur forme soit complètement altérée.» (S. 302.)

Die Bildung der Schläuche fasst er nochmals mit folgenden Worten zusammen: „... je puis dire que ces tubes ne sont pas produits simplement par un bourgeonnement périphérique de la couche épithéliale; ils sont, si je puis m'exprimer ainsi, disséqués, dans l'épaisseur même de la couche épithéliale, par les travées conjonctives, qui s'enfoncent de dehors en dedans, en s'insinuant entre les cellules épithéliales, jusqu'à la base des cellules qui forment le revêtement des saillies superficielles s'élevant dans les intervalles des tubes en cul-de-sac.“ (S. 303.)

Für den 16. Tg. beschreibt er die mit der Epithelschicht fertig ausgekleideten Drüsenschläuche und die keratinoide Schicht im Lumen, deren Struktur am 20. Tg. derjenigen des erwachsenen Tieres gleicht, nur ist sie noch weicher und weniger hoch. Kurz vor dem Schlüpfen sagt er von den Zellen der Faltenkuppen: „... elles ont tout à fait l'aspect de cellules à mucus“.

Leider lassen sich die Angaben von CAZIN nicht zu einem ganz sicheren Vergleich mit den Befunden dieser Arbeit heranziehen, weil, wie in meinen Untersuchungen von 1941 bereits erwähnt wird, die Bildtafel mit den Abb., auf die er verweist, fehlt. Die von CAZIN beschriebenen Frühstadien stimmen mit unsern Beobachtungen überein, nur gibt er die Schleimschicht, um diese wird es sich wohl handeln bei der Schicht mit den dunklen Wellenlinien, und die Sekretionen schon für den 8. Tg. an, während sie hier erst am 10. Tg. in nennenswerter Ausbildung gefunden werden konnten. Der Beginn der Drüsenschlauchentwicklung deckt sich wieder genau mit den vorliegenden Untersuchungen.

Das Abheben der Sekretschicht und der Sekretzungen scheint richtig beschrieben, hingegen findet CAZIN die keratinoide Sekretion schon vom 16. Tg. an, wir beobachten sie erst am 18. Tg. Von Schleimreaktionen in den Drüenschläuchen oder im primären Epithel sagt er gar nichts, da er anscheinend keine speziellen Schleimfarbstoffe benützt hat.

Ueber den Entwicklungsmodus der Drüenschläuche soll an dieser Stelle noch nichts gesagt werden, es soll etwas später geschehen im Zusammenhang mit den übrigen Arbeiten.

Auch CORNSELIOUS 1925 beginnt seine Untersuchungen mit einem 3 tägigen Hühnerembryo. Er beschreibt das Epithel von diesem Zeitpunkt an bis zum 9. Tg. als mehrreihig mit vielen Mitosen. Gegen das Lumen schliesse es mit einer zarten glatten Linie ab. Für den 9. Tg. gibt er das Auftreten einer kutikularen Differenzierung an, die aussehe wie zarte, unregelmässige Wimperflammen. Diese sollen durch Verkleben feiner Stäbchen während der Fixierung entstanden sein. Mit dem Auftreten der Wimperflammen beschreibt er auch die Basalkornreihe an ihrer Basis und eine Sekretschicht im Lumen. Damit wird wohl die in dieser Arbeit beschriebene Schleimschicht gemeint sein. Er bezeichnet sie als ferment-(eiweiss)-haltiges Sekret, das die im Magen liegenden Dottermassen resorbiere. Seine weiteren Beobachtungen über das Schicksal der Wimperflammen und der Sekretschicht sind zweifellos richtig. Von den Wimperflammen sagt er, dass sie an den folgenden Tagen breiter und kürzer würden, am 16. Tg. seien sie nur noch als niedrige, kappenartige Bildungen zu erkennen. Die Sekretschicht hingegen hebe sich zwischen dem 12. und 14. Tg. von der Epithelschicht ab.

Ueber den Vorgang der Drüenschlauchbildung sagt er wörtlich: „Am 14. Bebrütungstage ordnen sich nämlich die unregelmässig in mehreren Reihen übereinander angeordneten Epithelkerne mehr oder weniger deutlich in zwei Lagen an, und einzelne Epithelzellen drängen an der Basis nach dem Unterschleimhautbindegeewebe, der späteren Tunica propria, vor. Das Schleimhautepithel ist daher an seiner Basis nunmehr wie in Zipfel ausgezogen, und diese Fortsätze werden während der folgenden Tage länger und länger; in ihnen werden vom 16. Tage an Kerne sichtbar. Charakteristisch für den Vorgang der Faltenbildung sind ausserdem kleine Spalträume, die vom 15. Tage ab sich häufiger finden, am 14. Bebrütungstage jedoch im Schleimhautepithel noch sehr spärlich

auftreten. Der 16. Tag der Bebrütung zeigt im Magenepithel langgestreckte Spalträume als Andeutung der späteren Drüsen-schläuche. Die Schnitte durch den Embryonenmagen von 17½ Tagen Bebrütung weisen die Drüsen-schläuche schon fertig angelegt auf, d.h. sie sind mit einem einschichtigen Epithel ausgestattet und sind tief in das Bindegewebe eingesenkt.“ (S. 554.) Dazu gibt er zwei recht schematische Abbildungen Fig. 25 und 26, S. 554.

Die Arbeiten von CATTANEO und CAZIN sind CORNSELIOUS bekannt. Bei CATTANEO erwähnt er in einigen Worten den dort beschriebenen Entwicklungsvorgang, nimmt indessen nicht Stellung dazu. Bei CAZIN geht er auf den Entwicklungsmodus überhaupt nicht ein, setzt sich jedoch mit ihm auseinander wegen der Mehr- oder Einschichtigkeit des Epithels im embryonalen Magen. CAZIN benützt den Ausdruck „plusieurs rangs de cellules“ was CORNSELIOUS mit „mehreren Schichten“ übersetzt und als falsch bezeichnet, das Epithel sei mehrreihig. Nun gibt aber CAZIN in der einzigen embryonalen Abb. 29, die sich allerdings auf den Drüsenmagen bezieht, ein richtig gezeichnetes mehrreihiges Epithel wieder, obwohl er in der Beschreibung den Ausdruck „plusieurs rangs de noyaux“ benützt. Demnach wäre der Einwand von CORNSELIOUS nicht gerechtfertigt.

SJÖGREN 1941 beschreibt die Embryonalentwicklung des Magens beim Huhn. Histologisch geht er hauptsächlich auf den Drüsenmagen ein. Vom Muskelmagen sagt er nur: „Die Drüsen des Muskelmagens bilden sich etwas später (als diejenigen des Drüsenmagens) aber in derselben Weise wie die einfachen Drüsen des Drüsenmagens“. Von diesen letzteren sagt er: „In dem mehrreihigen Epithel ordnen sich die Zellkerne zu zwei Reihen. Von der tieferen Reihe her kommt es dann zur Bildung von kleinen Ausbuchtungen, diese veranlassen die Entstehung von Epithelzapfen, die ihrerseits zu tubulösen Drüsen umgestaltet werden“.

Was die Literatur betrifft, so erwähnt er CAZIN und verneint dessen Ansicht, dass das Bindegewebe der aktive Teil sei bei der Bildung der Drüsen-schläuche, unterstützt hingegen die Ansicht von CORNSELIOUS.

Auf irgendwelche Einzelheiten bezüglich Sekreterscheinungen geht er nicht ein. Er gibt einige Abb. des embryonalen Muskelmagens, doch kann man nicht viel daraus ersehen, da es sich um photographische Reproduktionen von Schnitten handelt.

1945 hat SJÖGREN eine Arbeit über die Embryonalentwicklung des Sauropsidenmagens veröffentlicht. Abgesehen von den Reptilien beschreibt er die Embryonalentwicklung des Drüsen- und Muskelmagens bei einer grossen Anzahl von Vögeln. Seine Angaben sind aber sehr lückenhaft, bald morphologischer, bald histologischer Natur. Ueber die Entwicklung der Drüenschläuche des Muskelmagens erfährt man gar nichts. Er erwähnt nur an einigen Stellen das frühembryonale, mehrreihige Zylinderepithel mit „cuticularen Bildungen“, an anderen Stellen die fertigen Schläuche, ohne genauer darauf einzugehen.

Rückblickend erkennt man, dass bei allen Autoren, einschliesslich meine eigene Arbeit von 1941, eine Unsicherheit besteht im Erkennen der Drüenschlauchbildung. Die Ergebnisse von CATTANEO sind von CAZIN ausgiebig diskutiert worden. CAZIN selbst hat, soviel aus seinen Darlegungen ohne Bilder zu entnehmen ist, etwas Aehnliches gesehen, wie ich selbst beim Wellensittich in der Arbeit von 1941. Während das Bindegewebe sich scheinbar vorschiebt, erscheint das Epithel eher passiv. Bei CORNSELIOUS sind Ansätze zu richtiger Betrachtung der Situation vorhanden. Seine Abb. 25 zeigt das Stadium der ersten vorstossenden Epithelzellen. Seine Interpretation ist aber falsch, denn er sagt dazu, das Epithel sei an der Basis in Zipfel ausgezogen. Seine folgenden Darlegungen von den stets länger werdenden Zellzipfeln, die zuerst kernlos sind, dann aber plötzlich Kerne aufweisen, sind eine histologische Unmöglichkeit. Die Spalträume im Epithel in seiner Fig. 26 sind Schleimvakuolen, die, wenn keine Schleimfarbstoffe benützt werden, als Hohlräume erscheinen. So schlecht Abb. 26 auch sein mag, so ist es doch unzweideutig das Stadium der Epithelzapfen.

SJÖGREN sagt zwar nichts Unrichtiges über die Drüenschlauchentwicklung, aber er umgeht sie in merkwürdiger Weise und was er darüber sagt, scheint eher von CORNSELIOUS übernommen. Die Handbücher der Vogelkunde STRESEMANN 1927/34 und GROEBBELS 1932-37 erwähnen die Entwicklung des Muskelmagens überhaupt nicht. Im *Traité de Zoologie* wird von J. PASTEELS 1950 meine Arbeit von 1941 angeführt.

Die zahlreichen Arbeiten, die sich mit dem adulten Muskelmagen befassen, sind hier nicht berücksichtigt worden. Die vorliegenden Untersuchungen zeigen, dass es sich bei der eigentlichen Drüsenbildung nicht um einen grundsätzlich andern Vorgang, als wie er

sonst im Darmtraktus vorkommt, handelt. Durch vermehrte Mitosentätigkeit an der Basis des Epithels werden die Zellen in das Bindegewebe vorgeschoben. Es handelt sich also um eine Art Knospung, den Vorgängen im Oesophag am ehesten vergleichbar, während die zusammengesetzten Drüsen des Drüsenmagens und die Darmkrypten sich durch Einfaltung des Epithels bilden.

Diese Entwicklung ist so schwer zu entziffern, weil die meisten Querschnitte durch den Muskelmagen in dem Zeitpunkt, in welchem die Bildung der Drüsenschläuche erfolgt, ein eigentlich chaotisches Bild zeigen, aus welchem man bestenfalls glaubt stellenweise etwas herauslesen zu können oder zu müssen.

Um weitere Klarheit über den Aufbau dieser Drüsenschicht zu erhalten, wurde ein Entenmagen parallel zu den Sehnenspiegeln aufgeschnitten, die keratinoide Schicht abgehoben und die darunter liegende Schleimhaut unter dem Binokular betrachtet. Sie bildet Falten, die sich zu einem unregelmässigen Gitterwerk vereinigen, zwischen welchem Vertiefungen liegen. Hebt man ein Stück der Drüsenschicht heraus, so sieht man die Drüsenschläuche eng aneinander liegen, jede Vertiefung im Gitterwerk entspricht einer Ausfuhröffnung eines Drüsenschlauches. Dabei muss allerdings gesagt werden, dass es sich bei diesen Schläuchen um Schlauchbündel handelt, denn die Enten gehören zusammen mit Hühnern und Gänsen zu den Formen, bei denen eine gewisse Anzahl von Einzelschläuchen zu einem Bündel vereinigt sind, das von einer gemeinsamen bindegewebigen Hülle umgeben ist. CORNSELIOUS hat bei einer Tafelente bis zu 15 Schläuchen in einem Bündel gefunden, doch sollen bei andern Enten bis zu 40 gezählt worden sein.

Im Gegensatz dazu sieht man bei einem in derselben Weise eröffneten und unter dem Binokular betrachteten Amselmagen in der Drüsenschicht nicht die geringste Struktur; sie zeigte sich als einheitliche weissliche Masse. Das rührt wohl davon her, dass die einzelnen Drüsenschläuche sehr kleine Gebilde sind, die in grosser Zahl dicht gedrängt die Wände des Muskelmagens überziehen. Der Entenmagen zeigt dieses Bild gleichsam vergrössert. Dazu kommt noch, dass einzelne Gruppen von Vögeln eigene Lagerungstypen ihrer Drüsenschläuche haben. Die Kleinheit der einzelnen Schläuche, die dicht gedrängte Lagerung und das S-förmig gebogene Magenlumen lassen es verständlich erscheinen, dass auf Querschnitten Drüsenschläuche nur selten so getroffen werden,

dass sie in ihrem ganzen Verlauf verfolgt werden können, dagegen wird man alle erdenklichen Möglichkeiten von angeschnittenen Schläuchen finden. Diese sind dann, da die Zellen zur Zeit der Entwicklung noch nicht ausdifferenziert sind, nur schwer oder gar nicht zu erkennen. Man darf wohl sagen, dass es selbst bei sorgfältigster Orientierung dem glücklichen Zufall überlassen bleibt, ob man klare Verhältnisse trifft oder nicht. Auf keinem Querschnitt sind sie im ganzen Umkreis des Epithels zu finden. Meine eigenen Untersuchungen von 1941 sowie diejenigen von CAZIN scheiterten an der ungünstigen Schnitttrichtung, diejenigen von CORNELIUS eher infolge schlechter Fixierung und Färbung. Neben der günstigen Schnitttrichtung ist auch die gute Fixierung von äusserster Wichtigkeit. Die schon früher erwähnten Staren- und Amselebryonen, die ganz fixiert worden waren, ergaben Muskelmagenbilder, die aussahen, als ob das Mesoderm die Drüsen-schläuche bilden würde und das Entoderm nur die Faltenkuppen.

4. KAPITEL

VERGLEICH DES VOGELMUSKELMAGENS MIT DEM REPTILIENMAGEN

Da die Histogenese nicht nur als solche, sondern als Evolutionsproblem dargestellt werden soll, so wurde auch noch der Reptilienmagen berücksichtigt. Es sind allerdings keine eigenen Schnitte angefertigt, sondern nur die in der Literatur erreichbaren Angaben benutzt worden. So verschieden der Magen bei den verschiedenen Reptilienformen auch aussehen mag, so lassen sich doch immer zwei Teile unterscheiden, der kraniale Magenkörper und die caudale Pars pylorica. Auf die Streitfrage, ob der Magenkörper wirklich dem Drüsenmagen der Vögel entspricht und die Pars pylorica dem Muskelmagen, will ich nicht eingehen, denn es würde den Rahmen dieser Arbeit überschreiten. SJÖGREN verneint diese Übereinstimmung, während frühere Autoren diese Annahme unterstützten. Es soll aber auf einige Punkte hingewiesen werden, die das Problem vielleicht in einem neuen Lichte erscheinen lassen.

Ueber die Ontogenese der Epithelschicht des Reptilienmagens waren nur bei SJÖGREN Angaben zu finden. Das Ausgangsstadium

ist ein mehrreihiges Zylinderepithel mit einer Kutikula, bevor die Magendrüsen gebildet werden. Die Drüsenbildung beginnt zuerst im Magenkörper in Form von Grübchen, erst später in der Pars pylorica in Form langgestreckter Zapfen. Es wäre dies eine Parallelerscheinung zu der Entwicklung des Drüsen- und Muskelmagens bei Vögeln. Auf weitere Einzelheiten geht er nicht ein.

In einer Arbeit von BEGUIN 1902 finden sich histologische Angaben über den adulten Reptilienmagen. Die Pylorusdrüsen unterscheiden sich grundsätzlich von den Drüsen des Magenkörpers. Sie sind kürzer als jene, weniger zahlreich und meist einfach. Das Oberflächenepithel und die Drüsenzellen sind schleimhaltig, doch bestehen färberische Unterschiede zwischen beiden und beide miteinander reagieren anders als die wirklichen Schleimbecher des Oesophags, sodass BÉGUIN annimmt, es handle sich um Substanzen, welche dem Schleim verwandt seien. Er hat allerdings keine Schleimfärbung mit Mucicarmin vorgenommen, sondern mit Eosin, Bismarkbraun und Safranin. Die Eidechsen bezeichnet er, bezüglich der Magendrüsen überhaupt, d.h. sowohl im Pylorus als im Magenkörper, als am primitivsten, da zwischen Oberflächen- und Drüsenepithel oft kein deutlicher Unterschied bestehe. Die Schlangen und Schildkröten seien in dieser Beziehung höher entwickelt. Wenn auch noch weitere, hauptsächlich histogenetische Untersuchungen bei Vögeln und Reptilien nötig sind, so zeichnen sich doch zweifellos jetzt schon gewisse Parallelerscheinungen ab, die vielleicht bei den Vögeln als Nachklang an die Reptilienzustände zu werten sind. Es soll hier zunächst auf die zeitliche Aufeinanderfolge bei der Drüsenbildung hingewiesen werden, die beim Reptil im Magenkörper zuerst beginnt, während die Drüsen der Pars pylorica später gebildet werden. Auch beim Vogel beginnt die Drüsenbildung zuerst in dem, dem Oesophag näher gelegenen Teil, im Drüsenmagen, erst später im Muskelmagen. So wenig eingehend sich SJÖGREN auch mit der Art der Drüsenbildung befasst, so erwähnt er doch im Magenkörper Grübchen, worunter man wohl Epitheleinfaltungen verstehen darf, wie sie im Drüsenmagen der Vögel vorkommen, und in der Pars pylorica Epithelzapfen, wie im Muskelmagen.

Die Angaben über das erwachsene Reptil lassen erkennen, dass die Drüsen der Pars pylorica, die äusserlich gesehen den Drüsen des Muskelmagens gleichen, zeitlebens Schleimdrüsen bleiben, doch

bahnt sich bereits etwas Neues an, nämlich die Bildung des keratinoiden Sekretes, daher die unterschiedliche Reaktion auf Schleimfarbstoffe. Vielleicht würden Färbungen von Reptilienmägen nach denselben Methoden, wie sie bei Vögeln angewendet wurden, überraschende Resultate ergeben.

Die merkwürdige und, man ist fast versucht zu sagen, unnötige Schleimproduktion bei der Entwicklung des Vogelmuskelmagens darf im Sinne des biogenetischen Grundgesetzes als Wiederholung eines Ahnenzustandes angesehen werden, umsomehr, als sich die starke Schleimbildung bei den Formen findet, die auch von PORTMANN auf Grund anderer Merkmale als primitiv betrachtet werden. Bei höher entwickelten Formen geht sie deutlich zurück.

ZUSAMMENFASSUNG

Das Ziel der vorliegenden Arbeit war die Untersuchung der Histogenese der Drüschicht des Vogelmuskelmagens und ihre evolutive Deutung.

1. *Kapitel* schildert die genaue Histogenese des Muskelmagens beim Hühnchen und kommt zu der Unterscheidung von 4 Entwicklungsetappen im Verlaufe der Embryonalzeit.

2. *Kapitel* vergleicht die Histogenese beim Hühnchen mit derjenigen anderer Vogelformen und findet auch hier dieselben 4 Entwicklungsetappen im Verlaufe der Embryonalzeit. Sie verteilen sich, unbekümmert um die Dauer der Brutzeit, so über die Embryonalperiode, dass die Drüschicht immer gerade auf den Schlüpfmoment fertig entwickelt ist. Gleichzeitig ist aber zu beachten, dass bei allen Formen, die später als am 14. Tg. schlüpfen, der Beginn der Drüsenbildung spätestens auf diesen Zeitpunkt fällt, gleichgültig wieviel Bruttage sich noch anschliessen. Ueber die sich hieraus ergebenden Schlussfolgerungen wurde in meiner Arbeit von 1941 S. 64/65 berichtet. Bezüglich der Schleimproduktion in der 2. Entwicklungsetappe lassen sich zwei Gruppen unterscheiden. Formen mit starker Schleimproduktion gehören den rangniedern Nestflüchtern oder den rangniedrigsten Nesthockern an. Schwache Schleimproduktion ist ein Merkmal ranghoher Nesthocker.

3. *Kapitel* befasst sich mit der bisher über dieses Thema erschienenen Literatur. Keiner der Autoren hat die Entwicklung der Drüsenschicht vom Anfang bis zum Ende einwandfrei dargestellt.

4. *Kapitel* vergleicht gewisse Vorgänge bei der Entwicklung des Vogelmuskelmagens mit dem Reptilienmagen und kommt zum Schluss, dass sie, unter Vorbehalt weiterer Untersuchungen vielleicht als Nachklang an Reptilienzustände zu werten sind.

ZITIERTER LITERATUR

1902. BÉGUIN, F., *Contribution à l'étude histologique du tube digestif des Reptiles*. Rev. Suisse de Zool., tome 10.
1885. CATTANEO, G., *Istologia e sviluppo dell'apparato gastrico degli uccelli*. Atti Soc. ital. Sci. nat. 27.
1888. CAZIN, M., *Recherches anatomiques, histologiques et embryologiques sur l'appareil gastrique des Oiseaux*. Annal. Sci. natur. Zool., VII, S. 4.
1925. CORNELIUS, C., *Morphologie, Histologie und Embryologie des Muskelmagens der Vögel*. Gegenbaur's Jb. 54.
- 1932-37. GROEBBELS, F., *Der Vogel*. Bd. I, II. Berlin.
1941. JOOS, Ch., *Vergleichende Untersuchungen über die Ontogenese des Darmtraktes von Melopsittacus undulatus Gould*. Verh. d. Naturf. Gesellsch. Basel, Bd. LIII, 1941-42.
1950. PASTEELS, J., in *Traité de Zool.*, v. PIERRE-P. GRASSÉ. Tome XV, S. 479.
1935. PORTMANN, A., *Die Ontogenese der Vögel als Evolutionsproblem*. Acta biotheoretica, Series A., Vol. I, Pars 1-2.
1938. — *Beiträge zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklung der Vögel*. Rev. Suisse de Zoologie, Tome 45, No. 6.
1942. — *Die Ontogenese und das Problem der morphologischen Wertigkeit*. Rev. Suisse de Zoologie, Tome 49.
1941. SJÖGREN, S. J. *Ueber die Embryonalentwicklung des Magens beim Huhn*. Morphol. Jb. Bd. 86.
1945. — *Ueber die Embryonalentwicklung des Sauropsidenmagens*. Acta anatomica, Supplementum II.
- 1927-34. STRESEMANN, E., *Aves. Handbuch der Zoologie* von W. KÜENTHAL, 7. Bd., 2. Hälfte.
-

Histostatic and cytostatic effects of some Amino Ketones upon Tail Regeneration in *Xenopus* Larvae

by

H. R. DETTELBACH

with 19 text-figures.

TABLE OF CONTENTS

- I. INTRODUCTION AND STATEMENT OF THE PROBLEM
- II. MATERIALS AND METHODS.
 - A. *Materials.*
 - B. *Amputation and Chemical Treatment of the Larvae.*
 - C. *Measurements.*
 - D. *Fixing and Staining.*
- III. EXPERIMENTAL RESULTS.
 - A. *Phases of Normal Regeneration.*
 - B. *Morphological Types of Reaction to Treatment with Amino Ketones.*
 - 1. General Effects.
 - 2. The Types of Response to Treatment.
 - 3. Suppression of Notochord and Spinal Cord.
 - 4. Persistence of Effects.
 - C. *Measureable Effects Upon Growth and Regeneration.*
 - 1. The degree of Inhibition.

2. Susceptibility and Threshold.
3. Sensitivity as a Function of the Time of Treatment.
4. Pre-treatment.
5. Effect of Temperature Variation.
6. Toxicity and Effective Range of Concentrations.

D. *Histostatic and Cytostatic Effects Upon Regenerating Tissues.*

1. Epidermis.
2. Basal Membrane.
3. Mesenchyme Area.
4. Notochord and Sheath.
5. Spinal Cord.
6. Mitoses.
7. Nuclear Size Variations.
8. Nucleolar Size Variations.

IV. THE EFFECTS OF AMINO KETONES UPON EMBRYONIC CHICK FIBROBLASTS IN VITRO.

- A. *Methods and Materials.*
- B. *Effects upon Cell Division.*
- C. *Effects upon Cell Migration.*

V. SUMMARY.

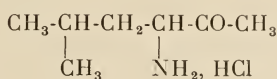
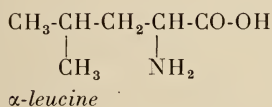
VI. LITERATURE.

I. INTRODUCTION AND STATEMENT OF THE PROBLEM

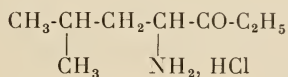
Tail regeneration in anuran larvae may be inhibited through the use of chemical agents. LEHMANN, BERNHARD, HADORN and LÜSCHER (1945) were the first to achieve a total suppression of tail regeneration through the application of colchicine, and LÜSCHER (1946 *a*) and BERNHARD (1947) have made use of this fact to study the biological action of colchicine in detail. LÜSCHER found that this substance produces its main effects upon regeneration by inducing large numbers to cells to enter into mitosis prematurely, whereupon they are blocked in the metaphase and consequently degenerate. Because of this action colchicine may be classified

as an antimitotic with a pronounced nuclear destructive action upon cells.

Recently ERLLENMEYER and LEHMANN (1949), ERLLENMEYER and KÜHNE (1949), and LEHMANN, BRETSCHER, KÜHNE, SORKIN, ERNE and ERLLENMEYER (1950) reported that some of the newly synthesized α -amino ketones are biologically active and capable of significantly inhibiting regeneration of the *Xenopus* larva tail. Of the several amino ketones, those which are structurally similar to α -leucine (ERLLENMEYER, 1948) with either a methyl or ethyl group substituted for the end OH group proved most active. (LEHMANN et. al., *op. cit.*, p. 1219.)



amino ketone 5



amino ketone 9

Details of the method of synthesis and physical, and some of the chemical properties of these substances are given in the above mentioned papers and also in KÜHNE (1950) (see also v. EULER, 1950).

As ERLLENMEYER and LEHMANN pointed out (*op. cit.*), the amino ketones differ sharply in their action upon regenerating tissues from substances such as colchicine. They reported few but apparently normal mitoses in the regenerating tissues which led to the suggestion that these substances had a more histostatic action than an antimitotic one. Further, the effective range of concentrations was found to be quite wide in comparison to the known antimitotics. Addition of α -leucine to the solutions had no effect upon the action of the substances. As mentioned in the papers of ERLLENMEYER and LEHMANN (*op. cit.*) and LEHMANN et. al. (*op. cit.*, p. 1221), the amino ketones are strong reducing agents, relatively stable in acid solutions, but oxidized in alkaline solutions by the oxygen of the air. LEHMANN and WEBER (unpublished, communicated with permission of the authors) have since determined that the amino ketones are more effective if used in a buffered solution of pH 7.2 and considerably less effective in a buffered

solution at a pH of 5.5. AEBI (unpublished) has tested the amino ketones in the Warburg apparatus and found that they both take up oxygen at a rate which increases as the pH of the medium is increased. He also found that amino ketone 5 takes up oxygen 3 to 4 times as fast as does ketone 9 and that both take up 2 atoms of oxygen per molecule. In view of these facts it seems evident that the amino ketones themselves are *not* responsible for the inhibition of regeneration but that some oxidation product is the active agent. The different rates of oxygen uptake may also be considered the basis for the differences in effects caused by the two amino ketones (e.g. nuclear size variations and duration of effects). In spite of the above, inhibition of regeneration by our method of amino ketone treatment is consistent and the results reproducible.

These findings indicate that the main effect of the amino ketones or their oxidation products upon the regenerating tissues is a histostatic one, and relatively few signs of severe cellular damage are to be found. (See also LEHMANN and DETTELBACH, 1952.)

The aim of the present paper is to extend the above mentioned results and to examine in detail the mode of action of the amino ketones upon regeneration and growth of *Xenopus* larvae. Measurement of the regenerating larval tail under different conditions of temperature, time of treatment, pre-treatment, etc., were combined with a histological and cytological examination of fixed tissues. By these methods and by testing the effects of the ketones upon embryonic chick tissues *in vitro*, results were obtained concerning the mode of action of these substances.

I would like to take this opportunity to express my thanks and appreciation to Professor F. E. LEHMANN for suggesting this problem to me and for his continual interest and many suggestions during the course of the work.

I am also indebted to Dr. A. BRETSCHER for his help with the statistical analysis. I also had the opportunity to read the manuscript by F. E. LEHMANN and A. BRETSCHER "Wirkungsanalyse regenerationshemmender Stoffe mit Hilfe statistischer Methoden." (1952).

II. MATERIALS AND METHODS

A. MATERIALS.

The larvae of *Xenopus laevis* are readily obtainable during the whole year in practically unlimited numbers. In principle the method of

OCHSÉ (1948) is followed with some modifications (ANDRES, BRETSCHER, LEHMANN, ROTH 1949). Copulation and egg laying may be brought about relatively easily by the injection of gonadotropic hormones (OCHSÉ, *op. cit.*, p. 63). As the larvae are only very slightly pigmented, observation of the transparent organs and tissues, and especially the tail, is simple when the animals are narcotized with MS 222 (Sandoz, Basel)¹. The keeping of *Xenopus* and the raising of larvae has been carried on successfully in this institution for a number of years. The larvae after hatching are fed exclusively with finely ground nettle powder (*Urtica*) upon which they thrive and grow rapidly. They are kept in round enameled pans at a constant temperature of 20° to 24° C in a thermostat.

B. AMPUTATION AND CHEMICAL TREATMENT OF THE LARVAE.

For each experimental series tadpoles from the same egg batch were chosen which varied in size by not more than 4 mm and 5 animals were used per container at the various concentrations. Tadpoles to be treated were first narcotized in MS 222 (Sandoz) 1:7000, at a temperature of about 20° C for a period between 5 and 10 minutes. The narcotized animals were then selected on paraffined millimeter paper according to size. On animals found to be of a size within the limits set for the experiment, 4 mm were amputated from the tip of the tail with a fine scalpel. A period of 5 to 10 minutes was then allowed for the animals to recover in distilled water. After that they were transferred to the already prepared test solutions. Five animals were placed in each glass containing 150 cc of solution. All selection and division of the animals was done completely at *random*. The containers with the tadpoles were placed in a large thermostatically controlled cabinet where temperature was maintained at $18^{\circ} \pm 1^{\circ}$ C. In order to be sure that enough substance was present in the solutions to affect all five of the tadpoles and to affect them to the maximum, parallel experiments were conducted in which one series of ketone solutions contained five animals per 150 cc container and one series contained one animal per 150 cc container. The results of these experiments show that there is no significant difference in the amount of inhibition when only one animal per 150 cc is used instead of five. All subsequent experiments were therefore conducted with five animals per container.

It was desired to obtain a quantitative expression of the influence of the amino ketones upon regeneration. All of the experiments were therefore performed with a graded series of amino ketone solutions of geometrically decreasing concentration in distilled water (e.g. 1:1000, 1:2000, 1:4000, 1:8000, 1:16000, 1:32000, 1:64000, 1:125000, 1:250000, 1:500000, 1:1000000, and distilled water).

¹ A detailed study of the development and morphology of the *Xenopus* larva has recently been made by WEISZ (1945).

All water used in these experiments was glass distilled. Ordinary tap water in Berne is toxic because of its chlorine content. Tadpoles of *Xenopus* are able to live in the distilled water very well for periods much longer than 10 days. The pre-experimental conditions of feeding, temperature, etc. may determine to a large degree the regenerative capacity of a given group of larvae (ZELENY, 1917; LÜSCHER, 1946 a). Even when conditions have been optimal and the same for all larvae, different batches still show variations in their capacity for regeneration. Temperatures of less than 10° C produce a large and permanent reduction of the regenerative capacity. Temperatures of 25° to 28° C cause an acceleration of regeneration to about double that at 18° C. Insufficient feeding prior to amputation also leads to a reduction or failure of regeneration. Greater amounts of tissue material amputated cause an increase in regeneration rate, and re-amputation also causes an acceleration. (LÜSCHER, *loc. cit.*, p. 472; ZELENY, *op. cit.*) The size of the animals has only a small influence upon their regeneration provided the larvae are between 15 and 40 mm in length. It was attempted to eliminate or control as many of these extrinsic factors as possible by treating all larvae in exactly the same manner and by standardizing the experimental method.

C. MEASUREMENT OF REGENERATING TAILS.

RÖTHELI (1947, unpublished) has shown that the increase of length of the regenerating *Xenopus* tail is directly proportional to the increase in surface area. Thus measurement of length alone is an expression of the area regenerated. For this reason only the length of the regenerating tail was measured. Daily measurement of the regenerating tail had considerable deleterious effects and raised the incidence of mortality to an extent that invalidated some of the experiments. Limiting the number of measurements to the 5th and 10th days eliminated this. It is also possible to measure on the 5th and 10th days tails which have been reduced by the chemical treatment. Measurement was done directly with an ocular micrometer in tenths of millimeters by adjustment of the extensible microscope barrel (LÜSCHER 1946 a). Illumination was through a heat absorbent filter. The regenerating tail was measured from the point of amputation which is marked by an indentation in the notochord and by the different appearance of the regenerated epidermis. No narcosis was used. Slight variations made in the procedure at times are noted in the text.

D. FIXING AND STAINING.

(See LÜSCHER, 1946 a.)

III. EXPERIMENTAL RESULTS

A. PHASES OF NORMAL REGENERATION.

The chemically caused changes in the regeneration process only have meaning when they are compared with the normal regeneration. LÜSCHER (1946 *a*) has shown that such changes of the tail length are measureable and may be compared with untreated animals. Noticeable morphological changes may be classified under a few types as LÜSCHER has done (p. 477). The various reaction types are described below followed by a survey of the quantitative inhibition of tail regeneration.

Normal regeneration of the Amphibian tail in general (ABELOOS, 1932; GODLEWSKI, 1928; HARRISON, 1898; et. al.) and that of *Xenopus laevis* in particular (LÜSCHER, 1946 *a*, 1946 *b*) has already been given. The phases of normal regeneration (photographed by LÜSCHER 1946 *a*) may be divided into three phases.

Phase 1. *Wound healing and formation of small tissue specific regeneration blastemas by cell migration*¹. During this phase, which lasts about three days, autolysis and activation of the tissues takes place.

Phase 2. *Growth of the regeneration blastemas without differentiations. Cell division in the stump begins during this phase which starts on about the third day and lasts till about the sixth day.*

Phase 3. *Growth and differentiation of the regenerating tissues, beginning on about the fourth day and partly concurrent with the preceeding phase. Active cell division and increase in the length of the regenerating tail during this phase.* (See also ROSIN, 1946, p. 184.)

As will be shown, the amino ketones act strongly upon phase 1, while phase 2 and 3 are less affected.

¹ GODLEWSKI (1928), AREY (1932), ZELENY (1916), BUTLER (1933), WAECHTER (1949), and others, have all reported that the first step in wound healing in amphibians is a migration of epidermal cells to the wound surface, and that cell division first begins usually on about the 4th day. WIGGLESWORTH (1937, p. 368) found a similar condition during wound healing in insects. This sequence of events probably holds true for all wound healing.

B. MORPHOLOGICAL TYPES OF REACTION TO TREATMENT WITH AMINO KETONES.

1. *General Effects.*

The effects of treatment with stronger solutions of the amino ketones are not limited to the inhibition of regeneration. The tadpoles in the stronger solutions (1:16000 and stronger) show a distinct contraction of the pigment cells which makes the tadpoles pale in contrast to the controls. SCHEREMETIEVA and BRUNST (1933, p. 780) also found contraction of the pigment cells in larvae of *Pelobates fusca* after X-raying. LÜSCHER (1946 *b*, p. 693) found that colchicine treatment causes an expansion of the pigment cells of the skin which may last as long as one month after treatment. Amino ketone treated animals are considerably more sluggish in their movements and often refrain from taking their typical 45° angle of inclination. The usually constant tail movement is also often lost.

The amino ketones cause, like colchicine (LÜSCHER, 1946 *a*, p. 480), a *statistically significant reduction of the total length* over a period of 10 days at a concentration of 1:32000. In one experiment control tadpoles were 23.4 mm on the 5th day and 22.3 mm on the 10th day, while amino ketone treated tadpoles of the same initial length were 21.8 on the 5th day and 20.6 mm on the 10th day. This reduction usually amounts to 8 to 10% of the control length and is quite evident without amputation which demonstrates that the substances are taken up other than through the wound surface only. Treatment at a concentration of middle strength however limits the effects practically wholly to the regenerating tail extremity. Solutions of 1:64000, for example, cause consistent and definite inhibition of regeneration while any general effects are at a minimum and recovery is usually complete within a short time.

2. *The Types of Response to Treatment* (see figure 1).

The response to amino ketone treatment after amputation may be classified into three main types. These reaction types correspond to those found by LÜSCHER (1946 *a*) after treatment with colchicine and his numbering is maintained here.

Type I (highest realization grade) is the weakest reaction to treatment and composed of two sub-types. Type I *a* is found with the greatest frequency and may be interpreted as simply

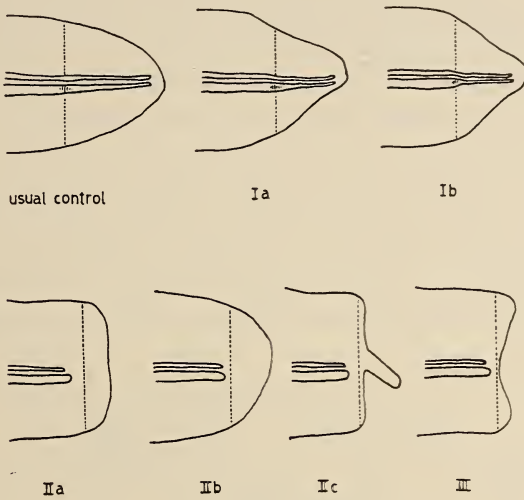


FIG. 1.

Above are illustrated the principal types of tail regeneration of *Xenopus* larvae. Note that types II and III show suppression of axial organ regeneration. The broken lines indicate the place of amputation.

delayed normal regeneration. Axial organs show good growth on the 10th day and growth seems to be progressing well at this point. The length of the regenerate on the 10th day of type I *a* extends over the whole range from the maximal of type II up to control lengths. The extent of inhibition depends upon the concentration at which treated and the regenerative capacity of the particular group of animals as shown by the controls. The difference between type I *a* and most controls is mainly a matter of degree.

Type I *b* response shows *the weakest regeneration in which the notochord and spinal cord take part.* The notochord is formed as a thin extension from the place of amputation and shows a development that is poor when compared with the controls. The point of amputation is clearly marked by a sharp difference in the

diameter of the notochord. Regenerated tails of this type are usually cone shaped and are limited to a length of 1.1 to 1.3 mm.

Type II (second realization grade) is a *limited regeneration* of the tail tip *with suppression of the notochord and spinal cord*. Included under type II are three sub-types representing varying degrees of regeneration without axial organs. Regeneration of this type is principally epidermal with some mesenchyme taking part. The epidermal cells in such regenerates are normal in appearance but are not as well organized as in control epidermis.

Type II *a* is normal wound healing plus the formation of a small mound of tissue composed of muscle and connective tissue around and over the notochord cap. At the end of ten days of treatment this type of response may reach a length of 0.3 to 0.5 mm. Type II *b* represents a continuation of type II *a* and leads to the formation of a rounded fin-like structure without axial organs. It is

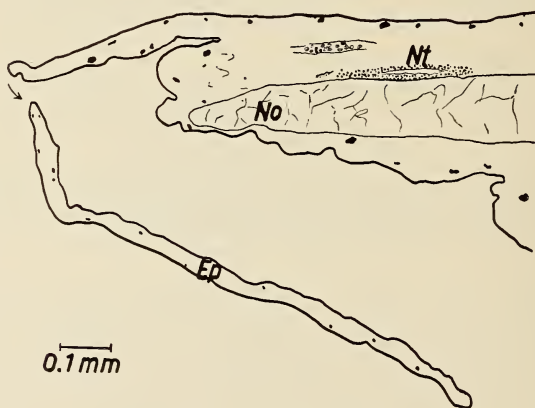


FIG. 2.

Case of extreme epidermal regeneration with suppression of axial organs (Type II *c*) after treatment with ketone 5, 1: 8000 for 10 days. Length after fixing 3.3 mm. Sagittal section. 80 X. No = Notochord, Nt = Neural tube, Ep = Epidermal Regenerate.

usually 0.5 to 0.6 mm in length. Type II *c* is the most aberrant of group II and is composed of thin growths that are often bent and irregular in shape and lack axial organs. Regeneration of type II *c* is quite variable in length and in single cases may attain 1.0 mm or more at the end of ten days (figure 2).

Type III (first realization grade and strongest reaction) is a *complete inhibition of regeneration* with only wound healing. Animals showing this type of response show no progress during the whole experiment and the condition on the 10th day is essentially the same as that seen shortly after amputation. The covering over the stump is limited to 0.2 mm in thickness and is simply an epidermal layer. This degree of inhibition is seldom in appearance and is seen only at concentrations of 1:8000 and stronger. The frequency of appearance of this type increases with increasing concentration.

Type I is found in most animals after 10 days treatment at concentrations of 1:8000 and more dilute. The frequency of appearance of type II and III increases in most groups at 1:8000 as the treatment becomes stronger but there is a very large variation from group to group. In some batches type II and III appear at a concentration of 1:16000, while in others they are only found at concentrations of 1:2000 or more. In a series of 9 experiments in which concentrations of 1:16000—1:2000 were included, types II and III were found 46 times out of the total 225 animals treated. It was found impossible to establish any difference in the frequency of types II and III after ketone 5 and after ketone 9 treatment. Type II is generally from three to five times more frequent than type III. Animals showing type II or III reaction are unable to recover from the effects of treatment even under optimal conditions after the 10th day while type I continues to grow and eventually overtakes the controls after some twenty days or more (see figure 3). It appears that the suppression of the axial organs exerts a limiting effect upon the amount of tail regeneration possible. In figure 1 are shown diagrammatically the various regeneration types.

It seems probable that the three types described are examples of distinct "realization grades"¹. As the intensity of treatment is increased, tail regeneration becomes progressively less until a certain minimal size is reached. When the concentration is increased beyond this point a degradation stage is reached in which the notochord and spinal cord fail to regenerate and only a fin-like

¹ For the general treatment of the concept of "realization grades" see F. E. LEHMANN, 1948, *Archiv JULIUS KLAUS-Stiftung*, 23: 568-573.

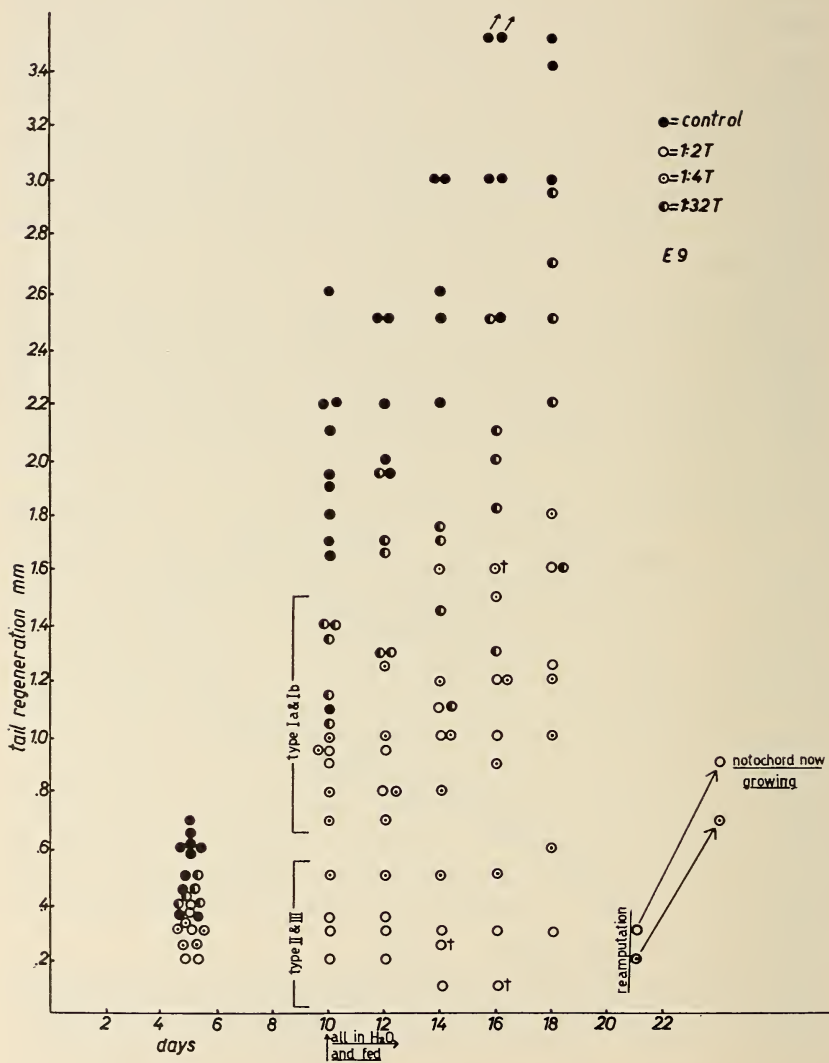


FIG. 3.

Graph of part of one regeneration experiment of ketone 9 treated larvae. Measurements were continued over 20 days to show the course of regeneration. Note that the larvae in which regeneration has been blocked for 20 days begin at once to regenerate when the tail tip is reamputated.

tail tip is formed (see DALCQ, 1947, pp. 114-115. Principle of Minimal Area of a Blastema). This is a "realization grade" below the normal. By again increasing the concentration of the amino ketones, the third realization grade is reached which is characterized by the lack of even a fin regenerate.

The production of realization grades has been found in other forms and by other means as well: e.g. PUCKETT (1936), reduction of the number of digits and limb parts in *Amblystoma* after X-raying; BRETSCHER, reduction of the number of toes in *Xenopus* (1947) and suppression of polydactyly in the chick (1950) both after colchicine treatment; BRETSCHER and TSCHUMI (1951), reduction of the number of digits and parts of the leg of *Xenopus* after colchicine and mustard gas treatment; ANDRES (1948) for the development of the amphibian labyrinth; DALCQ (*op. cit.*) for brain and notochord of amphibians, etc.). Common to all appears to be the *reduction in the number of parts or organs* with increasing degradation and *not a harmonious reduction of the size of the whole anlage* (LEHMANN, 1948, p. 569).

3. *The role of the Notochord Blastema in the Formation of Realization Grades.*

As a result of strong treatment the axial organs of the tail may be completely prevented from regenerating (see foregoing section). (Type I and II, figure 1.) In this case wound healing takes place with a limited amount of epidermal regeneration to form a fin-like structure devoid of support. Such suppressed regeneration is found after treatment at concentrations of 1:8000 and stronger but not in all animals which have been so treated. At concentrations stronger than 1:2000 almost 100% of the surviving tadpoles show this type of response.

The different realization grades give an indication of the degree of sensitivity of the various components of the regenerating tail. Within a large concentration range the regeneration of all organ blastemas taking part is first slowed without the appearance of qualitative differences. After stronger reaction, the volume of the regenerating neural tube, and especially *the notochord*, are clearly too small (I b). When the regeneration of the notochord and neural tube are suppressed only a relatively small epidermal tail fin

is formed. (II) At still stronger reaction the regeneration of the epidermis is also suppressed. (III) These realization grades appear after colchicine treatment (LÜSCHER, 1946 *a*) in a similar way as after amino ketone treatment. The findings indicate that the graduated sensitivity of the different regeneration blastemas is responsible for the realization grades.

SCHEREMETIEVA and BRUNST (1933, 1936) have found that regenerative capacity in the X-rayed tail of *Pelobates* was lost in the following order: *notochord*, neural tube and musculature, gelatinous connective tissue, blood vessels, epidermis.

This order seems to agree essentially with that found after treatment with the amino ketones. All the results in the literature (see also AVEL, 1932; OKADA, 1936; and HELFF, 1937) and the results of colchicine and amino ketone treatment of *Xenopus laevis* point to the *notochord blastema as the chief factor* in tail regeneration. Because the notochord blastema is also the most sensitive of those taking part, the first realization grades (I *b* and II) depend upon the partial or total suppression of this blastema. In the colchicine experiments the suppression of the notochord blastema is caused by the loss of pre-mitotic cells. The action of the amino ketones on the notochord blastema is made clear by histological examination (Section D).

It is improbable that all the cells of the notochord blastema are suppressed by the chemical treatment. The question may therefore be asked if there is not a certain minimal size necessary for a blastema which must be attained before regeneration is possible. If the number of cells taking part in the regeneration of the notochord or epidermis is insufficient, a certain, as yet unknown, physiological threshold (see also DALCQ, *loc. cit.*) is not reached and the regeneration of the blastema in question fails completely.

4. *Persistence of Effects.*

Larvae in which notochord and spinal cord have been prevented from regenerating show no subsequent recovery at least for periods as long as two months after treatment (longest period examined). Upon re-amputation of only a very small amount of tail tissue (with the cut passing through all of the tissues of the tail). Regener-

ation begins and leads to formation of a well developed tail tip (see figure 3).

It appears that if the capacity for regeneration has not been permanently suppressed by chemical treatment, an additional regeneration stimulus is necessary. Once regeneration has begun, it continues normally and the larvae eventually pass through a normal metamorphosis. Figure 3 shows the course of growth in an experiment in which some animals were first completely

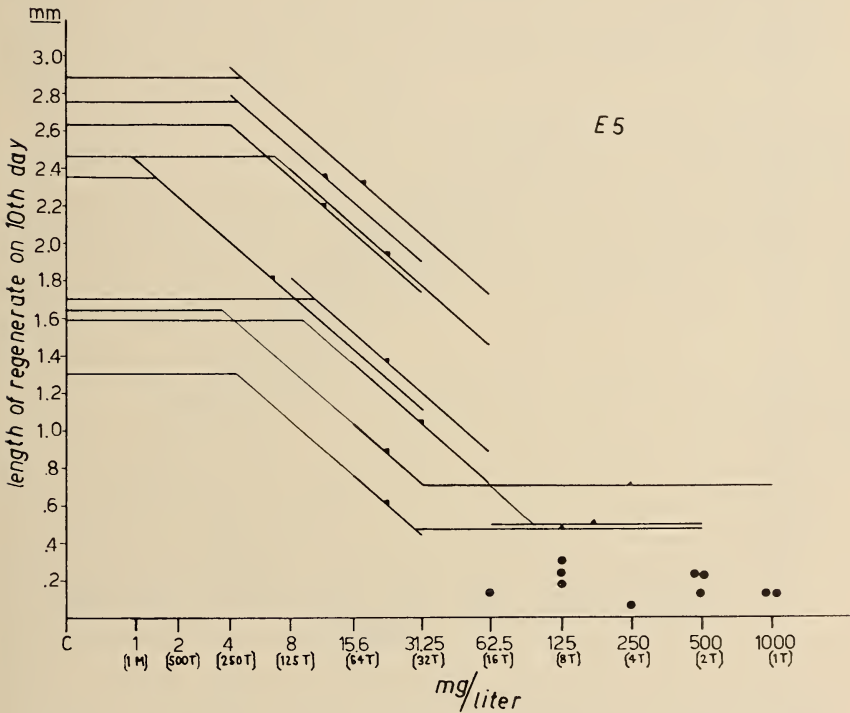


FIG. 4.

Regression lines of 10 day tail regeneration on amino ketone 5 concentration. Each line represents one experiment, five animals per concentration. Slope for the whole group $(b) = -1.056$ mm (mean length reduction caused by doubling the concentration $(b \cdot \log_2) = .319$ mm).

inhibited. Note that upon re-amputation regeneration begins and at the same rate as that of the controls.

This same condition and response to re-amputation was also found by LÜSCHER (1946 a) in *Xenopus*, and by BERNHARD (1947)

in *Rana* after suppression of axial organs by colchicine treatment. GODLEWSKI (1928) also found that after inhibition of tail regeneration in *Axolotl* by covering the wound surface with a skin flap, growth could be readily induced by re-amputation. These results are in contrast to the permanent loss of regenerative capacity in amphibians after X-raying. (BUTLER, 1933, p. 281; 1935, p. 305;

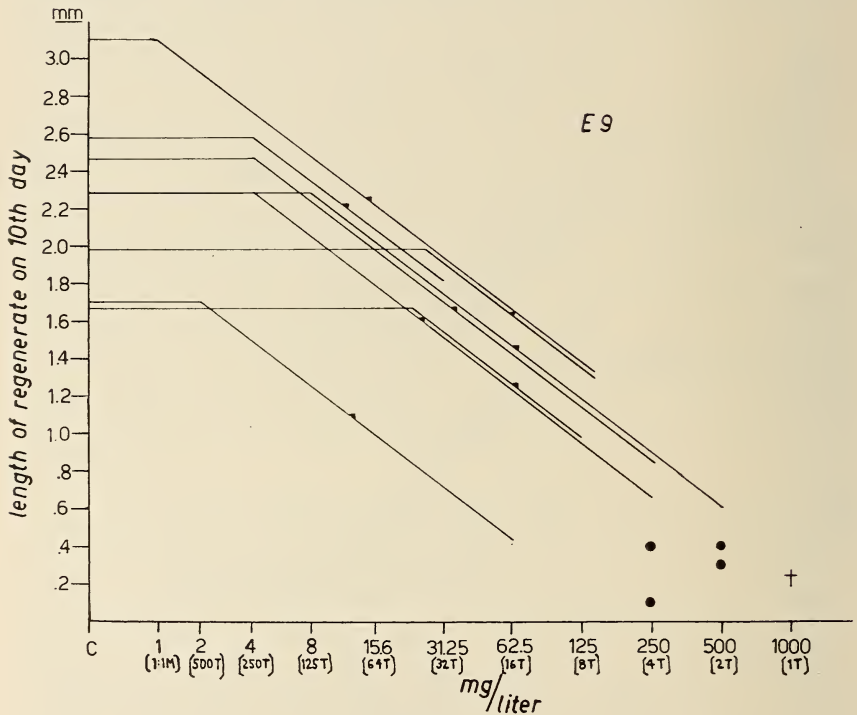


FIG. 5.

Regression lines of 10 day tail regeneration on amino ketone 9 concentration. Each line represents one experiment. Mean slope for the whole group (b) = $-.953$ mm (mean length reduction caused by doubling the concentration ($b \cdot \log_2$) = $.287$ mm).

SCHEREMETIEVA and BRUNST, 1933, p. 187.) Therefore the chemical inhibition of regeneration is based on a transitory change, while the inhibition caused by irradiation seems to be accompanied by a permanent change in the tissues in amphibians.

C. MEASUREABLE EFFECTS UPON GROWTH AND REGENERATION.

1. *The Degree of Inhibition* (Measurement of length regardless of specific forms of regenerate; see figures 4 and 5).

Up till the present time few substances have been found which inhibit tail regeneration of *Xenopus* larvae to 50% of the control regeneration without having a lethal effect. Only colchicine treatment is able to produce still greater inhibition without lethal effects. Colchicine treatment at 1:2500 for 30 minutes, for example, produces inhibition of 20-30% of the control regeneration, but is sometimes fatal at this concentration. (LÜSCHER, 1946 a; LEHMANN und BRETSCHER, 1952).

The effectiveness of a given concentration of amino ketone in the inhibition of tail regeneration may be expressed as a percentage of the average control regeneration of the same group. The percentage values are mean values and consequently give no indication of the large variation found in the individual experiments. A statistical evaluation is therefore necessary in order to obtain a true picture of the inhibition.

The concentration-inhibition curve has a more or less exact S. form. To simplify calculations the S curve may be approximated by three straight lines. (LEHMANN and BRETSCHER, 1952.) On the upper level of the curve, which is determined by the mean control regeneration, no effect is found. From a concentration of 1:250000 to 1:8000 there is a *progressive increase in inhibition* proportional to change in concentration (descending arm of curve). The regression of tail regeneration on amino ketone concentration was calculated for the descending arm in all experiments (SNEDECOR, 1948; LINDER, 1945). On the lower levels (less than 1.0 mm) inhibition is maximal, constant, and independent of concentration change and is set by animals of the lowest realization grades. The slope of the regression lines proved to be characteristic and statistically constant for each of the substances; ketone 5 = 1.056 and ketone 9 = 0.953 mm. The regression lines are therefore drawn parallel. Figures 4 and 5 show the regression lines for the experiments done with ketone 5 and 9. Figure 6 is an explanatory diagram showing the relationships of the parts of the regression of tail regeneration on concentration.

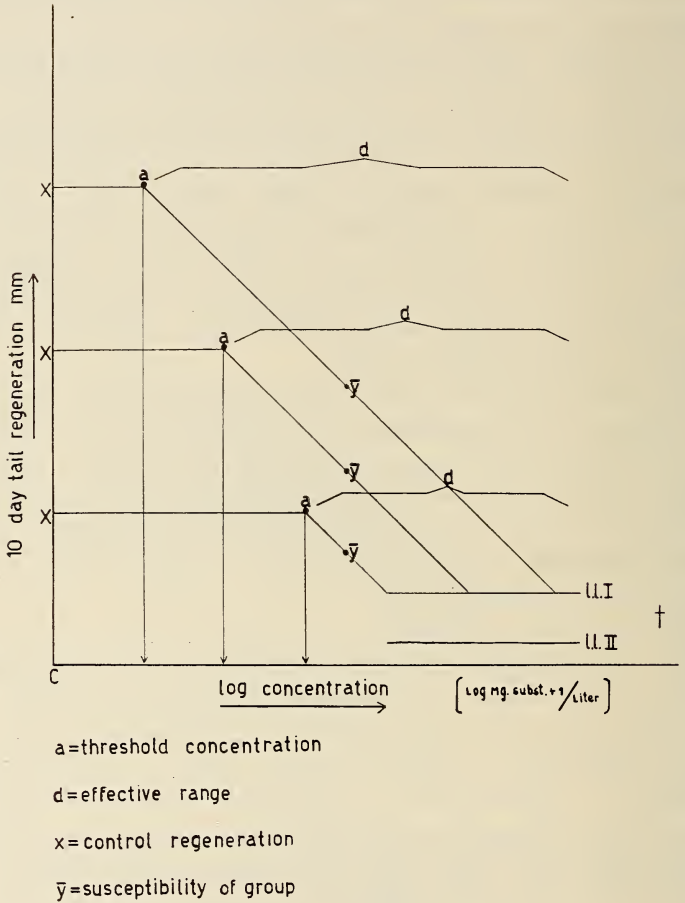


FIG. 6.

Schematic representation of regression lines of tail regeneration on amino ketone concentration showing relationships of the parts. Each line represents one experiment. The slope is statistically constant and the lines are therefore drawn parallel. ll. I and ll. II = lower level I and II. Slope here is statistically = 0 (independent of concentration). Level of 1st horizontal arm is determined by control regeneration length and threshold taken as the point of interception of this arm with the descending arm. Note that, as X (the regenerative intensity) becomes greater: y (group susceptibility) increases, d (effective range) increases, a (threshold) decreases, the slope does not change.

The maximum degree of inhibition produced by the amino ketones at 1: 8000 concentration after 10 days is usually *not greater than 50%* of the average control regeneration. Degrees of inhibition greater than this are always accompanied by suppression of axial organ regeneration.

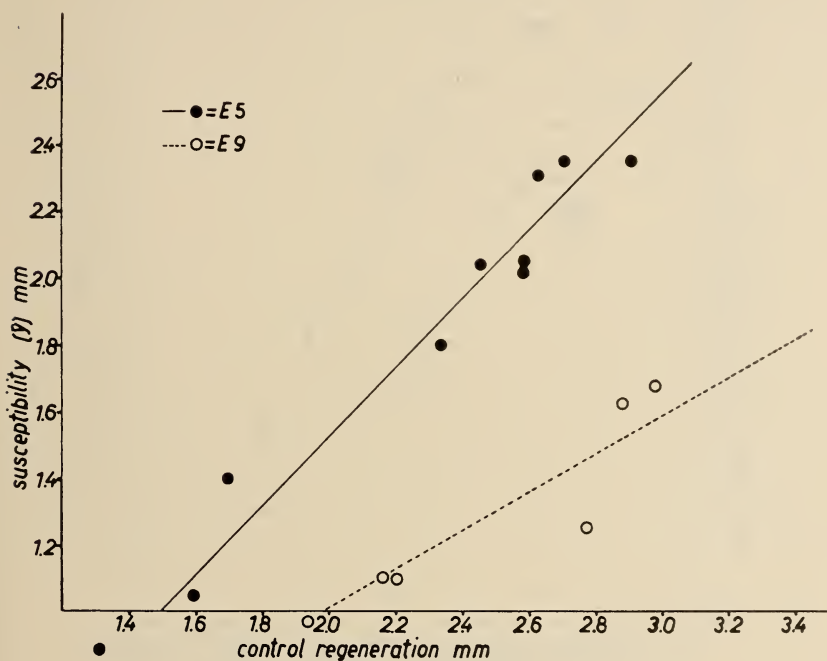


FIG. 7.

Relationship of regeneration intensity to group susceptibility.

2. Group susceptibility and group Threshold (see fig. 6).

Group susceptibility (\bar{y}) may be here defined as the mean inhibition produced by treatment in one experiment (regeneration on descending arm/number of animals, see fig. 6, and SNEDECOR, p. 103 et seq.). It is a characteristic of each group and may be expressed as a length in millimeters or as a percentage value of control regeneration. Results of several experiments have shown susceptibility to be directly related to the control regeneration of a group (regeneration intensity¹). This relationship is

shown in figure 7, where regeneration intensity, as shown by the control regeneration, is plotted against average susceptibility of the group. The relationship is quite direct but slightly different for amino ketone 5 and amino ketone 9.

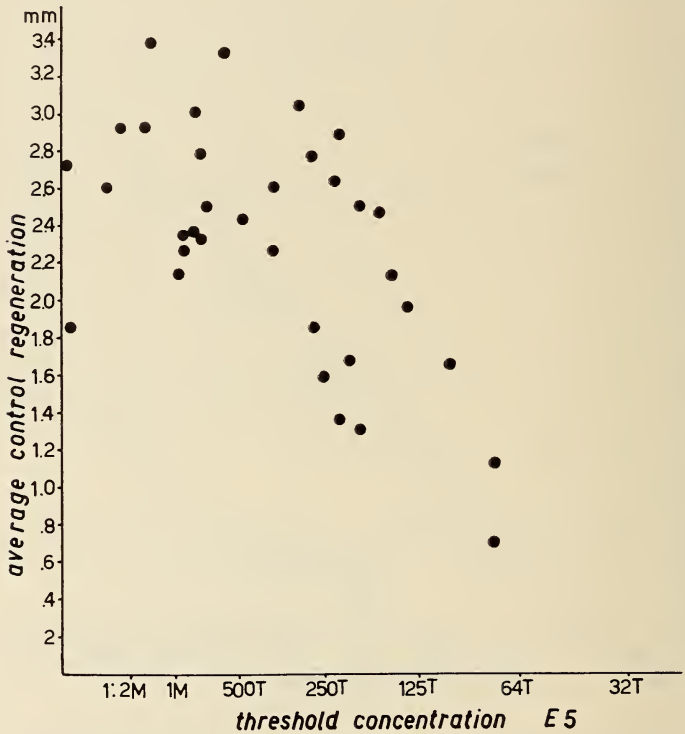


FIG. 8.

Relationship of threshold to control regeneration for ketone 5.

The *threshold concentration* is the most dilute solution able to cause a significant inhibition of regeneration. It varies from experiment to experiment from 1:1000000 down to 1:32000 and so it is not possible to give any absolute concentration as a threshold. Because of usual high variability and wide distribution of the individual tadpoles in a group, the threshold concentration was

¹ Credit and thanks are here given to Dr. A. BRETSCHER for the methods and terminology used in the statistical analysis of *Xenopus* tail regeneration (LEHMANN and BRETSCHER, 1952).

determined graphically as the point at which the regression line intercepts the horizontal plateau of the mean control regeneration (see fig. 6). When approximated in this manner the threshold shows a relationship to the regeneration intensity of the group and

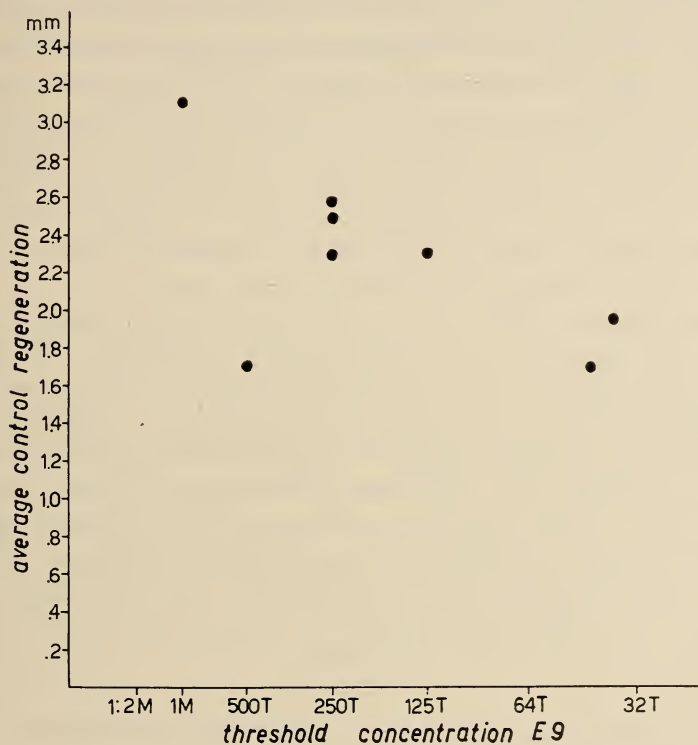


FIG. 9.

Relationship of threshold to control regeneration for ketone 9.

becomes less as the regenerative intensity increases. Figures 8 and 9 show the threshold plotted against control regeneration for amino ketone 5 and 9. Again a small difference is found for ketone 5 and ketone 9.

The lower threshold in animals that regenerate more is to be expected on the basis of their higher growth rate and higher metabolic rate which might make them more sensitive to the amino ketones (or their reaction products) than tadpoles with a lower metabolic functional condition. As LEHMANN has pointed out (1947, p. 224), tissues such as blastemas and tumors in which

relatively high numbers of cells are ready for mitosis, show a special metabolic condition presumably typified by a high protein metabolism, increase in nucleic acid content, etc.¹. The biochemically different nature of such tissues increases their sensitivity to some chemical substances and probably is the basis for the selective action of several antimitotic or histostatic substances upon actively growing tissues. FRIEDENWALD (1951, p. 1437) has shown that actively proliferating tissues such as bone marrow, lymph nodes, regenerating liver, etc., have the highest susceptibility to nitrogen mustards and are affected by concentrations that do not affect most other organs. He attributes this high susceptibility of proliferating tissues to the presence of great numbers of pre-mitotic cells which he believes to be especially sensitive.

GILLETTE and BODENSTEIN (1946) also found proliferating embryonic tissues to have a much greater susceptibility to nitrogen mustard treatment than non-proliferating tissues. It is reasonable to assume that the sensitivity of regenerating and proliferating tissues to some growth inhibitors increases as the degree of activity becomes more intense. This would be the case with *Xenopus* larvae which show a high regeneration intensity and concomitant higher sensitivity (lower threshold) to amino ketone treatment. Tadpoles which regenerate less intensely are correspondingly less sensitive and higher concentrations of amino ketones are needed to produce an inhibition of regeneration.

3. *Sensitivity as a Function of the Time of Treatment.* (Phase Specificity.)

During the course of the experiments the question arose as to *when* the amino ketones exerted their main effects. Parallel series were carried out in which half of the solutions were renewed on the fifth day while the other half were left for the whole period of ten days. No significant differences were found in the regeneration as a result of this difference in treatment. Since some of the inhibiting substance is taken up by the tissues of the tadpole during the first five days of the experiment, there is less present on

¹ See also: The Chemistry and Physiology of Growth, ed. A. K. PARPART, Princeton Univ. Press, 1949; J. NEEDHAM, Biochemistry and Morphogenesis, Camb. Univ. Press 1950, Section 2.72, pp. 442 et seq.; J. BRACHET, Embryologie chimique, MASSON & Cie., Paris, 1947, Chapitre XI, pp. 444-457.

the fifth day than on the first. Renewing the amount of substance present by placing the tadpoles in fresh solutions on the fifth day does not however increase the amount of inhibition. A second experiment was undertaken in which ketone 9 treatment was interrupted after one, two, three, four and five days. The results are as follows: Mean control regeneration = 27.5 mm = 100%, 24 hour treatment = 85.9% of control, 48 hour treatment = 62.4%, 72 hour treatment = 47.2%, 96 hour treatment = 44.3%, 120 hour treatment = 45.8%, 10 day treatment = 36.0%. This confirmed the supposition that the main effects may be attained by a treatment of only *three* days. Longer treatment up to five days causes very little increase in the degree of inhibition of regeneration and definitely establishes *the first three days after amputation as the most critical and sensitive phase*. It is of interest to note that the first three days of regeneration (Phase 1) is a time during which blastema formation is taking place by cell migration only. No cell divisions are found in the tail tip during this period. As LÜSCHER has shown (1946 *b*, p. 722-725), colchicine does not affect Phase 1 of the regeneration process but acts decisively during Phase 2 and 3 when many mitoses are to be found. *The amino ketones* are also *phase specific* in their action, but differ sharply from colchicine in that they exert their main effects *at a time of cell migration* and seem to have little direct effect upon cell division (LEHMANN and DETTELBACH, 1952).

As has been pointed out in the previous section (C. 2), the biochemically different character of blastemas and proliferating tissues in general is probably responsible for their raised sensitivity to some histostatic and antimetabolic substances. The process of regeneration however, like most processes of growth, is not uniform and proceeds by phases or stages, each with a characteristic biochemical nature¹. It may be assumed that the nucleus and the cytoplasm

¹ As examples the following may be noted: OKUNEFF (1928, 1929, 1933) studied pH, buffering power, and lactic acid content in regenerating tissues and found that all were decidedly different from normal tissues and varied in amount during the course of regeneration. RYVKINA (1940) has shown that during the earliest phases of regeneration reduced glutathione increases in amount while oxidized glutathione decreases steadily. During later stages of regeneration oxidized glutathione again increases.

GHIRETTI (1950) has found that acid and alkaline Phosphatases show maximum activity in regenerating tail tissue at the time of blastema determination on about the 10th day... (p. 19).

both take part in the characteristic biochemical "mitotic functional condition" (LEHMANN, 1951). Different chemical substances (antimitotics, growth inhibitors, etc.) would therefore not be expected to act upon the same phase of regeneration or to affect all stages equally (LEHMANN, *ibid.*). As will be shown (Section III D), the phase specificity of the amino ketones or their reaction products may be clearly demonstrated upon histological examination of treated tissues which have been fixed after various times of treatment. *

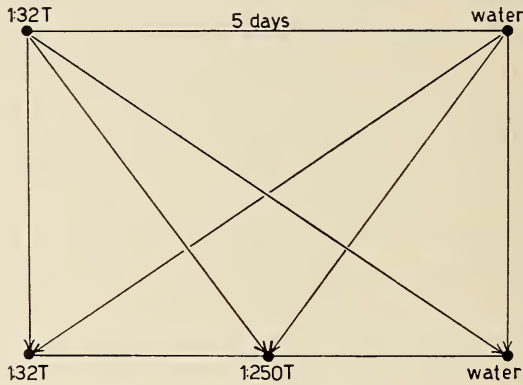


FIG. 10.

Diagram of the "pre-treatment" experiment. Each arrow represents 10 animals. Amputation was carried out after 5 days of pre-treatment. The experiment was also carried out once with half as many animals.

4. Pre-treatment.

In order to determine if the inhibitor substances are taken up from the solutions other than through the wound surface only, and to determine if they can still influence regeneration when so applied, the following experiments were performed.

Thirty tadpoles of the same size were maintained together in 900 cc of 1:32000 solution in a 1.5 liter cylindrical aquarium for

* See also F. E. LEHMANN, Einführung in die Physiologische Embryologie, VERLAG BIRKHÄUSER, Basel, 1946, for a discussion of phase specificity of embryonic Anlagen.

five days. Thirty other tadpoles of the same length and from the same egg group were kept in 900 cc of distilled water in a like container. After five days of this pre-treatment, 4 mm was amputated from the tail tip of each of the animals. After amputation, each group of thirty animals was divided at random into three smaller groups of ten each and the groups distributed 5 per 150 cc glass into 1:32000, 1:250000, and distilled water. This was done for both the animals that had been kept in the amino ketone solution before amputation and for those that had been in water. For clarity the experiment is diagrammed above. (Figure 10.)

The results of the experiments are given in the table below.

TABLE 1. — Results of the pre-treatment experiments. In every case and at all concentrations pre-treatment caused a significant difference.

Pre-treatment		1: 32000				Water			
Post-treatment . . .		1: 16T	1: 32T	1: 250T	H ₂ O	1: 16T	1: 32T	1: 250T	H ₂ O
% of Control	} Exp. 1	47.6		75.5	73.5	58.0		91.0	100.00
Regeneration			70.5	84.0	92.5		82.3	93.5	100.00
	} Exp. 2								

Statistically there is a significant concentration difference (as expected), a significant pre-treatment versus non pre-treatment difference and a significant interaction difference.

The pre-treatment causes a reduction of the regeneration intensity which is measurable on the controls (figure 11 and 12). The mean regeneration at each concentration is accordingly less for all of the pre-treated animals. The slope of the concentration-regeneration curve, however, is not changed by pre-treatment and the only effect on the group is a lowering of the regeneration intensity without an increase in sensitivity as shown by the unchanged slope. In this sense there is *no cumulative effect*.

The possibility remained however that the pre-treatment had effected a difference in the total size of the animals prior to amputation great enough to account for the differences found ten days after amputation. Twenty tadpoles were therefore divided into two groups and subjected to ten days of pre-treatment in order to

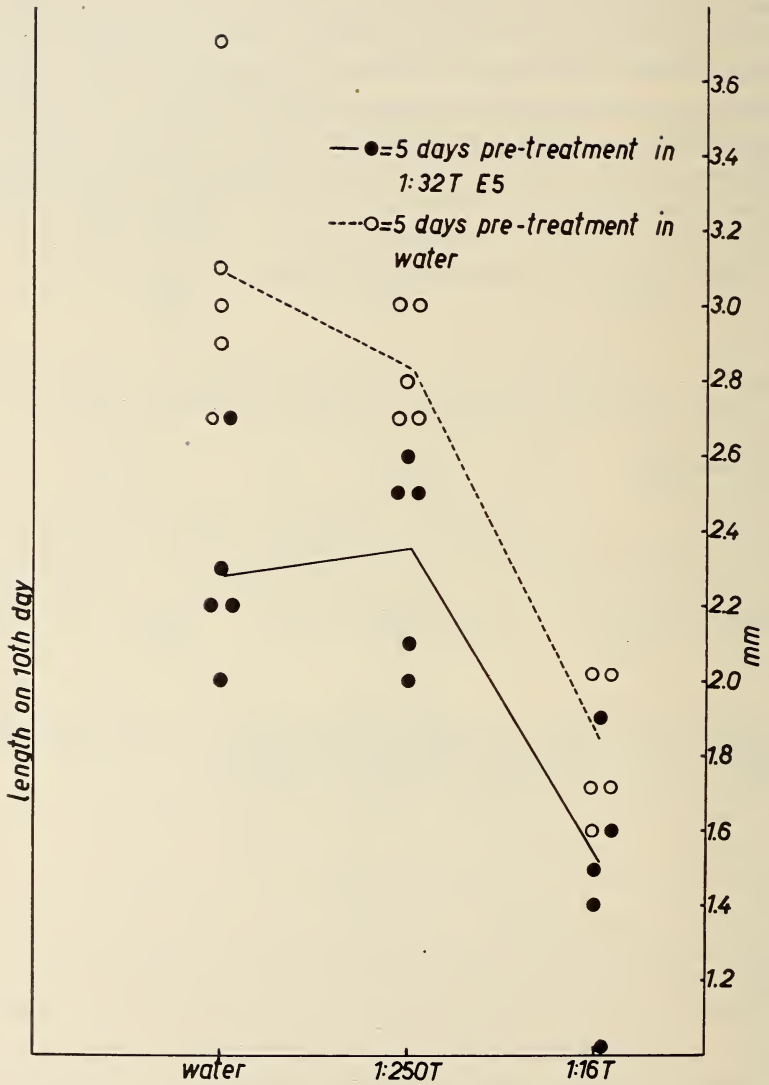


FIG. 11.

Effect of 5 day pre-treatment at 1:32000 on tail regeneration at different concentrations.

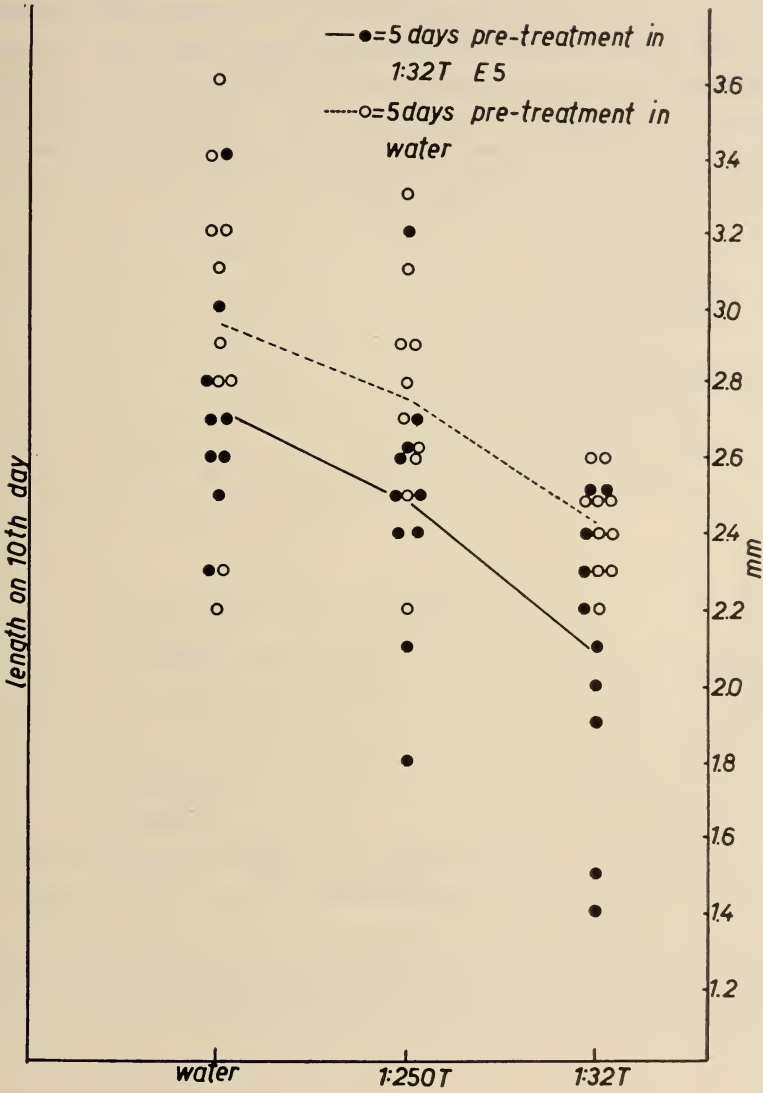


FIG. 12.

Effect of 5 day pre-treatment at 1:32000 on tail regeneration at different concentrations.

determine if a size difference resulted at the end of five days of 1:32000 treatment. There was a significant difference in the total length from the control length ($P = 4\%$). Pre-treatment caused a reduction in body length of about 8% after 5 and after 10 days which itself is statistically significant but which is not great enough to significantly influence tail regeneration. Therefore the inhibition of regeneration caused by pre-treatment at 1:32000 for five days may be accepted as significant.

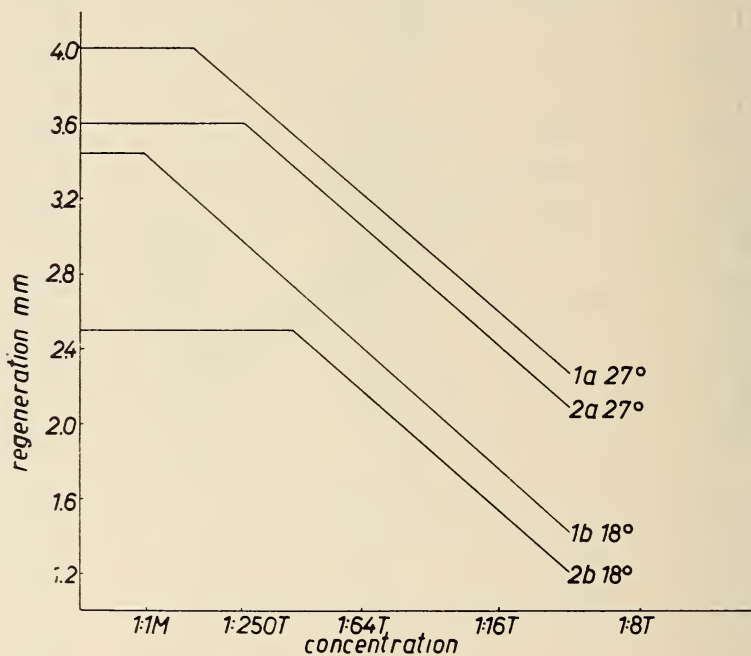


FIG. 13.

Regression lines of 10 day tail regeneration on ketone 5 concentration; effect of temperature variation. 1a 27° C, 1 b 18° C. 2 a 27° C (6th day), 2 b 18° C. Slope remains the same, regeneration intensity raised at 27° C.

5. Effect of Temperature Variation.

In order to determine if temperature plays a part in the efficacy of the amino ketones upon regeneration, experiments were conducted with animals from the same egg batch and of the same

size in which half were maintained at 27° C and half at 18° C. The usual range of concentrations (1:8000 to 1:1000000) plus 10 controls at each temperature were used. Although an increase in temperature speeds the process of regeneration considerably, no significant difference was found in the amount of inhibition at the two temperatures used. The relative amount of inhibition remains the same (statistically) at the various concentrations at the higher temperature. (The slope of the regression lines remains unchanged.) Due to the acceleration of the growth rate at the higher temperature, the tail regeneration is much farther advanced after 5 and after 10 days at 27° C than it is at 18° C. Important however is not the absolute length of regeneration but the relationship of the treated animals to the controls of the same experiment. In order to be able to compare more directly the results of the temperature experiments, measurements of the 27° C animals were made on the 3rd and 6th days and compared with the usual measurements on the 5th and 10th days of the 18° C animals. The regression lines are shown in figure 13.

6. Toxicity and Effective Range.

The amino ketones show a relatively low toxicity. The larvae are able to withstand concentrations as high as 1:2000 (500 mg per liter) and 1:1000 (1000 mg per liter) for ten days without succumbing. At a concentration of 1:8000 or weaker there were never any lethal effects found. This is a remarkably low toxicity when compared for example with colchicine. *Xenopus* larvae treated with colchicine for only 30 minutes at a concentration of 1:1000 or 1:2000 show 100% mortality (LÜSCHER, 1946 a, p. 483). The lethal effects of the amino ketones at the stronger concentrations seem practically independent of the size or age of the tadpoles. There is a slight tendency for animals of 25 to 30 mm to withstand treatment at higher concentrations without succumbing. Larvae of this length are in a very active growth phase and nearing the stage in which the hind legs first appear. This high metabolic condition may account for the higher resistance (as well as the greater sensitivity as already noted).

Due to the low toxicity and the rather gradual slope of the concentration-inhibition curve, the amino ketones possess a large

effective range. The effective range varies from batch to batch and is dependent upon the regeneration intensity of each group. The range of concentrations that are effective (descending arm of concentration-inhibition curve) is greater as the threshold concentration (Fig. 8 and 9) becomes less, which in turn decreases as the regenerative capacity increases. In other words, *the greater the intensity of regeneration of the tail, the greater its sensitivity to treatment and hence the greater the range over which regeneration is affected*. For example in the ketone 9 experiments, one series had a mean control regeneration of only 17.0 mm while the threshold was at 1: 64000. In a second series mean control regeneration was 23.0 mm and the threshold 1: 125000, a third series had a mean control regeneration of 31.0 mm and a threshold concentration of 1: 1000000. Because of the continually decreasing threshold with increase of regeneration intensity the effective range also becomes greater (lethal concentration practically constant).

D. HISTOSTATIC AND CYTOSTATIC EFFECTS UPON THE REGENERATING TISSUES.

(See also LEHMANN and DETTELBACH, 1952.)

The effects of the amino ketones upon the measurable inhibition of regeneration give only some quantitative data but little information on the mode of action of the inhibiting substances. For this purpose a systematic histological and cytological examination was undertaken on a material which was composed of more than ninety tadpole tails treated at 1: 16000 and fixed after 12, 24, 36, 48, 72, 96 and 120 hours plus controls for each period. Two series each of ketone 5 and ketone 9 treated animals with controls were sectioned. Since LÜSCHER (1946 *b*), NAVILLE (1924), IDE-ROZAS (1936), HELLMICH (1929) and others have already given a description of the normal histology of regeneration, the description given here is limited to the effects caused by treatment with the amino ketones. The results of this study, in conjunction with the other results, give some insight into the mechanism of action of the inhibiting substances upon the process of tail regeneration and show the parts which are most severely affected by treatment.



FIG. 14.

Camera lucida drawings of sagittal sections of tail tips fixed 36 hours after amputation. *a* = control, *b* = treated with ketone 9 at 1:16000; *c* = treated with ketone 5 at 1:16000. No = notochord, Me = mesenchyme area, Bm = basal membrane, Bl = blood cells.

1. *Epidermis* (Inhibition of the activation process).

After amputation of the tail tip, some blood is lost before a clot is formed. By 36 hours the tip is covered with epidermis which has closed over the wound surface and pushed the clot inside.

In the 36 hour control the epidermis may be seen to be quite regular and somewhat thickened at the immediate tip (Fig. 14 *a*). A short distance proximally the epidermis becomes a layer two cells deep with flattened nuclei. At the tip the nuclei are large with prominent nucleoli. Most cell boundaries are sharp and the epidermis is clearly delimited from the adjoining tissues. The normal epidermis appears in this phase as a strongly activated tissue.

As a result of treatment, organization of the epidermis at the tip is much impeded and the formation of a two celled layer much delayed. The effects are very clear after 36 hours when the nuclei become misshapen, and a deficiency in the number of nucleoli is apparent. This general picture varies according to the concentration applied. It is also somewhat more the case after treatment with ketone 9 than it is after ketone 5 treatment (Figs. 14 *b* and 14 *c*). Cell boundaries are often not sharp and the tip epidermis is not clearly delimited from the underlying tissues. There is also a considerable amount of granulation to be seen and many cells show vacuoles and signs of pyknosis. The epidermal covering of the tip is often found to be thickened at the early stages after amputation (up to 48 hours) with many closely packed nuclei which give a very dense appearance to the tissue. The above mentioned effects are very evident after treatment at 1:16000 till about 72-96 hours, at which time they begin to disappear (Figs. 15 and 16).¹ By 120 hours after amputation the inhibited epidermis has recovered extensively and appears about like that of the 48 hour controls. The inhibited state of the epidermis after treatment is clearly shown by all the changes noted above.

¹ Figures 14 to 16 are *camera lucida* drawings of sagittal sections of control and treated tails which have been fixed 36, 48 and 72 hours after amputation.

2. *Basal Membrane* (Inhibition of transformation).

The basal membrane lies immediately under the epidermis covering of the tail and delimits this layer from the adjoining tissues. In the 36 hour control it extends as far distally as the base of the notochord cap, which point also marks the level of amputation. It remains in about this relationship to the notochord during the whole period of active growth and keeps pace with the notochord sheath in most cases. As a result of amino ketone treatment a difference is found, especially at 36 and 48 hours, when the basal membrane extends beyond the notochord cap distally (Figs. 14 and 15). It seems very improbable to attribute this condition to an acceleration of growth of the membrane in view of the retardation of most of the other tissues. In the normal course of events following amputation, the basal membrane recedes slightly (probably it undergoes histolysis; see the next section) and then starts its regeneration after the notochord cap has been formed. After treatment this process is evidently disturbed and the basal membrane appears to project beyond the cap of the notochord. At 72 hours and more after amputation the basal membrane takes on a more or less normal position in the regenerating tail, and unless treatment has been very severe no further abnormalities are to be seen.

3. *Mesenchyme* (Inhibited organization of mesenchyme space. Delayed histolysis).

The area between the notochord cap and the tip epidermis (Figs. 14 *a*, 15 *a*, 16 *a*) presents a rather loose appearance in the controls of 36 hours. Many nuclei are to be seen and this area is quite distinct from the adjoining tissues. This condition prevails as regeneration proceeds and the area elongates as the regenerate grows.

In tadpoles treated with amino ketones the formation of this area is considerably disturbed. In its place is found a compact mass containing cellular debris, blood cells, and which is similar to that of the controls shortly after amputation (Figs. 14, 15 and 16). Mesenchyme cells which are always to be seen in the controls of 36 hours are absent in treated tails of the same age. After treat-



FIG. 15.

Camera lucida drawings of sagittal sections of tail tips fixed 48 hours after amputation. *a* = control, *b* = treated with ketone 9 at 1: 16000; *c* = treated with ketone 5 at 1: 16000. Abbreviations as in Fig. 14.

ment at 1:16000 the effects are evident in this area till about 96 hours, after which the condition begins to improve rapidly.

The formation of a loose and somewhat de-differentiated area at the space of active growth of the notochord seems essential for the proper regeneration of the tail. Most probably proteolytic enzymes (autolytic enzymes) play the chief role in the opening of this area and the removal of the blood clot left here after amputation. HELLMICH (1929), POLEŽAJEW (1933) and JEFFIMOFF (1933) have all suggested that one of the main functions of the epidermis is a histolytic one, the result being a removal of debris and a lessening of physical resistance to outward growth. POLEŽAJEW and FAWORINA (1935) after experiments on limb regeneration in *Axolotl* postulate that the role of the epidermis immediately after amputation is largely a histolytic one and through this process there is an apparent freeing of cellular material which later contributes to the regeneration blastema. In the regenerating *Xenopus larva* tail the equivalent process is probably the formation of free mesenchyme cells in the area beneath the tip epidermis (although they play a very minor role in histogenesis of tail regeneration). BROMLEY and ORECHOWITSCH (1934) studied tail regeneration in larvae of *Pelobates fuscus* and *Axolotl* and found a very great increase of cathepsin in the stump and blastema tissues during the first three days after amputation. RYVKINA and STRIGANOVA (1939 *a*, 1939 *b*) found an increase in cathepsin during mammalian wound healing, and ADOVA and FELDT (1939) have shown in *Axolotl* that those parts of the epidermis that will support regeneration are richer in some kinds of digestive enzymatic activity than epidermis from other parts of the body (see also NEEDHAM, *op. cit.*, pp. 444 et seq. and STRIGANOVA, 1940 *a* and *b*).

KAUFMANN and NEURATH (1949) have described an inhibition of α -chymotrypsin by means of 1-phenyl-2-acetaminobutanone-3 acting as a competitive substrate. It might be possible that the amino ketones (actually, amino hexanones) or their reaction products act in some similar way to inhibit the tissue cathepsins which have been activated by the increase in lactic acid content and fall of pH in the regenerating tissues. (OKUNEFF 1928 and 1933.) (See also SUMNER and SOMERS, p. 192). Due to the failure of the epidermis to carry out its normal functions and the disturbance of the histolysis of the tissues, the area beneath the tip epidermis becomes a

possible physical barrier to the outward growth of the axial organs. The resulting alteration of the chemical environment at the tail tip undoubtedly also participates in retarding the regeneration process. *It is possible then, that the amino ketones exert a strong effect on regeneration by inhibiting or suppressing in some way the formation or activation of the proteolytic enzymes necessary for the beginning of normal regeneration.*

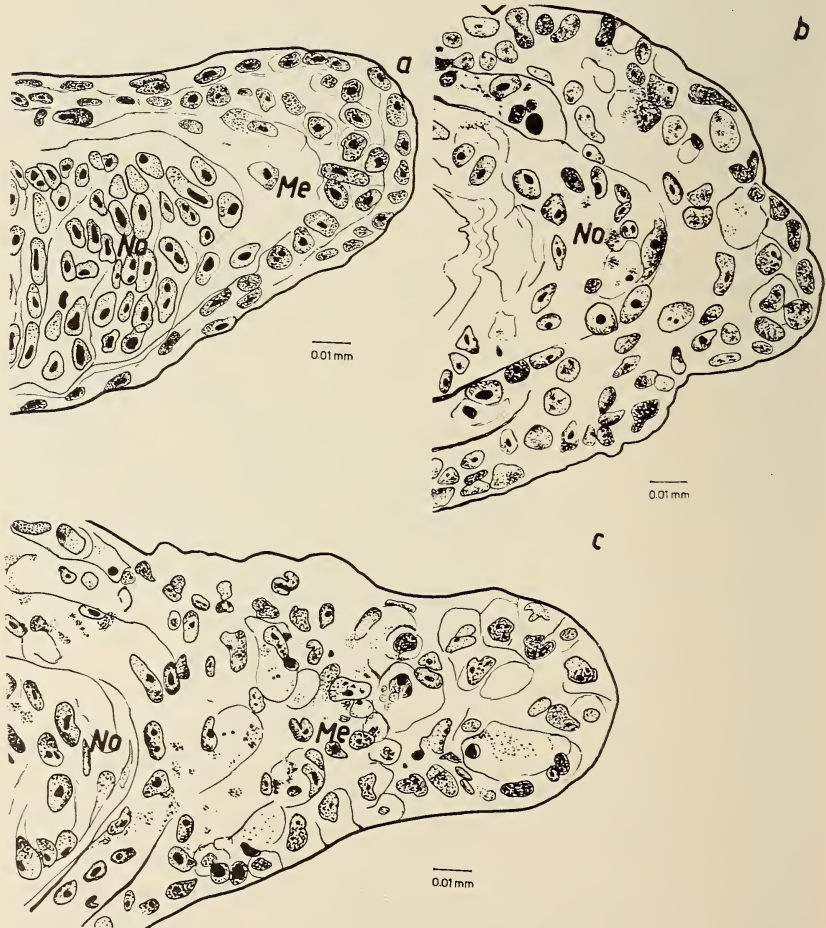


FIG. 16.

Camera lucida drawings of sagittal sections of tail tips fixed 72 hours after amputation. *a* = control, *b* = treated with ketone 9 at 1:16000; *c* = treated with ketone 5 at 1:16000. Abbreviations as in Fig. 14.

4. *Notochord — Blastema and Sheath* (Inhibited organization and reduction in size).

As already mentioned (Section III, 3), the notochord plays a very important role in tail regeneration. It is therefore of great interest to know how it is affected by amino ketone application. The notochord usually projects beyond the wound surface during the first 24 hours after amputation and is entirely covered by its sheath during this part of phase 1. By 36 hours the notochord cap blastema is composed of cells with large oval nuclei, most of which possess two clear nucleoli (Fig. 15 *a*). The nuclei are oriented with their long axes perpendicular to the long axis of the tail. The normal regenerating notochord cap has a typical blastematic appearance and develops a cone form as growth progresses. New cells form distally while vacuolization takes place at the base of the cap.

Treated animals show a notochord cap that is much less distinct, with smaller nuclei, small and often absent nucleoli and a high degree of aberration from the normal form. Amino ketone 9 produces these effects more strongly than does ketone 5, and in the 36 hour treated animal there is a small notochord cap present after ketone 5 application but after ketone 9 the cap is represented by only a very few cells that are poorly organized (Figs. 14 and 15). *The poor organization of the cells of the notochord blastema (and the epidermis) is a very characteristic effect of the amino ketones and is usually accompanied by a reduction in cell size as well as number* (see part 7). In later stages (phase 2 and 3), and especially if the treatment has not been too severe, the notochord cap cells begin to approach the normal in appearance. Five days after amputation the cap is still too small but the cells show a good orientation and resemble the controls of about the third day. The reduced size of the blastema is probably responsible for the reduced length of the regenerating notochord (lower realization grades, see p. 349).

In the controls the notochord sheath consists of a single layer of flattened cells that enclose the notochord at all places except at the very tip. The sheath shows no definite abnormalities after treatment and the only perceptible variation from the controls is its retarded growth. The appearance that the notochord sheath

encloses more of the notochord cap in the treated animals is probably due to the inhibition of the outward growth of the notochord itself and not due to any changes in the sheath. The disturbance of the tissue proteolytic enzymes may also have some effect on delaying the growth of the sheath.

5. *Spinal cord* (No reaction).

Only very slight signs of the effects of treatment may be seen in the spinal cord. Small differences are found in the affinity of the treated tissue for stains and the nuclei appear a bit more compact than the controls. Other than a retardation of growth the neural cord seems hardly affected. The effect upon growth mentioned is probably due to the suppression of the growth of the notochord and seems not to be a direct result of treatment with the amino ketones.

6. *Mitoses* (Delayed but normal mitoses).

The onset of mitoses in the stump is delayed after treatment. At 72 hours after amputation the controls show the initiation of mitotic activity in the stump tissues while in the treated animals none are to be seen at this time. At 96 hours in the controls mitoses are to be found in great numbers in the stump and also in the new tissues as well. At 96 hours in the experimental animals some mitoses are to be seen but with a much lower frequency than in the controls. This delay is more pronounced after ketone 9 than after ketone 5 treatment. The numbers of mitotic figures increases from this time on and after the fifth day begins to approach the control frequency. *The mitoses in the treated animals appear quite normal and all stages are found in the normal ratios.* It seems that once the cells begin to divide, mitosis runs its normal course. This action is in sharp contrast to colchicine which acts upon the nucleus of cells entering mitosis causing a block at metaphase and usually death of the cell. The amino ketones apparently do not exert their main action upon cell division although the numbers of dividing cells are reduced. It is possible however that the amino ketones affect one or more of the numerous intra-cellular enzymes known to be present in the cell organoids (see BOURNE 1951, Chap. VI, and ROBERTIS, NOWINSKI, SAEZ 1948, Chap. V) without

causing mitotic abnormalities. This could cause a lowered cell vitality and would in part account for the *lower frequency of dividing cells in the early phases of regeneration.*

7. Nuclear Size Variations (Reduction of size and number).

Upon comparison of the treated fixed tails with the controls there appeared to be a difference in the size of the nuclei in the notochord cap and in the epidermis. An indication of the significance of nuclear size in nonpolyploid cells is given by the following: HINTZSCHE (1949) has found that the nuclei of functional cells of the human uterine epithelium show an increase of volume during the regeneration period and a decrease in volume as the end of the cycle is neared. He found a similar relationship between nuclear volume and the functional condition in the human ovary (1945) as well as for intestinal epithelium (see also JACOB, 1941). RISLER (1950) has reported changes in nuclear volume which parallel tissue growth in an insect larva. STICH (1951) has shown that the nuclear size in *Acetabularia mediterranea* is reduced in the absence of light (reduction of metabolism) and increases sharply when light is admitted (activation of metabolism) or during regeneration. In the normal regenerating *Xenopus* tail the notochord blastema nuclei are very large and stain intensively red with a methyl green-pyronin mixture (in controls treated with ribonuclease the sections stain only green). (See BRACHET, 1950.) This indicates the presence of large amounts of ribonucleic acid and a high rate of protein synthesis. (CASPERSSON, 1941, 1947; BRACHET, *op. cit.*; CLÉMENT-NOËL, 1944). It seems then, that an increase in nuclear size is closely correlated to high functional condition in many tissues. Whether the contrary is true is more difficult to say at present, but a failure of nuclei to attain a size shown by the controls probably is connected with a reduction of the synthetic capacity of the cells. Inhibition of nuclear growth may also be responsible for a reduction of cell division rate (directly or indirectly), thereby causing an inhibition of growth.

In order to determine if the difference in nuclear size is a real one and to be able to compare the various nuclei, drawings were made with the *camera lucida* at 1700 \times magnification and the nuclear outlines thus obtained planimetrically measured. Since

the effects upon the tissues are most pronounced at early stages and because the most sensitive period is within the first three days, the examination was carried out on tails which had been fixed 36 and 48 hours after amputation and which had been treated at a concentration of 1:16000.

The results showed quite a large dispersion and it was necessary to compare them statistically to be certain of the differences. The mean values of the notochord and epidermis at 36 and 48 hours were compared by means of the t-distribution (SNEDECOR, 1946; LINDER, 1945). The mean surface areas are given in the table 2 below. As absolute values were not considered important, the values shown are relative and do not indicate the actual dimensions.

TABLE 2. — *Planimetrically determined surface areas of notochord and epidermal nuclei at 36 and 48 hours after amputation.*

	Control		A. K. 5		A. K. 9	
	Noto.	Epid.	Noto.	Epid.	Noto.	Epid.
36 Hours	28.8	20.8	16.9	14.8	27.3	21.5
48 Hours	34.3	21.9	26.1	18.6	14.2	16.8

The following conclusions may be drawn from these measurements and their statistical evaluation.

Notochord (Figure 17).

1. 36 hours:

At 36 hours after treatment at 1:16000 with amino ketone 5 the nuclei of the regenerating notochord cap cells are significantly smaller than these of the controls. Similar treatment with ketone 9 does not produce a reduction of nuclear size but the cell number and tissue area is here greatly reduced and the nuclei show the effects to a greater degree than after treatment with ketone 5.

2. 48 hours:

After 48 hours of ketone 5 treatment the notochord cells have increased in size but are still significantly smaller than those of

the controls. After the same time of ketone 9 treatment the notochord cap nuclei have become very small but have increased in number slightly. It may be seen here that the two substances affect the regenerating notochord differently with ketone 9 being the stronger but affecting cell size later than ketone 5.

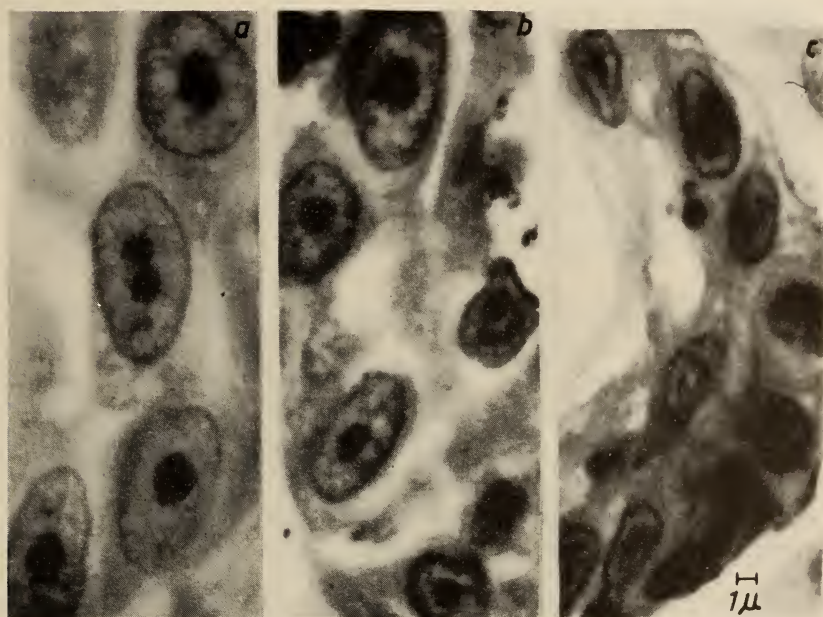


FIG. 17.

Notochord blastema cells fixed 48 hours after amputation. *a* = control, *b* = treated with ketone 5 at 1:16000, *c* = treated with ketone 9 at 1:16000. Note the reduction of nuclear and nucleolar size after treatment. In *c* the number of blastema cells is also reduced.

Epidermis:

1. 36 hours:

The nuclear size of the tip epidermis after ketone 5 application is significantly at 36 hours smaller than that of the controls, while ketone 9 produces only a small and insignificant reduction in nuclear size up to this time.

2. 48 hours:

After ketone 5 for 48 hours the epidermal nuclei show a small increase in size but are still significantly smaller than the controls. In animals treated with ketone 9 the nuclei of the tail tip epidermis show a great reduction in size and not only are smaller than those of the controls but also are smaller than those from ketone 5 treated tails.

Both the notochord and epidermis show improvement in nuclear size from 36 to 48 hours after treatment with amino ketone 5. Not only is the contrary true after ketone 9 treatment, but the amount of tissue regenerated is considerably less and the effects of treatment much more evident. This method of examination confirms and extends the differences already found in the action of the two substances.

8. *Nucleolar Size Variations* (Reduction of size and number)

What has been said at the beginning of this section on the significance of the size of the nucleus applies to the *nucleolus* as well. As already mentioned, *a poor condition, small size, and or absence of the nucleoli in epidermis and notochord after amino ketone treatment is regularly found* (see fig. 17). CASPERSSON and SCHULTZ (1940), BRACHET (1947) and others have pointed out the connections between the nucleolus, nucleic acids, and protein synthesis. STICH (*op. cit.*) found regular cyclic changes of nucleolar volume corresponding to changes in nuclear volume after varying the amount of light (and therefore assimilation) and in regeneration experiments on *Acetabularia*. He concludes that an intensive protein synthesis (as in growth or regeneration) is accompanied by rapid increase in nuclear and nucleolar mass. YOKOYAMA and STOWELL (1951) have reported nucleolar enlargement during phases of rapid synthesis of protein rich zymogen granules in mouse pancreas after stimulation by pilocarpine injections. STOWELL (1948) has also shown that the nucleoli of regenerating rat liver increase greatly in volume within 24 hours. Damage to the nucleoli after treatment by the amino ketones therefore suggests interference with nucleoprotein synthesis and metabolism. *The amino ketones or their reaction products act upon the interphasic nucleus, — either*

directly or through the complex cytoplasm surrounding the nucleus (LEHMANN, 1951) — and by altering the cellular functional condition, reduce the synthetic intensity (or capacity) of the cells and the numbers of cells entering into mitosis.

IV. THE EFFECTS OF AMINO KETONES UPON EMBRYONIC CHICK FIBROBLASTS CELLS *IN VITRO*

The use of tissue cultures as a biological test material is well known.¹ As in regenerating tissues, cell migration and many mitoses occur in cultures of cells *in vitro* and may be determined quantitatively. It is possible, therefore, to obtain a quantitative expression of the effectiveness of the amino ketones by applying them to tissue cultures.

A. METHODS AND MATERIALS.²

The experiments were performed on tissue cultures grown by the hanging drop method. In most experiments embryonic heart tissue from the chick was used in a medium composed of one drop of plasma, one drop of embryonic tissue extract, and one drop of the test or control fluid in sterile TYRODES solution. The amino ketones were thus diluted to $\frac{1}{3}$ their original strength. The concentrations in the cultures were 1:48T, 1:24T, 1:12T, 1:6T, 1:3T, 1:1500 and 1:750 — three cultures being made at each concentration plus 3 to 8 controls for each experiment (10 in all). Incubation was at 36 to 37° C and after 48 hours the cultures were fixed in CARNOYS fluid, stained with hämalaun and mounted in Canada balsam. Surface areas of the explant and the 48 hour growth were projected and planimetrically measured before fixation. An area index was then calculated from these values as: total 48 hour growth area/explant area. Mitotic activity was estimated by making systematic counts of all cells in rows chosen at random that passed closely by the opaque explant and thus included the more dense areas as well as the thinner areas lying more peripheral. The mitotic index was then calculated as: Mitoses/Total cells \times 100. Phases of mitosis were also noted during the counts.

¹ For extensive literature see, R. C. PARKER, 1938, pp. 262-265, LETTRÉ, 1950; GAILLARD, 1942.

² The cultures were prepared, measured, fixed and stained in the laboratories of the THEODOR KOCHER Institut, under the direction of Professor E. HINTZSCHE, to whom I wish to express my thanks.

B. EFFECTS UPON CELL DIVISION AND CELL MORPHOLOGY.

(At strong concentrations rate of division reduced, vacuoles produced, but mitoses normal.)

The $M/C \times 100$ proved to be very irregular even within the controls of one series of cultures. For example, in one series there was such a wide spread of the values of the mitotic coefficient of the control cultures (0.46 to 1.30) that it would be difficult to consider them as an homogenous group. In the same experiment mitotic coefficients from cultures treated with 1:12000 amino ketone varied from 0.73 to 2.18 and at 1:750 from 0.7 to 1.5. This situation was found in all of the experiments made. It appears that as long as there is some growth in a culture, there is a more or less normal ratio of dividing to resting cells, although the total cell number may be considerably reduced in the peripheral areas. This indicates that the amino ketones are not mitotic poisons and substantiates the findings on *Xenopus* larvae although the possibility exists that they may cause a slowing of mitosis as well as a reduction of the number of cells entering mitosis. Because of the non-homogenous nature of the cultures an exact quantitative analysis of the rate of cell division was found impossible.

Mitotic figures seemed normal in treated cultures and all phases were found at all concentrations where growth was not entirely suppressed (Figure 18). There seemed a slight tendency for more reconstruction phases to be present at concentrations of 1:12000 and higher but it was impossible to test this statistically because of the small numbers involved.

Cells in control cultures were mostly of typical fibroblast form with long cytoplasmic processes and oval nuclei containing usually two nucleoli. Near the transplant cells were smaller in size and much greater in numbers than toward the periphery. There were always present a certain number of small darkly staining nuclei which probably represent pyknotoses due to overcrowding. Treatment at concentrations up to 1:48000 seems to have little effect upon the appearance of the cells but higher concentrations cause considerable vacuolization. At concentrations of 1:12000 and stronger, fatty vacuolization becomes very evident and many multinucleate cells are to be seen. This suppression of cyto-

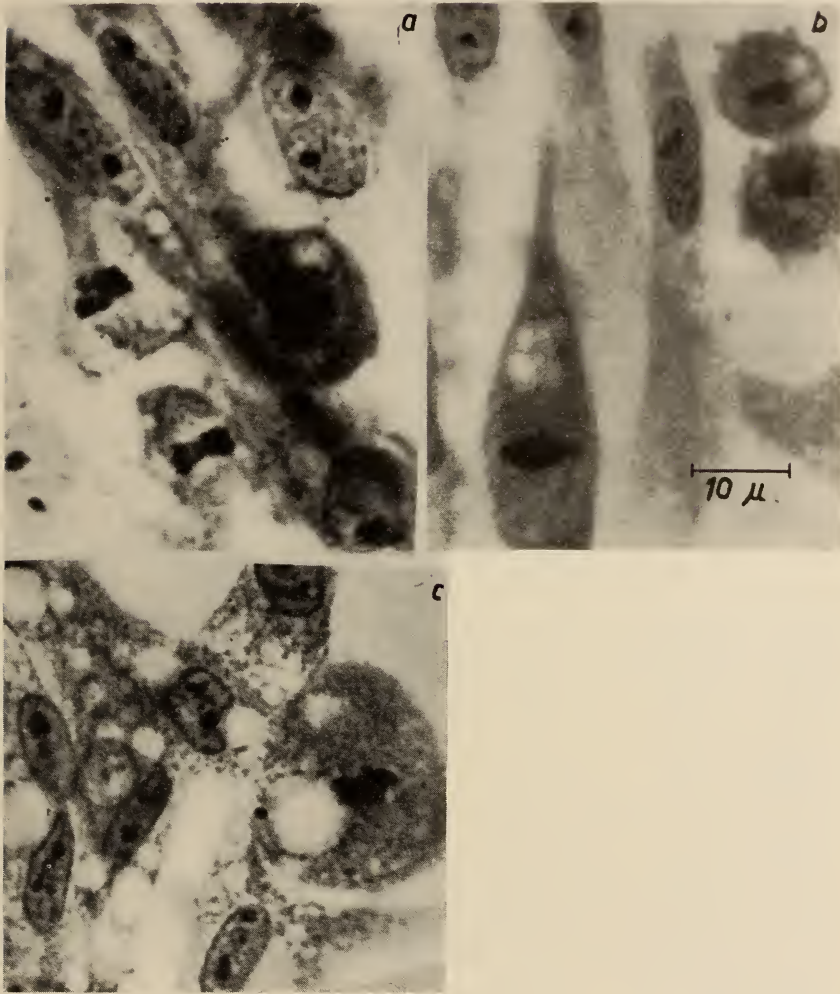


FIG. 18.

Cells from tissue cultures after 48 hours of growth. *a* = control, *b* = treated with ketone 9 at 1:1500, *c* = treated with ketone 9 at 1:750. In *b* 2 normal mitoses may be seen despite cytoplasmic vacuoles. In *c* the cytoplasmic vacuolization is very heavy and the cells form a stringy syncytium. Note clear mitotic figure despite presence of vacuoles and small but normal appearing nuclei.

plasmic division and occurrence of nuclear fragmentation seems to be a secondary characteristic of the amino ketones and of a different nature than that found by HUBER (1947) in *Tubifex* eggs after treatment with benzo- and naphthochinone. At concentrations of 1:6000, 1:3000, and 1:1500 the cells assume a "stringy" syncytial form or network with smaller nuclei, many of which are pyknotic, nucleoli also small and less in number, and with much fatty vacuolization. Although all cells show the effects of treatment, there are still to be found a few normal appearing mitosis in the peripheral zones. Even heavily vacuolized cells still show normal mitotic figures (see figure 18). Addition of amino ketone solutions of 1:750 to the cultures often completely inhibits growth (see also LEHMANN und DETTELBACH 1952).

TABLE 3. — Mean 48 hour area indexes of amino ketone treated heart tissue cultures.

	Cont.	1: 48T	1: 24T	1: 12T	1: 6T	1: 3T	1: 1500	1: 750
Ketone 5 (9/2/51) . . .	5.8	5.8	8.0	9.5	6.8	5.8	6.3	0.9
Ketone 5 (26/7/51) . .	6.15	4.93	4.02	5.24	3.45	4.62	4.97	1.34
Ketone 5 (24/8/51) . .	5.89	5.31	4.80	6.53	6.34	5.23	5.15	2.66
Ketone 5 (Fresh) (6/9/51)	12.75	—	6.09	—	9.24	—	5.7	1.86
Ketone 5 (Aged) (6/9/51)	12.75	—	7.24	—	8.83	—	6.55	3.10
Ketone 9 (22/8/51) . .	5.97	6.11	5.64	5.23	5.85	6.54	5.51	1.27
Ketone 9 (14/10/50) ¹ .	2.5	2.3	1.8	1.68	1.56	1.39	1.17	1.14
Ketone 9 (19/10/50) Aorta tissue	12.9	11.7	10.5	7.8	7.1	5.41	3.98	—
Ketone 9 (Fresh) (29/8/51)	8.84	—	7.6	—	7.27	—	5.33	3.43
Ketone 9 (Aged) (29/8/51)	8.82	—	5.23	—	4.54	—	3.73	2.92

¹ These area indexes were calculated as heavy growth/implant and not as total growth/implant.

C. EFFECTS UPON CELL MIGRATION (Surface areas reduced).

An analysis of cell division only, in tissue cultures, gives an incomplete picture of the effects of a substance upon growth. (See PARKER, *op. cit.*, Chap. XIII.) Cellular migration is an important and independent factor in the growth of tissues *in vitro* and is expressed as increase in surface area of the culture. As CUNNINGHAM and KIRK (1942) have shown, an exact and complete expression of growth of tissue cultures may only be obtained by measuring volume, density, mitoses, cell migration, etc. SANFORD (1951) has also reported a method for measuring proliferation in tissue cultures by enumeration of cell nuclei. In evaluating the effects of the amino ketones upon cells *in vitro*, exact measurement of growth *per se* was considered secondary as long as one aspect of growth (cell migration) was found to be consistently and significantly affected. Cell migration is of course related to cell division, but it is independent of it (GAILLARD, 1942) and may be affected by substances which do not effect mitosis. GAILLARD and VEER (1948), for example, found that adrenochrome affected cell migration but had little effect upon mitosis in fibroblast cultures. As the amino ketones were also found to have very little direct effect upon mitosis, a study of their effects upon cell migration is of special interest.

Table 3 shows a tabulation of the results of surface measurements of all cultures treated with amino ketone 5 and 9. Each value represents the mean of 3 to 8 separate cultures. It may be seen that growth is not always of the same intensity in the control cultures. On the whole the results show that cultures with a high growth coefficient have a high sensitivity to the amino ketones while the series with lower coefficients are only affected by the strongest concentrations used. This appears to be an analogous relationship to regeneration intensity and sensitivity as found for the regenerating *Xenopus* tail.

Both of the substances either inhibit cell migration strongly or prevent growth altogether at 1:750. LEHMANN and DETTELBACH (1952) have published photographs of tissue cultures from one experiment which have been treated with ketone 9 and show the decrease of 48 hour surface area at stronger concentrations.

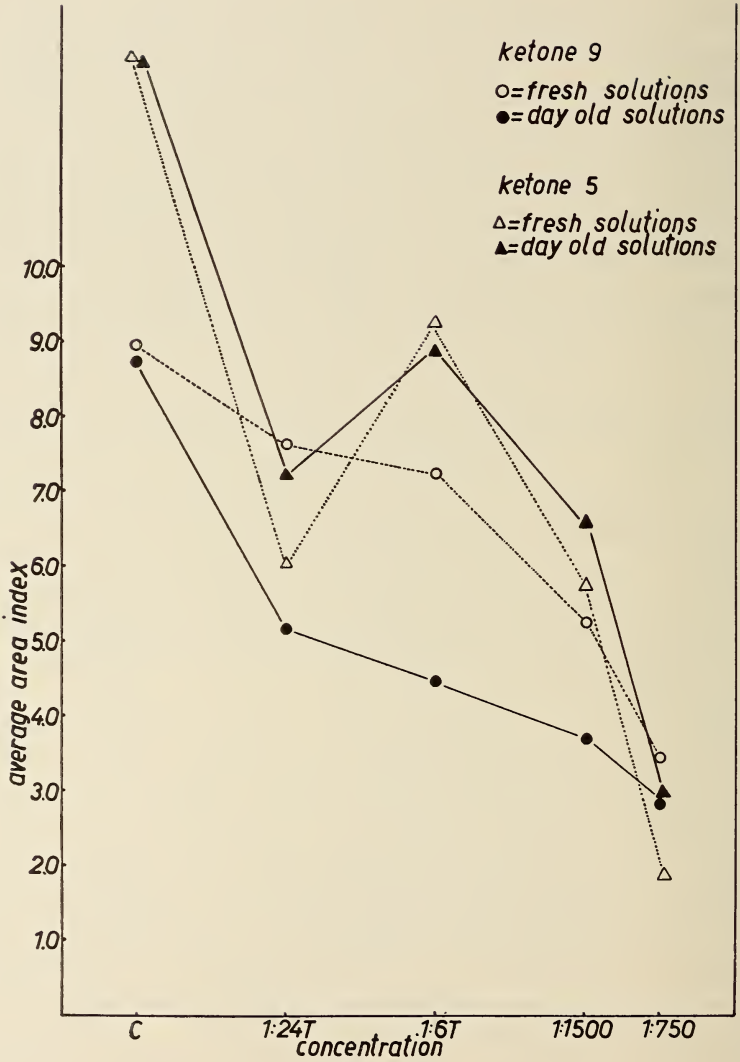


FIG. 19.

Comparison of the effects of fresh and aged solutions of ketones 9 and 5 on cell migration. After ageing ketone 9 is more effective while no difference is found for ketone 5.

As it seemed probable that some oxidation product of the amino ketones is the actual inhibitor (see Section I) it was decided to compare the effects of aged solutions with fresh solutions upon the cultures. For these experiments half of the solutions were made up 24 hours before the begin of the experiments in sterile Tyrode solution and allowed to stand on the light until used. The other half of the amino ketone solutions were made up immediately preceding their application to the cultures. The tissue upon which the experiments were performed was identical for both halves of the experiment. The results of surface measurements upon these cultures are graphed in figure 19. Amino ketone 9 shows a greater effectiveness in inhibiting cell migration when aged than when fresh but ketone 5 had about the same effectiveness whether fresh or aged. These experiments thus show one more quantitative difference between the two substances.

The action of the amino ketones on tissue cultures can only be incompletely characterized on the basis of our preliminary experiments. The results do show however that weaker concentrations are only effective upon strongly growing fibroblast cultures; primarily upon cell migration and to a lesser degree upon cell division. These findings are strikingly analogous to the action upon the regenerating tissues of *Xenopus* where the migration phase and not the mitotic phase is affected. (See section III c, 3.) Further, at no time are mitotic abnormalities found although cytoplasmic vacuolization may be very heavy and nuclear size reduced. Tissue cultures which have been treated at concentrations of 1:3000 and stronger show a reduction in number (from two to one) and size of the *nucleoli*. A similar condition is found in the notochord and epidermis of the regenerating *Xenopus* tail after treatment. It is possible that protease synthesis and activity may be disturbed in tissue cultures as it might in the regenerating tail. It is interesting to note in this connection that tumor cells *in vitro* show a high proteolytic and glycolytic capacity (SANTESSON, 1935; BUCHER, 1940) and that cathepsin and peptidase from cancer tissues seem to be identical with enzymes from embryonic cells (MASCHMANN and HELMERT, 1933). In any case further detailed studies of the action of the amino ketones upon the tissues of higher vertebrates seems warranted.

V. SUMMARY

A. METHODS.

1. Two amino ketones which are structurally similar to α -leucine, with either a methyl or ethyl group substituted for the end OH group, significantly inhibit regeneration of the *Xenopus* larva tail. (ERLENMEYER and LEHMANN, 1949.) These amino ketones are easily oxidized and it is probable that their oxidation products are the actual inhibitors. A detailed study was undertaken on larvae of *Xenopus laevis* to determine as far as possible the mode of action of the amino ketones upon regeneration.

2. The tadpoles were narcotized (MS 222) and 4 mm. amputated from the tail tip. They were then transferred to the test solutions where they were kept for 10 days at 18° C. Five animals were used per 150 cc. container and a geometrically graded series of concentrations from 1:1000 to 1:1000000 made up with distilled water was employed.

3. As pre-experimental conditions of temperature, feeding, etc. may influence regeneration intensity considerably all larvae were treated alike and only larvae from the same egg batch were used for one experiment.

4. The length of the regenerating tail was measured on the 5th and 10th days after amputation.

B. MORPHOLOGICAL TYPES OF REACTION.

5. General effects of the amino ketones are contraction of epidermal pigment cells, sluggishness of the tadpoles, and reduction of total size by 8 to 10% after 1:32000 treatment. Treatment at concentrations of 1:64000 or weaker limits the effects practically wholly to the regenerating tail.

6. The response to treatment may be classified into three main types corresponding to those found by LÜSCHER after colchicine treatment. Type I is delayed normal regeneration and varies in length from 50% of the control regeneration up to control

lengths. Type II is chiefly epidermal regeneration with suppression of notochord and spinal cord and varies from 0.3 to 1.0 mm. Type III is complete inhibition of regeneration and is only found after treatment at 1:8000 or stronger.

7. Type I is most frequent of the types after treatment at 1:8000 or weaker. The frequency of type II and III increases at concentrations stronger than 1:8000. Types II and III do not regenerate after treatment for as long as two months unless a new amputation wound is made.

8. The three types are examples of realization grades; i.e. there is not a harmonious reduction of the size of the whole anlage but a total suppression of some parts of the tail. The effect is brought about by a graduated sensitivity of the different regeneration blastemas; the notochord being the most sensitive and probably the most important in tail regeneration.

C. QUANTITATIVE EFFECTS UPON REGENERATION.

9. The *concentration-inhibition curve is S shaped* and may be simplified by three straight lines (BRETSCHER). The upper level is determined by control regeneration length. From a concentration of 1:250000 to 1:8000 there is a progressive increase in inhibition proportional to increase in concentration (descending arm of curve). Regression lines were calculated for this part of the curve. On the lower levels (less than 1.0 mm.) inhibition is maximal, constant, and independent of concentration and set by animals of the lowest realization grades.

10. *Group susceptibility*, which is the mean inhibition produced by treatment in one series, increases as regeneration intensity (as shown by control regeneration) increases.

11. *Threshold concentration* (determined graphically) varied from group to group between 1:1000000 and 1:32000. It decreases as regeneration intensity increases.

12. Groups with higher regeneration intensity are therefore more sensitive to treatment (probably because of their higher metabolic functional condition). Lower regeneration intensity is accompanied by higher threshold concentrations.

13. The tadpoles are most sensitive to amino ketone treatment during the first three days after amputation (phase I) and longer treatment causes little increase in inhibition. The action of the substances is therefore *phase-specific*.

14. *Pre-treatment* at 1:32000 for 10 days causes a lowering of the regeneration intensity and regeneration is accordingly less at each post-treatment concentration. The slope of the concentration-inhibition curve is not changed, i.e., there is no cumulative effect.

15. Raising the *temperature* to 27° C during the experiments causes no change in the effects of the inhibiting substances although regeneration is accelerated.

16. The *toxicity* of the amino ketones is relatively low and is reached at 1:2000 to 1:1000. At 1:8000 or weaker there are never any lethal effects found.

17. Due to the low toxicity and rather gradual slope of the concentration-inhibition curve, the amino ketones have a large *effective range*. The effective range is greater when regeneration intensity is greater (because of lowered threshold).

D. HISTOSTATIC AND CYTOSTATIC EFFECTS.

18. Two series each of ketone 5 and ketone 9 tadpole tails (more than 90 animals) which had been treated at 1:16000 were fixed after 12, 24, 36, 48, 72, 96 and 120 hours plus controls for each period. These were sectioned and studied.

19. The normally active *epidermis* is strongly affected during the first three days of treatment (phase I). Organization is poor, the nuclei misshapen and the nucleoli reduced in number. Ketone 9 is more effective on the epidermis than ketone 5. The effects are visible till about 120 hours after treatment at 1:16000.

20. The formation of a mesenchyme area between the tip epidermis and the notochord blastema is disturbed. After treatment a compact mass of tissue is found which may act as a physical block to regeneration. Possibly the formation or activation of proteolytic enzymes which are important in early phases of regeneration is inhibited or suppressed by the amino ketones.

21. Amino ketone treatment causes a reduction of size and number of the *notochord blastema* cells. Organization is also poor and the effects are most pronounced during the first three days. Nucleolar number and size is also reduced. The reduced size of the notochord blastema is probably responsible for the reduced length of the regenerating notochord (lower realization grades).

22. The begin of mitotic activity is delayed in the stump tissues after treatment, more so by ketone 9 than by ketone 5. Mitotic figures are quite normal after treatment and all stages are found. The amino ketones therefore only affect cell division indirectly and are not mitotic poisons.

23. The size of the *nuclei* of the *notochord* blastema and tip *epidermis* is significantly reduced after treatment. Ketone 5 causes a greater reduction at 36 hours and ketone 9 a greater reduction at 48 hours. The *nucleoli* of the notochord blastema cells and tip epidermis are reduced in size and number, or absent completely after treatment.

24. The amino ketones appear to have a strong histostatic action upon interphasic cells, reducing the synthetic intensity or capacity of the cells and the number of cells entering into mitoses.

E. EFFECTS UPON EMBRYONIC CHICK FIBROBLASTS.

25. The amino ketones were further tested on embryonic chick fibroblasts grown in tissue cultures. Mitotic indexes were calculated and surface areas measured of the treated and control cultures. A geometrically decreasing series of concentrations of 1:48000 to 1:750 was used.

26. The mitotic coefficient was found to vary greatly but was about within the same range for all cultures even after strong treatment had caused vacuolization of the cells. Normal appearing mitoses are found even after very strong treatment at 1:750.

27. *Cell migration* is significantly affected by the amino ketones. Culture series with high growth coefficients have a high sensitivity to the amino ketones while series with low coefficients are only affected by the strongest concentrations.

28. As it is probable that some oxidation product of the amino ketones is the actual inhibitor, aged solutions were tested on the cultures. Solutions of *ketone 9 aged for one day* proved to be *more effective* in inhibiting cell migration than fresh solutions but *aged solutions of ketone 5 are not more effective* than fresh solutions.

29. The action of the amino ketones upon tissue cultures are strikingly similar to the effects upon the regenerating *Xenopus* tail. Cell division is practically unaffected while cell migration is inhibited in both cases. Nuclear and nucleolar size and number are reduced in both the regenerating tail and in tissue cultures, and *Xenopus* larvae with a high regeneration intensity as well as tissue cultures with a high growth coefficient are both more sensitive to treatment and have a lower threshold concentration.

VI. LITERATURE

1939. ADOVA, A. N. and FELDT, A. M.: *Biochemical peculiarities of various regions of Axolotls body connected with form-building under the action of organizers*. Comptes Rend. (Dok.) URSS, 25, 43-45.
1951. ABEI, H.: *Unpublished*.
1948. ANDRES, G.: *Realisationsgrade bei der Entwicklung des Amphibienlabyrinths*. Arch. JUL. KLAUS-Stiftung, 23, 562-568.
1949. ANDRES, G., BRETSCHER, A., LEHMANN, F. E., und ROTH, D.: *Einige Verbesserungen in der Haltung und Aufzucht von Xenopus laevis*. Experientia, 5, 83-84.
1932. AREY, L. B.: *Certain basic principles of healing*. Anat. Rec. 51.
1932. AVEL, M.: *L'influence du niveau de section de la corde dorsale sur la longueur du régénérat dans la queue des têtards d'Amphibiens anoures*. Comptes Rend. Soc. Biol., 109, 417.
1939. ——— *L'inhibition de la régénération de la corde dorsale chez les têtards des Amphibiens anoures*. Compt. Rend. Soc. Biol. 109, 693.
1947. BERNHARD, W.: *Regenerationshemmung und Auslösung epithelialer Wucherungen durch Colchicin am Schwanz von Rana-larven*. Rev. suisse Zool. 54, 714-757.
1947. BRETSCHER, A.: *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, 34-93.
1951. ——— und TSCHUMI, P.: *Gestufte Reduktion von chemisch behandelten Xenopus-Beinen*. Rev. suisse Zool. 58, 391-398.

1951. BOURNE, G. H. (ed.): *Cytology and Cell Physiology*. Oxford Univ. Press.
1946. BRACHET, J. *Aspects Biochimiques de la Régénération*. *Experientia*, 2, 41-48.
1947. — *Embryologie Chimique*. MASSON & CIE., Paris.
1934. BROMLEY, N. W. und ORECHOWITCH, W. N.: *Ueber die Proteolyse in den regenerierenden Geweben*. *Biochem. Zeits.*, 272, 324-331.
1933. BRUNST, V. V. und SCHEREMETIEVA, E. A.: *Untersuchung des Einflusses von Röntgenstrahlen auf die Regeneration beim Triton*. I. *Beobachtungen der Regeneration der Extremitäten beim Triton nach Bestrahlung mit verschiedenen Dosen von Röntgenstrahlen*. *Roux Archiv.*, 128, 181.
1940. BUCHER, O.: *Gewebezüchtung*. *Ciba Zeits.*, 74, 2530-2568.
1947. — *Cytopharmakologische Untersuchungen an Gewebekulturen in vitro*. *Vierteljahresschrift naturforsch. Ges. Zürich*, 92, 221-238.
1933. BUTLER, E. G.: *The effects of X-radiation on the regeneration of the fore limb of Amblystoma larvae*. *Journ. Exp. Zool.* 65, 271-303.
1935. — *Studies on limb regeneration in X-rayed Amblystoma larvae*. *Anat. Rec.*, 62, 295-307.
1941. CASPERSSON, T.: *Studien über den Eiweissumsatz der Zelle*. *Naturwiss.* 29, 33-43.
1947. — *The relations between nucleic acid and protein synthesis*. *Symp. Soc. Exp. Biol.* 1, 127-151.
1940. — and SCHULTZ, J.: *Ribonucleic acids in both nucleus and cytoplasm and the function of the nucleolus*. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 26, 507-515.
1944. CLÉMENT-NOËL, H.: *Les acides pentosenucleiques et la régénération*. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.* 75, 25-33.
1942. CUNNINGHAM, B. and KIRK, P. L.: *Measure of "growth" in tissue culture*. *Journ. Cell. Comp. Physiol.* 20, 343.
1947. DALCQ, A.: *Recent experimental contributions to brain morphogenesis in amphibians*. *Sixth Growth Symp.*, 85-119.
1944. DEANESLY, R. and PARKES, A. S.: *The preparation and biological effects of iodinated proteins*. B. *Use of Xenopus tadpoles for assay of thyroidal activity*. *Journ. Endocrinol.* 4.
1948. ERLIENMEYER, H.: *Les composés isostères et le problème de la ressemblance en chimie*. *Bull. Soc. Chim. Biol.* 30, 792-805.
1949. — und KÜHNE, H.: *Zur Kenntnis des 1-(p-oxyphenyl)-2-amino-butanons-(3)*. *Helv. Chim. acta.* 32, 370-371.
1949. — und LEHMANN, F. E.: *Regenerationshemmende Wirkung einer leucinähnlichen Verbindung des 2-Methyl-4-amino-hexanon-(5)*. *Exper.* 5, 472.
1950. VON EULER, H.: *Reduktone*. ENKE Verlag, Stuttgart.

1951. FRIEDENWALD, J. S.: *The action of nitrogen mustards and related substances on cell division.* Ann. New York Acad. Sci. 51 (Art. 8), 1432-1442.
1942. GAILLARD, P. J. *Regularities in the growth of tissue cultures. Chap. III of Causal and Chemical Embryology.* HERMANN & CIE, Paris.
1948. — and VEER, W. L. C. *The influence of adrenochrome on fibroblastic cells in vitro.* Proc. Kon. Nederl. Akad. Wetensch. 51 (no. 7), 1-12.
1944. GASCHÉ, P.: *Metamorphose.* Helv. Physiol. acta 2, 607-626.
1950. GHIRETTI, F.: *On the activity of acid- and alkaline phosphatase during tail regeneration in Triturus cristatus (Lavr.).* Exper. 6, 98-100.
1944. GIDGE, N. M. and ROSE, S. M.: *The role of larval skin in promoting limb regeneration in adult Anura.* Journ. Exp. Zool. 97, 71-93.
1946. GILLETTE, R. and BODENSTEIN, D.: *Specific developmental inhibitions produced in amphibian embryos by a nitrogen mustard compound.* Journ. Exp. Zool. 103, 1-32.
1928. GODLEWSKI, E.: *Untersuchungen über Auslösung und Hemmung der Regeneration beim Axolotl.* ROUX Archiv., 114, 108-143.
1898. HARRISON, R. G. *The growth and regeneration of the tail of the Frog-larva. Studied with the aid of BORN'S method of grafting.* ROUX Archiv. 7.
1932. HELFF, O. M.: *Studies on amphibian metamorphosis. X. Hydrogen-ion concentration of the blood of anuran larvae during involution.* Biol. Bull. 63, 405-418.
1937. — *The relation of the dorsal nerve cord and notocord to tail regeneration in Anuran larvae.* Anat. Rec. 7 (suppl.), 101-102.
1929. HELLMICH, W.: *Untersuchungen über Herkunft und Determination des Regenerations-Materials bei Amphibien.* ROUX Archiv. 121, 135.
1932. HERRICK, E. H.: *Mechanism of movement of epidermis, especially its melanophores, in wound healing, and behavior of skin grafts in frog tadpoles.* Biol. Bull. 63, 271-286.
1945. HINTZSCHE, E.: *Die Kerngrösse der Follikel-epithelien und der Granulosa-Luteinzellen im menschlichen Eierstock.* Mon.-Schr. Geburtshilfe und Gynäkol. 120.
1949. — *Zyklische Aenderungen der Kerngrösse in Oberflächen-epithel und Drüsen des menschlichen Uterus.* Gynäcol. 128 (Fasc. 4), 270-285.
1947. HUBER, W.: *Ueber die antimitotische Wirkung von Naphthochinon und Phenanthrenchinon auf die Furchung von Tubifex.* Rev. suisse Zool. 54, 61-152.
1936. IDE-ROZAS, A.: *Die cytologischen Verhältnisse bei der Regeneration von Kaulquappenextremitäten.* ROUX Archiv. 135, 552-608.

1941. JACOBJ, W.: *Die verschiedenen Arten des gesetzmässigen Zellwachstums und ihre Beziehung zu Zellfunktion, Umwelt, Krankheit, maligner Geschwulstbildung und innerem Bauplan.* Roux Archiv. 141, 584-692.
1933. JEFFIMOFF, M. I.: *Die Rolle der Haut im Prozess der Regeneration eines Organs beim Axolotl.* Zhurnal. Biol. 2 (russ.), (reviewed by Polezajew and Faworina, 1935).
1949. KAUFMANN, S. and NEURATH, H.: *Structural requirements of specific inhibitors for α -chymotrypsin.* Journ. Biol. Chem. 181, 623-633.
1947. LEHMANN, F. E.: *Chemische Beeinflussung der Zellteilung.* Exper. 3, 223.
1946. — *Einführung in die Physiologische Embryologie,* Verlag BIRKHÄUSER, Basel.
1947. — *Die Wirkung antimittotischer Stoffe auf das Ei von Tubifex und den regenerierenden Schwanz der Xenopuslarve.* Proc. 6th Internat. Cong. Exp. Cytol., pp. 156-159.
1948. — *Realisationsstufen in der Organogenese als entwicklungsphysiologisches und genetisches Problem.* Archiv JUL. KLAUS-Stiftung, 23, 568-573.
1951. — *Der Kernapparat tierischer Zellen und seine Erforschung mit Hilfe von Antimitotica.* Schw. Zeits. f. Allg. Path. & Bakt. 14, 487-508.
1945. — BERNHARD, W., HADORN, H., und LÜSCHER, M.: *Zur entwicklungsphysiologischen Wirkungsanalyse von antimittotischen Stoffen.* Exper. 1, 232-233.
1950. — BRETSCHER, A., KÜHNE, H., SORKIN, E., ERNE, M., und ERLNMEYER, H.: *Ueber die chemischen und biologischen Eigenschaften einiger α -Aminoketone.* Helv. Chim. Acta. 33, 1217.
1951. LEHMANN, F. E. und WEBER, R.: unpublished.
1952. — und BRETSCHER, A.: *Wirkungsanalyse regenerationshemmender Stoffe mit Hilfe statistischer Methoden.* Helv. Physiol. et Pharm. Acta. 10, 20-41.
1952. — und DETTELBACH, H. R.: *Histostatische Wirkungen von Aminoketonen auf die Schwanzregeneration der Xenopuslarve.* Rev. suisse Zool. 59, 253-295.
1950. LETTRÉ, H.: *Ueber Mitosegifte.* Ergebnisse Physiol. 46, 379-457.
1945. LINDER, A.: *Statistische Methoden.* Birkhäuser Verlag, Basel.
- 1946 a. LÜSCHER, M.: *Die Hemmung der Regeneration durch Colchicin beim Schwanz der Xenopus-larve und ihre entwicklungsphysiologische Wirkungsanalyse.* Helv. Physiol. Acta. 4, 465-494.
- 1946 b. — *Die Wirkung des Colchicins auf die an der Regeneration beteiligten Gewebe im Schwanz der Xenopuslarve.* Rev. suisse Zool. 53, 683-734.

1933. MASCHMANN, E. und HELMERT, E.: *Ueber Kathepsin und Peptidasen in carcinomatösen und sarkomatösen Tieren*. Zeits. Physiol. Chem., 216, 161-172.
1924. NAVILLE, A.: *Recherches sur l'histogenèse et la régénération chez les Batraciens Anoures (corde dorsale et téguments)*. Arch. de Biol. 34, 235.
1950. NEEDHAM, J.: *Biochemistry and Morphogenesis*. Cambridge Univ. Press.
1948. OCHSÉ, W.: *Die Zucht des südafrikanischen Krallenfrosches Xenopus laevis Daudin*. Gynaecol. 126, 57-77.
1938. OKADA, Yô, K.: *Regeneration of the tail in Urodeles, with especial remarks on the role of the spinal cord*. Annot. Zool. Japan, 17, 339-350.
1928. OKUNEFF, N.: *Ueber einige physiko-chemische Erscheinungen während der Regeneration. I. Mitteilung. Messung der Wasserstoffionenkonzentration in regenerierenden Extremitäten des Axolotls*. Biochem. Zeits. 195, 421-427.
1929. OKUNEFF, N.: II. Mitteilung: *Ueber die Pufferung der Gewebe einer regenerierenden Axolotlextremität*. Biochem. Zeits. 212, 1-15.
1933. ——— *Ueber einige physiko-chemische Erscheinungen während der Regeneration*. Biochem. Zeits. 257, 242-244.
1934. ORECHOWITSCH, W. N. und BROMLEY, N. W.: *Die histolysierenden Eigenschaften des Regenerationsblastems*. Biol. Zbl. 54, 524-535.
1938. PARKER, R. C. *Methods of Tissue Culture*. Hoeber Inc. New York.
1935. POLEŽAJEW, L. W. (unter Beteiligung von W. N. FAWORINA): *Ueber die Rolle des Epithels in den anfänglichen Entwicklungsstadien einer Regenerationsanlage der Extremität beim Axolotl*, Roux-Arch. 133, 701-726.
1936. ——— Biol. Zhurn. USSR, 15 (Referred to in NEEDHAM, *op. cit.*).
1933. ——— Biol. Zhurn. USSR, 2 (Referred to in NEEDHAM, *op. cit.*).
1947. POLLISTER, A. W. and RIS, H.: *Nucleoprotein determination in cytological preparations*. Cold spring harbor sympos. Quant. Biol. 12, 147-157.
1936. PUCKETT, W. O.: *The effects of X-radiation on limb development and regeneration in Amblystoma*. Journ. Morph. 59, 173-214.
1950. RISLER, H.: *Kernvolumenänderungen in der Larvenentwicklung von Ptychopoda seriata SCHRK.* Biol. Zentralbl. 69, 11-28.
1948. ROBERTIS, E. D. P., NOWINSKI, W. W., and SAEZ, F. A.: *General Cytology*. W. B. SAUNDERS Co. Philadelphia.
1948. ROSE, S. M.: *Epidermal de-differentiation during blastema formation in regenerating limbs of Triton viridescens*. Jour. Exp. Zool. 108, 337.
1946. ROSIN, S.: *Ueber Bau und Wachstum der Grenzlamelle der Epidermis bei Amphibienlarven*. Rev. suisse Zool. 53, 133-201.
1947. ROETHELI, A.: unpublished.

1940. RYVKINA, D. E.: *Der Gehalt an reduzierten Stoffen in den Geweben bei der Regeneration.* Comptes Rend. Acad. Sci. L'URSS (Doklady), 27, 380-387.
- 1939 a. ——— and STRIGANOVA, A. *On the tissues metabolism at wound healing.* (English summary.) Bull. Acad. Sci. L'URSS (Série Biol.), 3, 445-454.
- 1939 b. ——— and STRIGANOVA, A.: *Local and general changes in proteolysis during the process of regeneration of an organ.* (English summary.) Bull. Acad. Sci. L'URSS (Série Biol.), 5, 789-798.
1951. SANFORD, K. K.: *The measurement of proliferation in tissue cultures by enumeration of cell nuclei.* Journ. Nat. Canc. Inst. 11, 773-795.
1935. SANTESSON, L.: *Characteristics of epithelial mouse tumor cells in vitro and tumor structures in vivo. A comparative study.* Acta Path. et Microbiol. Scand. Suppl. 24.
1936. SCHEREMETIEVA, E. A. und BRUNST, V. V.: *Untersuchung des Einflusses von Röntgenstrahlen auf die Regeneration der Extremitäten beim Axolotl. I. Beobachtungen der Regeneration nach Bestrahlung mit verschiedenen Dosen.* Ber. d. Wiss. Biol. 37, 181.
1933. ——— und ———. *Untersuchung des Einflusses von Röntgenstrahlen auf die Regeneration des Schwanzes bei den Kaulquappen von Pelobates fuscus. I. Untersuchung der Regeneration von mit verschiedenen Dosen einmalig bestrahlten Kaulquappen.* Roux Arch. 130, 771-791.
1951. STICH, H.: *Experimentelle karyologische und cytochemische Untersuchungen an Acetabularia mediterranea.* Zeits. f. Naturforschung, 6 b, 319-326.
1948. SNEDECOR, G. W.: *Statistical Methods.* Iowa State Coll. Press, Ames Iowa.
1948. STOWELL, R. E.: *Nucleic acids and cytologic changes in regenerating rat liver.* Arch. Path. 46, 164-178.
- 1940 a. STRIGANOVA, A.: *Die proteolytische Aktivität der Gewebe regenerierender Organe bei verschiedenen Milieubedingungen.* Comptes Rend. (Doklady) Acad. Sci. L'URSS, 27, 385-387.
1940. ——— *Der Einfluss der Aktivatoren auf die proteolytische Aktivität regenerierender Organe.* Comptes Rend. (Doklady) Acad. Sci. L'URSS, 27, 388-392.
1949. WAECHTER, H.: *Regeneration eines kleinen Stückes der ventralen Bauchwand bei erwachsenen Molchen.* Roux Arch. 144, 132-154.
1945. WEISZ, P. B.: *The development and morphology of the larva of the south african clawed toad, Xenopus laevis.* Journ. Morph. 77, I. *The third form tadpole.* 163-192. II. *The hatching and the first-and second-form tadpoles.* 193-217.

1937. WIGGLESWORTH, V. B.: *Wound healing in an insect.* Journ. Exp. Biol. *14*, 364-381.
1951. YOKOYAMA, H. O. and STOWELL, R. E.: *Nucleolar volume changes in the mouse pancreas after repeated pilocarpine injections.* Journ. Nat. Canc. Inst. *11*, 939-945.
1916. ZELENY, C.: *Studies on the factors controlling the rate of regeneration.* Ill. Biol. Monogr. *3*.
-

AUS DEM ZOOLOGISCH-VERGL. ANATOMISCHEN INSTITUT
DER UNIVERSITÄT ZÜRICH

Biometrische Untersuchungen an schweizerischen Populationen von *Triton alp. alpestris* (Laur.)¹

von

Fritz ERNST

Mit 15 Textabbildungen und 20 Tabellen

INHALT

A. ALLGEMEINER TEIL.

I. Einleitung	400
II. Methodik	402
1. Vorbereitungen und Ausrüstung	402
2. Fang und Bearbeitung	402
3. Narkose und Fixierung	403
III. Probleme der Besiedlung	404
1. Fundstellen	404
2. Ansprüche an den Biotop	408
3. Besiedlung ökologisch verschiedener Nachbarbiotope	411
4. Der Einfluss von Trockenheitsperioden auf die Molch-	
bestände	414
5. Beobachtungen über Neotenie	415
IV. Das Geschlechtsverhältnis	417

¹ Ausgeführt mit Unterstützung der Georges und Antoine Claraz—
Schenkung.

B. SPEZIELLER TEIL.

I. Charakterisierung der Populationen	419
1. Die berücksichtigten Merkmale	419
2. Der statistische Wert der einzelnen Daten	421
II. Die biometrische Bestandesaufnahme	422
1. Die Rumpflänge	422
2. Die relative Schwanzlänge	440
3. Die relative Vorderbeinlänge	444
4. Die relative Kopfbreite	447
5. Zahl der Flecken im Rückensaum	448
6. Zahl der Flecken der unteren Schwanzkante	451
7. Breite des Tupfensaumes an den Flanken	452
8. Grösse der Tupfen im Tupfensaum	453
9. Häufigkeit von Keh- und Halsbandflecken	454
10. Die Bauchfarbe	457
11. Die Schnauzenform	459

C. VERGLEICH VON *T. A. Alpestris* MIT ANDEREN SUBSPEZIES.

I. <i>T. a. apuanus</i>	461
1. Eigene Untersuchungen	461
2. <i>T. a. apuanus</i> , von Wolterstorff bearbeitet	465
II. Die übrigen Subspezies	467
1. <i>T. a. reiseri</i>	467
2. <i>T. a. cyréni</i>	467
3. <i>T. a. graecus</i> (= <i>veluchiensis</i>)	467

ZUSAMMENFASSUNG

1. Allgemeine Bemerkungen	470
2. Ergebnisse	472

LITERATURVERZEICHNIS	475
--------------------------------	-----

A. ALLGEMEINER TEIL

I. EINLEITUNG.

Es ist das Ziel der vorliegenden Arbeit, durch Untersuchung verschiedener Merkmale bei Populationen verschiedenartiger Biotope Einblick zu erhalten in die Variabilität der Spezies *Triton alpestris alpestris* LAURENTI. Im Zusammenhang damit sollen

ökologische Probleme aufgeworfen und nach Möglichkeit diskutiert werden. Sämtliche Tiere dieser *T. a. alpestris* — Populationen stammen aus der Schweiz.

Eine Bereicherung erfährt diese Arbeit durch die analoge Bearbeitung einer Population der Subspezies *T. a. apuanus* BONAPARTE aus dem Alto Appennino Modenese (Italien).

Ueber die europäischen Tritonen existiert eine reiche Literatur, die mit dem klassischen Werk von LAURENTI (1768) ihren Anfang nimmt. Die bedeutendsten Herpetologen der neueren Zeit befassten sich neben der ausführlichen Beschreibung der Arten und Rassen auch eingehend mit anatomischen und biologischen Fragen. Es handelt sich dabei aber meist um allgemeine Feststellungen und um die Beschreibung eines relativ kleinen Materials oder einzelner aberranter Exemplare. Erst in jüngster Zeit besteht die Tendenz, den Problemen mit Hilfe statistischer Methoden näher zu kommen. Die Bearbeitung ganzer Populationen und die vergleichende Betrachtung der Ergebnisse sind unerlässlich für die sichere Charakterisierung einer Art. Darüber hinaus gestattet diese Methode, auf Veränderungen im Habitus sowie auf Verschiebungen von Tierbeständen bezüglich Anzahl, Raum und Zeit aufmerksam zu werden und damit etwas von den Beziehungen zu erfahren, die zwischen Umwelt und Individuengruppen wirken. In diesem Sinn wurde diese Arbeit in Angriff genommen.

Die vorliegende Arbeit gliedert sich in drei Teile. Der Allgemeine Teil befasst sich mit der Methodik, mit Problemen der Besiedlung und mit dem Geschlechtsverhältnis, der Spezielle Teil mit der Charakterisierung der Populationen und mit der biometrischen Bestandesaufnahme. Abschliessend folgt im dritten Teil ein Vergleich von *T. A. alpestris* mit anderen Subspezies.

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. E. HADORN, der mir das Thema übergab, möchte ich an dieser Stelle für seine vielseitige und freundliche Hilfe meinen herzlichen Dank aussprechen. Danken möchte ich ferner Herrn Prof. H. STEINER für seine wertvollen Anregungen, den Herren Prof. M. GALGANO und Dr. B. LANZA in Florenz für Ratschläge und Literatur, Herrn Prof. E. LEUTENEGGER in Frauenfeld für die Ueberlassung des Kartenmaterials, Frau R. HEILBRONNER für die experimentelle Untersuchung der Farbkonstanz bei *Triton alpestris*, sowie meinem Vater für seine Grosszügigkeit bei der Anschaffung eines Exkursionswagens.

Sodann bin ich dem Kuratorium der Georges und Antoine Claraz-Schenkung zu Dank verpflichtet für den namhaften Beitrag an die Reisekosten.

II. METHODIK

1. Vorbereitungen und Ausrüstung.

Die allgemeine Annahme, *T. alpestris* sei in der Schweiz überall anzutreffen, gilt nur unter dem Vorbehalt, dass damit seine diffuse Verteilung über das ganze Land gemeint ist. Fasst man jedoch die einzelnen Biotope ins Auge und hegt man gar noch die Absicht, Tiere für statistische Erhebungen zu fangen, so ändert sich das Bild wesentlich. Von den vielen Alptümpeln und Gebirgsseen, die untersucht wurden, beherbergen bei weitem nicht alle den Bergmolch und an manchen Stellen tritt er nur vereinzelt auf. Es scheint also, dass er in bestimmten Gebieten recht selten ist oder sogar ganz fehlt. Anders kann seine Abwesenheit während der Paarungszeit nicht gedeutet werden.

Aus diesem Grund war ich gezwungen, für eine befriedigende Materialausbeute meinen Tourenplan so weit als nur möglich zu spannen. Ohne die Hilfe eines Automobils hätte das vorliegende Pensum kaum erfüllt werden können, nicht nur wegen der Schwierigkeit, dieses oder jenes Gebiet zu erreichen, sondern vor allem, weil die Zeit stets drängte, da auf die beschränkte Laichperiode der Molche Rücksicht genommen werden musste.

Die ersten Erfahrungen sammelte ich in der näheren und weiteren Umgebung von Zürich. Hierauf wurden Gewässer in ganz verschiedenen Gegenden des Landes gesucht, wozu sich der Topographische Atlas der Schweiz besonders gut eignete (Mittelland 1: 25000 und Alpen 1: 50000). Den Touren, die sich auf einige Tage oder auch Wochen erstreckten, ging ein eingehendes Kartenstudium voraus. Es kamen nur solche Gewässer in Frage, denen man sich mit dem Wagen so weit nähern konnte, dass Hinmarsch, Fang und Rückmarsch höchstens einen Tag beanspruchten. Ferner mussten die Tümpel und Seen ungefähr gleiche Meereshöhe haben, weil die Brunst mit zunehmender Höhe zeitlich verschoben wird, und endlich sollten die Fangplätze an einer fortlaufenden Route liegen.

2. Fang und Bearbeitung.

Wenn immer möglich, wurden pro Platz über hundert Tiere gefangen und zwar wahllos beide Geschlechter. Von diesen kamen je 50 Männchen und Weibchen zur weiteren Untersuchung in die Transportbehälter (Aluminiumkannen). Der Rest wurde ausgezählt und wieder in Freiheit gesetzt. In Bergseen mit wenig Versteckmöglichkeiten wurde mehrmals praktisch der ganze Molchbestand gefangen. Das Auszählen sämtlicher

Tiere gibt Auskunft über das ungefähre Geschlechtsverhältnis (S. 417).

Da die Bearbeitung der Tiere frisches Wasser und bei Sonnenschein genügend Schatten verlangte, wurde nach dem Fang ein geeigneter Platz gesucht zwecks Einrichtung der Arbeitsstelle.

Vor der Durchmusterung der einzelnen Tiere erhielt jede Population einen „Steckbrief“, d.h. sie wurde einer generellen Kontrolle unterzogen, indem die 50 Männchen, resp. Weibchen in ein grosses, mit Wasser gefülltes Glas kamen und zunächst der Gesamteindruck niedergeschrieben wurde. Dieser Steckbrief konnte später nützlich sein, wenn es darum ging, die nachfolgenden Einzelbeobachtungen wieder zum Gesamtbild zusammenzufügen. Nach dieser Vorinspektion wurden die Tiere narkotisiert und ausgemessen.

Wenn die 50 Paare untersucht waren, wurden sie wieder in ihren Heimattümpel zurückgetragen. Die Verantwortung, dies zu tun, lässt vom biologischen Standpunkt aus keine Diskussion zu, da es sich nicht selten fast um den ganzen Bestand eines vereinzelt Gewässers handelte. Wenn ausnahmsweise die Tiere nicht mehr an ihren Standort gebracht wurden, dann nur in Fällen, wo der Bestand in keiner Weise gefährdet war. Statt dass sie aber an anderer Stelle in Freiheit gesetzt wurden, was spätere Bestandeskontrollen wertlos machen würde, gelangten sie an unser Institut, wo sie für experimentelle Aufgaben Verwendung fanden.

3. *Narkose und Fixierung.*

Mit Chloroform machte ich wiederholt schlechte Erfahrungen und ersetzte es nach einiger Zeit durch Aether. Chloroform wirkt zwar rasch, führt aber an heissen Sommertagen bei sämtlichen Tieren auffallend schnell zur Kontraktur der Extensoren, auf die in der Regel der Tod folgt. Eine präzise Messung wird dadurch verunmöglicht. Als Ursachen kommen Ueberwärmung und Phosgenbildung in wassergesättigter Luft in Frage.

Aether wirkt nicht so akut, auch wenn er in reichlichen Dosen gegeben wird, kann aber einen ähnlichen Starrezustand herbeiführen. Doch bleibt viel mehr Zeit zur Ueberwachung der Veränderungen. Eine relativ starke Aethergabe ist nötig, um die Wartezeit abzukürzen. Durch Erfahrung kennt man schliesslich den kritischen Punkt, wo die Narkose gerade tief genug ist, um ein Tier für die kurze Zeit der Untersuchung bewegungslos zu machen.

Es wurden jeweils 10 Tiere miteinander narkotisiert, dann der Reihe nach bearbeitet und wieder in frisches Wasser zurückgebracht. Von jeder Population wurden von beiden Geschlechtern einige typische Vertreter und daneben die besonders aberranten Stücke als Belegexemplare aus der Narkose direkt in eine Tötungs- und Fixierungsflüssigkeit gelegt. Diese bestand aus 95 Teilen Wasser, 5 Teilen wässriger Formalinlösung und einem kleinen Zuschuss von Aether. Der Aether verhindert das Wiedererwachen und das Formalin besorgt die langsame Härtung. Ohne Aether wachen die Molche unter der Einwirkung des Formalins

oft schlagartig auf und zwar stets dann, wenn das Ende der Narkose bevorsteht. In der beschriebenen Mischung tritt der Tod später ein als bei Weglassung des Aethers. Zur Härtung liess ich die Tiere 2 bis 3 Stunden in der Flüssigkeit. Hierauf wurden sie gewaschen, wo möglich in fliessendem Wasser. Zur endgültigen Aufbewahrung verwendete ich 4%ige Formalinlösung.

Fixierung und Konservierung in dieser Weise haben sich gut bewährt, können aber das Ausbleichen der Färbung, die bei Tritonen äusserst empfindlich ist, nicht verhindern.

III. PROBLEME DER BESIEDLUNG

1. Fundstellen.

Tabelle 1 gibt eine Uebersicht sowohl der Fundstellen mit gutem Fangresultat als auch der Gewässer, die nur wenig oder gar keine Bergmolche beherbergen und vermittelt so einige Anhaltspunkte über die Verbreitung der Spezies. Die Orte mit negativem Fangernfolg sind deshalb hier aufgeführt, weil es von Interesse sein mag, künftige Beobachtungen mit diesen Angaben zu vergleichen und dadurch etwas von allfälligen Verschiebungen in der Besiedlung zu erfahren.

Wenn es den Anschein macht, dass *T. alpestris* in vielen Gewässern aus irgendwelchen Gründen seine Existenzbedingungen nicht findet, so ist damit keineswegs gesagt, dass er der Gegend überhaupt fehlt. Seine Anwesenheit kann durch unscheinbare Wasseransammlungen gewährleistet sein, wie dies auf der abgelegenen Tessiner Alp Maisco oberhalb Maggia der Fall ist. Dort befindet sich im feuchten Keller einer Hütte eine Wasserstelle kleinsten Ausmasses, die im Juli 1950 von einer grossen Zahl junger Bergmolche besiedelt war.

TABELLE 1. *Übersicht der Fangexkursionen 1948, 1949 und 1950*

Die Nummern dienen der Orientierung anhand der Kartenskizze (Abb. 1), die kleinen Buchstaben dem Auffinden der im Text behandelten Populationen.

Die Plätze sind nach Kantonen geordnet.

Zeichenerklärung: 0 = keine *T. alpestris* gefunden.

* = einzelne. ** = mehrere, jedoch zur stat. Bearbeitung ungenügend.

*** = zahlreich, bearbeitet.

Nr.	Datum	Geogr. Lage	Koordinaten
1 a	8.5.49	Asyl	501.080 / 114.650
1 b	9.5.49	Bonvard, GE	505.600 / 120.500
1 c	9.5.49	Chevrier, GE	506.700 / 119.650
1 d	9.5.49	Chevrens, GE	507.300 / 126.000

Nr.	Datum	Geogr. Lage	Koordinaten
1 e	8.5.49	Bot. Garten, GE	500.370 / 120.070
2 a	11.5.49	Givrine, VD	498.100 / 145.600
2 a	28.7.49	do.	
2 b	13.5.49	Pré Nouveau, VD	503.050 / 147.150
2 c	16.5.49	Merderettaz, VD	498.450 / 146.600
2 d	12.5.49	Mont Roux, VD	501.925 / 147.150
2 e	12.5.49	Fruit. de Nyon, VD	500.950 / 146.125
2 f	14.5.49	L'Arzière, VD	498.875 / 148.675
2 g	14.5.49	Grande Ennaz, VD	502.375 / 149.165
3 a	25.7.49	Riederalp, VS	645.175 / 136.625
3 b	25.7.49	Moosfluh, VS	646.600 / 137.800
3 c	25.7.49	Goppisbergalp, VS	646.750 / 136.600
4 a	21.6.49	Grimsel, BE	767.925 / 159.930
4 b	21.6.49	Grimsel, BE	699.250 / 156.500
5 a	30.7.48	Gr. Scheidegg w. BE	650.200 / 167.350
5 b	22.6.49	Gr. Scheidegg w. BE	650.225 / 167.450
5 c	22.6.49	Gr. Scheidegg w. BE	650.300 / 167.375
5 d	22.6.49	Gr. Scheidegg w. BE	650.400 / 167.200
5 e	22.6.49	Gr. Scheidegg e. BE	650.850 / 167.600
6	23.6.49	Genthalthütten, BE	664.230 / 176.300
7 a	2.7.49	Steingletscher, BE	675.100 / 175.000
7 b	2.7.49	Steingletscher, BE	675.200 / 175.200
8 a	11.6.49	Melchsee, OW	664.800 / 180.200
8 b	11.6.49	Melchsee, OW	662.900 / 180.550
9	9.6.49	Gerzensee, OW	665.000 / 197.325
10	9.6.49	Obbürgen, UW	671.125 / 204.400
11 a	24.7.49	Blackenstafel, UR	684.600 / 164.350
11 b	24.7.49	Blackenstafel, UR	684.400 / 164.200
11 c	24.7.49	Blackenstafel, UR	684.225 / 163.075
12 a	30.5.49	Alpe di Rodont, TI	685.750 / 158.600
12 b	23.7.49	Gotthard-Hospiz, TI	686.000 / 157.000
13 a	22.8.48	Bucca di Fongio, TI	694.350 / 154.550
13 b	22.8.48	Alpe di Lago, TI	694.000 / 155.400
13 c	22.8.48	Lago Tom, TI	695.900 / 156.200
13 d	22.8.48	nördl. Lago Tom, TI	696.400 / 157.000
13 e	22.8.48	Lago Taneda, TI	696.100 / 157.150
13 f	23.8.48	Lago Disera, TI	698.100 / 157.600
13 g	23.8.48	Lago Scuro, TI	696.500 / 157.600
13 h	23.8.48	Lago Cadlimo, TI	696.300 / 158.350
13 i	23.8.48	Val Cadlimo, TI	— / —
13 k	23.8.48	Passo dell'Uomo, TI	702.200 / 156.550
14 a	21.7.49	Lago Pianca, TI	701.450 / 126.000
14 a	20.7.50	do.	
14 b	21.7.50	Laghetto Pianca, TI	701.200 / 126.200
14 c	21.7.49	Stallarescio, TI	702.950 / 125.650
15	1.6.49	Losone, TI	700.600 / 114.500
16	1.6.49	Monti di Motti, TI	710.300 / 117.200
17 a	3.7.49	Oberalp, GR	694.300 / 168.500
17 b	3.7.49	Lai della Siara, GR	695.400 / 164.600
17 c	3.7.49	Tomasee, GR	694.400 / 165.300
18	2.6.49	San Bernardino, GR	735.250 / 146.400
19 a	15.5.49	Stürviser Alp, GR	758.375 / 168.500
19 b	15.5.49	Stürviser Alp, GR	758.350 / 168.300
20	3.6.49	Madulain, GR	791.150 / 162.230
21 a	15.5.49	Parpan, GR	761.800 / 181.300
21 b	15.5.49	Lenzerheide, GR	761.900 / 180.600
22 a	14.7.49	Arosa, GR	767.800 / 182.200

Nr.	Datum	Geogr. Lage	Koordinaten
22 b	14.7.49	Urder Augstberg, GR	766.200 / 182.100
22 c	14.7.49	Urder Augstberg, GR	766.100 / 181.850
22 d	14.7.49	Urder Augstberg, GR	765.800 / 182.100
22 e	14.7.49	Pretschsee, GR	770.950 / 185.650
22 f	14.7.49	Pretschsee, GR	770.550 / 185.500
23	22.5.49	Conf. Schwendi, GR	780.775 / 195.025
24 a	10.7.49	Garschinasee, GR	781.450 / 207.000
24 b	10.7.49	St. Antönien, GR	781.575 / 206.725
25	13.7.49	Jeninser Alp, GR	763.800 / 210.775
26	23.4.49	Marbach, SG	761.250 / 250.650
27 a	3.8.48	Alp Malbun, SG	749.000 / 223.000
27 b	3.8.48	Glannakopf, SG	749.150 / 222.600
27 c	24.7.48	Alvier e., SG	750.530 / 219.430
27 c	14.6.49	do.	
27 d	15.6.49	Alvier w., SG	749.500 / 218.900
28 a	12.7.49	Churfürsten, SG	740.610 / 226.875
28 b	12.7.49	Churfürsten, SG	739.400 / 226.400
28 c	12.7.49	Churfürsten, SG	739.200 / 226.025
29 a	9.7.49	Alp Banüel, SG	738.000 / 214.400
29 b	9.7.49	Alp Fursch, SG	735.750 / 212.900
30 a	25.5.49	Garichte, GL	726.650 / 201.900
30 b	25.5.49	Garichte, GL	726.650 / 201.500
31 a	23.5.48	Seebüchel, GL	710.575 / 210.000
31 a	29.5.49	do.	
31 b	23.5.48	Seebüchel, GL	710.600 / 210.050
31 c	23.5.48	Seebüchel, GL	710.750 / 210.025
32 a	21.4.49	Schwamendingen, ZH	686.320 / 249.900
32 b	4.4.48	Hagenholz w., ZH	686.300 / 254.800
32 b	11.4.49	do.	
32 c	5.4.48	Hagenholz e., ZH	687.400 / 254.925
32 c	13.4.49	do.	
33	29.4.49	Kempttal, ZH	695.520 / 256.200
34 a	10.7.49	Tilisunahütte, Oest.	785.550 / 210.650
34 b	10.7.49	Grubenpass, Oest.	786.000 / 210.530
34 c	10.7.49	Grubenpass, Oest.	785.650 / 210.070
35 a	20.7.49	Bognanco, Italien	655.550 / 111.300
35 b	20.7.49	Bognanco, Italien	656.900 / 111.350
36	26.8.49	Lago Baccio, Italien	— / —

m.ü.M.	Art des Gewässers	Befund
415	lehmige Gruben, teils mit Abfällen	0
452	künstlicher Parkteich	0
431	2 Tümpel in Feldgehölz	0
420	verschiedene Tümpel in Feldgehölz	0
385	künstlich angelegter Bach mit Teich	**
1205	kleine Senke mit Teich, Graben und Zisterne	***

1110	offene Viehtränke (alte Zisterne)	***
1295	offene Viehtränke (alte Zisterne)	***
1240	offene Zisterne	*
1320	Tümpel in einer Baumgruppe	*
1440	Abfallgrube (alte Zisterne)	0
1255	offene Zisterne	0
2010	stark verschmutzter Alptümpel	***
2200	Bergsee	***

m.ü.M.	Art des Gewässers	Befund
1870	Bergsee, ausgetrocknet	0
1705	seichte Pfützen auf moorigem Grund	***
2210	mehrere Tümpel in teils felsigem Gelände	0
1870	Bergsee	***
1880	Alptümpel	***
1880	Quellsee	0
1890	mehrere Moortümpel	**
1930	mehrere Alptümpel	***
1200	2 Alptümpel, durch Vieh stark verschmutzt	***
2070	Bergsee, anschliessend Quelltümpel	***
2020	6 Bergseen	*
1920	Schmelzwassertümpel in sumpfiger Weide	**
1870	mehrere Alptümpel	***
590	tiefer Moorsee mit Torf und Tuffstein	0
720	Waldweiher	*
1979	Bergsee, kristallklar, vegetationslos	0
2000	Bergsee	***
1940	Alptümpel mit reicher Vegetation	*
1960	mehrere kleine Tümpel in Sumpfgelände	*
2105	mehrere Tümpel in Gletschermulden	0
2125	Alptümpel	*
2017	Bergsee	0
2008	grösserer Bergsee	0
2250	Bergsee	**
2308	Bergsee	0
2323	Bergsee	0
2413	Bergsee	0
2520	Bergsee	0
2400	ca. 20 kleine Bergseen und Tümpel	0
2305	Bergsee	0
2009	Bergsee	***
2110	Bergsee	***
1925	Bergsee	***
285	Losone	0
1063	Bergsee	0
2030	Torfstichgruben in Hochmoor	0
2250	mehrere Bergseen, Alptümpel und Sumpflöcher	0
2344	Bergsee	0
1620	kleine Tümpel in sumpfiger Weide	***
2200	Alpsee durch Vieh verschmutzt	***
2215	tiefer Quelltümpel mit Schwingrasen	0
1680	Graben mit Abfällen	***
1490	Weiher in Wiesensenke	**
1535	Bergsee	*
2100	Bergseen und Alptümpel, meist ausgetrocknet	0
2240	Bergsee	0
2300	tiefer Tümpel	0
2290	seichter Tümpel	0
1970	Bergsee, Niveau stark gesunken	***
1980	Tümpel in sumpfiger Weide	**
1575	Weiher durch Abfälle verschmutzt	***
2189	Bergsee	*
2130	2 Alptümpel, ausgetrocknet	0
2060	2 Alptümpel, ausgetrocknet	0
415	Abzuggraben in melioriertem Talboden	***
1990	ca. 12 Alptümpel	0

m.ü.M.	Art des Gewässers	Befund
2010	3 Alptümpel	*
1980	Bergsee	***

1790	Tümpel mit sehr dichter Vegetation	***
1430	eingefriedeter Weiher	0
1560	Alptümpel, durch Vieh stark verschmutzt	0
1545	grosser Alptümpel	0
1910	zahlreiche Alptümpel, teils am Austrocknen	***
2110	zahlreiche Alptümpel, teils ausgetrocknet	**
1630	Schmelzwasserpfützen	**
1655	untiefer, 2m breiter Graben zwischen Felsen	***
1640	kleiner Bergsee	***

1645	Alptümpel mit dichter Vegetation	**
1670	Bergsee	**
460	Waldtümpel	***
449	Graben in sumpfiger Waldlichtung	***

474	trichterförmiger Lehmtümpel im Wald	***

466	Entwässerungsgraben längs des Bahndamms	***
2190	mehrere kleine Bergseen und Alptümpel	0
2190	mehrere Alptümpel	0
2200	kleiner Bergsee	0
1959	Bergsee (Lago Ragozza)	0
1742	Bergsee (Lago Arza)	0
1554	Bergsee, Alto Appennino Modenese	***
	(Niveau stark abgesunken)	

In der näheren und weiteren Umgebung von Zürich (Dietikon, Unter-Affoltern, Dällikon, Dänikon, Wallisellen, Winterthur, Flaach, Thalheim, Pfäffikon, Hombrechtikon, Baar, Maschwanden) wurden ungefähr 50 Weiher und Tümpel untersucht, die hier nicht einzeln angeführt werden. In den meisten dieser Gewässer ist der Bergmolch, wenn er überhaupt auftritt, in ungenügender Zahl oder nur auf so umständliche Art und Weise erreichbar, dass sein Fang für statistische Zwecke nicht in Frage kommt.

Abb. 1 zeigt die geographische Verteilung der in Tab. 1 aufgeführten Gewässer. Mit Ausnahme zweier Gebiete im Westen des Landes wurden sämtliche Untersuchungen in der Zentral- und Ostschweiz durchgeführt. Im Vorarlberg und im Piemont sind einige jenseits der Grenze liegende Plätze, die jedoch kein Material lieferten, in den Exkursionsplan einbezogen worden.

2. Ansprüche an den Biotop.

In erster Linie benötigt *T. alpestris* ein Gewässer, das nicht versiegt oder völlig einfriert, bevor die Metamorphose abgeschlossen

ist. Zu tiefe Temperaturen verzögern die Entwicklung. Mit zunehmender Höhe nimmt die Dauer des „Sommers“ ab. Damit ergibt sich eine feste Grenze in Bezug auf die Höhenverbreitung. Diese wird für die Alpen allgemein mit 2500 m.ü.M. angegeben. Mein höchstgelegener Fund ist die kleine Population im See nördlich des Lago Tom mit 2250 m.ü.M. (Nr. 13 d). Der geringen Fangaussichten wegen verzichtete ich darauf, noch höher gelegene Plätze aufzusuchen und bin deshalb nicht in der Lage, die erwähnte



ABB. 1.

Geographische Lage der untersuchten Gewässer (vgl. Tab. 1). ● = *T. a. alpestris* zahlreich; bearbeit. ◐ = *T. a. alpestris* vorhanden, aber für statistische Zwecke ungenügend. ○ = keine *T. a. alpestris* gefunden.

Geographische Lage der untersuchten Gewässer (vgl. Tab. 1).

Höhenangabe von 2500 m. durch eigene Beobachtungen zu bestätigen. Der Kälte gegenüber scheint *T. alpestris* zwar nicht sehr empfindlich zu sein, denn in einem Bergsee am Alvier (Nr. 27 c), der zu einem Drittel noch mit Lawinenschnee gefüllt war, konnte man dem ganzen Ufer entlang und in nächster Nähe des Eises bei kaltem Wetter das Paarungsspiel der Molche beobachten.

Eine weitere Existenzbedingung liegt im Nahrungsangebot. Insektenlarven, Wasserinsekten, kleine Crustaceen und Würmer finden sich auch in kalten und hochgelegenen Gewässern in so reicher Auswahl, dass die Futterfrage kaum zum Problem werden

dürfte. In Bergseen, deren Rand teilweise noch mit Schmelzschnee bedeckt war (Nr. 27 c, 31 a, b, c), lebten Molche in ebenso wohlgenährtem Zustand wie unten in der Ebene. Allerdings darf dabei nicht übersehen werden, dass auch die Nahrungsaufnahme zur Zeit des Landlebens von Bedeutung ist.

Eine weitere Bedingung ist in der Regel auch erfüllt: die Möglichkeit, nach der Metamorphose an Land geeignete Schlupfwinkel zu finden, wo die Tiere im Winter vor Frost, im Sommer vor Hitze und Trockenheit geschützt sind und wo sie auch längere Schönwetterperioden überdauern können.

Endlich findet der Molch auch nur dort sein Fortkommen, wo er von Feinden unbehelligt bleibt oder wo diese wenigstens in solcher Minderheit auftreten, dass sie die Population nicht ernstlich gefährden können. Als Hauptfeinde, besonders der Larven und Jungen, haben die Fische zu gelten, in den Bergen die Forelle (*Trutta fario*), Ellritze (*Phoxinus laevis*) und Groppe (*Cottus gobio*). Libellenlarven sowie Larven und Imagines des Gelbrandkäfers (*Dytiscus*), die häufig mit Molchen vergesellschaftet sind, fallen auch in Betracht, dürften deren Existenz aber kaum gefährden. Fische und Molche scheinen sich in vegetationsarmen Gewässern gegenseitig auszuschliessen, in den Bergen deutlicher als in der Ebene. Ein nur scheinbares Gleichgewicht tritt auf, wenn Fische auf natürlichem oder künstlichem Weg in ein Molchgewässer gelangen oder umgekehrt. Es endet aber früher oder später mit der Herrschaft der Fische. Ein treffendes Beispiel schildert LANZA (1948):

„Lago Santo (m. 1501; vicino al Lago Baccio). È il più grande dell'Appennino Modenese; ... Fino al 1926 il tritone alpestre era qui comunissimo, ... essendosi iniziata l'introduzione nel lago di trote nord-americane, cominciò a rarefarsi. Nel 1940 era già scomparso del tutto ed anche mie accuratissime ricerche, fatte nel '46 e nel '47, hanno sortito esito negativo.“

Ferner WOLTERSTORFF (1932): „Wo Forellen zahlreich vorkommen, gedeihen keine Molche.“

Obschon *T. alpestris* weitgehend euryök ist, zeigt er doch mit aller Deutlichkeit Vorliebe oder Abneigung gegenüber verschiedenartigen Biotopen. Nach Untersuchungen von RUTZ (1946) sind sogar ökologische Unterschiede im selben Tümpel (Wassertiefe, Vegetation, Bodenbeschaffenheit, Versteckplätze) massgebend für

die Verteilung der Tiere. Es ist anzunehmen, dass u.a. auch die chemisch-physikalischen Eigenschaften des Wassers eine entscheidende Rolle spielen. Nach DAHL (1923) sind die Humussäuren von besonders grosser Bedeutung für die Bestimmung des Faunenbildes. Diese Fragen konnten im Rahmen dieser Arbeit nicht weiter verfolgt werden. Um aber speziellen Untersuchungen in dieser Richtung zu dienen, sollen einige hinweisende Beobachtungen im folgenden mitgeteilt werden.

3. Besiedlung ökologisch verschiedener Nachbarbiotope.

G r o s s e S c h e i d e g g (Nr. 5 a, b, c). — Auf der Westseite der Grossen Scheidegg liegen wenig unterhalb der Passhöhe 3 Gewässer, die sich ökologisch deutlich voneinander unterscheiden. Das grösste unter ihnen ist ein klarer Bergsee mit einem 1 bis 2 m tiefen Becken und einer flachen Stelle, die sich bei sonnigem Wetter rasch erwärmt. Der Grund des Beckens ist sandig oder steinig und sauber, während die seichte Stelle etwas verschlammt ist. Einige Büschel Wasserhahnenfuss (*Ranunculus aquaticus*) bilden die einzige Vegetation. In den Jahren 1948 und 1949 fand sich neben einer Unzahl von Kaulquappen (*Rana temporaria*) eine ansehnliche Alpenmolchpopulation. Die Molche hielten sich unter flachen Steinen an der untiefen Stelle auf, ferner im Geröll, das den Südrand säumt und ins tiefe Wasser abfällt.

Ungefähr 100 m entfernt, jedoch in verschiedener Richtung, liegen die beiden anderen Gewässer, wovon das eine ein quadratischer, etwa knietiefer Tümpel ist mit einem dichten Wasserpflanzenfilz und reichem Molchvorkommen. Das andere scheint ein Quellsee zu sein. Das Wasser ist kalt und kristallklar. Den Grund bedeckt sauberer Sand und am Ende, wo sich der Abfluss befindet, gedeiht Quellmoos (*Fontinalis*). Trotz allen Bemühungen konnten hier keine Molche entdeckt werden, obgleich sie in nächster Nähe so zahlreich auftreten.

B l a c k e n s t a f e l (Nr. 11 a, b). — Der nächste Weg zu diesem Platz führt von Hospental über Richleren, wobei die Reuss auf der Eisenbahnbrücke überquert wird. Zuerst stösst man auf einen Tümpel, der mit seiner überaus reichen Vegetation stark am Verlanden ist. Durch mühsames Herausschöpfen des Pflanzenfilzes erbeutete ich etliche Molche, liess sie aber wieder frei, da ein

grösserer Fang zuviel Zeit in Anspruch genommen hätte und weil beabsichtigt war, die beiden Seen zu untersuchen, die auf der nächsten Terrasse des Berghanges liegen. Der eine, langgezogene See ist etwa metertief, hat dabei aber zahlreiche flachere Stellen. Der Grund ist sandig oder felsig und nur am westlichen Rand etwas verschlammt, wo ganze Wolken von Fadenalgen vorkommen. Hier hielten sich viele Molche versteckt, während sie am östlichen, von Riedgras bewachsenen Ende selten waren.

Ein ganz anderes Bild bietet der See, der 200 m weiter östlich und dazu etwas tiefer liegt. Grobes Geröll und reinster Sand bilden seinen Grund und sein kaltes, blaues Wasser ist von unwahrscheinlicher Durchsichtigkeit. Er macht den Eindruck eines völlig sterilen Gewässers; doch entdeckt man bei näherem Zusehen eine bescheidene Kleinlebewelt (Plecoptera-Larven und Planarien). Molche fehlten aber vollständig. Zweifellos handelt es sich um ein Quellgewässer, da der See einen ansehnlichen Bach entlässt, ohne entsprechende Wassermengen aus oberirdischen Zuflüssen zu beziehen.

R i t o m g e b i e t (Nr. 13 d, e). — Der Weg, der vom Ritomsee am Lago Tom vorbei ins Val Cadlimo führt, streift zwei kleine Seen, von denen aber nur der untere eine Population beherbergt, obschon ihre Distanz nur ungefähr 200 m beträgt und ein kleiner Bach die Verbindung zeitweise aufrechterhält. Der bewohnte See ist in der Mitte gegen 2 m tief, hat aber dort, wo sich neben Scharen von Kaulquappen die meisten Molche aufhalten, eine flachere Uferstelle mit Steinplatten. Der übrige, steiler abfallende Rand ist teils mit Geröll, teils mit Quellmoos (*Fontinalis*) besetzt und bietet damit zahlreiche Versteckplätze. Das Wasser ist klar, der Grund sandig oder steinig und wenig verschlammt. Ausser Quellmoos gedeihen auch einzelne Büschel von Wasserhahnenfuss (*Ranunculus aquaticus*).

Der etwa 60 m höher liegende Lago Taneda ist eine ziemlich tiefe Mulde, die am Rand wie in der Tiefe fast nur Geröll aufweist und jeglichen Pflanzenwuchses entbehrt. Die lange, vergebliche Suche nach Molchen macht es wahrscheinlich, dass dieser See von ihnen gemieden wird.

S t ü r v i s e r A l p (Nr. 19 a, b). — Hier findet man einen ähnlichen Tatbestand wie in den bereits angeführten Beispielen,

jedoch unter ganz anderen ökologischen Verhältnissen. In welliges Alpgelände sind 2 kleine Seen eingebettet, nur 100 m voneinander entfernt und ungefähr 20 m in der Höhe gestuft. Der höher gelegene (Lai Toissa ?) ist sehr tiefgründig, kalt und klar und könnte als Bestandteil eines moorigen Beckens eine Sickerquelle sein. Reiche Vegetation und Schwingrasen haben das offene Wasser stark eingeengt. Mit dem langstieligen Netz wurde der Pflanzenwuchs ausgiebig durchgekämmt, doch konnte kein Bergmolch erbeutet werden.

Der benachbarte See ist eine Mulde, die gegen die Mitte hin gleichmässig absinkt und bei normalem Wasserstand etwa 2 m Tiefe besitzt. Am Fangtag lag der Spiegel infolge der anhaltenden Trockenheit bereits $\frac{1}{2}$ m tiefer. Der Grund ist lehmig und arm an freiliegenden Steinen. Dieser See ist stark verschmutzt, da er regelmässig vom Vieh als Tränke aufgesucht wird, und sein Wasser trübt sich bis zur Undurchsichtigkeit, wenn es in Bewegung gerät, wie es beim Fang mit dem Netz unvermeidlich ist. In den dichten Beständen von Wasserhahnenfuss (*Ranunculus aquaticus*), aber auch an offenen Stellen und unter Steinen, fand sich der Bergmolch in so grosser Zahl, dass man innert wenigen Stunden gegen 200 Tiere aus dem Trüben herausfischen konnte.

R i e d e r a l p (Nr. 3 a). — Aus noch unerklärlichen Gründen verhält sich *T. alpestris* seinem Biotop gegenüber einerseits recht wählerisch, andererseits spielt die Wasserverschmutzung keine primäre Rolle. 400 m nordwestlich des Hotels Riederalp liegt neben einigen Alphütten ein Tümpel, der dem Vieh als Suhle dient. Das stinkende, völlig undurchsichtige Wasser ist durch Jauche und Abfälle braun gefärbt. Hier fand man neben vielen Gelbrandkäfern (*Dytiscus*), kleineren Wasserkäfern, Libellenlarven und Kaulquappen eine starke Population von Molchen samt ihrem Nachwuchs.

Diese Beispiele sollen genügen, um die Schwierigkeiten zu zeigen. Sie erlauben höchstens einige Vermutungen. So ist es möglich, dass die unbewohnten Gewässer stets Quellgewässer sind mit Eigenschaften, die den Molchen nicht zusagen, wo durch aufstossendes Wasser dauernde Turbulenz herrscht, der die Tiere ausweichen, wo das Wasser ein spezielles chemisch-physikalisches Verhalten zeigt oder wo es nie über ein bestimmtes Mass erwärmt wird.

4. Der Einfluss von Trockenheitsperioden auf die Molchbestände.

Triton alpestris benützt flachere Uferstellen tiefer Tümpel und Bergseen genau so zur Eiablage wie seichte Pfützen und Gräben, deren Austrocknung schon in Normaljahren vorauszusehen ist. Es kann nun aber eintreten, wie dies in den Jahren 1947 und 1949 der Fall war, dass einem regenarmen Frühling ein extrem trockener Sommer folgt. Die Auswirkungen solcher Schönwetterperioden sollen anhand einiger Beobachtungen aus dem Jahr 1949 kurz skizziert werden.

G i v r i n e (Nr. 2 a). — 11. Mai: Teich und Graben sind bis zum Rand mit Wasser gefüllt.

28. Juli: der Spiegel ist um etwa 30 cm gesunken. Der Graben liegt trocken und im Teich wurde der überaus dichte Pflanzenfilz an die Luft gehoben. Neben vielen erwachsenen Tieren sind jetzt auch zahlreiche Larven und metamorphosierte Junge zu finden. Vermutlich ist dieser Teich im Lauf des Sommers noch ganz ausgetrocknet, doch konnte er vorher wohl noch eine grosse Zahl metamorphosierter Jungtiere ans Land entlassen.

G e n t h a l h ü t t e n (Nr. 6). — 23. Juni: der grosse Tümpel scheint noch voll zu sein; im kleineren ist der Wasserstand schon ziemlich niedrig. In beiden sind Molche und Kaulquappen zahlreich vertreten.

2. Juli: der kleinere Tümpel liegt trocken und der grosse ist zu einer braunen Schlammfütze zusammengeschrumpft, von der in wenigen Tagen nur noch eine rissige Kruste übrigbleibt. Die Grasfrösche haben soeben die Metamorphose beendet und zerstreuen sich zu Tausenden in der Umgebung. Die Molchlarven sind aber noch zu wenig weit entwickelt und gehen somit ausnahmslos zugrunde.

S a n B e r n a r d i n o (Nr. 18). — 2. Juni: als Folge der Schneeschmelze ist der Weideboden so schwammig nass, dass die Wassergruben und Moirlöcher zum Ueberlaufen voll sind. Ueberall sind die Molche beim Paarungsspiel anzutreffen.

16. Juni: bereits 2 Wochen später ist aus einzelnen Gruben das Wasser verschwunden, in anderen nur noch eine Fütze übriggeblieben. Die Molche sind fort und der Rest ihrer Brut musste innert wenigen Tagen der Trockenheit zum Opfer fallen. Im Moor, wo

der Spiegel zwar auch stark abgesunken ist, finden sich noch etliche erwachsene Tiere. Wahrscheinlich hält sich dort das Wasser lange genug, um den Larven die Verwandlung zu ermöglichen.

A r o s a (Nr. 22 a). — 14. Juli: die zahlreichen, scheinbar für Molche gut geeigneten Tümpel und kleinen Seen in den Abhängen östlich des Hörnligrates sind teils ausgetrocknet, teils enthalten sie noch einen letzten Rest von Wasser, worin sich aber weder Adulttiere noch Molchlarven zeigen.

H a g e n h o l z (Nr. 32 b). — 11. April: der Wasserstand im Sumpfgaben ist innert einer Woche um etwa 10 cm zurückgegangen. Hunderte von Molchen sind beim Laichgeschäft.

5. Juni: der Graben sowie das ganze Moor liegen völlig trocken. Die Molche haben sich inzwischen in Sicherheit gebracht; aber die ganze Nachkommenschaft ist vernichtet.

H a g e n h o l z (Nr. 32 c). — Diesem Tümpel wurde um die gleiche Zeit dasselbe Schicksal zuteil. Er bildet mit dem westlich liegenden Graben in weitem Umkreis die einzige Laichstätte.

Mit diesen Beispielen ist die Reihe der in ausgetrocknetem Zustand angetroffenen Wasserstellen aber bei weitem noch nicht erschöpft. Immer wieder bot sich auf den Touren das Bild ausgestorbener Tümpel mit harter, rissiger Bodenkruste. Eine einzelne Trockenzeit in der Folge der Jahre dürfte die Zukunft einer Molchpopulation kaum ernstlich gefährden, da die Tiere mehrere Jahre fortpflanzungsfähig sind. Wiederholte Trockenperioden vermögen aber bestimmt den Bestand einer Population so zu dezimieren, dass Orte, die ohnehin nicht dicht besiedelt sind, leicht verarmen können.

5. *Beobachtungen über Neotenie.*

Die Neotenie, auf die hier nur beiläufig eingegangen wird, soll deshalb an dieser Stelle erwähnt werden, weil ihr Auftreten mit dem Biotopcharakter in direktem Zusammenhang steht. So ist Neotenie allgemein an tiefe und relativ kühle Gewässer gebunden, die weder austrocknen noch völlig einfrieren.

Echte Neotenie liegt nur dort vor, wo die Larven in allen Grössenstufen auftreten. Von allen untersuchten Plätzen sind Lago Pianca im Tessin (Nr. 14 a) und Lago Baccio in Italien (Nr. 36)

die einzigen, bei welchen diese Verhältnisse gefunden wurden. In beiden Populationen treten die metamorphosierten Adulttiere zahlenmässig stark zurück. Es ist unbekannt, ob sich alle erwachsenen Neotenen später noch verwandeln. Für einen Teil von ihnen trifft dies sicher zu, da sehr viele, jedoch nicht alle metamorphosierten Adulttiere breite „Larvenköpfe“ mit mehr oder weniger deutlichen Kiemenstummeln besitzen. Adulttiere mit normalem Kopf sind demnach solche Individuen, die sich schon in der Jugend verwandelt haben. Nur diese letzteren wurden für die biometrische Untersuchung verwendet.

Die Anzahl der neotenen Larven nimmt rasch ab mit zunehmender Grösse, was sich im klaren Wasser des Lago Pianca durch direkten Augenschein feststellen lässt. Wiederholt wurde beobachtet, dass viele der überaus zahlreichen kleinen Larven dem Kannibalismus der grossen Neotenen zum Opfer fallen. Die relative Seltenheit verwandelter Adulttiere (mit früher Metamorphose, ohne „Larvenkopf“) während der Brunstzeit kann damit zum Teil erklärt werden.

Die nur durch eine Wasserscheide getrennten, ökologisch aber sehr ähnlichen Fundstellen von Lago Pianca und Stallaresco (Nr. 14 c) verdienen unsere Aufmerksamkeit, weil im ersten See die Neotenie eine allgemeine Erscheinung ist, im See von Stallaresco aber keine einzige neotene Larve festgestellt werden konnte. Stallaresco wurde 1949, Lago Pianca 1949 und 1950 untersucht. Eine Erklärung für diesen Tatbestand kann nicht gegeben werden.

Dieser echten Neotenie im Tessin und in Italien stehen nach eigenen Untersuchungen keine Fälle gegenüber aus dem zentralen und nördlichen Teil der Alpen. Hingegen gibt es hier Populationen, bei denen die Jungen im ersten Winter als Larven im Wasser bleiben, wo sie im folgenden Jahr als einjährige Larven, alle von ungefähr gleicher Grösse, gefunden werden. Daneben treten dann auch metamorphosierte Junge auf.

Einjährige Larven wurden für folgende Plätze festgestellt:

Moosfluh (Nr. 3 b)	sehr zahlreich
See nördlich Lago Tom (Nr. 13 d)	vereinzelt
Waldtümpel 600 m. nordwestl. Gerzenseen (Nr. 9)	vereinzelt
Stürviser Alp (Nr. 19 a)	zahlreich
See im obern Sellraintal, 2 km östlich Kühtai (Tirol, Oesterreich)	zahlreich

Das Fehlen grösserer Neotener an diesen Fundstellen weist darauf hin, dass sich sämtliche Junge nach einem Jahr verwandeln. Ob dies die Regel ist oder ob eine verzögerte Metamorphose nur ausnahmsweise die Folge eines späten Sommers oder frühen Winters sein kann, lässt sich hier nicht entscheiden.

IV. DAS GESCHLECHTSVERHÄLTNIS

Wie aus Tab. 2 ersichtlich, ist das Geschlechtsverhältnis (S. R.) innerhalb gewisser Grenzen ein scheinbar rein zufälliges. Auch bei Populationen aus fast identischen Biotopen (Pré Nouveau und Merderettaz (Nr. 2 b, c)) oder von sehr benachbarten Plätzen (Gr. Scheidegg w., See und Tümpel (Nr. 5 a, b)) können die Unterschiede bedeutend sein.

Es ist möglich, dass das Geschlechtsverhältnis in verschiedenen Fängen deshalb so differiert, weil sich die Geschlechter nicht gleichzeitig an ihrem Laichplatz einfinden und diesen später auch nicht miteinander verlassen. Fällt der Fang in eine dieser kritischen Zeiten, dann müssen sich starke Abweichungen vom tatsächlichen Geschlechtsverhältnis ergeben.

Eine weitere Fehlerquelle liegt wohl darin, dass Männchen und Weibchen nicht gleich leicht zu fangen sind. In klaren Gewässern mit wenig Versteckmöglichkeiten fällt dieser Umstand zwar kaum in Betracht, sodass z. B. die Angaben der Fundstellen Blackenstafel (Nr. 11 b), Stallaresco (Nr. 14 c), Pretschsee (Nr. 22 e), Alvier e. (Nr. 27 c) und Garichte (Nr. 30 b) recht zuverlässig sind. Gerade hier, wo jeder Molch gesehen und schliesslich auch gefangen werden konnte, zeigte es sich aber, dass die Männchen mehr Aussicht haben als die schwereren Weibchen, beim Fang zu entkommen; dass sie sich auch häufig in grösserer Tiefe aufhalten, während die Weibchen, im Pflanzenfilz seichter Stellen oder der Uferböschung versteckt, dem Laichgeschäft obliegen.

Die momentanen Aufenthaltsorte und die Aktivität ändern je nach Brunstzustand und Witterung. Zieht man dann noch die Vielgestaltigkeit der Biotope in Betracht, dann wird klar, dass sich auf Grund unseres Sammelmaterials keine allgemeine Regel über die zahlenmässige Verteilung der Geschlechter aufstellen lässt und dass vor allem bei trüben und versteckreichen Gewässern die Fänge nicht repräsentativ sein können.

TABELLE 2. — Fangzahlen und Geschlechtsverhältnis (S. R.).

Nr.	Population	Anzahl		S. R.
		♂	♀	
2 a	Givrine Mai	101	78	1.30
2 a	Givrine Juli	97	64	1.52
2 b	Pré Nouveau	76	93	0.82
2 c	Merderettaz	112	67	1.67
3 a	Riederalp	25	62	0.40
3 b	Moosfluh	38	39	0.97
4 a	Grimsel	50	65	0.77
5 a	Gr. Scheidegg w. See	120	60	2.00
5 b	Gr. Scheidegg w. Tümpel	51	70	0.73
5 e	Gr. Scheidegg e.	56	83	0.67
6	Genthalthütten	50	117	0.43
7 a	Steingletscher	26	37	0.70
8 b	Melchsee	51	90	0.57
11 b	Blackenstafel	50	21	2.38
14 a	Lago Pianca 1949	8	30	0.27
14 c	Stallarescio	54	88	0.61
18	San Bernardino	22	41	0.54
19 a	Stürviser Alp	115	50	2.30
20	Madulain	66	51	1.30
22 e	Pretschsee	84	52	1.62
23	Conterser Schwendi	72	53	1.36
26	Marbach	109	74	1.47
27 c	Alvier e. 1948	70	100	0.70
27 c	Alvier e. 1949	50	118	0.42
27 d	Alvier w.	178	130	1.37
29 a	Alp Banüel	50	57	0.87
30 b	Garichte	64	50	1.28
31 a	Seebüchel 1948	115	137	0.84
31 a	Seebüchel 1949	75	52	1.44
32 a	Schwamendingen	78	58	1.34
32 b	Hagenholz w. 1948	819	355	2.31
32 c	Hagenholz e. 1948	360	160	2.25
33	Kempttal	56	72	0.78

Es darf angenommen werden, dass die grösste Zahl von Molchen beiderlei Geschlechts dann im Wasser lebt, wenn die Brunst ihren Höhepunkt erreicht. Um diese Zeit wurde bei verschiedenen Populationen festgestellt, dass häufig mehrere Männchen um ein Weibchen warben und sich nur selten ein Weibchen ohne Partner zeigte. Demzufolge schien die Zahl der Männchen stark zu überwiegen und es ist wahrscheinlich, dass diese Annahme in Tab. 2 ihre Bestätigung findet, wo die S. R. Werte über 1 erreicht. Werte über 2 lassen sich wohl nur mit der Abwanderung der Weibchen

erklären, während solche unter 1 den Beginn der Brunst anzeigen, wo die Männchen vielleicht noch nicht vollzählig sind. Laufende Beobachtungen an ganz verschiedenen Plätzen wären erforderlich, um diese Fragen besser zu klären. Jedenfalls sind die Unregelmässigkeiten in der Tabelle wohl weniger Ausdruck einer uneinheitlichen S. R. bei *T. alpestris*, sondern eher bedingt durch starke Beeinflussung des Fangerfolges durch Jahreszeit und örtliche Verhältnisse.

B. SPEZIELLER TEIL

I. CHARAKTERISIERUNG DER POPULATIONEN

1. Die berücksichtigten Merkmale.

Zur Durchführung dieser Untersuchung war es notwendig, stets ein grosse Zahl von Tieren in möglichst kurzer Zeit zu bearbeiten. Aus diesem Grund beschränkte ich mich auf äussere Merkmale, was den Vorteil hat, dass die Molche, die nur einer kurzen Narkose unterworfen wurden, nachher wieder in Freiheit gesetzt werden konnten.

Die Auswahl der zu bestimmenden Merkmale lag nicht von Anfang an auf der Hand. Deshalb wurde ein provisorisches Schema aufgestellt mit möglichst vielen und verschiedenartigen Merkmalen. Diese konnten dann auf ihre Eignung geprüft werden und führten zu einer definitiven Tabelle, in die 1949 alle Eintragungen gemacht wurden. Folgende Merkmale wurden untersucht:

1. Rumpflänge (Abb. 2 a).
2. Relative Schwanzlänge (Abb. 2 b).
3. Relative Vorderbeinlänge (Abb. 2 c).
4. Relative Kopfbreite, nur 4 Populationen 1948 (Abb. 2 d).
5. Zahl der Flecken im Rückensaum bei Männchen (Abb. 2 e).
6. Zahl der Flecken der unteren Schwanzkante bei Männchen (Abb. 2 f).
7. Breite des Tuffensaumes an den Flanken (Abb. 2 g).
8. Grösse der Tupfen im Tuffensaum (Abb. 2 h).
9. Häufigkeit von Kehl- und Halsbandflecken (Abb. 14 a, b).
10. Bauchfarbe.
11. Schnauzenform (Abb. 15).

Für die Männchen und Weibchen wurden die entsprechenden Merkmale grundsätzlich gleich beurteilt; nur die Flecken der unteren Schwanzkante sind bei den Weibchen so grossen Unregelmässigkeiten unterworfen, dass auf ihre Zählung verzichtet werden musste. Ausserdem fehlt den Weibchen der Rückensaum.

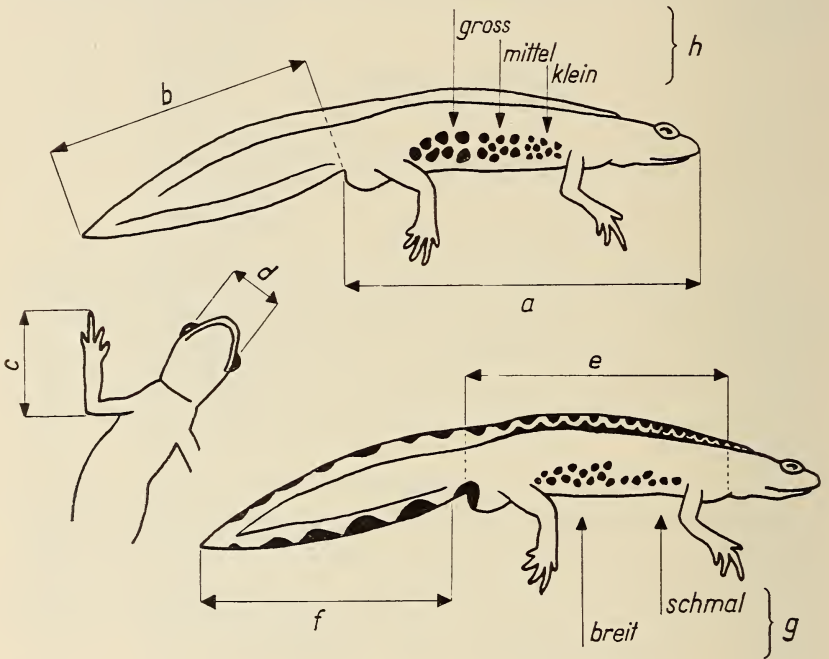


ABB. 2.

Taxierung der untersuchten Merkmale. a: Rumpflänge, b: Schwanzlänge; c: Vorderbeinlänge, d: Kopfbreite, e: Zahl der Flecken im Rückensaum, f: Zahl der Flecken der unteren Schwanzkante, g: Breite des Tuffensaumes an den Flanken, h: Grösse der Tupfen im Tuffensaum.

Freilich konnten nicht alle Merkmale zahlenmässig genau erfasst werden. Die Klassifizierung von Zeichnung und Färbung ist von der persönlichen Beurteilung abhängig. Mit der Einarbeitung in die Materie kam aber die Uebung, sodass neben den gezählten und gemessenen Daten auch die Angaben über Zeichnung und Färbung genügend zuverlässig sein dürften.

2. Der statistische Wert der einzelnen Daten.

Die statistische Bedeutung der Merkmale konnte nicht vorausgesehen werden, da erst eine Untersuchung an umfangreichem Material und zu verschiedenen Jahreszeiten Aufschluss geben konnte über Einzelheiten, besonders über die Beständigkeit von Zeichnung und Färbung. Diese Erfahrungen mussten zuerst gesammelt werden, um einen Ueberblick zu gewinnen und die fraglichen Merkmale zu diskutieren. Der statistischen Sicherstellung der Daten stellen sich drei Hauptschwierigkeiten in den Weg: Die Beschaffung von genügend Material, das verschiedene Alter der Tiere und die jahreszeitlichen Veränderungen im äusseren Habitus.

Die Beschaffung von genügend Material. — Ohne genauere Kenntnis des zahlenmässigen Auftretens von *T. alpestris* war anfänglich beabsichtigt, von jeder Population je 100 Männchen und Weibchen zu untersuchen. Es stellte sich aber bald heraus, besonders in Berggewässern, dass diese Zahl zu hoch angesetzt war. Deshalb wurden die Fänge auf die Hälfte reduziert, also auf 50 Paare pro Fundort. Diese Menge versprach noch zuverlässige Resultate. Doch gelang es nicht immer, in der zur Verfügung stehenden Zeit genügend Tiere zu beschaffen.

Das verschiedene Alter der Tiere. — War ein Fang reich, so wurden 50 Paare erwachsener Tiere zur Bearbeitung mitgenommen und die Ueberzähligen und die Jungen, wenn solche überhaupt vorhanden waren, wieder freigelassen. War der Fang aber zu klein oder erreichte er nur mit Mühe die 50 erforderlichen Paare, so befanden sich darunter gelegentlich auch grössere Jungtiere, bei denen nicht entschieden werden konnte, ob sie schon geschlechtsreif oder ausgefärbt waren. Obwohl diese Stücke nach Möglichkeit ausgeschaltet wurden, mögen doch einzelne, vor allem weiblichen Geschlechts, unabsichtlich Aufnahme in den Tabellen gefunden haben. Das Gesamtbild dürfte damit aber kaum spürbar gestört werden.

Die jahreszeitlichen Veränderungen im äusseren Habitus. — Gestalt und Färbung von Hochzeits- und Schlichtkleid zeigen bei *T. alpestris* so auffallende Unterschiede, dass man sich für die Bestandesaufnahme entschliessen musste, alle Tiere entweder während der Brunst oder ausserhalb dieser zu fangen. Aus zwei einleuchtenden Gründen kam nur das Erste in Frage: erstens besteht nur zur Paarungszeit die Möglichkeit, sich Tiere in genügender Zahl zu verschaffen und zweitens bereitet die Beurteilung von Merkmalen an einem Tier mit auffälligem Aeusseren weniger Schwierigkeiten als an einem Tier im Schlichtkleid.

Nachteilig erwies sich aber dabei, dass es nicht immer gelang, die Population mitten in der Paarung anzutreffen. Dies war besonders gegen den Sommer hin der Fall, als die Exkursionen mehr und mehr in die Alpen verlegt wurden. Hier werden die Laichperioden in verschiedenen Höhenlagen in eine relativ kurze Spanne Zeit zusammengedrängt. Meine Arbeitsweise gestattete nicht, überall rechtzeitig zur Stelle zu sein. Allzu grosse Fehler dürften aber kaum unterlaufen, denn ich machte wiederholt die Beobachtung, dass der Alpenmolch, sofern er in der freien Natur im Wasser bleibt, auch noch Wochen und Monate nach der Paarung sein Prachtkleid beibehält, das in der Leuchtkraft der Farben nur wenig eingebüsst hat, während allerdings Rücken- und Schwanzsaum oft schon deutlich abgenommen haben. Aehnliche Beobachtungen von LEYDIG (1868), FREYTAG (1935) und LANG (1950) finden damit ihre Bestätigung.

II. DIE BIOMETRISCHE BESTANDESAUFNAHME

1. Die Rumpflänge.

a) Methode.

Das Messen der Rumpflänge am narkotisierten Tier bereitet keine Schwierigkeiten. Der Molch wird am Schwanz hochgehalten, sodass der Körper frei herabhängt. So ergeben sich immer gleiche Bedingungen (gelöster, ganz ausgestreckter Körper) und damit einwandfreie Resultate. Die Messung wurde so durchgeführt, dass die Schnauzenspitze den verlängerten Null-Strich eines Masstabes berührte, worauf die Länge am Hinterende des Kloakenwulstes abgelesen wurde (Abb. 2 a, S. 420).

b) Wachstum und Geschlechtsreife.

Die grosse Differenz zwischen minimaler und maximaler Körperlänge bei einer Population lässt vermuten, dass die Geschlechtsreife eintritt, bevor die Molche voll erwachsen sind. Dagegen besteht kaum Gefahr, neben geschlechtsreifen versehentlich auch jüngere Tiere zu fangen, die das Gesamtbild fälschen könnten, denn man trifft zur Fortpflanzungszeit in der Regel nur solche Tiere im Wasser an, welche dem Laichgeschäft obliegen, also geschlechtsreif sind. In klaren Bergtümpeln mit wenig Versteckmöglichkeiten kann man bisweilen sämtliche Molche beim Paarungsspiel beobachten (Alvier (Nr. 27 c), Garichte (Nr. 30 b)). Vorjährige Junge und Halbwüchsige sind keine zu finden, da sie sich offenbar auf dem

Lande aufhalten. Eine Ausnahme machen die „neotenen Populationen“ in einigen Bergseen (Lago Pianca (Nr. 14 a), Lago Baccio (Nr. 36)). Hier finden sich neben neotenen Larven alle Altersstufen kiemenloser Tiere nebeneinander, weil scheinbar in jeder Altersstufe metamorphosiert werden kann. Dies verlangt eine sehr kritische Auswahl der zu untersuchenden Adulttiere.

Wenn also in den weitaus meisten Fällen nur geschlechtsreife Tiere gefangen werden, so bleibt doch die Frage, inwiefern diese als erwachsen gelten dürfen. Deshalb ist es wohl angezeigt, bei einer vergleichenden Betrachtung der Rumpflängen neben dem Mittelwert auch die Frequenz der Individuen pro Grössenklasse, d.h. die Klassenhäufigkeit zu untersuchen.

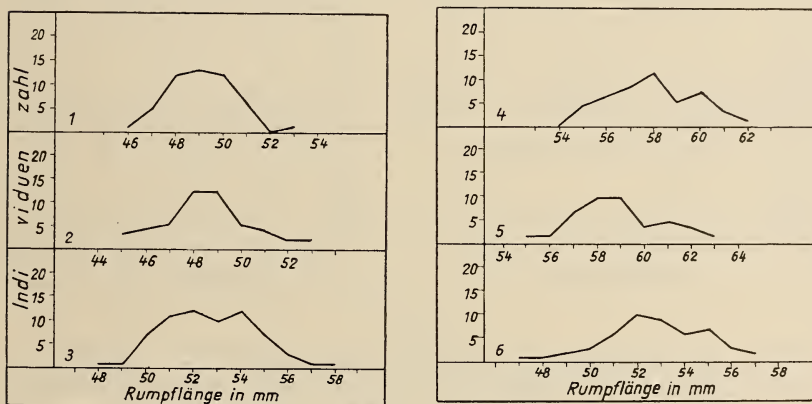


ABB. 3.

Variationskurven für die Rumpflänge einiger Populationen.
Männchen: 1 = Nr. 32 b, 2 = Nr. 6, 3 = Nr. 27 c (1948).
Weibchen: 4 = Nr. 33, 5 = Nr. 30 b, 6 = Nr. 14 a.

Stellt man Rumpflänge und Klassenhäufigkeit graphisch dar, so ergeben sich häufig mehr oder weniger symmetrische Verteilungskurven (Abb. 3). Andere Populationen zeigen aber nicht diese annähernd normale Verteilung, sondern eine oft flache, langgezogene Kurve, die in einigen Fällen sogar zur Zweigipfligkeit neigt (Abb. 4).

Unsere Kenntnis vom Individualleben des freilebenden Bergmolchs ist noch zu lückenhaft, als dass sie die unregelmässige Verteilung der Grössenklassen einwandfrei erklären könnte. Trotz-

dem gibt es Anhaltspunkte, die sich einstweilen theoretisch auswerten lassen.

Wir greifen die in Abb. 4 angegebene Kurve für die Weibchen von Seebüchel heraus (Nr. 31 a). Der erste Gipfel (im Bereich der geringeren Rumpflängen) dürfte sich aus jüngeren Tieren einer einzigen Generation rekrutieren, während der zweite Gipfel (im Bereich der grösseren Rumpflängen) als Summe einiger älterer, voneinander nicht mehr unterscheidbarer Generationen aufge-

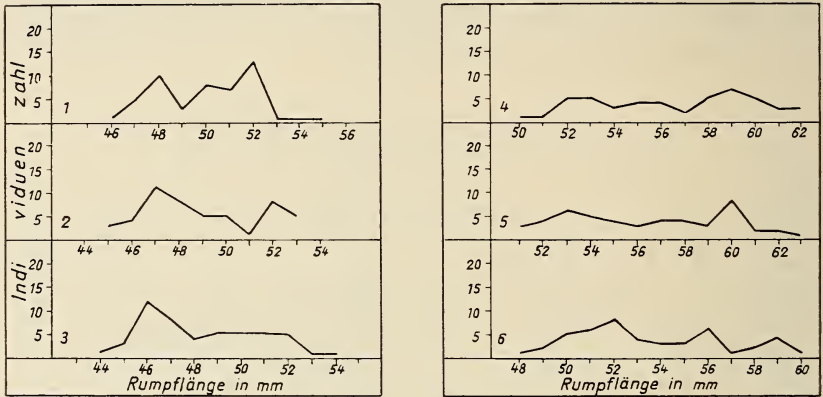


ABB. 4.

Abweichende Variationskurven für die Rumpflänge einiger Populationen.
Männchen: 1 = Nr. 32 c, 2 = Nr. 27 c (1949), 3 = Nr. 8 b.
Weibchen: 4 = Nr. 2 d, 5 = Nr. 31 a, 6 = Nr. 5 b.

fasst werden könnte, die alle bereits erwachsen und damit gleich lang sind. Ein theoretisches Schema soll diese Verhältnisse veranschaulichen (Abb. 5).

Nimmt man an, dass mit 2 Jahren die Geschlechtsreife (M) eintritt, dann wird unser Schema in eine linke und eine rechte Hälfte geteilt. Die linke entspricht dem Landleben der jungen Molche, die in dieser Arbeit nicht berücksichtigt werden, die rechte dem Wasserleben sämtlicher Tiere, die zur Fortpflanzung schreiten. Die Kurve der Ueberlebensordnung deutet unter anderem an, wie die Generation der Zweijährigen einem älteren Jahrgang zahlenmässig überlegen ist. Nach der Rumpflängenkurve erweisen sie

sich als die Kleinsten. Diese Ueberlegenheit wird aber fraglich, sobald wir nicht Alters-, sondern Grössenklassen auszählen. Dann ergibt sich eine verhältnismässig grosse Zahl voll Erwachsener, die natürlich verschiedenen Jahrgängen angehören.

Im regenarmen Sommer 1947 wurden zahlreiche Tümpel trockengelegt, bevor die Jungmolche metamorphosiert waren. Die Generation des betreffenden Jahres fällt an diesen Stellen also aus. Nimmt man an, dass *T. alpestris* nach 2 Jahren als geschlechtsreifes Tier ins Wasser zurückkehrt, so könnte man für

Unregelmässigkeiten in einigen der 1949 aufgenommenen Kurven den Ausfall der Generation von 1947 verantwortlich machen.

e) Die durchschnittliche Rumpflänge.

Tabelle 3 vermittelt eine Uebersicht der Rumpflängen beider Geschlechter von allen 1948 bis 1950 untersuchten Populationen. Die Reihenfolge ergibt sich willkürlich aus der zunehmenden Grösse der Männchen.

Die Rumpflänge der Männchen schwankt zwischen 42 und 53 mm, diejenige der Weibchen zwischen 48.5 und 59.5 mm. Die Differenz zwischen den Geschlechtern beträgt im Mittel 8 mm, schwankt aber, wenn man die Populationen einzeln betrachtet, zwischen 4 und 11 mm.

Zur statistischen Sicherung der Geschlechtsdifferenzen wurden die Tiere vom Lago Pianca (Nr. 14 a, 1949) und vom Lago Baccio (Nr. 36) verwendet. Vom Lago Pianca steht die kleinste Individuenzahl (total 38) zur Verfügung, während die Tiere vom Lago Baccio den geringsten Grössenunterschied zwischen den Geschlechtern aufweisen (4.2 mm). Diese beiden Fälle müssen das Resultat am negativsten beeinflussen.

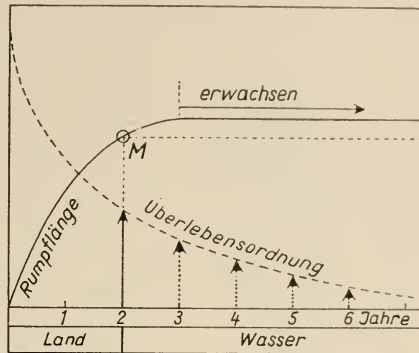


ABB. 5.

Theoretisches Schema der Beziehungen zwischen Rumpflänge, Maturität (M) und Individuenzahl (= Ueberlebensordnung). (Erläuterungen Seite 424).

TABELLE 3. — *Mittlere Rumpflänge.*

Nr	Population	Männchen		Weibchen		Diff. ♀ - ♂
		M ± m	n	M ± m	n	
26	Marbach	42.1 ± 0.38	50	48.6 ± 0.50	50	6.5
7 a	Steingletscher . .	45.2 ± 0.41	26	52.3 ± 0.51	37	7.1
5 e	Gr. Scheidegg e. .	45.2 ± 0.31	50	53.0 ± 0.47	50	7.8
2 a	Givrine Juli . . .	45.4 ± 0.24	50	52.3 ± 0.31	50	6.9
14 a	Lago Pianca 49 . .	46.0 ± 0.29	8	52.4 ± 0.69	30	6.4
4 a	Grimsel	46.2 ± 0.34	50	51.8 ± 0.35	50	5.6
2 b	Pré Nouveau . . .	46.2 ± 0.37	50	52.5 ± 0.47	50	6.3
2 a	Givrine Mai . . .	46.5 ± 0.30	50	54.1 ± 0.42	50	7.6
14 a	Lago Pianca 50 . .	46.5 ± 0.28	50	52.7 ± 0.31	50	6.2
27 d	Alvier w.	46.6 ± 0.27	50	53.7 ± 0.50	50	7.1
14 c	Stallarescio . . .	47.2 ± 0.34	50	55.9 ± 0.33	50	8.7
3 b	Moosfluh	47.2 ± 0.47	38	54.7 ± 0.42	39	7.5
5 b	Gr. Scheidegg w. .	47.4 ± 0.37	50	53.0 ± 0.51	50	5.6
32 b	Hagenholz w. 48 .	47.4 ± 0.22	100	55.0 ± 0.23	100	7.6
18	San Bernardino . .	47.4 ± 0.51	22	58.6 ± 0.47	41	11.2
36	Lago Baccio, Ital. .	47.8 ± 0.33	50	52.0 ± 0.34	50	4.2
11 b	Blackenstafel . . .	47.8 ± 0.24	50	55.2 ± 0.31	21	7.4
33	Kempttal	48.0 ± 0.31	50	57.4 ± 0.35	50	9.4
31 a	Seebüchel 48 . . .	48.2 ± 0.21	100	55.5 ± 0.34	100	7.3
32 c	Hagenholz e. 48 . .	48.2 ± 0.23	100	57.2 ± 0.33	100	9.0
23	Cont. Schwendi . .	48.3 ± 0.31	50	54.6 ± 0.47	50	6.3
8 b	Melchsee	48.3 ± 0.35	50	56.8 ± 0.35	50	8.5
31 a	Seebüchel 49 . . .	48.4 ± 0.34	50	56.2 ± 0.51	50	7.8
6	Genthalhütten . . .	48.5 ± 0.31	50	55.2 ± 0.37	50	6.7
5 a	Gr. Scheidegg w. .	48.5 ± 0.22	100	56.4 ± 0.48	50	7.9
2 c	Merderettaz	48.5 ± 0.31	50	56.6 ± 0.52	50	8.1
29 a	Alp Banüel	48.6 ± 0.37	50	55.9 ± 0.47	50	7.3
14 b	Laghetto Pianca. .	48.8 ± 0.35	50	53.7 ± 0.37	50	4.9
27 c	Alvier e. 49	48.9 ± 0.34	50	59.1 ± 0.37	50	10.2
20	Madulain	49.0 ± 0.35	50	58.4 ± 0.41	50	9.4
32 b	Hagenholz w. 49 . .	49.1 ± 0.20	50	56.4 ± 0.38	50	7.3
30 b	Garichte	49.1 ± 0.41	50	58.7 ± 0.37	50	9.6
22 e	Pretschsee	49.1 ± 0.33	50	56.1 ± 0.50	50	7.0
32 a	Schwamendingen . .	49.3 ± 0.38	50	58.4 ± 0.50	50	9.1
19 a	Stürviser Alp . . .	49.4 ± 0.33	50	57.5 ± 0.38	50	8.1
3 a	Riederalp	49.9 ± 0.48	25	57.1 ± 0.37	50	7.2
32 c	Hagenholz e. 49 . .	50.1 ± 0.30	50	58.9 ± 0.34	50	8.8
27 c	Alvier e. 48	52.8 ± 0.25	70	59.5 ± 0.26	100	6.7

Der t-Test ergibt für beide Populationen ein P, das kleiner ist als 0,001. Damit ist die bei Männchen und Weibchen verschiedene Körpergrösse als Geschlechtsunterschied für die Tiere vom Lago Pianca und Lago Baccio statistisch sichergestellt. In der Folge dürfen auch bei allen übrigen Populationen die Grössenunterschiede als gesichert gelten.

d) *Die Population Marbach.*

Verfolgt man in Tabelle 3 die Rumpflängen der Männchen und Weibchen im einzelnen, so fallen jene von Marbach (Nr. 26) deutlich aus der sonst kontinuierlichen Reihe. In beiden Geschlechtern sind die „Marbacher“ durchschnittlich um 3 mm kleiner als die Tiere der nächstgrösseren Population (Steingletscher (Nr. 7 a)). Es liegt daher nahe, die Marbachertiere als Zwergformen anzusprechen. Reziproke Kreuzungsversuche dieser Zwergform mit Tieren vom Fundort Hagenholz e. (Nr. 32 c), die von unserem Institut in Angriff genommen wurden, mussten leider frühzeitig wieder eingestellt werden. Die Frage bleibt deshalb noch offen, ob es sich um eine genetisch oder nur modifikatorisch bedingte Zwergform handelt. Den Biotop dieser Tiere bildet einer der zahllosen Meliorationsgräben im Torfboden der St. Galler Rheinebene.

e) *Beziehungen zwischen benachbarten Populationen.*

Inwiefern Marbach einen Sonderfall darstellt, ist deshalb schwer zu entscheiden, weil in der näheren Umgebung keine weiteren Populationen bearbeitet wurden und es somit an gutem Vergleichsmaterial fehlt. Betrachtet man die extremen Umweltsbedingungen, unter denen *T. alpestris* zu leben vermag, dann drängt sich von selbst die Frage auf, ob nicht auch an anderen Stellen Sonderfälle zu finden sind, die als Lokalformen anzusehen wären.

Eine solche Lokalform wäre dann am eindeutigsten nachgewiesen, wenn sich eine Population in verschiedenen Merkmalen deutlich von der nächstgelegenen Population unterscheidet. Für uns sind daher jene Orte besonders wertvoll, wo auf engem Raum zwei oder mehr Gewässer beieinanderliegen, die auf Grund eines verschiedenen ökologischen Charakters „getrennte“ Populationen vermuten lassen. Welche Bedeutung dem Wort „getrennt“ zukommt, bleibt allerdings dahingestellt. Wenn uns einerseits eine aktive Migration von Tritonen zwischen nahen Gewässern durchaus möglich erscheint, so wissen wir andererseits nicht, wie stark die Bindung der Tiere an ein und denselben Ort ist, wie weit sie sich von diesem entfernen und ob sie zur Fortpflanzung an ihren Geburtsort zurückkehren, wie dies z.B. bei *Bufo vulgaris* der Fall zu sein scheint (EIBL-EIBESFELDT, 1950).

Einen speziellen Fall benachbarter Biotope bilden jene, die durch einen Berggrat getrennt sind und keinerlei Wasserver-

bindung aufweisen. Sollte zwischen solchen Populationen kein oder nur ein geringer Austausch stattfinden, so könnte es nicht nur zur Ausbildung von Modifikationen, sondern auch von erblichen Variationen auf sehr engem Raum kommen. Findet jedoch, besonders während des Landlebens, eine ständige Vermischung statt, so muss man diese benachbarten Populationen, wenn sie sich trotzdem unterscheiden, als Standortsmodifikationen innerhalb ihrer Reaktionsnorm auffassen.

Wir prüfen diese Fragen durch Vergleich der Rumpf-, Schwanz- und Vorderbeinlängen. Allerdings sind wir nicht in der Lage, zu entscheiden, ob es sich im Fall gesicherter Unterschiede um genetische oder modifikatorische Lokalformen handelt.

Wasserscheide-Populationen. — In drei von den untersuchten Gebieten sind die benachbarten Fundstellen durch eine Wasserscheide getrennt. Im ersten Gebiet, Lago Pianca / Stallaresco (Nr. 14 a, c), ist eine aktive Wanderung der Molche gratwärts am wenigsten zu erwarten, weil die ariden Hänge keine Wasserläufe aufweisen und die Gegend ziemlich regenarm ist. Die zweite Stelle umfasst den Ost- und Westabhang der Alvierkette (Nr. 27 c, d), die dritte den Ost- und Westabhang der Grossen Scheidegg (Nr. 5 a, b, e). Hier wurden Wasserläufe festgestellt, besonders zur Zeit der Schneeschmelze.

Für jedes der drei Gebiete wird der Unterschied zwischen den Nachbarpopulationen geprüft durch Vergleich der Mittelwerte (Tab. 4).

Diese Uebersicht zeigt, dass zwischen den Wasserscheide-Populationen gesicherte Unterschiede in der Rumpflänge bestehen. Eine Ausnahme machen nur die Männchen von Lago Pianca und Stallaresco, sowie die Weibchen der 1949 untersuchten Scheidegg-tümpel. Die kleinen Unterschiede bei den Tessiner- und Scheideggpopulationen sagen freilich nichts aus über die Migration, die nach wie vor sehr fragwürdig ist. Vielmehr mögen sie ein Ausdruck dafür sein, dass die Biotope weitgehend miteinander übereinstimmen, was in der Tat auch zutrifft. Ähnlich lässt sich vielleicht auch der grosse Unterschied zwischen den Alvierpopulationen aus dem Biotopcharakter erklären. Alvier e. ist ein kalter, vegetationsloser Bergsee, während der kleine Tümpel auf der Westseite relativ warm ist und einen äusserst dichten Pflanzenwuchs besitzt.

TABELLE 4. — *Unterschied der Rumpflänge zwischen Wasserscheide-
Populationen.*

Nr.	Populationen	Hor- riz. Dist. in m	Vert. Dist. in m	Grat- über- höhg. in m	Männchen				Weibchen			
					n	Rumpflänge	Diff.	$\sqrt{m^2 + m^2}$	n	Rumpflänge	Diff.	$\sqrt{m^2 + m^2}$
14 a 14 c	Lago Pianca Stallarescio	1400	85	ca. 100	50 50	46.5 47.2	0.7	0.44	50 50	52.7 55.9	3.2	0.45
27 d 27 c	Alvier w. 49 Alvier e. 48	1000	190	ca. 200	50 70	46.6 52.8	6.2	0.37	50 100	53.7 59.5	5.8	0.56
27 d 27 c	Alvier w. 49 Alvier e. 49	1000	190	ca. 200	50 50	46.6 48.9	2.3	0.43	50 50	53.7 59.1	5.4	0.62
5 e 5 a	Gr. Scheidegg e. Gr. Scheidegg w.	550	60	30	50 100	45.2 48.5	3.3	0.38	50 50	53.0 56.4	3.4	0.67
5 e 5 b	Gr. Scheidegg e. Gr. Scheidegg w.	550	50	30	50 50	45.2 47.4	2.2	0.48	50 50	53.0 53.0	0.0	—

Geländeschranken von untergeordneter Bedeutung. — Eine Migration zwischen Populationen ist dort wahrscheinlicher, wo die Gewässer nicht durch Bergkämme geschieden sind. In folgenden Gebieten wurden je zwei Plätze bearbeitet, die durch Gelände verschiedenen Charakters mehr oder weniger weit voneinander getrennt sind:

Moosfluh | *Riederalp* (Nr. 3 b, a): getrennt durch Alpweiden und wenig Bergwald. Keine direkte Wasserverbindung.

Givrine | *Merderettaz* (Nr. 2 a, c): getrennt durch Juraweiden mit lockerem Wald. Keine direkte Wasserverbindung.

Hagenholz w. | *Hagenholz e.* (Nr. 32 b, e): Nadel- und Mischwald, keine direkte Wasserverbindung.

Lago Pianca | *Laghetto Pianca* (Nr. 14 a, b): steile Geröllhalde. Unterirdische Wasserläufe wahrscheinlich.

Gr. Scheidegg w., *Tümpel* | *See* (Nr. 5 a, b): Vorwiegend sumpfige Alpweide.

Die Grössenunterschiede der Populationen dieser Gebiete wurden anhand ihrer Mittelwerte statistisch geprüft (Tab. 5).

Diese Uebersicht zeigt für alle 5 Gebiete gewisse Unterschiede, wobei 7 von 10 Werten gut, 3 aber nur schwach gesichert sind. Während die Gewässer der ersten 3 Plätze so weit voneinander entfernt sind, dass ein Austausch zwischen ihnen kaum Bedeutung erlangen dürfte, liegen jene des vierten und vor allem des fünften Platzes so nahe beisammen, dass auch bei geringem Migrationsbedürfnis der Tiere eine ständige Vermischung und damit weitgehende Homogenität zu erwarten wäre. Die beobachteten Grössenunterschiede stehen damit aber in Widerspruch und es hält schwer,

TABELLE 5. — *Unterschied der Rumpflänge zwischen Nachbarpopulationen.*

Nr.	Populationen	Horiz.-Dist. in m	Vert.-Dist. in m	Männchen				Weibchen			
				n	Rumpflänge	Diff.	$\sqrt{m^2+m^2}$	n	Rumpflänge	Diff.	$\sqrt{m^2+m^2}$
3 b 3 a	Moosfluh Riederalp	1500	190	38 25	47.2 49.9	2.7	0.67	39 50	54.7 57.1	2.4	0.56
2 a 2 c	Givrine Mai Merderettaz	1000	90	50 50	46.5 48.5	2.0	0.43	50 50	54.1 56.6	2.5	0.67
32 b 32 c	Hagenholz w. Hagenholz e.	1000	25	50 50	49.1 50.1	1.0	0.36	50 50	56.4 58.9	2.5	0.51
14 a 14 b	Lago Pianca Lagh. Pianca	200	100	50 50	46.5 48.8	2.3	0.45	50 50	52.7 53.7	1.0	0.48
5 b 5 a	Gr. Scheid. w. Gr. Scheid. w.	100	10	50 100	47.4 48.5	1.1	0.43	50 50	53.0 56.4	3.4	0.70

eine einleuchtende Erklärung zu finden. Möglicherweise spricht diese Beobachtung dafür, dass *T. alpestris* zur Fortpflanzung an seine Geburtsstätte zurückkehrt. Liegen nun zwei solcher Geburtsstätten sehr nahe beisammen, zeigen aber grundverschiedenen Biotopcharakter, wie dies besonders für die Scheidegg zutrifft, dann könnten auf engstem Raum zwei deutlich erkennbare Lokalformen auftreten.

In diesem Zusammenhang darf vielleicht auch ein Vergleich zwischen den Populationen Alvier e. (Nr. 27 c) und Marbach (Nr. 26) angestellt werden. Beide sind im Rheintal (Kt. St. Gallen) gelegen in einer Horizontaldistanz von 34 km und einer Vertikal-

distanz von 1500 m. Alvier e. mit den grössten Tieren steht Marbach mit den kleinsten gegenüber (Tab. 6).

TABELLE 6. — *Unterschied der Rumpflänge zwischen Tieren von Alvier e. und Marbach (in mm).*

	♂	♀
Nr. 27 c Alvier e. 48	58.8	59.5
Nr. 26 Marbach	42.1	48.6
Differenz	16.7	10.6

Die in beiden Geschlechtern etwa gleiche Differenz von fast 11 mm oder rund $1/5$ der Rumpflänge gibt uns ein Bild von der Prägungskraft genetischer oder modifikatorischer Faktoren.

f) *Wiederholte Messung von Populationen.*

Einzelne Populationen wurden zweimal bearbeitet, um die Beständigkeit der Merkmale und damit den Wert der Aufzeichnungen zu prüfen. Aus dem Diagramm auf Seite 425 geht hervor, wie sich die Rumpflänge durch den Ausfall an Jungtieren nach oben, durch Verarmung an Alten nach unten verschiebt. Anhand dieses Schemas können nun die sich ändernden Grössenverhältnisse bei den nachstehenden Populationen einigermaßen verständlich gemacht werden.

Alvier (Nr. 27 c). — Diese Population wurde 1948 zum erstenmal und 1949 zum zweitenmal gemessen. Tab. 7 zeigt die durchschnittliche Rumpflänge der Männchen und Weibchen in den beiden Jahren.

TABELLE 7. — *Abnahme der durchschnittlichen Rumpflänge innerhalb eines Jahres (in mm).*

	♂	♀
Nr. 27 c Alvier e. 48	52.8	59.5
» » Alvier e. 49	48.9	59.1
Abnahme	3.9	0.4
$\sqrt{m^2 + m^2}$	0.42	0.45

Der gut gesicherte Unterschied bei den Männchen ist auffallend und verlangt nach einer Erklärung. Die Mehrzahl der 1948 gefangenen Tiere gelangte an unser Institut. Obgleich der Bestand im See dadurch nicht gefährdet schien, dürfte doch eine Verarmung an voll erwachsenen Tieren die Folge gewesen sein. Da die viel selteneren Männchen stärker dezimiert wurden, musste sich ihr Ersatz im nächsten Jahr vorwiegend aus jüngeren Tieren rekrutieren. Vorausgesetzt, dass nicht andere Faktoren entscheidend mitspielen, lässt sich in dieser Weise die bedeutende Grössenabnahme der Männchen von einem Jahr zum andern erklären. Wir hätten damit ein Beispiel, wie sich durch menschlichen Eingriff das Erscheinungsbild einer Population unmittelbar verändern könnte.

H a g e n h o l z e. u n d w. (Nr. 32 b, c). — Während man bei den Alviertieren eine Grössenabnahme feststellt, zeigen die beiden Hagenholzpopulationen eine Zunahme (Tab. 8).

TABELLE 8. — *Zunahme der durchschnittlichen Rumpflänge innerhalb eines Jahres (in mm).*

	Hagenholz e.		Hagenholz w.	
	♂	♀	♂	♀
1948	48.2	57.2	47.4	55.0
1949	50.1	58.9	49.1	56.4
Zunahme	1.9	1.7	1.7	1.4
$\sqrt{m^2 + m^2}$	0.39	0.47	0.30	0.45

Diese bei beiden Populationen und für beide Geschlechter fast gleiche, statistisch gesicherte Grössenzunahme lässt sich gut mit dem Austrocknen der zwei Biotope im Jahre 1947 erklären, dem damals der ganze Nachwuchs zum Opfer fiel. Der Ausfall macht sich 1949 geltend, wo diese Tiere normalerweise als geschlechtsreife, aber noch nicht voll erwachsene Junge hätten auftreten müssen.

L a g o P i a n c a (Nr. 14 a). — Dieser ziemlich grosse und tiefe Bergsee blieb von der Trockenperiode unbehelligt. 1950 zeigten aber seine Molche gegenüber 1949 trotzdem eine geringe Zunahme der Rumpflänge (Tab. 9).

TABELLE 9. — Zunahme der durchschnittlichen Rumpflänge innerhalb eines Jahres (in mm).

	♂	♀
Nr. 14 a Lago Pianca 49	46.0	52.4
» » Lago Pianca 50	46.5	52.7
Zunahme	0.5	0.3
$\sqrt{m^2 + m^2}$	0.40	0.76

Nach der statistischen Betrachtung erweisen sich die kleinen Unterschiede als zufällig. Wenn bei gelegentlichen weiteren Messungen trotzdem einmal grössere Schwankungen auftreten sollten, so lassen sich diese mit grosser Wahrscheinlichkeit auf die Neotenie zurückführen, die in diesem See voll entfaltet ist. Frisch metamorphosierte Molche werden in jeder Grösse im Wasser angetroffen und es ist bei der relativen Seltenheit wirklich adulter Tiere schwer, die Geschlechtsreifen mit Sicherheit und in genügender Zahl auszuwählen.

Seebüchel (Nr. 31 a). — Auch diese Population ist von der Trockenheit verschont geblieben und in der Folge findet man auch etwa die gleichen Verhältnisse wie bei Lago Pianca (Tab. 10).

TABELLE 10. — Gleichbleiben der durchschnittlichen Rumpflänge innerhalb eines Jahres (Rumpflänge in mm).

	♂	♀
Nr. 31 a Seebüchel 48	48.2	55.5
» » Seebüchel 49	48.4	56.2
Zunahme	0.2	0.7
$\sqrt{m^2 + m^2}$	0.40	0.61

In beiden Geschlechtern zeigen sich nur zufällige Grössenunterschiede.

Givrine (Nr. 2 a). — Hier wurden beide Messungen im gleichen Jahr vorgenommen und zwar im Frühling und Sommer 1949 (Tab. 11).

TABELLE 11. — *Abnahme der durchschnittlichen Rumpflänge innert 2½ Monaten (in mm).*

	♂	♀
Nr. 2 a Givrine 11. Mai	46.5	54.1
» » Givrine 28. Juli	45.4	52.3
Abnahme	1.1	2.8
$\sqrt{m^2 + m^2}$	0.38	0.52

Die Rumpflänge nimmt im Verlauf von 2½ Monaten deutlich ab, womit diese Population ein neues Problem aufwirft, dessen sichere Interpretation nur durch einen Markierungsversuch ermöglicht würde. An dieser Abnahme, die statistisch gesichert ist, können zwei Faktoren beteiligt sein: verspätetes Zuwandern junger, geschlechtsreifer Tiere und früheres Abwandern der älteren und damit grösseren Tiere.

Falls beide Faktoren nebeneinander wirken, ist der Effekt umso grösser.

Daneben besteht aber auch noch die Möglichkeit, dass beim ersten Fang hauptsächlich alte Tiere gefangen wurden, deren Paarung vielleicht früher stattfindet als die der jungen und deren Fluchttenenz in dieser Periode stark reduziert ist.

g) *Rumpflänge und Umwelteinflüsse.*

Es liegt nahe, für die grosse Variabilität der Rumpflänge ökologische Faktoren verantwortlich zu machen. Die Verschiedenheit dieser Faktoren wird recht deutlich, wenn wir etwa einen warmen, vegetationsreichen Tümpel im Mittelland mit einem kalten, vegetationslosen See in den Alpen vergleichen. Solche Extreme können durch Modifikation oder selektiven Druck das Erscheinungsbild einer Art beeinflussen. Falls sich eine Gesetzmässigkeit feststellen lässt bezüglich Umweltfaktor und tierlicher Abänderung, so entspricht das freilich noch keiner Erkenntnis des direkten ursächlichen Zusammenhangs. Dazu sind die Verhältnisse viel zu undurchsichtig und bleiben es auch, solange nicht gute Experimente durchgeführt werden. Auf eine Interpretation muss deshalb verzichtet werden.

Bei der Beurteilung der Körpergrösse müssen wir u. a. an folgende ökologische Faktoren denken: Nahrungsangebot (auch während des Landlebens), Vegetationsverhältnisse, Besiedlungsdichte, Höhe über Meer, Lokalklima, Wassertemperatur, chemisch-physikalische Eigenschaften des Wassers.

Wenn auch diese Faktoren, die keinen Anspruch auf Vollständigkeit erheben, miteinander in engem Zusammenhang stehen, so ist damit keineswegs gesagt, dass sie sich nicht auch unabhängig voneinander auswirken können. Einer getrennten Behandlung, sofern sie überhaupt Aufschluss verspricht, steht deshalb nichts im Wege.

N a h r u n g s a n g e b o t. — Wachstum und endgültige Körpergrösse werden weitgehend durch die Ernährung bestimmt. Zur Beurteilung des Nahrungsangebots wie auch des Nahrungsbedürfnisses sind aber spezielle Studien nicht nur an wasser-, sondern auch an landbewohnenden Bergmolchen nötig, da sich ein grosser Teil des Wachstums in der Regel auf dem Lande vollzieht. Weil solche Aufzeichnungen als Grundlage fehlen, lässt sich hier leider keine Einteilung der Biotope nach ihrem Nahrungsreichtum oder der Populationen nach ihrem Ernährungszustand durchführen.

V e g e t a t i o n s v e r h ä l t n i s s e d e r W o h n g e w ä s s e r. — Hier lässt sich eine Gruppeneinteilung gut durchführen, weil die Verhältnisse an Ort und Stelle in grossen Linien protokolliert wurden. Nur die Wasserflora unter Ausschluss des Phytoplanktons fand Berücksichtigung, wenn auch an einigen Plätzen Landpflanzen einen Teil des Uferstreifens bestritten.

Wenn man die Biotope nach ihren Vegetationsverhältnissen in vier Gruppen gliedert, verteilen sich die Populationen wie folgt:

1. *Vegetation fehlt*: Riederalp (Nr. 3 a), Moosfluh (Nr. 3 b), Alvier e. (Nr. 27 c), Schwamendingen (Nr. 32 a), Hagenholz e. (Nr. 32 c).
2. *Vegetation arm*: Grimsel (Nr. 4 a), Gr. Scheidegg (Nr. 5 a), Steingletscher (Nr. 7 a), Blackenstafel (Nr. 11 b), Lago Pianca (Nr. 14 a), Laghetto Pianca (Nr. 14 b), Stallaresco (Nr. 14 c), Pretschsee (Nr. 22 e), Garichte (Nr. 30 b).
3. *Vegetation mittel*: Merderettaz (Nr. 2 c), Gr. Scheidegg (Nr. 5 e), Genthalthütten (Nr. 6), Melchsee (Nr. 8 b), Stürviser Alp (Nr. 19 a), Madulain (Nr. 20), Marbach (Nr. 26), Conterser Schwendi (Nr. 23), Alp Banüel (Nr. 29 a), Seebüchel (Nr. 31 a), Hagenholz w. (Nr. 32 b), Kempttal (Nr. 33).

4. *Vegetation reich*: Givrine (Nr. 2 a), Pré Nouveau (Nr. 2 b), Gr. Scheidegg (Nr. 5 b), San Bernardino (Nr. 18), Alvier w. (Nr. 27 d).

In Tab. 12 werden die mittleren Rumpflängen der Populationen dieser 4 Gruppen miteinander verglichen.

TABELLE 12. — *Rumpflänge in mm. und Vegetationsverhältnisse.*

Vegetation	n	Männchen			Weibchen		
		M ± m	Dif.	$\sqrt{m^2 + m^2}$	M ± m	Dif.	$\sqrt{m^2 + m^2}$
fehlt	5	49.5 ± 0.95	1.9	1.06	57.4 ± 0.80	2.6	1.10
arm	9	47.6 ± 0.47	0	0.75	54.8 ± 0.76	0.6	1.07
mittel	12	47.6 ± 0.59	0.8	0.98	55.4 ± 0.75	1.0	1.32
reich	5	46.8 ± 0.78			54.4 ± 1.09		
fehlt	5	49.5 ± 0.95	2.7	1.23	57.4 ± 0.80	3.0	1.35
reich	5	46.8 ± 0.78			54.4 ± 1.09		

Es zeigt sich, dass die Grössenunterschiede, in der Reihenfolge der Vegetationszunahme betrachtet, nur zufälliger Natur sind. Stellt man jedoch die Tiere der Biotope mit fehlender und reicher Vegetation einander gegenüber, dann erhält man einen Unterschied, der annähernd gesichert ist. Für die unserer Erwartung widersprechende Tatsache, dass Gewässer mit fehlender Vegetation grosse, Tümpel mit reicher Vegetation aber kleine Molche beherbergen, fehlt einstweilen jede Erklärung.

Besiedlungsdichte. — Es stellt sich die Frage, ob bei Populationen mit auffallend grosser Siedlungsdichte durch Nahrungskonkurrenz, ständige Beunruhigung oder andere Faktoren die Körpergrösse beeinflusst wird. Die Antwort wird wieder erschwert durch den Umstand, dass die Tiere während des Landlebens nicht erfasst werden können und dass einer Uebervölkerung im Wasser kaum eine solche auf dem Lande entspricht.

Nachstehend sind die Fundorte nach ihrer Besiedlungsdichte in 3 Gruppen geordnet. Eine solche Einteilung entspringt jedoch weitgehend subjektivem Ermessen, weil das Verhältnis zwischen Individuenzahl und Ausdehnung des Gewässers nur durch Schätzung ermittelt werden konnte.

1. *Besiedlung schwach* (höchstens 10 Tiere pro m²): Moosfluh (Nr. 3b), Grimsel (Nr. 4 a), Gr. Scheidegg (Nr. 5 a), Gr. Scheidegg (Nr. 5 e), Steingletscher (Nr. 7 a), Blackenstafel (Nr. 11 b), Lago Pianca (Nr. 14 a), Laghetto Pianca (Nr. 14 b), Stallarescio (Nr. 14 c), San Bernardino (Nr. 18), Stürviser Alp (Nr. 19 a), Pretschsee (Nr. 22 e), Alp Banüel (Nr. 29 a), Alvier e. (Nr. 27 c).
2. *Besiedlung mittel* (10 bis 100 Tiere pro m²): Givrine (Nr. 2 a), Pré Nouveau (Nr. 2 b), Merderettaz (Nr. 2 c), Riederalp (Nr. 3 a), Gr. Scheidegg (Nr. 5 b), Genthalthütten (Nr. 6), Melchsee (Nr. 8 b), Madulain (Nr. 20), Conterser Schwendi (Nr. 23), Marbach (Nr. 26), Alvier w. (Nr. 27 d), Garichte (Nr. 30 b), Seebüchel (Nr. 31 a), Schwamendingen (Nr. 32 a), Kempttal (Nr. 33).
3. *Besiedlung dicht* (100 Tiere und weit mehr pro m²): Hagenholz w. (Nr. 32 b), Hagenholz e. (Nr. 32 c).

Tab. 13 fasst die Grössenverhältnisse und -unterschiede dieser Populationen zusammen.

TABELLE 13. — *Rumpflänge in mm und Besiedlungsdichte.*

Besiedlung	n	Männchen		Weibchen	
		M ± m	Diff.	M ± m	Diff.
schwach	14	47.5 ± 0.36		55.2 ± 0.61	
mittel	15	47.7 ± 0.48	0.2	55.4 ± 0.71	0.2
dicht	2	47.8 ± 0.40	0.1	56.1 ± 1.10	0.7

Die Grössenunterschiede sind so unbedeutend, dass anhand der drei verglichenen Gruppen keine direkte Beziehung aufgedeckt werden kann zwischen Rumpflänge und Besiedlungsdichte. Auf eine statistische Prüfung kann verzichtet werden.

H ö h e ü b e r M e e r. — Nach Kartenangaben lässt sich die Höhe der Fundstellen mit hinreichender Genauigkeit bestimmen. Von der Meereshöhe sind verschiedene ökologische Faktoren abhängig, welche direkt oder indirekt die Körpergrösse beeinflussen könnten.

Mit zunehmender Höhe verlängert sich der Winter auf Kosten des Sommers, wodurch beim Bergmolch die Periode der Aktivität und damit der Nahrungsaufnahme stark verkürzt wird. Hinsichtlich

der Temperatur beherrscht der scharfe Gegensatz zwischen Mittel- und Gebirgsklima nicht nur die Flora, sondern auch die Fauna der Gewässer und damit die Futterquelle für die Molche. Auch ist es denkbar, dass diese Temperaturdifferenz auf direktem Weg Unterschiede in der Körpergrösse induziert, sofern Wachstum und Wachstumsabschluss temperaturabhängig sind.

In diesem Zusammenhang verdient auch die Bestrahlung wenigstens erwähnt zu werden, die sich in qualitativer wie in quantitativer Hinsicht mit zunehmender Höhe stark ändert.

Wir können die Fundorte nach ihrer Meereshöhe in 4 Gruppen ordnen; die genauen Zahlen sind in Tab. 1 eingetragen.

1. *Bis 1000 m.ü.M.*: Marbach (Nr. 26), Schwamendingen (Nr. 32 a), Hagenholz w. (Nr. 32 b), Hagenholz e. (Nr. 32 c), Kempttal (Nr. 33).
2. *1000 bis 1500 m.ü.M.*: Givrine (Nr. 2 a), Pré Nouveau (Nr. 2 b), Merderettaz (Nr. 2 c), Genthalthütten (Nr. 6).
3. *1500 bis 2000 m.ü.M.*: Grimsel (Nr. 4 a), Gr. Scheidegg (Nr. 5 a), Gr. Scheidegg (Nr. 5 b), Gr. Scheidegg (Nr. 5 e), Melchsee (Nr. 8 b), Stallaescio (Nr. 14 c), San Bernardino (Nr. 18), Madulain (Nr. 20), Pretschsee (Nr. 22 e), Conterser Schwendi (Nr. 23), Alvier e. (Nr. 27 c), Alvier w. (Nr. 27 d), Garichte (Nr. 30 b), Seebüchel (Nr. 31 a).
4. *2000 m.ü.M. und darüber*: Riederalp (Nr. 3 a), Moosfluh (Nr. 3 b), Steingletscher (Nr. 7 a), Blackenstafel (Nr. 11 b), Lago Pianca (Nr. 14 a), Laghetto Pianca (Nr. 14 b), Stürviser Alp (Nr. 19 a), Alp Banüel (Nr. 29 a).

In Tabelle 14 sind die Rumpflängen der entsprechenden Populationen zusammengestellt.

TABELLE 14. — *Rumpflänge in mm und Höhe über Meer.*

Höhe ü.M.	n	Männchen		Weibchen	
		M ± m	Diff.	M ± m	Diff.
I bis 1000	5	47.7 ± 1.44	0.3	55.9 ± 1.88	1.3
II 1000–1500	4	47.4 ± 0.62	0.7	54.6 ± 0.87	1.3
III 1500–2000	14	48.1 ± 0.47	0.2	55.9 ± 0.69	1.0
IV 2000 und mehr	8	47.9 ± 0.56		54.9 ± 0.68	

Trotz den grossen ökologischen Differenzen zwischen Alpen- und Mittellandbiotopen zeigen die Populationen nur unbedeutende Grössenunterschiede. Eine statistische Prüfung erübrigt sich.

L o k a l k l i m a . — Die Höhenlage gibt uns nur in groben Zügen Anhaltspunkte über das allgemeine Klima. Die Beurteilung eines Biotops verlangt aber darüber hinaus eine genaue Kenntnis des Lokalklimas, wobei Insolation, Niederschlagsmenge, Luftfeuchtigkeit und Wind das amphibische Leben am empfindlichsten beeinflussen dürften.

W a s s e r t e m p e r a t u r . — Diese kann im Gebirge trotz tiefem Jahresmittel recht hohe Werte erreichen, so z.B. in einem untiefen Tümpel mit dunklem Grund. Umgekehrt wird ein Gewässer im Mittelland nie allzu stark erwärmt, wenn es schattig gelegen und hinreichend tief ist.

Da sich meine Untersuchungen über den ganzen Frühling und Sommer erstreckten, jeder Platz in der Regel aber nur einmal besucht wurde, konnte die Temperatur wegen mangelnder Vergleichsmöglichkeiten nicht berücksichtigt werden. Zur Beurteilung der Temperaturverhältnisse im Wasser sind periodische Messungen nötig, die sich über längere Zeit erstrecken.

C h e m i s c h - p h y s i k a l i s c h e E i g e n s c h a f t e n d e s W a s s e r s . — Wenn diese den Vegetationscharakter weitgehend mitbestimmen helfen, so ist anzunehmen, dass sie auch für das Tierleben ihre Bedeutung haben. An dieser Stelle sei auf den Abschnitt III im allgemeinen Teil (S. 404) verwiesen, wo das Fehlen der Molche in Quellseen mit der Möglichkeit in Zusammenhang gebracht wird, dass in solchen Gewässern besondere chemisch-physikalische Verhältnisse vorliegen.

Diese Fragen konnten auf den zeitlich bemessenen Fangtouren nicht berücksichtigt werden; sie verdienen jedoch, als selbständige Probleme verfolgt zu werden.

Die Rumpflänge wurde absichtlich eingehender behandelt, um anhand von Unterschieden zwischen den Populationen und ihren Beziehungen zur Umwelt die Probleme darzulegen, welche sich aus unseren Ueberlegungen ergeben. Die weiteren Merkmale sollen nicht mehr in dieser Breite berücksichtigt werden, weil sich bei einem Teil von ihnen dieselben Fragen wiederholen oder weil ihre Umweltsbeziehungen mindestens so undurchsichtig sind wie bei

der Rumpflänge. Sie werden deshalb nur unter solchen Gesichtspunkten betrachtet, die am ehesten aufschlussreiche Resultate versprechen.

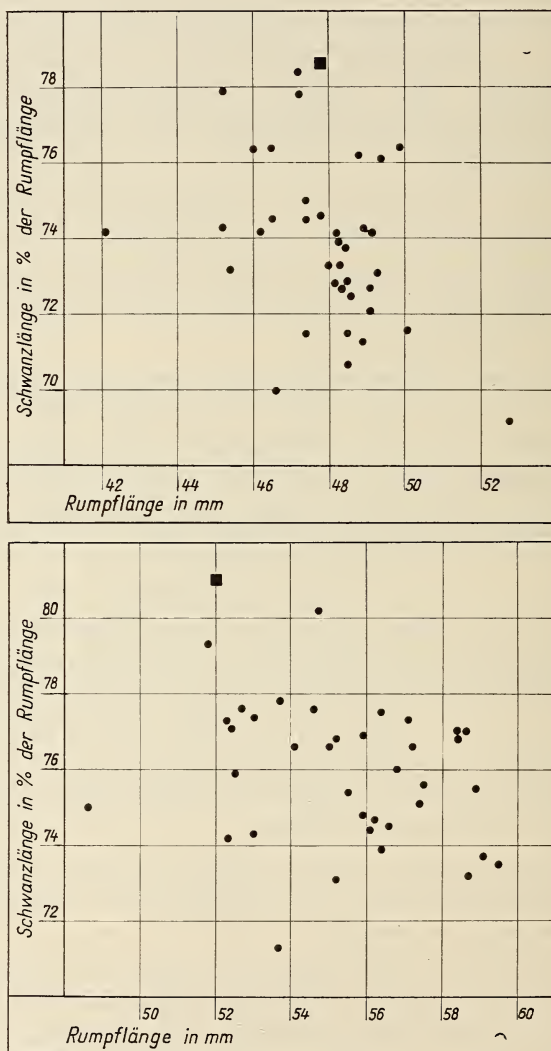


ABB. 6.

Beziehung zwischen relativer Schwanzlänge und Rumpflänge. Oben Männchen, unten Weibchen. Jedem Punkt entspricht eine Population. ■ = *T. a. apuanus* (Nr. 36).

2. Die relative Schwanzlänge.

a) *Methode.* — Die Schwanzlänge wird vom Hinterende des Kloakenwulstes bis zur Schwanzspitze gemessen (Abb. 2 b, S. 420). Eine befeuchtete Glasplatte dient als Messtisch. Das Tier wird am Rumpf so festgehalten, dass sein Schwanz flach und ausgestreckt auf der Platte liegt und die Kloake den Plattenrand berührt. Die nasse Unterlage verhindert eine Deformation durch Zerren oder Schieben.

Die gemessene Schwanzlänge, ausgedrückt in % der Rumpflänge, gibt die relative Schwanzlänge. Diese veranschaulicht die Grössenverhältnisse besser als das absolute Mass. Das Gleiche gilt analog weiter unten für Vorderbeinlänge und Kopfbreite.

b) *Die durchschnittliche relative Schwanzlänge.* — Abb. 6 vermittelt eine Uebersicht über die Durchschnittswerte der relativen Schwanzlänge sämtlicher Populationen. Die genauen Werte können am Zoolog.-vergl. anat. Institut eingesehen werden.

Für die Männchen bewegen sich die Zahlen von 69.2 bis 78.6 bei einem Mittel von 73.8, für die Weibchen von 71.3 bis 81.0 bei einem Mittel von 75.9. Es ist auffallend, dass der Höchstwert in beiden Geschlechtern den Tieren vom Lago Baccio zukommt, welche die Subspezies „*apuana*“ repräsentieren. Diese Feststellung dürfte ein Hinweis sein auf die Sonderstellung dieser Apenninen-Population.

c) *Die Schwanzlänge als Geschlechtsunterschied.* — Beim Vergleich des Schwanzlängenunterschiedes zwischen den Geschlechtern zeigt es sich, dass die Weibchen in der Regel langschwänziger sind als die Männchen. Die Differenz der relativen Werte beträgt durchschnittlich 2.1 und schwankt zwischen 0.2 und 4.8.

Bei folgenden Populationen ist der Geschlechtsunterschied gesichert: Nr. 2 c, 4 a, 5 b, 5 e, 6, 8 b, 20, 23, 27 c 1948 und 1949, 29 a, 31 a 1948, 32 a, 32 b 1949, 32 c 1948 und 1949, 36. Schwach gesichert ist der Unterschied bei den Populationen Nr. 2 a (Mai), 2 b, 11 b, 14 a, 14 b, 18, 32 b 1948, 33; nicht gesichert bei Nr. 2 a (Juni), 3 a, 3 b, 5 a, 14 a, 22 e, 26, 30 b, 31 a 1949. In drei Fällen übertrifft die relative Schwanzlänge der Männchen jene der Weibchen, doch sind die Unterschiede zufälliger Natur (Nr. 7 a, 14 c, 19 a).

d) *Beziehung zwischen Rumpf- und Schwanzlänge.* — Die Frage, wie sich Rumpf- und Schwanzlänge zueinander verhalten, wurde auf zwei verschiedenen Wegen zu beantworten versucht:

1. Die mittleren Rumpflängen von 34 Populationen bilden mit den dazugehörigen relativen Schwanzlängen einen Punktschwarm (Abb. 6).

2. Die Individuen sämtlicher Populationen werden als Grundgesamtheit aufgefasst und diese Grundgesamtheit wird eingeteilt

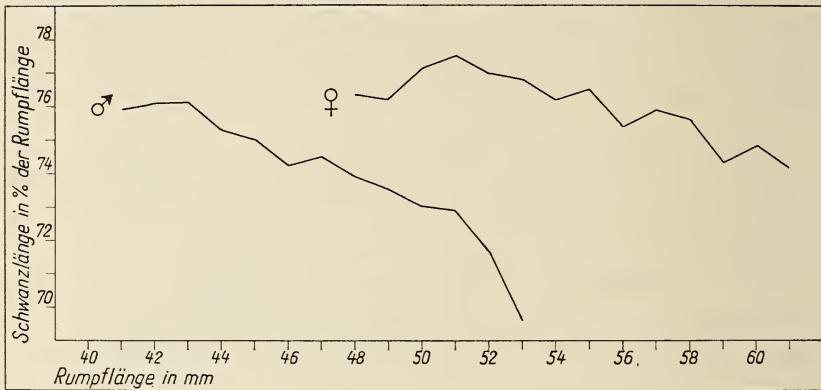


ABB. 7.

Abnahme der rel. Schwanzlänge mit zunehmender Rumpflänge.
(Bezogen auf 1922 ♂ und 1975 ♀).

in Grössenklassen. Von den relativen Schwanzlängen, welche auf diese Grössenklassen entfallen, werden die Mittelwerte berechnet. Grössenklassen und mittlere relative Schwanzlängen führen zu den Kurven, die Abb. 7 wiedergibt. Die Kurve für die Männchen basiert auf 1922, jene für die Weibchen auf 1975 Individuen.

Die Kurven zeigen deutlicher als der Punktschwarm, dass die Werte für die Schwanzlänge nicht im gleichen Mass zunehmen wie diejenigen für die Rumpflänge, die Aenderung der beiden Merkmale also nicht proportional verläuft. Grössere Tiere haben relativ kürzere Schwänze als kleine (negative Allometrie).

Die Schwarmpunkte repräsentieren ganze Populationen und die steigenden Werte der Rumpflänge haben nichts zu tun mit dem Wachstum oder Alter der Tiere. Die Kurven hingegen enthalten überdies auch den Faktor „Alter“, weil bei ihnen die Schwanzlänge

auf die dem Individuum (nicht der Population) entsprechende Rumpflänge bezogen wird. Hiernach deckt sich die oben gemachte Feststellung mit Beobachtungen an heranwachsenden Molchen, wo das Verhältnis zwischen Schwanz- und Rumpflänge immer kleiner wird und zwar besonders augenfällig zur Zeit der Metamorphose.

e) *Nachbarpopulationen*. — Nachdem anhand der Rumpflänge gezeigt werden konnte, dass zwischen Nachbarpopulationen wesentliche Unterschiede bestehen (S. 428), soll für die gleichen Tiere auch die Schwanzlänge einer Prüfung unterzogen werden (Tab. 15).

TABELLE 15. — *Unterschied der relativen Schwanzlänge zwischen Nachbarpopulationen.*

Nr.	Populationen	Männchen				Weibchen			
		n	rel. Schwanzlänge	Diff.	$\sqrt{m^2 + m^2}$	n	rel. Schwanzlänge	Diff.	$\sqrt{m^2 + m^2}$
3 b	Moosfluh Riederalp	38	78.4	2.0	0.96	39	80.2	2.9	0.90
3 a		25	76.4			50	77.3		
2 a	Givrine Mai Merderettaz	50	74.5	3.0	0.82	50	76.6	2.1	0.92
2 c		50	71.5			50	74.5		
32 b	Hagenholz w. Hagenholz e.	50	72.7	1.1	0.84	50	77.7	2.0	0.97
32 c		50	71.6			50	75.5		
14 a	Lago Pianca Lagh. Pianca	50	76.4	0.2	0.64	50	77.6	0.2	0.72
14 b		50	76.2			50	77.8		
5 b	Gr. Scheid. w. Gr. Scheid. w.	50	71.5	1.4	0.74	50	74.3	0.4	0.90
5 a		100	72.9			50	73.9		

Ein gesicherter Unterschied zeigt sich nur zwischen den Weibchen von Moosfluh und Riederalp und zwischen den Männchen von Givrine und Merderettaz, bei Populationen also, die verhältnismässig weit auseinander liegen. Die übrigen Unterschiede sind entweder schwach oder gar nicht gesichert.

Nebenbei bestätigt sich hier die oben gemachte Feststellung, wonach der zunehmenden Rumpflänge eine Abnahme der relativen Schwanzlänge entspricht. Eine Ausnahme machen nur die Lago- und Laghetto Pianca — Weibchen und die Gr. Scheidegg — Männchen (vergleiche Tab. 5).

f) *Höhe über Meer.* — Tabelle 16 zeigt anhand von 4 Höhenklassen, auf welche sich die Populationen verteilen (vgl. S. 444), dass zwischen der relativen Schwanzlänge und der Meereshöhe generell keine Beziehung besteht. Nur die Differenz bei den Männchen der Höhenstufen III und IV ist gesichert; alle übrigen Unterschiede sind ohne Bedeutung.

TABELLE 16. — *Relative Schwanzlänge und Höhe über Meer.*

Höhe ü.M.	n	Männchen			Weichen		
		$M \pm m$	Diff.	$\sqrt{m^2 + m^2}$	$M \pm m$	Diff.	$\sqrt{m^e + m^2}$
I bis 1000	5	73.9 \pm 0.34	1.3	0.95	76.0 \pm 0.40	1.0	0.88
II 1000 — 1500 . .	4	72.6 \pm 0.89	0.6	1.14	75.0 \pm 0.78	0.5	1.13
III 1500 — 2000 . .	14	73.2 \pm 0.58	2.9	0.87	75.5 \pm 0.82	1.7	1.00
IV 2000 und mehr .	8	76.1 \pm 0.65			77.2 \pm 0.57		

3. Die relative Vorderbeinlänge.

a) *Methode.* — Der Molch wird mit der Bauchseite nach unten auf eine benetzte Glasplatte gelegt und die Vorderbeine werden so gerichtet, dass sich zwischen Ober- und Unterarm ein rechter Winkel bildet. Jetzt wird, falls die beiden Beine gleich lang scheinen, mit dem Tasterzirkel das Mass genommen. Bei Ungleichheit nimmt man das Mittel, jedoch nur dann, wenn offensichtlich keine Verkümmderung oder Verstümmelung vorliegt. Gemessen wird vom hinteren Ellbogenrand bis zur Spitze des längsten Fingers (Abb. 2c).

b) *Die durchschnittliche relative Vorderbeinlänge.* — Die relativen Vorderbeinlängen (bezogen auf die Rumpflänge) sind aus Abb. 8 ersichtlich. Die genauen Werte können am Zoolog.-vergl. anat. Institut eingesehen werden.

Fasst man sämtliche Populationen zusammen, so ergibt sich für die Männchen ein Durchschnitt von 25.4 bei einem niedersten Wert von 24.2 und einem höchsten von 26.5. Der Durchschnitt der Weibchen liegt bei 23.9 bei einem niedersten Wert von 23.0 und einem höchsten von 24.7.

c) *Die relative Vorderbeinlänge als Geschlechtsunterschied.* — Die mittlere Differenz zwischen den Geschlechtern beträgt 1.5 und um-

schliesst Zahlen von 0.6 bis 2.3. Unterzieht man die Mittelwerte einer Prüfung, so ergeben sich für sämtliche Populationen mit Ausnahme von Lago Pianca 1949 (Nr. 14 a) gut gesicherte Unterschiede, sodass die relative Vorderbeinlänge als eindeutiges Ge-

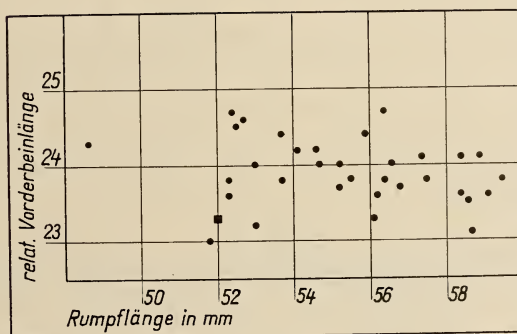
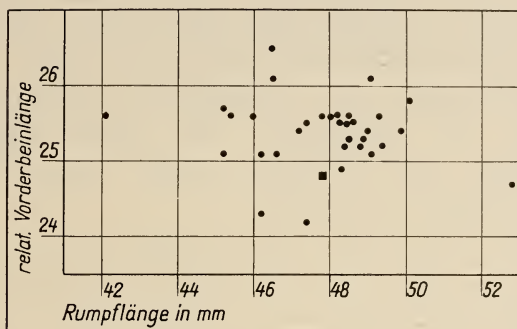


ABB. 8.

Relative Vorderbeinlänge und Rumpflänge. Zwischen den beiden Merkmalen besteht keine Beziehung. Oben Männchen, unten Weibchen. Jedem Punkt entspricht eine Population. ■ = *T. a. apuanus* (Nr. 36).

schlechtsmerkmal dasteht. Die schwache Sicherung bei Lago Pianca 1949 hat keine Bedeutung, da sie auf zu kleinem Zahlenmaterial beruht und durch das Resultat von 1950 hinfällig wird.

d) *Beziehungen zwischen Rumpflänge und Vorderbeinlänge.* — In Abb. 8 entspricht jeder Punkt einer Population mit ihrer mittleren Rumpflänge und mittleren relativen Vorderbeinlänge. Aus dem Punktschwarm für Männchen sowie Weibchen geht hervor, dass die beiden Masse zueinander in einem proportionalen Verhältnis

stehen, also auch nichts angedeutet ist von der negativen Allometrie, wie man sie bei der Schwanzlänge antrifft.

Ein anderes Bild ergibt sich, wenn man die Individuen sämtlicher Populationen als Grundgesamtheit nimmt, diese in Grössenklassen einteilt und aus den Durchschnitten der entsprechenden absoluten Vorderbeinlängen die Indices bildet (Abb. 9). Die beiden Kurven stimmen weitgehend überein mit denjenigen von Abb. 7 und weisen darauf hin, dass kleinere, resp. jüngere Molche relativ längere Beine besitzen als voll Erwachsene. Das grosse Zahlenmaterial (1543 Männchen, 1751 Weibchen) erlaubt uns auch hier, von negativer Allometrie zu sprechen.

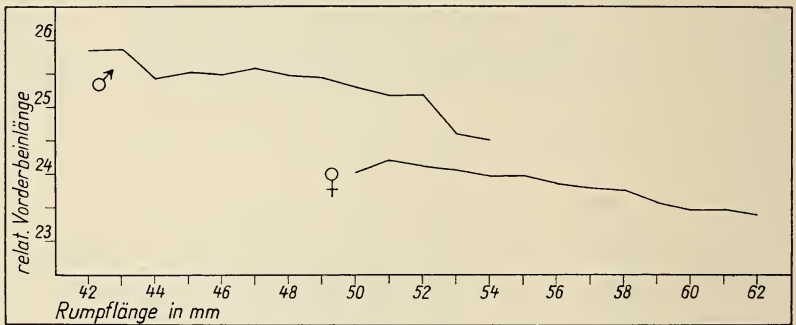


ABB. 9.

Abnahme der rel. Vorderbeinlänge mit zunehmender Rumpflänge.
(Bezogen auf 1543 ♂ und 1751 ♀).

e) *Nachbarpopulationen*. — Die Prüfung der Unterschiede zwischen den Vorderbeinlängen von benachbarten Populationen führt zum selben unübersichtlichen Bild, das wir schon beim Vergleich der Schwanzlängen angetroffen haben. Ueber Beziehungen zwischen gegenseitiger topographischer Lage der Populationen und Merkmalsprägung sind deshalb keine Schlüsse möglich. Die Gruppierung der Vergleichsplätze in Tab. 17 ist die gleiche wie in den Tabellen 5 und 15.

Die Tiere von Moosfluh und Riederalp zeigen praktisch dieselbe relative Vorderbeinlänge. Die Unterschiede zwischen den Weibchen von Givrine und Merderettaz, von Lago und Laghetto Pianca sowie zwischen den Männchen der beiden Hagenholzpopulationen sind zufälliger Natur. Gesicherte Unterschiede ergeben sich bei den

Männchen von Givrine und Merderettaz, Lago und Laghetto Pianca, Gr. Scheidegg (Tümpel und See), sowie bei den Weibchen der beiden Hagenholz- und Scheideggpopulationen.

TABELLE 17. — *Unterschied der relativen Vorderbeinlänge zwischen Nachbarpopulationen.*

Nr.	Populationen	Männchen				Weibchen			
		n	rel. Vb.L.	Diff.	$\sqrt{m^2 + m^2}$	n	rel. Vb.L.	Diff.	$\sqrt{m^2 + m^2}$
3 b 3 a	Moosfluh Riederalp	38 25	25.4 25.4	0.0	0.29	39 50	24.0 23.9	0.1	0.21
2 a 2 c	Givrine Mai Merderettaz	50 50	26.5 25.5	1.0	0.18	50 50	24.2 24.0	0.2	0.18
2 b 2 c	Hagenholz w. Hagenholz e.	50 50	26.1 25.8	0.3	0.23	50 50	24.7 24.1	0.6	0.19
4 a 4 b	Lago Pianca Lagh. Pianca	50 50	26.1 25.2	0.9	0.18	50 50	24.6 24.4	0.2	0.21
5 b 5 a	Gr. Scheid. w. Gr. Scheid. w.	50 100	24.2 25.3	1.1	0.20	50 50	23.2 23.8	0.6	0.21

f) *Höhe über Meer.* — Die relative Vorderbeinlänge zeigt so wenig wie die Rumpf- und Schwanzlänge eine Abhängigkeit von der Meereshöhe. Die gesicherten Unterschiede bei den Weibchen der Höhenklassen II und III sowie III und IV finden keine Erklärung, da schon die Mittelwerte in ihrer Aufeinanderfolge keine Beziehung zur Höhenlage erkennen lassen (Tab. 18).

TABELLE 18. — *Relative Vorderbeinlänge und Höhe über Meer.*

Höhe ü.M.	n	Männchen			Weibchen		
		M ± m	Diff.	$\sqrt{m^2 + m^2}$	M ± m	Diff.	$\sqrt{m^2 + m^2}$
I bis 1000 . .	5	25.7 ± 0.11	0.0	0.32	24.3 ± 0.13	0.2	0.21
II 1000 — 1500 .	4	25.7 ± 0.30	0.5	0.33	24.4 ± 0.17	0.5	0.20
III 1500 — 2000 .	14	25.2 ± 0.14	0.2	0.18	23.6 ± 0.12	0.4	0.16
IV 2000 u. mehr .	8	25.4 ± 0.12			24.0 ± 0.11		

4. Die relative Kopfbreite.

a) *Methode.* — Die Kopfbreite hängt weitgehend vom Ernährungszustand der Tiere ab, indem wohlgenährte Stücke eine breitere Wangen- und Nackenpartie besitzen als schwache. Um Fehler zu vermeiden ist es deshalb vorteilhaft, Messpunkte zu wählen, die sich nach dem Skelett richten. Am einfachsten geschieht dies so, dass man den Molch in Rückenlage bringt und mit dem Tasterzirkel den Abstand der beiden Kieferwinkel misst (Abb. 2 d). Dieser Abstand in % der Rumpflänge ergibt die relative Kopfbreite.

b) *Die durchschnittliche relative Kopfbreite.* — Die geringe Zahl von nur 4 bearbeiteten Populationen gibt ein überraschend einheitliches Bild der relativen Kopfbreite (Tab. 19). Für die Männchen erhält man einen Durchschnitt von 17.8 (17.7 bis 17.9), für die Weibchen von 16.9 (16.7 bis 17.0).

TABELLE 19. — *Relative Kopfbreite von 4 Populationen.*

(++ = gesichert)

Population	Männchen		Weibchen		Diff.	$\sqrt{m^2 + m^2}$	Sich
	M \pm m	n	M \pm m	n			
Gr. Scheidegg w. See	17.7 \pm 0.07	100	16.9 \pm 0.10	50	0.8	0.12	++
Seebüchel 1948 . . .	17.8 \pm 0.07	100	16.7 \pm 0.06	100	1.1	0.09	++
Hagenholz w. 1948 . .	17.8 \pm 0.11	100	16.9 \pm 0.07	100	0.9	0.13	++
Alvier e. 1948	17.9 \pm 0.10	70	17.0 \pm 0.06	100	0.9	0.12	++

c) *Die Kopfbreite als Geschlechtsunterschied.* — Der Kopfbreiten-Unterschied zwischen Männchen und Weibchen beträgt im Durchschnitt 0.9 (0.8 bis 1.1), wobei die Männchen breitköpfiger sind als die Weibchen. Aus dem statistischen Vergleich der Mittelwerte geht eindeutig hervor, dass dieser Unterschied als Geschlechtsmerkmal gelten kann.

5. Zahl der Flecken im Rückensaum.

a) *Beschreibung.* — Dieses Zeichnungsmuster des Männchens, das durch einen absoluten Zahlenwert leicht erfassbar ist, variiert oft ziemlich stark innerhalb einer Population hinsichtlich Flecken-

zahl und Anordnung. Gewöhnlich besteht das Muster aus Flecken, die, breit am freien Saumrand beginnend, als Bänder zur Basis ziehen oder aber, meist bei breiteren Rückensäumen, nicht bis zur Basis reichen, sondern vorher mit runder Kontur endigen. Im ersten und hauptsächlich im zweiten Falle treten zwischen diese Saumrandflecken von der Basis her kleinere, oft dreieckige Flecken, sodass die gelbliche Grundfarbe des Saumes als mehr oder weniger deutliches Zickzackband in Erscheinung tritt und dem Hochzeitskleid eine besondere Zierde verleiht (Abb. 2 c). Nicht

TABELLE 20. — *Durchschnittliche Zahl von Rückensaum- und Schwanzflecken.*

Nr.	Population	n	Rückensaumflecken		Schwanzflecken	
			M	m	M	m
26	Marbach	50	17.7	± 0.27	6.8	0.18
7 a	Steingletscher	26	15.0	± 0.27	8.2	0.24
5 e	Gr. Scheidegg e.	50	16.8	± 0.26	7.9	0.17
2 a	Givrine Juli	50	16.8	± 0.25	7.4	0.18
14 a	Lago Pianca 49	8	15.3	± 0.37	7.4	0.45
4 a	Grimsel	50	17.3	± 0.31	8.9	0.16
2 b	Pré Nouveau	50	17.5	± 0.29	7.5	0.17
2 a	Givrins Mai	50	17.2	± 0.33	7.4	0.18
14 a	Lago Pianca 50	50	16.5	± 0.24	7.7	0.13
27 d	Alvier w.	50	16.3	± 0.32	7.1	0.16
14 c	Stallarescio	50	15.1	± 0.27	7.7	0.15
3 b	Moosfluh	38	16.8	± 0.34	8.6	0.19
5 b	Gr. Scheidegg w.	50	16.4	± 0.28	7.9	0.18
18	San Bernardino	22	17.1	± 0.48	7.6	0.30
36	Lago Baccio, Ital.	50	18.1	± 0.27	9.7	0.21
11 b	Blackenstafel	50	17.0	± 0.30	8.0	0.17
33	Kempttal	50	19.1	± 0.35	8.1	0.18
23	Conterser Schwendi	50	17.2	± 0.30	7.8	0.19
8 b	Melchsee	50	16.8	± 0.32	7.8	0.20
31 a	Seebüchel 49	50	17.4	± 0.26	8.1	0.16
6	Genthalhütten	50	17.8	± 0.33	8.0	0.18
2 c	Merderettaz	50	17.5	± 0.33	7.7	0.17
29 a	Alp Banüel	50	16.7	± 0.28	7.9	0.17
14 b	Laghetto Pianca	50	15.8	± 0.21	7.9	0.17
27 c	Alvier e. 49	50	15.9	± 0.24	7.2	0.16
20	Madulain	50	16.9	± 0.28	6.9	0.15
32 b	Hagenholz w. 49	50	18.0	± 0.33	7.8	0.19
30 b	Garichte	50	16.4	± 0.31	6.7	0.17
22 e	Pretschsee	50	16.8	± 0.22	8.2	0.16
32 a	Schwamendingen	50	17.6	± 0.28	7.8	0.20
19 a	Stürviser Alp	50	17.0	± 0.29	7.4	0.21
3 a	Riederalp	25	17.3	± 0.48	7.6	0.26
32 c	Hagenholz e. 49	50	17.8	± 0.25	7.8	0.17

immer ist aber die Zeichnung von so dekorativer Regelmässigkeit. Häufig ist das Muster gestört und in manchen Fällen bereitet es sogar Schwierigkeiten, eine genaue Zählung durchzuführen, weil sich Flecken überlagern oder einzelne ausfallen.

b) *Methode*. — Da die Fleckenreihe in der Nackengegend nicht immer an derselben Stelle ansetzt und an der oberen Schwanzkante meistens undeutlich wird, wählte ich für die Auszählung die Strecke zwischen engster Stelle am Hals (von oben betrachtet) und Hinterende des Kloakenwulstes. In Fällen, wo Flecken auf der Grenze liegen, wird das Mittel so erhalten, dass man beim einen Tier zu-, beim folgenden abzählt.

c) *Die durchschnittliche Fleckenzahl*. — Diese ist für die einzelnen Populationen aus Tabelle 20 ersichtlich. Die Werte bewegen sich von 15.0 bis 19.1. Die Differenz von nur 4 Flecken ist auffallend klein, gemessen an der grossen individuellen Variabilität dieses Merkmals. Als Gesamtdurchschnitt aus allen Populationen ergibt sich eine Zahl von 17 Flecken.

d) *Rumpflänge und Fleckenzahl*. — Die durchschnittlichen Rumpflängen der Populationen bilden mit den entsprechenden mittleren Fleckenzahlen einen Punktschwarm mit zufälliger Verteilung. Das bedeutet, dass sich klein- und grosswüchsige Populationen in ihrer Fleckenzahl prinzipiell nicht unterscheiden.

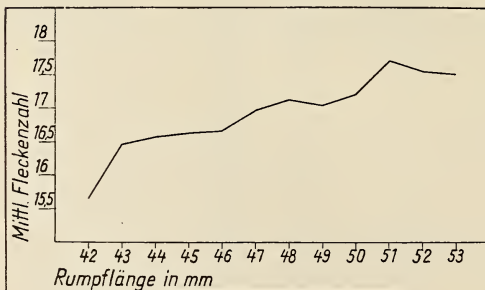


ABB. 10.

Zunahme der Fleckenzahl im Rückensaum mit zunehmender Rumpflänge. (Bezogen auf 1692 ♂).

in Grössenklassen ein. Von den entsprechenden Fleckenzahlen werden die Mittelwerte berechnet, welche das Kurvenbild in Abb. 10

Nun kann aber geprüft werden, ob das Rückensaummuster nicht doch von der Grösse der Tiere abhängig ist, wenn durch diese Grösse auch das Alter zum Ausdruck kommt. Zu diesem Zweck nimmt man wieder sämtliche Individuen aller Populationen als Grundgesamtheit und teilt sie

ergeben. Der Verlauf der Kurve zeigt deutlich, dass das Ansteigen der Fleckenzahl an eine Zunahme der Rumpflänge gebunden ist.

Diese direkte Beziehung lässt sich vielleicht so interpretieren, dass das Wachstum auch noch in seiner Schlussphase von einer Musterumwandlung begleitet ist. Daneben besteht aber auch die Möglichkeit einer genetischen Koppelung von Rumpflänge und Fleckenzahl.

6. Zahl der Flecken der unteren Schwanzkante.

a) *Beschreibung.* — Während das vorhergehende Merkmal nur dem Männchen eigen ist, treten die Flecken der unteren Schwanzkante in beiden Geschlechtern auf. Diese Flecken sind bei den Männchen stets deutlich und von einer gewissen Regelmässigkeit; bei den Weibchen hingegen ändern sie vielfach ab. Lücken, Verschmelzungen, Verblassen gegen das Schwanzende hin oder Zurückweichen vom Saumrand treten so häufig auf, dass eine Zählung kein zuverlässiges Resultat verspricht und daher die Weibchen in Bezug auf dieses Merkmal nicht protokolliert wurden.

Bei den Männchen treten nur selten Zweifelsfälle auf. Meist besteht das Muster aus deutlichen, randständigen Halbkreisen oder Kreisabschnitten, wobei die hintersten häufig blass und viel kleiner sind (Abb. 2 f).

b) *Methode.* — Es werden alle Flecken vom Kloakenende bis zum Schwanzende gezählt. Dabei ist zu beachten, dass der erste Flecken nur mit einbezogen wird, wenn er ganz auf der Schwanzkante liegt und nicht noch teilweise dem Kloakenwulst angehört.

c) *Die durchschnittliche Fleckenzahl.* — In Tabelle 20 sind die Werte übersichtlich zusammengestellt. Sämtliche Populationen zusammen ergeben eine mittlere Fleckenzahl von 7,8. Die Durchschnitte der einzelnen Populationen bewegen sich von 6,7 bis 9,7.

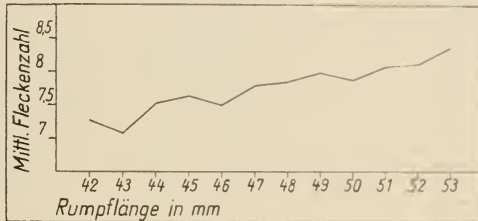


ABB. 11.

Zunahme der Fleckenzahl der unteren Schwanzkante mit zunehmender Rumpflänge. (Bezogen auf 1692 ♂).

d) *Rumpflänge und Schwanzfleckenzahl.* — Hier gilt grundsätzlich dasselbe, was schon oben beim Vergleich von Rumpflänge und Saumfleckenzahl festgestellt wurde. Die Mittelwerte der Einzelpopulationen lassen keinerlei Abhängigkeit erkennen, während durch die Kurve, die mit der Rumpflänge den Faktor „Alter“ berücksichtigt, die direkte Beziehung deutlich zum Ausdruck kommt (Abb. 11).

7. *Breite des Tupfensaumes an den Flanken.*

a) *Beschreibung und Methode.* — Das tupfenbesetzte Grenzband auf silberigem Grund zwischen dunkler Rückenfärbung und orangefarbenem Bauch, das besonders beim Männchen so dekorativ wirkt, weil sich bauchwärts noch ein blauer Streifen anschliesst, zeigt bedeutende Schwankungen in seiner Breite (Abb. 2 g). Am einzelnen Tier ist der Tupfensaum aber in der Regel von vorn bis hinten sowie links und rechts annähernd gleich breit.

Das Merkmal lässt sich in 3 Klassen einteilen:

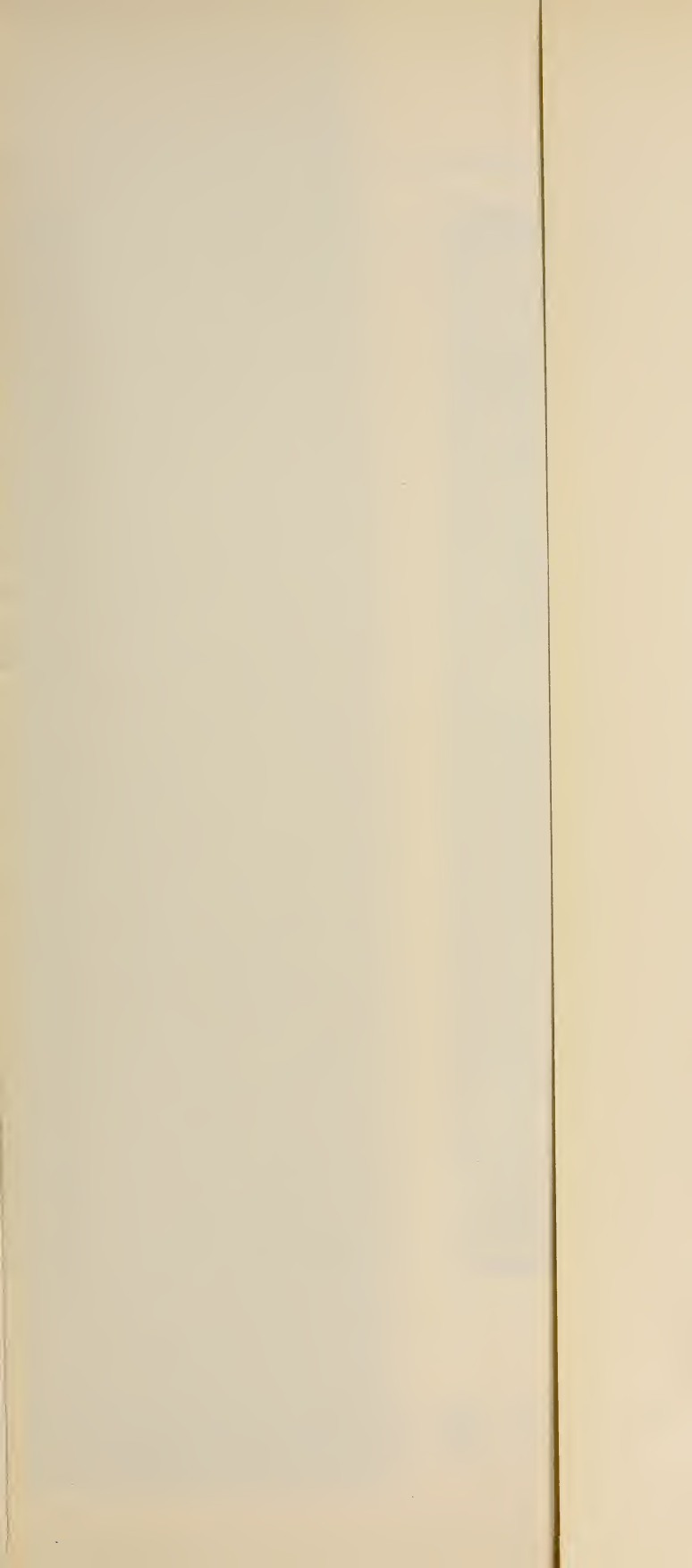
1. Tupfensaum breit: 2 oder mehr Tupfen, in vertikaler Richtung gezählt.
2. Tupfensaum schmal: Nur 1 Tupfenreihe, eventuell mit leicht versetzten Tupfen, sodass eine undeutliche Zickzacklinie zustande kommt.
3. Tupfensaum fehlt: Mit ganz seltenen Ausnahmen auf die Weibchen beschränkt.

Die Tendenz zur Auflockerung des Tupfensaumes führt gelegentlich zur vollständigen Auflösung, ausgehend von einem an und für sich schon schmalen Saum mit verwischem und verblasstem Tupfenmuster.

Oefters finden sich auch noch andere Abweichungen, sehr breite Säume z.B. mit 4 und mehr Tupfenreihen, Tupfen, die rückenwärts ausserhalb dem Silberband verstreut liegen u.s.w. Diesen Sonderfällen kann aber hier keine Rechnung getragen werden. Sie fanden sich auch nie gehäuft in einer Population.

Um einen Ueberblick zu erhalten über die Tupfensaumbreite der verschiedenen Populationen, wurden jeweils von den 3 Klassen die Prozentwerte berechnet und graphisch dargestellt (Abb. 12 a).

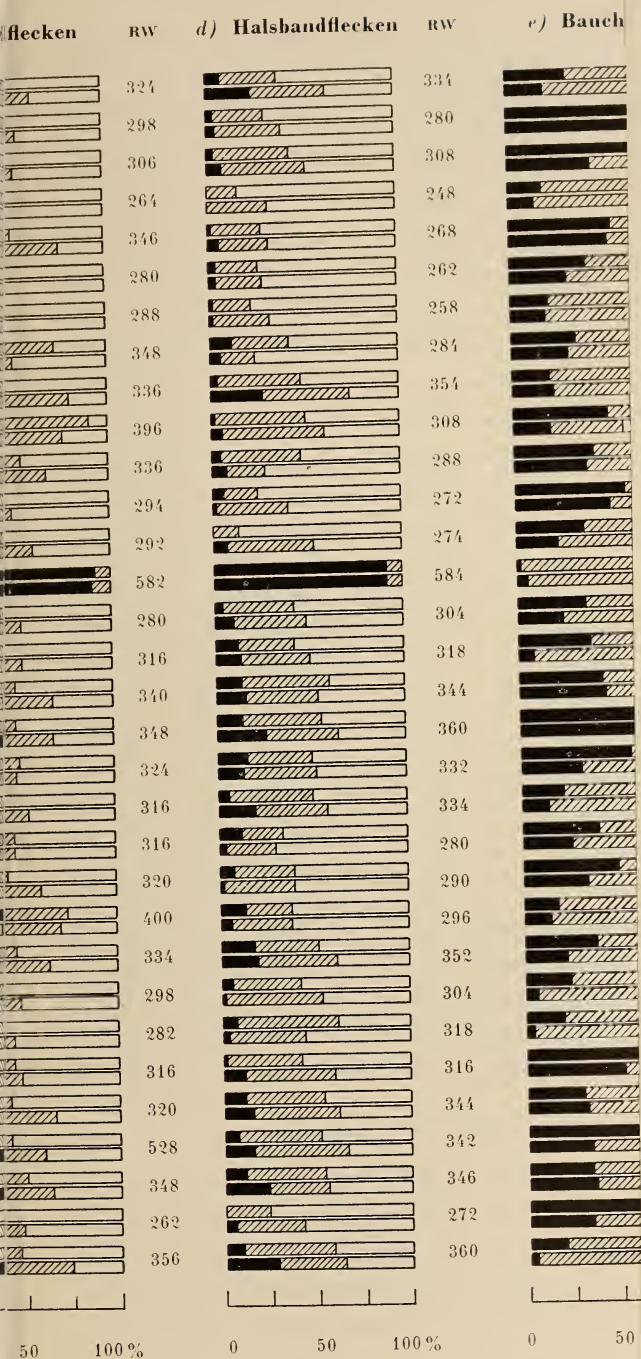
Nun kann man den Merkmalsklassen nach freiem Ermessen Zahlen zuordnen und mit den Prozentwerten multiplizieren. Diese Zahlen sollen umso grösser sein, je stärker das Merkmal ausge-





a: Tupfensaubreite ■ breit ▨ schmal □ T. saum fehlt
 b: Tupfengrösse ■ gross ▩ mittel □ klein
 c: Kehlflecken ■ viel ▤ wenig □ fehlend

der deskriptiven Merkmale.
e Werte (vgl. S. 453).

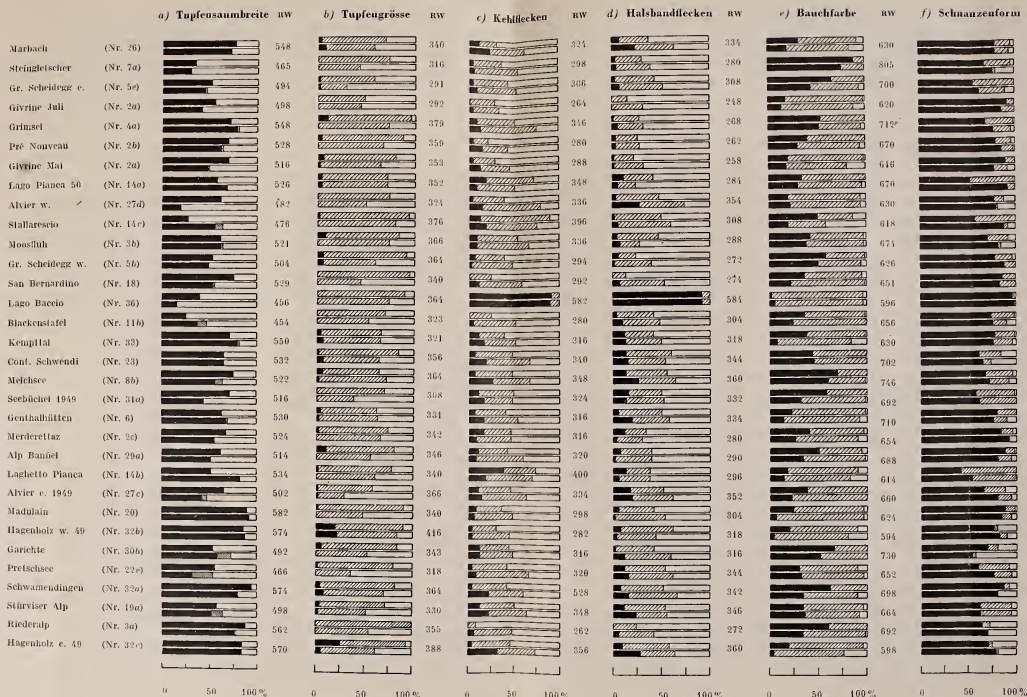


d: Halsbandflecken
e: Bauchfarbe
f: Schnauzenform

■ viel
■ dunkel
■ breit

▨ wenig
▨ mittel
▨ konkav

Ann. 12.
 Prozentuale Verteilung der deskriptiven Merkmale.
 RW = Repräsentative Werte (vgl. S. 453).



a: Tupfensbreite
 b: Tupfengrösse
 c: Kehlflcken

■ breit
 ■ gross
 ■ viel
 ▨ schmal
 ▩ mittel
 ▧ wenig
 □ T. saum fehlt
 □ klein
 □ fehlend

d: Halsbandflecken
 e: Bauchfarbe
 f: Schnauzenform

■ viel
 ■ dunkel
 ■ breit
 ▨ wenig
 ▩ mittel
 ▧ konvax
 □ fehlend
 □ hell
 □ konvex



prägt ist, im gegenwärtigen Fall beispielsweise: Tupfensaum fehlt = 1, schmal = 2, breit = 3. Addiert man die Produkte beider Geschlechter, so erhält man einen Zahlenwert, der sich mit analogen Werten anderer Populationen vergleichen lässt und die Ausbildungsstärke des Tupfensaumes zum Ausdruck bringt. In gleicher Weise werden weiter unten auch die anderen deskriptiven Merkmale mit gradueller Variabilität beurteilt. Diese „Repräsentativen Werte“ sind in Abb. 12 in der Kolonne „RW“ eingetragen.

b) *Ergebnis.* — Von den 32 Populationen zeigen 22 bei den Männchen, 9 bei den Weibchen ein Ueberwiegen breiter Tupfensäume. Die Molche der Conterser Schwendi haben in beiden Geschlechtern durchschnittlich gleich breite Säume.

In Abb. 13 wird geprüft, ob eine Beziehung besteht zwischen Tupfensaumbreite und Meereshöhe. Dem Punktschwarm liegen die Zahlenwerte (RW) aus Abb. 12 a zugrunde. Trotz der grossen Streuung wird deutlich, dass die Gebirgspopulationen zur Ausbildung schmalen, die 5 Mittellandpopulationen aber durchwegs zur Ausbildung breiter Säume neigen. Mehr darf dieser Darstellung jedoch nicht entnommen werden, da den zahlreichen Fundstellen in den Alpen zu wenig Plätze in tieferen Regionen gegenüberstehen.

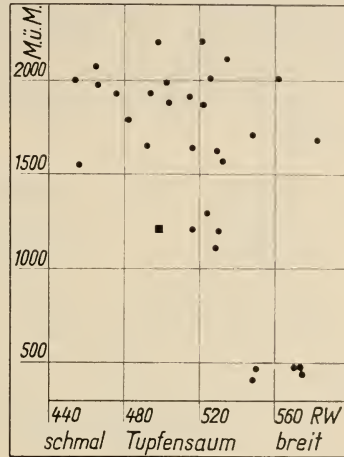


ABB. 13.

Abnahme der Tupfensaumbreite mit zunehmender Meereshöhe. Jedem Punkt entspricht eine Population.
 ■ = *T. a. apuanus* (Nr. 36).
 RW = Repräsentative Werte (vgl. Abb. 12).

8. Grösse der Tupfen im Tupfensaum.

a) *Beschreibung und Methode.* — Die im beschriebenen Silberband auftretenden Tupfen sind nicht immer von normaler Grösse, sondern öfters sehr klein oder aber auffallend gross dimensioniert, unabhängig von der Länge des Tieres (Abb. 2 h). Für ihre Beurteilung muss aber auf die Körpergrösse Rücksicht genommen

werden, da kleine Tiere durchschnittlich auch kleinere Tupfen aufweisen als grosse. Hieraus ergibt sich, dass das Resultat nicht cum grano salis genommen werden darf und das gewonnene Bild lediglich einen ungefähren Eindruck vermitteln kann. Bei den Weibchen kommt erschwerend hinzu, dass die Tupfen häufig miteinander verschmolzen sind zu einem oft lockeren, oft aber so dichten Geflecht, dass das Silber stark überdeckt wird, das Band fast einheitlich schwarz erscheint und die Tupfengrösse nur noch geschätzt werden kann.

Anhand der Tupfengrösse lassen sich die Individuen in 3 Klassen einteilen:

1. Grosse Tupfen: ungefähr $1\frac{1}{2}$ mm oder mehr.
2. Mittlere » ungefähr 1 mm.
3. Kleine » ungefähr $\frac{1}{2}$ mm.

In direktem Zusammenhang mit der Grösse der Tupfen steht ihre Anzahl. Wenige grosse Tupfen oder sehr viele kleine unterscheiden sich als Bild so deutlich vom Normalfall, dass mit seiner Hilfe die Beurteilung wesentlich erleichtert wird.

Die Prozentwerte und die repräsentativen Werte sind in Abb. 12 b dargestellt.

b) *Ergebnis.* — Die grossen Tupfen, die nicht allen Populationen eigen sind, lassen keine Regelmässigkeit in der Verteilung auf die Geschlechter erkennen. Die mittleren Tupfen hingegen überwiegen eindeutig bei den Männchen. (Ausnahmen: Melchsee (Nr. 8 b), Genthalthütten (Nr. 6), Lago Pianca (Nr. 14 a)). Berechnet man aus dem Anteil grosser, mittlerer und kleiner Tupfen nach der auf S. 452 angegebenen Methode die Durchschnittswerte für beide Geschlechter getrennt, dann erhält man praktisch bei allen Populationen grössere Tupfen für die Männchen. Einzig bei Lago Pianca ist die mittlere Tupfengrösse in beiden Geschlechtern gleich.

9. Häufigkeit von Kehlflecken und Halsbandflecken.

a) Beschreibung und Methode.

In der Literatur ist öfters von diesen Fleckenmustern die Rede, sodass es wünschenswert erscheint, die bisherigen Kenntnisse durch neue Beobachtungen zu erweitern.

Es gilt, Kehl- und Halsbandflecken genau auseinanderzuhalten, denn sie sind streng lokalisierte, selbständige Fleckenmuster (Abb. 14 a, b). Trotzdem besteht die Möglichkeit eines lückenlosen Uebergangs, was aber nicht einfach als einheitliche Tupfenfläche aufgefasst werden darf.

Die Kehlflecken liegen im Halbrund der Kehle innerhalb der Kieferbögen. Sie können rund oder zackig, klein oder gross sein, vereinzelt auftreten, zu Gruppen gehäuft oder die Kehle gleichmässig dicht bedecken.

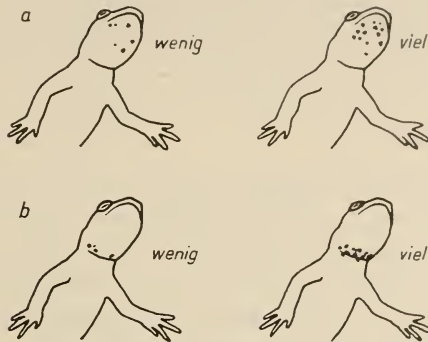


ABB. 14.

Häufigkeit der Kehlflecken (a) und Halsbandflecken (b).

Die Halsbandflecken säumen die Kehlfurche. Sie treten öfters allein auf bei völligem Fehlen der Kehlflecken. Auch

das Umgekehrte ist der Fall. Finden sich nun aber beide Zeichnungsmuster gleichzeitig, so kann zwischen ihnen die Grenze verschwinden.

In der Regel sind die Flecken von mehr oder weniger deutlichen hellen Höfen umschlossen. Ausnahmsweise findet man sie auch zu grösseren Inseln vereinigt, deren dunkles Pigment sich ganz oder teilweise über die sonst gelbe Kehle ausbreitet.

Um über das mengenmässige Verhältnis der Kehl- und Halsbandflecken ein Bild zu erhalten, kann man die beiden Merkmale in je 3 Klassen ordnen.

Kehlflecken.

1. viele: Flecken zahlreich, zerstreut oder zu grösseren Gruppen gehäuft.
2. wenig: Flecken spärlich, zerstreut oder zu Grüppchen gehäuft.
3. fehlend: Kehle ungefleckt.

Halsbandflecken.

1. viel: Kehlfurche ganz oder fast ganz durchgehend von Flecken besetzt.

2. wenig: Kehlfurche sehr lückenhaft von Flecken besetzt.
3. fehlend: Kehlfurche ungefleckt.

Für das Kriterium „viel“ oder „wenig“ gibt es keinen absoluten Masstab, doch dürften sich die Fehler beim Entscheid in Zweifelsfällen ungefähr die Wage halten.

Die Anteile der Fleckenmuster sind in Abb. 12 c und d übersichtlich dargestellt.

b) *Ergebnis.*

Beim Vergleich von Abb. 12 c und d stellt man fest, dass sich die beiden Fleckenmuster in ihrem mengenmässigen Auftreten weitgehend entsprechen, d.h. dass eine Population mit wenig, resp. viel Kehl- und Halsbandflecken auch wenig, resp. viel Halsbandflecken aufweist. Am deutlichsten zeigen dies die extremen Fälle von Givrine (Nr. 2 a) und Lago Baccio (Nr. 36).

Lago Baccio ist die einzige Population, bei welcher ausnahmslos alle Tiere beide Fleckenmuster besitzen. Diese Merkmale gelten deshalb mit Recht als Hauptcharakteristikum der Subspezies *T. a. apuanus*.

Aus den beiden Tabellen geht übereinstimmend hervor, dass mit wenigen Ausnahmen bei den Weibchen Kehl- und Halsbandflecken häufiger auftreten als bei den Männchen.

Berechnet man den Gesamtdurchschnitt aus allen Populationen für diejenigen Fälle, wo nur Kehl- und Halsbandflecken, beide Fleckenmuster gleichzeitig oder überhaupt keine Flecken auftreten, dann ergibt sich folgendes Bild:

	Männchen	Weibchen
Nur Kehl- und Halsbandflecken	16%	20%
Nur Halsbandflecken	15%	12%
Kehl- und Halsbandflecken	26%	37%
Weder Kehl- noch Halsbandflecken	43%	31%

Dem gleichzeitigen Auftreten oder Fehlen beider Merkmale stehen bedeutend weniger Fälle gegenüber, wo Kehl- und Halsbandflecken einander ausschliessen. Man ist deshalb wohl berechtigt, von einer gewissen Korrelation zwischen den beiden Mustern zu sprechen.

10. Die Bauchfarbe.

a) Beschreibung und Methode.

Um Auskunft zu erhalten über die Beständigkeit der Färbung bei *T. alpestris*, wurden an unserem Institut mehrere, teils extrem gefärbte Tiere unter verschiedenen Temperatur- und Lichtbedingungen, auf verschieden gefärbten Unterlagen und bei verschiedenem Sauerstoffangebot gehalten. Im folgenden seien die Beobachtungen kurz zusammengefasst.

Temperatur und Licht. — Bei 5 resp. 23° Celsius wurden je 3 Weibchen während 7—8 Wochen im Dunkeln gehalten und nur von Zeit zu Zeit künstlich beleuchtet. Bei Beleuchtung wurden alle Tiere auf der Oberseite innerhalb weniger Stunden hell und nach Entfernung der Lichtquelle ebenso schnell wieder dunkel. Ein direkter Einfluss auf die Rückenpigmentierung konnte somit nur für die Lichtverhältnisse, nicht aber für Kälte oder Wärme festgestellt werden. Während der ganzen Zeit der Beobachtung blieb bei sämtlichen Tieren die Bauchfarbe unverändert.

Farbe der Unterlage. — Auf brauner, schwarzer und weisser Unterlage wurden Molehe mit hellgelbem, normal gefärbtem und krapprotem Bauch jeden zweiten Tag während 6 Wochen kontrolliert. Bei keinem Tier konnte eine Veränderung der Bauchfarbe festgestellt werden.

Sauerstoffangebot. — Eine grössere Zahl von Molchen wurde auf zwei Aquarien verteilt, von denen das eine ständig durchlüftet wurde. Trotz unterschiedlichem Sauerstoffangebot war während 14 Tagen bei keinem Tier eine Aenderung der Bauchfarbe festzustellen, während die Rückenfarbe geringen Schwankungen unterworfen war (Lichteinfluss). Da dieser Versuch vorzeitig abgebrochen werden musste, lassen sich noch keine endgültigen Aussagen machen.

Während die Rückenpigmentierung innert relativ kurzer Zeit (im Versuch innert wenigen Stunden) stark auf Hell und Dunkel anspricht, auf andere Aussenfaktoren jedoch nicht zu reagieren scheint, zeigt die Bauchfarbe überhaupt keine sichtbare Veränderung trotz groben Aenderungen des Milieus, selbst dann nicht, wenn sich diese über viele Wochen erstrecken.

Durch R. HEILBRONNER wurde an unserem Institut das Bauchgelb von Alpenmolchen extrahiert und am Physikalischen Institut der Eidg. Techn. Hochschule photometriert und spektroskopisch untersucht. Das Bauchgelb enthält nach dieser Analyse mit grosser Wahrscheinlichkeit zwei Karotinoide, nämlich Xanthophyll und β -Karotin, wobei der erste Bestandteil stark überwiegt. Endgültiges steht noch nicht fest.

Wenn sich die Bauchfärbung innerhalb einer Population auf alle Stufen zwischen blassem Gelb und sattem Krapprot verteilen kann, so könnte es sich vielleicht um die Mischung einer hellen und einer dunkeln Komponente handeln, denen die beiden Karotinoide entsprechen. Gelegentlich findet man rot- oder orangebäuchige Tiere, die inselartig hellere Stellen aufweisen, wo dunkles Pigment zu fehlen scheint. Ob hier ein Farbabbau vorliegt oder der rote Farbstoff nie eingelagert worden ist, lässt sich nicht entscheiden, da solche Tiere nie einer längeren Beobachtung unterzogen wurden.

Zum sicheren Bestimmen der Bauchfarbe können Schablonen hergestellt werden, wobei sich die Stufen mit gelber, roter, brauner und schwarzer Tusche nach den lebenden Objekten überraschend naturgetreu mischen lassen. Ein farbloser Lacküberzug schützt die Schablonen vor Feuchtigkeit und durch Dunkelhaltung bei Nichtgebrauch bleiben die Farben lange unverändert.

Zur Charakterisierung der Bauchfarbe wurden folgende 3 Farbstufen nach den internationalen Farbentafeln von HINTZE festgelegt:

1. hell: Gelb bis lichtiges Orange = kb 2.0 bis pa 3.0
2. mittel: lichtiges bis tiefes Orange = pa 3.0 bis pa 4.0
3. dunkel: tiefes Orange bis Rot = pa 4.0 bis pa 6.0

b) *Ergebnis.*

Abb. 12 e vermittelt eine Uebersicht über die Verteilung der Bauchfärbung innerhalb der Populationen. Es stellt sich heraus, dass die Männchen im Durchschnitt allgemein dunkelbäuchiger sind als die Weibchen. Eine Ausnahme machen nur die Populationen von Alvier w. (Nr. 27 d), Lago Baccio (Nr. 36), Conterser Schwendi (Nr. 23), Pretschsee (Nr. 22 e) und Stürviser Alp (Nr. 19 a).

Eine nähere Untersuchung zeigt, dass weder Meereshöhe noch Gewässerart noch Vegetationsverhältnisse, sofern letztere nur in

grossen Zügen beurteilt werden, mit der Variabilität der Bauchfarbe in irgendeiner Beziehung stehen. Wir stehen daher vor der schon öfters diskutierten Frage, ob die Bauchfarbe von Ernährungsfaktoren abhängig ist. Nach den Ausführungen von WOLTERSTORFF und FREYTAG (1943) sowie

MANN (1950) ist es wahrscheinlich, dass die Aufnahme karotinreicher Nahrung (Gammariden, Daphnien, Cyclopiden, etc.) eine nicht geringe Rolle spielt bei der Bildung gelber und roter Pigmente. Damit ist freilich noch nicht abge-

klärt, wie die grossen Farbwertunterschiede innerhalb einer Population zustande kommen. Leben doch auf engstem Raum Tiere vom blassen Gelb über Orange bis zum sattesten Rot, wobei kaum anzunehmen ist, dass wesentliche Unterschiede bestehen in ihrer Ernährung. Zur Klärung des Problems wird man daher die spezifische Ernährung mit karotinhaltigen Stoffen berücksichtigen müssen; dabei würde sich zeigen, ob nicht auch endogene Faktoren (Stoffwechsel, Mutationen) beteiligt sind.



ABB. 15.
Schnauzenformen.

11. Die Schnauzenform.

a) *Beschreibung und Methode.* — Bei genauer Durchsicht einer grösseren Population stellt man fest, dass die Schnauzenspitze, von oben betrachtet, nicht bei allen Individuen die übliche Form einer leichten Vorwölbung aufweist, sondern gelegentlich in einem Halbrund nach vorne springt oder gerade abgestutzt und sogar deutlich eingebuchtet ist (Abb. 15).

Die Schnauzenform lässt sich demnach in 3 Gruppen ordnen:

1. breit: gerade abgestutzt bis leicht vorgewölbt. Deutlich sichtbar sind dabei 2 Ecken oder Bogen in der U-Form.
2. konkav: ein mehr oder weniger ausgeprägtes W.
3. konvex: stark vorgewölbt bis spitzigrunder. Das U zeigt nur einen Bogen.

Um Fehler in der Beurteilung auszuschliessen, ist es unerlässlich, den Blick genau senkrecht auf den Kopf des Tieres zu richten.

da schon kleine Verschiebungen in der Blickrichtung ein falsches Bild ergeben.

b) *Ergebnis*. — Nach Abb. 12 f hat die breite Schnauzenform als Norm zu gelten. Bei 21 Populationen tritt sie bei den Weibchen häufiger auf als bei den Männchen, bei 9 Populationen liegt der Fall umgekehrt und bei zweien ist der Anteil gleich in beiden Geschlechtern.

Die Verteilung konkaver und konvexer Formen ist sehr unübersichtlich und es lassen sich auch anhand von Vergleichen mit anderen Merkmalen keine Gesetzmässigkeiten erkennen.

Bei zusätzlicher Hypophysenimplantation an Larven verschiedener Molcharten, darunter auch *T. alpestris*, stellte HERRE (1951) fest, dass die Schädelproportionen von der Norm abweichen. Die *Nasalia* behalten als sehr spät verknöchernde Teile während der Entwicklung lange eine grosse Plastizität bei. Dies dürfte der Grund sein, weshalb gerade die Nasenregion auf eine Hypophysenimplantation anspricht. Die Schnauzenformen, die HERRE für *T. cristatus danubialis* abbildet, stimmen z.T. auffallend mit Abb. 15 überein.

Bei den Wildpopulationen bleibt allerdings die Frage offen, ob Umweltfaktoren die innere Sekretion beeinflussen oder ob solche morphologischen Veränderungen letztlich auf genetischer Konstitution beruhen.

C. VERGLEICH VON *T. A. ALPESTRIS* MIT ANDEREN SUBSPEZIES

Nachdem für *T. a. alpestris* verschiedene äussere Merkmale auf ihre Variabilität geprüft worden sind, erscheint es wünschenswert, auch die übrigen Subspezies einer Kritik zu unterziehen. Der Rassenkreis von *Triton alpestris* umschliesst nach dem heutigen Stand der Kenntnisse die folgenden 5 Unterarten:

- | | |
|--|-------------------------------------|
| <i>T. a. alpestris</i> (Laur.) | Mitteleuropa. |
| <i>T. a. apuanus</i> (Bon.) | Italien (nördl. Apennin bis Genua). |
| <i>T. a. reiseri</i> (Wern.) | Bosnien. |
| <i>T. a. cyréni</i> (Wolt.) | Spanien. |
| <i>T. a. graecus</i> (Wolt.) | Griechenland. |
| (<i>graecus</i> = <i>veluchiensis</i>) | |

WOLTERSTORFF und FREYTAG kommt vor allem das Verdienst zu, diese Unterarten untersucht und durch zahlreiche Publikationen das Interesse an ihrer weiteren Bearbeitung wachgehalten zu haben (WOLTERSTORFF 1932, 1934, 1937, 1938, 1939; FREYTAG 1935, 1948). Leider stützen sich ihre Aufzeichnungen auf ein etwas beschränktes Tiermaterial und ein Teil der Tiere musste in konserviertem Zustand beurteilt werden, da der Beschaffung und dem Transport oft grosse Schwierigkeiten im Wege standen. Trotzdem seien die Daten aus den mir zur Verfügung stehenden Publikationen von WOLTERSTORFF den meinigen gegenübergestellt, soweit dies auf Grund gleicher Untersuchungsmethoden möglich ist.

I. T. ALP. APUANUS.

1. Eigene Untersuchungen.

Anschliessend an die Bearbeitung schweizerischer Alpenmolch- Populationen folgte ich im August 1949 der Einladung meines Freundes Dr. B. LANZA in Florenz, um unter seiner Führung den Lago Baccio im Alto Appennino Modenese aufzusuchen, der eine starke Population von *T. a. apuanus* beherbergt. Eine Beschreibung des Biotops sowie Einzelheiten über die Besiedlung mit Bergmolchen finden sich in einer Publikation LANZA'S (1948).

Von diesen italienischen Molchen wurden 50 Paare nach den gleichen Gesichtspunkten bearbeitet wie die schweizerischen. Damit wird es möglich, Unterschiede zwischen den beiden Subspezies zahlenmässig zu erfassen. In den Uebersichten des speziellen Teils wurden die Tiere vom Lago Baccio (Nr. 36) zum Vergleich stets mit aufgeführt, doch sind sie in den Berechnungen nicht verwertet worden.

Ein anschauliches Bild für die Sonderstellung von *T. a. apuanus* vermittelt Tabelle 21, wo für Männchen und Weibchen sämtliche berücksichtigten Merkmale von *alpestris* und *apuanus* einander gegenübergestellt sind. Der Mittelwert für *alpestris* wurde aus allen Populationen zusammengefasst. Minimaler und maximaler Wert beziehen sich auf die Population mit dem kleinsten, resp. grössten Durchschnitt. Der Mittelwert von *apuanus* repräsentiert eine einzige Population.

TABELLE 21. — Mittelwerte zum Vergleich von *T. a. alpestris* und *T. a. apuanus*.

Individuenzahl von *alpestris* für die rel. Kopfbreite: 370 ♂ und 350 ♀. Für die übrigen Merkmale: ca. 1900 ♂ und ca. 2000 ♀.

Individuenzahl von *apuanus* für alle Merkmale: 50 ♂ und 50 ♀.

(Die relativen Werte sind ausgedrückt in % der Rumpflänge. Anzahl in % bedeutet: Prozentsatz der Merkmalsträger. Minimum und Maximum beziehen sich auf die kleinsten, resp. grössten Mittelwerte von Einzelpopulationen.)

Merkmale		Männchen			Weibchen		
		alpestris		apuanus	alpestris		apuanus
		M ¹	M ²	M ²	M ¹	M ²	
Rumpflänge (in mm)		47.8	42.1 52.8	47.8	55.4	48.6 59.5	52.0
rel. Schwanzlänge		73.8	69.2 78.4	78.6	75.9	71.3 80.2	81.0
rel. Vorderbeinlänge		25.4	24.2 26.5	24.8	23.9	23.0 24.7	23.3
rel. Kopfbreite		17.8	17.7 17.9		16.9	16.7 17.0	
Rückensaum — Fleckenzahl		16.9	15.0 19.1	18.1			
Schwanz — Fleckenzahl		7.7	6.7 8.9	9.7			
seitlicher Tupfensaum (Anzahl in %)	breit	64.6	96 94	40	59.1	20 92	16
	schmal	35.4	6 74	60	37.7	8 80	84
	fehlt				3.2	0 22	0
Tupfengrösse (Anzahl in %)	gross	4.8	0 26	0	2.4	0 22	0
	mittel	75.0	48 100	90	55.8	27 80	74
	klein	20.2	0 72	10	41.8	16 71	26
Kehlflecken (Anzahl in %)	viel	7.8	0 38	92	12.7	4 32	90
	wenig	34.2	8 78	8	44.6	28 66	10
	fehlen	58.0	10 92	0	42.7	20 68	0

Merkmale		Männchen		Weibchen			
		alpestris	apuanus	alpestris	apuanus		
		M ¹	M ²	M ¹	M ²		
Halsband- flecken (Anzahl in %)	viel	7.4	$\frac{0}{18}$	92	11.2	$\frac{0}{28}$	92
	wenig	34.0	$\frac{14}{54}$	8	37.3	$\frac{18}{54}$	8
	fehlen	58.6	$\frac{38}{86}$	0	51.5	$\frac{26}{76}$	0
Bauchfarbe (Anzahl in %)	hell	3.2	$\frac{0}{14}$	2	8.3	$\frac{0}{42}$	4
	mittel	55.2	$\frac{12}{80}$	94	61.2	$\frac{24}{90}$	90
	dunkel	41.6	$\frac{18}{88}$	4	30.5	$\frac{4}{76}$	6
Schnauzenform (Anzahl in %)	breit	72.3	$\frac{42}{92}$	96	76.9	$\frac{54}{92}$	98
	konkav	21.3	$\frac{4}{58}$	2	12.9	$\frac{0}{46}$	0
	konvex	6.4	$\frac{0}{28}$	2	10.2	$\frac{0}{42}$	2

Zwischen den schweizerischen *T. a. alpestris* und den italienischen *T. a. apuanus* vom Lago Baccio stellt man bezüglich Uebereinstimmung oder Verschiedenheit folgendes fest:

Rumpflänge.

♂ Der Wert von *apuanus* entspricht genau dem Durchschnitt von *alpestris*.

♀ *Apuanus* liegt unter dem Durchschnittswert von *alpestris*, jedoch innerhalb dessen Variationsbereich.

Relative Schwanzlänge.

♂♀ *Apuanus* besitzt in beiden Geschlechtern einen längeren Schwanz als die langschwänzigste *alpestris*-Population.

Relative Vorderbeinlänge.

♂♀ *Apuanus* liegt in beiden Geschlechtern unter dem Durchschnitt von *alpestris*, jedoch innerhalb dessen Variationsbreite.

R ü c k e n s a u m — F l e c k e n .

- ♂ Die Fleckenzahl bei *apuanus* ist sehr hoch und wird nur von einer einzigen *alpestris*-Population übertroffen (Nr. 33).

S c h w a n z f l e c k e n .

- ♀ Die Fleckenzahl von *apuanus* übertrifft den Höchstwert von *alpestris*.

B r e i t e d e s s e i t l i c h e n T u p f e n s a u m e s .

- ♂ Bei *apuanus* liegen die Prozentwerte innerhalb der Variationsbreite von *alpestris*.

- ♀ Bei *apuanus* liegen die Zahlen für breite Säume unter, für schmale über den Extremwerten von *alpestris*.

Ein Fehlen des Tupfensaumes wird bei *apuanus* nicht festgestellt, was jedoch auch für zahlreiche *alpestris*-Populationen gilt.

T u p f e n g r ö s s e .

- ♂♀ Grosse Tupfen fehlen bei *apuanus* sowie bei einigen *alpestris*-Populationen.

Der Anteil mittlerer Tupfen ist ziemlich hoch, wird aber von einzelnen *alpestris*-Populationen übertroffen.

Säume mit kleinen Tupfen sind bei *apuanus* relativ selten, doch bewegen sich die Werte innerhalb der Variationsbreite von *alpestris*.

K e h l - u n d H a l s b a n d f l e c k e n .

- ♂♀ Dicht mit Flecken besetzte Kehlen sind bei *apuanus* fast dreimal so häufig wie bei der *alpestris*-Population mit dem höchsten Prozentwert.

Tiere mit wenigen Flecken sind bei *apuanus* seltener als bei irgend einer *alpestris*-Population.

Das totale Fehlen des Musters wird nur bei *alpestris*, nie aber bei *apuanus* beobachtet.

B a u c h f a r b e .

- ♂♀ Der Anteil heller und dunkler Tiere ist bei *apuanus* sehr gering, liegt jedoch im Variationsbereich von *alpestris*.

Der mittlere Farbwert (orange) ist bei *apuanus* so häufig, dass er in männlichen Geschlecht von gar keiner, im weiblichen nur von einer einzigen *alpestris*-Population mit solcher Frequenz erreicht wird (Nr. 20).

S c h n a u z e n f o r m .

- ♂♀ Breite (normale) Schnauzen sind bei *apuanus* häufiger als bei irgend einer *alpestris*-Population.

Konkave und konvexe Formen sind bei *apuanus* selten, doch liegt ihre Zahl innerhalb des Variationsbereichs von *alpestris* mit Ausnahme der konkaven Schnauzen bei den Männchen.

Das Bild, das man durch diese Gegenüberstellung erhält, zeigt mit aller Deutlichkeit, wie wohlberechtigt es ist, die Apenninmolche als Subspezies von *T. a. alpestris* zu trennen. Die auffallenden Unterschiede erstrecken sich auf eine ganze Reihe von Merkmalen: Schwanzlänge, Zahl der Rückensaum- und Schwanzflecken, Tupfensaumbreite der Weibchen, Keh- und Halsbandflecken, Bauchfarbe und Schnauzenform.

2. *T. a. apuanus*, von Wolterstorff bearbeitet.

WOLTERSTORFF (1934) standen 20 Tiere aus der Gegend von Genua und Turin (1886 ausgesetzt) zur Verfügung, von denen aber nur die Messungen von 5 Paaren publiziert sind (Tab. 22).

TABELLE 22. — Vergleich der totalen Länge und der Kopfbreite zwischen den Rassen von *T. alpestris*. (Totale Länge in mm; rel. Kopfbreite = = Kopfbreite in % der Totallänge).

Subspezies	n		totale Länge		rel. Kopfbreite	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀
<i>T. a. alpestris</i>						
Gr. Scheidegg (Nr. 5 a) . .	100	50	83.8	98.0	10.3	9.7
Alvier e. (Nr. 27 c) . . .	64	100	89.3	103.3	10.6	9.8
(diese Arbeit, Tab. 3 & 19)						
<i>T. a. apuanus</i>						
Genua und Turin	5	5	73.4	89.4	11.0	10.6
(WOLTERSTORFF 1934)						
<i>T. a. reiseri</i>						
Prokoskosee 1936	5	9	94.0	104.1	12.3	12.4
Prokoskosee 1937	10	13	92.5	105.5	12.3	11.9
(WOLTERSTORFF 1936 & 1937)						
<i>T. a. cyréni</i>						
Ercina-See	3	12	84.0	94.0	12.0	11.5
(WOLTERSTORFF 1932)						
<i>T. a. graecus</i> (= <i>veluchiensis</i>)						
Welouki-Gebirge	4	3	77.3	90.7	10.4	10.0
(FREYTAG 1935)						

Der Tabelle 21 sowie den vorhergehenden Uebersichten ist nebenbei auch ein Hinweis auf die Homogenität der beiden *alpestris*-

Rassen zu entnehmen, der nicht unwesentlich sein dürfte. Fasst man Kehl- und Halsbandfleckenmuster, Bauchfarbe und Schnauzenform innerhalb der einzelnen Populationen näher ins Auge, so überrascht die Uniformität dieser Merkmale bei *apuanus* neben der ausgesprochenen Variabilität bei *alpestris*. Dieser Feststellung soll in der Zusammenfassung kurz Rechnung getragen werden.

Die relative Kopfbreite von *T. a. apuanus* liegt in beiden Geschlechtern bedeutend tiefer als bei *T. a. reiseri* und nähert sich den Werten, die man für *T. a. alpestris* erhält. Der Unterschied zwischen den Geschlechtern entspricht den bei *T. a. alpestris* gemachten Feststellungen.

WOLTERSTORFF stellt zur Diskussion, ob wohl die von ihm gesichteten 20 Tiere aus der Gegend von Genua mit der von BONAPARTE (1841) beschriebenen Subspezies *T. a. apuanus* identisch seien. Als Kriterien gelten ihm die Kehlflecken, die beim Grossteil seiner Tiere zu finden sind, die BONAPARTE aber weder beschreibt noch eindeutig abbildet. WOLTERSTORFF macht den Vorschlag, im Fall signifikanter Unterschiede die Genueserform als *subsp. ocellata* von der *subsp. apuana* zu trennen. Auffallenderweise zieht er die Bauchfleckung für seine vergleichende Betrachtung nicht heran, obschon einige seiner Tiere eine kleinere oder grössere Zahl von Flecken besitzen, während BONAPARTE ausdrücklich schreibt, dass das feurige Orange (des Bauches) völlig ungefleckt sei.

Die Bearbeitung von 50 Paaren adulter, metamorphosierter Alpenmolche, die sämtliche vom Lago Baccio (zwischen Modena und Pistoia) stammen und zweifellos die nach BONAPARTE bezeichnete Unterart *T. a. apuanus* repräsentieren, weist mit aller Deutlichkeit darauf hin, dass diese Gebirgsform mit den Rivieratieren in den fraglichen Merkmalen weitgehend übereinstimmt und dass kein Anlass besteht zu ihrer systematischen Trennung.

Während bei WOLTERSTORFFS Tieren die meisten, aber keineswegs alle eine gefleckte Kehle aufweisen, fehlt das Muster bei keinem der 100 wahllos gefangenen Apenninenmolche. Ausserdem wird die Bauchfleckung bei den Tieren des Lago Baccio recht häufig gefunden, vielleicht häufiger als bei denjenigen von Genua, und man kann sich nur fragen, weshalb BONAPARTE zu einer so klaren, jedoch anderslautenden Aufzeichnung kommt.

Als neue Frage tritt somit in den Vordergrund, wie streng die Trennung zwischen den Unterarten *T. a. alpestris* im Norden und

T. a. apuanus im Süden überhaupt durchgeführt ist. Die Vermutung drängt sich auf, die Genuesermolche könnten in einem Ueberschneidungsgebiet von *alpestris* und *apuanus* liegen, auf einer Verbindungsbrücke also zwischen Zentralalpen und Apennin, die durch das Piemont und Ligurien geht.

II. DIE ÜBRIGEN SUBSPEZIES.

1. *T. alp. reiseri*.

Die von WOLTERSTORFF (1937, 1938) beschriebenen Exemplare entfallen auf zwei verschiedene ihm zugestellte Sendungen vom Prokosko-See in Bosnien. Die auffallende Kopfbreite, das Hauptmerkmal dieser Subspezies, kommt durch den Vergleich mit *T. a. alpestris* sehr deutlich zur Geltung (Tab. 22). Die bei den schweizerischen und italienischen Molchen beobachtete grössere rel. Kopfbreite der Männchen findet man auch bei *T. a. reiseri* von 1937, während das Verhältnis bei denjenigen von 1936 umgekehrt ist. Dieser Widerspruch dürfte aber auf zu kleinem Zahlenmaterial beruhen.

2. *T. alp. cyréni*.

Nach WOLTERSTORFF (1932) ist diese Subspezies aus dem Ercina-See in Nordwestspanien charakterisiert durch einen breiten und runden Kopf. Durch vergleichende Untersuchungen stellte HERRE (1932) fest, dass sich *T. a. cyréni* auch im Schädelbau von den übrigen Unterarten unterscheidet. Tabelle 22 zeigt, dass die relative Kopfbreite derjenigen von *T. a. reiseri* recht nahe kommt und damit wesentlich von den Werten von *T. a. alpestris* abweicht.

3. *T. alp. graecus* (= *veluchiensis*).

WERNER (1938) sowie BURESCH und ZONKOW (1941) lehnen auf Grund eigener Untersuchungen die von WOLTERSTORFF (1935) untersuchte Form vom Welouki-Gebirge im Griechenland als Subspezies ab und ordnen sie *T. a. alpestris* zu. Nach WOLTERSTORFF unterscheiden sich die griechischen Tiere von *T. a. alpestris* durch etwas geringere Grösse, Neigung zum Auftreten eines blauen Seitenbandes beim Weibchen und Neigung zum Auftreten von Tüpfeln am Bauch.

Ein Vergleich mit den Marbach-Tieren (Nr. 26), den kleinsten der von mir gemessenen schweizerischen Bergmolche, zeigt deutlich, dass es sich bei den griechischen Exemplaren in der Tat um auffallend kleine Individuen handelt (Tab. 23).

TABELLE 23. — Vergleich der Totallänge zwischen griechischen und schweizerischen *T. alpestris*.

Population	n		♂	M	♀	M
	♂	♀				
<i>T. a. graecus</i> Welouki-Gebirge	27		65-83	?	80-95	?
<i>T. a. alpestris</i> (Marbach (Nr. 26))	50	50	61-85	73.2	71-100	85.1

Eigene Untersuchungen lassen daran zweifeln, ob das blaue Seitenband bei Weibchen und die Bauchtüpfelung als gelegentlich auftretende Zeichnungsvarianten bei den griechischen Bergmolchen als Subspeziesmerkmale zu werten sind. Von 27 Tieren (Zahl der Weibchen unbekannt), die WOLTERSTORFF untersuchte, zeigt nur 1 Weibchen das blaue Seitenband deutlich, ein weiteres jedoch kaum merklich. Laut meinen Protokolltabellen, in welchen dieses Merkmal zwar nicht speziell verfolgt wird, aber zwanglos ab und zu unter den Bemerkungen eingetragen ist, findet sich das blaue Seitenband bei Weibchen ausnahmsweise sowohl bei *T. a. alpestris* als auch bei *T. a. apuanus* (Tab. 24).

TABELLE 24. — Häufigkeit eines blauen Seitenbandes beim Weibchen bei *T. a. graecus*, *alpestris* und *apuanus*.

Population	n	blaues Seitenband beim ♀	
		deutlich	angedeutet
<i>T. a. graecus</i> (Welouki-Geb.)	?	1	1
<i>T. a. alpestris</i> (Nr. 14 a)	50	1	—
<i>T. a. alpestris</i> (Nr. 27 d)	50	2	—
<i>T. a. apuanus</i> (Nr. 36)	50	2	3

Auch die Fleckung der Unterseite findet sich bei den schweizerischen *T. a. alpestris*; daneben auch, und zwar besonders häufig, bei *T. a. apuanus*. Es handelt sich dabei nicht nur um ganz isoliert liegende Tupfen, sondern auch um solche, die vom seitlichen Tupfensaum her gegen das uniforme Gelb des Bauches vorstossen. Einige Populationen von *T. a. alpestris*, die das Merkmal häufiger zeigen als andere, sowie *T. a. apuanus* vom Lago Baccio seien der Form aus Griechenland an die Seite gestellt (Tab. 25). Wiederum muss darauf hingewiesen werden, dass die eigenen Zahlen nur den beiläufigen Notizen in der Rubrik „Bemerkungen“ entnommen sind und damit auf jeden Anspruch auf Vollständigkeit verzichten.

Die Prozentwerte beziehen sich auf die Gesamtzahl der gefleckten Tiere ohne Rücksicht auf die Tupfenanordnung. Scheinbar zu kleine Zahlen sind darauf zurückzuführen, dass einzelne Tiere sowohl Brust- als auch Bauchflecken aufweisen.

TABELLE 25. — Anzahl der Tiere mit gefleckter Unterseite bei *T. a. alpestris*, *apuanus* und *graecus*.

Population	n	Brust- flecken	Bauch- flecken	Flecken- randständig	%
<i>T. a. alpestris</i>					
Nr. 20	100		8	3	10
Nr. 14 a	100	8		5	11
Nr. 14 b	100	13	2		15
Nr. 14 c	100	10	1	12	22
<i>T. a. apuanus</i>					
Nr. 36	100	45	6	8	51
<i>T. a. graecus</i>					
Welouki-Geb.	27		total 7		25

Die angestellten Vergleiche lassen es fraglich erscheinen, ob auf Grund des relativ kleinen Materials, das WOLTERSTORFF zur Verfügung stand, die Abtrennung einer Subspezies *T. a. graecus* berechtigt ist. Es entzieht sich meiner Kenntnis, ob die Frage seither durch ausgedehntere Untersuchungen weiter verfolgt wurde. Jedenfalls dürften statistische Erhebungen das Problem seiner Lösung näher bringen unter der Voraussetzung, dass der grossen Variabilität von *T. a. alpestris* gebührend Rechnung getragen wird.

ZUSAMMENFASSUNG

1. *Allgemeine Bemerkungen.*

In dieser Arbeit wurden 31 schweizerische *T. a. alpestris*—Populationen und 1 italienische *T. a. apuanus*—Population, durchschnittlich 50 Paare pro Fundstelle, biometrisch untersucht. Die Charakterisierung der Tiere beschränkt sich auf äussere Merkmale wie Masse, Zeichnung, Färbung und Schnauzenform. Die Molche stammen aus Höhenlagen von 400 bis 2200 m ü.M. und aus Biotopen von sehr unterschiedlichem Charakter. Von den schweizerischen Fundstellen entfallen 28 auf die Zentral- und Ostschweiz, 3 auf den Waadtländer Jura.

Am Anfang wurde mit der Möglichkeit gerechnet, dass die statistische Bearbeitung eines so umfangreichen Materials bei Berücksichtigung der oft extremen ökologischen Verhältnisse Auskunft geben dürfte über Beziehungen zwischen Umwelt und Merkmalsprägung. Die Ergebnisse sprechen durchwegs gegen eine modifikatorische Anpassung der berücksichtigten Merkmale, wenn man von der zwar nur mangelhaft fundierten Abhängigkeit der Tupfensaubreite von der Meereshöhe absieht (S. 453). Die im Tiefland hellere, in den Alpen dunklere Rückenpigmentierung, die auch bei anderen Tierformen auftritt, scheint allerdings rein umweltbedingt zustande zu kommen. Der grossen Labilität wegen konnte sie hier aber nicht berücksichtigt werden. Ob es sich bei der Neotenie um Modifikation oder Erbanlage handelt, ist m. W. noch nicht entschieden. Sie ist in diesem Zusammenhang von Bedeutung, weil sie die absolute Bindung eines physiologisch-anatomischen Merkmals an nicht versiegende Gewässer aufs schönste demonstriert und damit als gutes Beispiel einer Anpassung bei *T. alpestris* dasteht.

Für *T. alpestris* stellt man, ähnlich wie für seine Gattungsverwandten, eine ganz bedeutende individuelle Variabilität fest. Bei der grossen ökologischen Valenz, die besonders dem Alpenmolch eigen ist, kann nun diese Variabilität zur vollen Entfaltung kommen, ohne dass den Merkmalsunterschieden ein adaptiver Charakter zugrundeliegen muss. Zieht man dazu die Sesshaftigkeit der Tiere in Betracht, dann wird verständlich, weshalb jede Population durch

kleinere oder grössere Merkmalsdifferenzierungen ihr eigenes Gepräge zur Schau tragen kann.

Ausgesprochen vagile Tierformen sind in ihrem ganzen Verbreitungsgebiet sehr uniform, selbst dann, wenn sich ihr Areal über grosse Teile der Erde ausdehnt (*Vanessa urticae*, *Myotis daubentonii*). Bei ihnen wirkt die fortwährende Vermischung einer erblichen Aufspaltung entgegen. Anders bei Formen mit begrenztem Lebensraum, bei denen eine mögliche Vagilität durch die Bindung an den Biotop eingeschränkt oder sogar ausgeschaltet wird, sodass die Einkreuzung von aussen her teilweise oder ganz dahinfällt (Amphibien, Süswasserfische, etc.). Die isolierte Lage solcher Tierbestände führt dazu, dass sich Merkmalsänderungen mutativer Natur behaupten können, sofern sie sich der Selektion gegenüber positiv oder indifferent verhalten. Diese Untersuchungen machen es wahrscheinlich, dass die Mannigfaltigkeit der Populationen von *T. alpestris*, die Unterschiede zwischen Tieren benachbarter Fundstellen und zwischen Populationen gleicher Biotope Ausdruck von richtungslosen Genänderungen sind.

STEINER (1950) hat der Differenzierung der paläarktischen Salamandrin eine übersichtliche Studie gewidmet, worin er die Spezies- und Subspeziesdifferenzierung in den mediterranen Refugialräumen als eine Folge der räumlichen Isolation durch die Glazialzeiten erklärt. Die Unterarten des Bergmolches, *T. a. cyreni* in Spanien, *apuanus* im Apennin, *reiseri* in Bosnien und *graecus* (?) in Griechenland, sind völlig isolierte Bestände, deren Abtrennung wahrscheinlich in der letzten Eiszeit erfolgte. Die geringe Zahl dieser Reliktpopulationen sowie die topographische Trennung der Biotope, verbunden mit Extremzuständen klimatischer Natur (Trockenheit), unterbinden hier die Einkreuzungsmöglichkeit beträchtlich, sodass der Entstehung genetisch homogener Formen weniger Hindernisse im Wege stehen.

Es verwundert deshalb nicht, wenn diese Unterarten in ihrem Habitus einheitlicher erscheinen als die zahlreichen Populationen von *T. a. alpestris*, die ein grosses Areal verhältnismässig dicht besetzen. Dieser Sachverhalt wurde tatsächlich festgestellt bei der biometrischen Bearbeitung von 100 Apenninenmolchen. Die betreffende Population weist für drei Merkmale eine Uniformität auf, die von keiner schweizerischen Population erreicht wird (vgl. S. 461 und Abb. 12 c, d, e, f).

2. Ergebnisse.

Molchbestände und Ökologie der Biotope. — Viele Gewässer beherbergen keine Alpenmolche, obschon sie auf Grund ihres Biotopcharakters für eine Besiedlung durchaus geeignet erscheinen.

Im gleichen Gewässer schliessen sich Molche und Fische auf die Dauer gegenseitig aus. Bei reicher Vegetation gibt es Ausnahmen.

Zwei benachbarte Tümpel können sich dadurch unterscheiden, dass der eine von *T. alpestris* bewohnt, der andere aber offensichtlich gemieden wird. Eine Erklärung kann nicht erbracht werden; jedoch drängt sich die Vermutung auf, dass es sich bei den gemiedenen Gewässern um Quelltümpel handelt mit chemisch-physikalischen Eigenschaften, die den Tieren nicht zusagen.

Anhand von 6 Beispielen wird gezeigt, welche einschneidende Wirkung der extrem trockene Sommer 1949 auf zahlreiche Gewässer und deren Tierbestand ausübte. In einem Biotop, der austrocknet, bevor die Jungen metamorphosiert sind, fällt die Generation des betreffenden Jahres aus.

Überwinternde Larven scheinen dann aufzutreten, wenn ein später Sommerbeginn oder früher Wintereinbruch die Metamorphose im Geburtsjahr nicht mehr ermöglichen. Echte Neotenie wurde in 2 Bergseen gefunden, wovon der eine im Tessin, der andere in den Apenninen liegt. Unweit der Fundstelle im Tessin liegt auf gleicher Höhe ein zweiter See mit fast gleichen Dimensionen und ökologischen Eigenschaften, dessen Molchbestand jedoch keine neotenen Larven aufweist.

Geschlechtsverhältnis. — Es variiert sehr stark mit Werten von 0.42 bis 2.38. Für diese grossen Unterschiede kann keine eindeutige Erklärung gegeben werden. Es ist möglich, dass als Ursache u.a. ein zeitlich gestaffeltes Auftreten oder Abwandern der Geschlechter in Frage kommt.

Berücksichtigte Merkmale. — Die Differenz zwischen der durchschnittlichen Rumpflänge der kleinsten und grössten Population beträgt in beiden Geschlechtern 11 mm. Die kleinsten Tiere stammen von Marbach (Kt. St. Gallen). Es ist unbekannt, ob ihr Zwergwuchs auf modifikatorischen oder genetischen Faktoren beruht.

Benachbarte Populationen, zwischen denen ein Individuenaustausch ohne weiteres verständlich wäre, zeigen signifikante Unterschiede in ihrer durchschnittlichen Rumpflänge wie Populationen, die durch eine Wasserscheide getrennt sind.

Eine Abhängigkeit der Rumpflänge von den Vegetationsverhältnissen, von der Populationsdichte oder von der Höhe ü.M. lässt sich nicht feststellen.

Die Schwanzlänge nimmt negativ allometrisch mit zunehmender Rumpflänge zu, deutlicher bei den Grössen(= Alters-)klassen innerhalb der Populationen als bei den steigenden Durchschnittswerten ganzer Populationen.

Bei Nachbarpopulationen ergeben sich nur vereinzelt, bei verschiedener Meereshöhe überhaupt keine wesentlichen Unterschiede in der Schwanzlänge.

Die Vorderbeinlänge nimmt proportional mit der Rumpflänge zu, wenn die Durchschnittswerte ganzer Populationen berücksichtigt werden. Bezieht sich das Verhältnis aber auf die Grössenklassen innerhalb der Populationen, so nimmt die Schwanzlänge negativ allometrisch mit der Rumpflänge zu.

Bei einigen Populationen zeigen sich signifikante Unterschiede in der relativen Vorderbeinlänge. Eine Abhängigkeit von der Meereshöhe lässt sich nicht feststellen.

Die Rumpflänge sowie die relativen Werte der Vorderbeinlänge, der Kopfbreite und mit einigen Ausnahmen auch der Schwanzlänge sind als sekundäre Geschlechtsmerkmale zu werten. Die Männchen haben allgemein eine kleinere Rumpflänge, eine kleinere relative Schwanzlänge, aber eine grössere relative Vorderbeinlänge und Kopfbreite als die Weibchen.

Die Zahl der Rückensaumflecken bei den Männchen zeigt keine wesentlichen Unterschiede zwischen gross- und kleinwüchsigen Populationen. Innerhalb der Population steigt die Fleckenzahl jedoch mit zunehmender Rumpflänge. Dies spricht für eine Vermehrung der Flecken im Verlauf des Wachstums oder für eine genetische Koppelung von definitiver Rumpflänge und Fleckenzahl.

Die Fleckenzahl der unteren Schwanzkante verhält sich analog den Rückensaumflecken.

Der seitliche Tuffensaum ist in der Regel breiter bei den Männchen. Die Tuffensaumbreite zeigt eine gewisse

Abhängigkeit von der Meereshöhe, indem die Populationen in den Alpen mehr zu schmalen, diejenigen im Mittelland aber zu breiten Säumen neigen.

Die Grösse der Tupfen im Tufensaum kann ausgedrückt werden als Durchschnittswert, der sich aus dem prozentualen Anteil der Individuen mit kleinen, mittleren und grossen Tupfen berechnen lässt. Dabei zeigt es sich, dass die Männchen zur Ausbildung grösserer Tupfen neigen als die Weibchen.

Kehl- und Halsbandflecken können als zwei selbständige Muster unterschieden werden. Dem gehäuften gleichzeitigen Auftreten beider Merkmale dürfte eine Korrelation zugrunde liegen.

Die Bauchfarbe erweist sich äusseren Einflüssen gegenüber als sehr stabil. Die photometrische und spektroskopische Untersuchung macht es wahrscheinlich, dass das Gelb aus zwei Karotinoiden, Xanthophyll und β -Karotin, besteht.

Im Durchschnitt sind die Männchen dunkelbäuchiger als die Weibchen.

Meereshöhe, Gewässerart und Vegetationsverhältnisse scheinen auf die Bauchfarbe keinen direkten Einfluss auszuüben. Möglicherweise besteht eine enge Beziehung zwischen Bauchfarbe und spezifischer Aufnahme karotinreicher Nahrung.

Bezüglich Schnauzenform lässt sich ein breiter (normaler), ein konkaver und ein konvexer Typ feststellen. Für die Mehrzahl der Populationen ist ein Ueberwiegen der breiten Schnauzenform bei den Weibchen charakteristisch.

Die Verteilung konkaver und konvexer Formen ist unübersichtlich und gestattet keine Schlüsse.

Vergleich von *T. a. alpestris* mit anderen Subspezies. — *T. a. apuanus* vom Lago Baccio in den Apenninen weicht in folgenden Merkmalen mehr oder weniger deutlich von *T. a. alpestris* ab: grössere relative Schwanzlänge, grössere Zahl von Rückensaum- und Schwanzflecken, geringere Tufensaumbreite bei den Weibchen, häufigeres Auftreten des Fleckenmusters an Kehle und Hals, grössere Frequenz von Individuen mit mittlerer Bauchfarbe (orange), breiter Schauenform und Fleckung der Unterseite.

Nach Messungen von WOLTERSTORFF, die sich auf ein nur kleines Material stützen, liegt die relative Kopfbreite von *apuanus*-Tieren aus Genua wenig über den Werten von *T. a. alpestris*.

Für *T. a. reiseri* lässt sich die auffallende Breitköpfigkeit als Unterschied von *T. a. alpestris* bestätigen, die WERNER veranlasst hat, diese Form aus Bosnien als Unterart zu postulieren.

In ähnlicher Weise unterscheidet sich *T. a. cyreni*, von WOLTERSTORFF und HERRE bearbeitet, durch seinen breiten und runden Kopf von *T. a. alpestris*.

T. a. graecus (= *veluchiensis*) wurde von WOLTERSTORFF als eigene Unterart vorgeschlagen, die aber von WERNER und anderen Autoren abgelehnt wird. Beim Vergleich mit *T. a. alpestris* zeigt es sich, dass die fraglichen Merkmale wie Zwergwuchs, Neigung zu einem blauen Seitenband bei den Weibchen und Neigung zum Auftreten von Flecken auf der Unterseite auch in schweizerischen Populationen anzutreffen sind. Das bearbeitete Material ist ausserdem so klein, dass der Subspeziescharakter dieser griechischen Bergmolche bis auf weiteres in Frage gestellt ist.

LITERATURVERZEICHNIS

- 1832-41. BONAPARTE. *Iconografia della fauna italiana*. Tomo II, Roma.
1941. BURESCH, I. und ZONKOV, J. *Untersuchungen über die Verbreitung der Reptilien und Amphibien in Bulgarien und auf der Balkanhalbinsel*. III. Teil: Schwanzlurche. Mitt. Kgl. Naturw. Inst. Sofia 14, Sofia.
1921. DAHL, F. *Grundlagen einer ökologischen Tiergeographie*. Jena.
1950. EIBL-EIBESFELDT, J. *Ein Beitrag zur Paarungsbiologie der Erdkröte (Bufo bufo L.)*. Behaviour II.
1935. FREYTAG, G. *Die Unterarten des Triturus alpestris Laur.* Bl. Aquar. k. 46.
1948. — *Einiges über Zusammenhänge zwischen Lebensweise und Variabilität bei Wassermolchen (Triturus)*. Mitt. Mus. Naturk. u. Vorgesch. Magdeburg.
1932. HERRE, W. *Die Schädel der Unterarten des Triton alpestris Laur.* Zool. Anz. 97.
1936. — *Ueber Rasse und Artbildung. Studien an Salamandriden.* Abh. Ber. Mus. Naturk. Magdeburg 6.
1951. — *Ueber Veränderungen der Kopfform nach Implantation zusätzlicher Hypophysen in Larven verschiedener Molcharten.* Zool. Anz. 146.

1937. KROGERUS, R. *Mikroklima und Artverteilung*. Acta Soc. Fauna et Flora Fenn. 60.
1950. LANG, H. *Die Molche—und die Aquarianer*. W. Aquar. u. Terr. k., Heft 3.
1948. LANZA, B. *Brevi notizie etologiche, ecologiche e corologiche su alcuni anfibi e rettili della Toscana e del Modenese*. Estratto dagli Atti della Soc. It. di Sc. Nat. 87.
1768. LAURENTI, *Synopsis Reptilium*.
1868. LEYDIG. *Ueber die Molche (Salamandrina) der württembergischen Fauna*. Berlin.
1950. MANN, H. *Ueber die Bedeutung der Karotine für die Ernährung bei Fischen*. W. Aquar. u. Terr. k., Heft 4.
1949. NOBIS, G. *Vergleichende und experimentelle Untersuchungen an heimischen Schwanzlurchen*. Zool. Jahrb. (Anatomie) 70.
1946. RUTZ, H. *Die Amphibien der Umgebung von Zürich*, V. Nat. f. Ges. Zürich.
1912. SCHREIBER, E. *Herpetologia Europaea*. Jena.
1950. STEINER, H. *Die Differenzierung der paläarktischen Salamandrinen während des Pleistozäns*. Revue suisse de Zool. 57.
1914. VANDONI, C. *Gli anfibi d'Italia*. Milano.
1938. WERNER, FR. *Die Amphibien und Reptilien Griechenlands*. Zoologica 35.
1923. WITSCHI, E. *Ueber geographische Variation und Artbildung*. Revue suisse de Zool. 30.
1921. WOLTERSTORFF, W. *Die Molche Deutschlands und ihre Pflege*. Biol. Arb. H. 13, Freiburg.
1925. — *Katalog der Amphibiensammlung im Museum für Natur- und Heimatkunde zu Magdeburg*. Abh. Ber. Mus. Naturk. Magdeburg 4.
1932. — *Triturus (= Triton) alpestris subsp. cyréni, eine neue Unterart des Bergmolches aus Nordwestspanien*. Zool. Anz. 97.
1934. — *Ueber Triturus (= Triton) alpestris apuana Bon. und eine bemerkenswerte Variation*. Zool. Anz. 106.
1935. — *Eine neue Unterart des Bergmolches, Triturus alpestris graeca, aus Griechenland*. Bl. Aquar. u. Terr. k. 6.
1937. — *Ein neuer Import von Triturus alpestris reiseri Werner*, Bl. Aquar. u. Terr. k. 3.
1938. — *Triturus alpestris reiseri Wern. und Triturus alpestris alpestris (= typica) Laur. vergesellschaftet im Prokosko-See*. Zool. Anz. 122.
1939. — *Ueber zwei interessante Individuen von Triturus alpestris veluchiensis Wolt.* W. Aquar. u. Terr. k. 27.
- 1943 a. — und G. FREYTAG. *Farbkleiduntersuchungen am Kammolch (Triturus cristatus Laur.)*. Zool. Anz. 141.
- 1943 b. — und G. FREYTAG. *Abnorme Entwicklung bei Triturus alpestris reiseri Werner*. W. Aquar. und Terr. k., H. 3.

	Pages
N° 12. H. FAES. Les Lucioles du Parc Bourget de Lausanne	260
N° 13. S. ROSIN. Veränderungen des Borstenmusters bei der Mutante Pearl von <i>Drosophila melanogaster</i> . Mit 3 Textabbildungen	261
N° 14. R. WEBER. Elektronenmikroskopische Untersuchungen an Leberzellen von <i>Xenopus laevis</i> Daud. Mit 5 Textabbildungen	268
N° 15. H. A. GUÉNIN. Hétérochromosomes de Cicindèles. Avec 15 figures dans le texte	277
N° 16. H. MISLIN und L. RIESTERER. Das Elektrokardiogram (EKG) des isolierten Schneckenherzens (<i>Helix pomatia</i> L.). Mit 2 Textabbildungen	282
N° 17. Adolphe PORTMANN. Les bras dorsaux de <i>Tremoctopus violaceus</i> Delle Chiaje. Avec 2 figures dans le texte	288
N° 18. H. NÜESCH. Ueber den Einfluss der Nerven auf die Muskelentwicklung bei <i>Telea polyphemus</i> (Lepid.). Mit 2 Textabbildungen und 1 Tabelle	294
N° 19. E. HADORN. Weitere Experimente zur Bildung des „Dotterblockes“ in der embryonalen Chorda von <i>Triton</i> . Mit 2 Textabbildungen	301
N° 20. Jacques DE BEAUMONT. La valeur systématique des caractères éthologiques	306
N° 21. Charlotte JOOS. Untersuchungen über die Histogenese der Drüsenschicht des Muskelmagens bei Vögeln. Mit 8 Textabbildungen	315
N° 22. H. R. DETTELBACH. Histostatic and cytostatic effects of some Amino Ketones upon Tail Regeneration in <i>Xenopus Larvae</i> . With 19 text-figures	339
N° 23. Fritz ERNST. Biometrische Untersuchungen an schweizerischen Populationen von <i>Triton alp. alpestris</i> (Laur.). Mit 15 Textabbildungen und 20 Tabellen	399

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. GASTÉROTRICHÉS 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^{re} partie. — FOSSILES

1 vol. 4^o avec 117 planches.

Fr. 300.—

IMPRIMÉ EN SUISSE

590.5494
(5D.)

sent

Tome 59

Fascicule 4 (Nos 24-29)

Décembre 1952

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

PIERRE REVILLIOD

Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

AVEC LA COLLABORATION DE

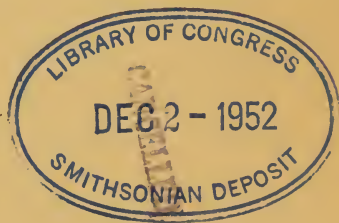
GASTON MERMOD

Conservateur de zoologie et malacologie

et

ÉMILE DOTRENS

Conservateur de zoologie des vertébrés
au Muséum d'Histoire naturelle de Genève.



GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1952

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 59. En cours de publication.

	Pages
N° 1. P. D. NIEUWKOOP und F. E. LEHMANN. Erzeugung von zell- letalen Schädigungsmustern bei Tritonkeimen durch ein Chloräthylamin (Nitrogen-Mustard). (Kurze Mitteilung.) Mit 6 Textabbildungen und 3 Tabellen	1
N° 2. G. MERMOD. Les Types de la Collection Lamarck au Muséum de Genève. (Mollusques vivants, III.) Avec 59 figures dans le texte	23
N° 3. Fernand SCHMID. Le groupe de <i>Chaetopteryx</i> (<i>Limnophilidae</i> , <i>Trichoptera</i>). Avec 162 figures dans le texte	99
N° 4. Urs Hanspeter RAHM. Die innersekretorische Steuerung der postembryonalen Entwicklung von <i>Sialis lutaria</i> L. (<i>Megaloptera</i>). Mit 35 Textabbildungen	173
N° 5. J. G. BAER. Le mâle d'un Phoride commensal des Achatines de la forêt tropicale africaine (communication préliminaire)	239
N° 6. J. B. BAER. Infusoires commensaux d'un Oligochète parasite d'un Ver de terre africain. (Communication préliminaire.) .	240
N° 7. Charles LINDER. Le Zooplancton du Lac de Bret en 1902/3, 1943 et 1951	240
N° 8. R. MATTHEY. Les chromosomes de <i>Mesocricetus auratus</i> WATERH	241
N° 9. Hansjörg HUGGEL. Temperaturabhängigkeit und Herz- frequenz des embryonalen Herzschauches bei der Forelle (<i>Salmo irideus</i>). (Mit 4 Textabbildungen.)	242
N° 10. P. TARDENT. Ueber Anordnung und Eigenschaften der inter- stitiellen Zellen bei <i>Hydra</i> und <i>Tubularia</i> . Mit 3 Text- abbildungen	247
N° 11. F. E. LEHMANN und H. R. DETTELBACH. Histostatische Wirkungen von Aminoketonen auf die Schwanzregeneration der <i>Xenopus</i> larve. Mit 2 Textabbildungen	253

(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**

Oligochètes de la Côte d'Ivoire

par

Iginio SCIACCHITANO

(Florence).

Avec 8 figures dans le texte.

Monsieur le professeur J.-G. BAER, de l'université de Neuchâtel m'a envoyé à l'examen quelques Vers de terre récoltés en Côte d'Ivoire.

Cette note décrit des espèces dont la connaissance est intéressante pour la distribution géographique des Vers de terre en Afrique occidentale.

Fam. **ACANTHODRILIDAE**

Subfam. **Octochaetinae**

Gen. **DICHOGASTER** Bedd.

Dichogaster baeri n. sp.

Localité: forêt tropicale de N'zida, (Cercle de Grd. Lahou) Côte d'Ivoire. 4.VIII.1951.

Longueur du corps 167 mm. Diamètre maximum 7 mm. Nombre des segments 221. Les segments anticitellaires s'élargissent graduellement jusqu'au septième et huitième qui sont les plus larges, puis deviennent peu à peu plus étroits. Les segments du clitellum sont les plus étroits puis les postclitellaires s'élargissent un peu vers le vingt-septième, puis se réduisent jusqu'au dernier (fig. 1).

La forme du corps est presque cylindrique antérieurement et plutôt aplatie dans la partie caudale. Le premier segment est unistrié, tous les autres sont bistriés; cette segmentation secondaire

en deux ou trois est plus nette à la partie dorsale. Dès le dixième segment, à un fort grossissement, on note une division non complète, en six parties.



FIG. 1

Dichogaster baeri n. sp.
Vue ventrale, gross. $3,5 \times$
env. sp = ouverture des
spermathèques; cl = cli-
tellum.

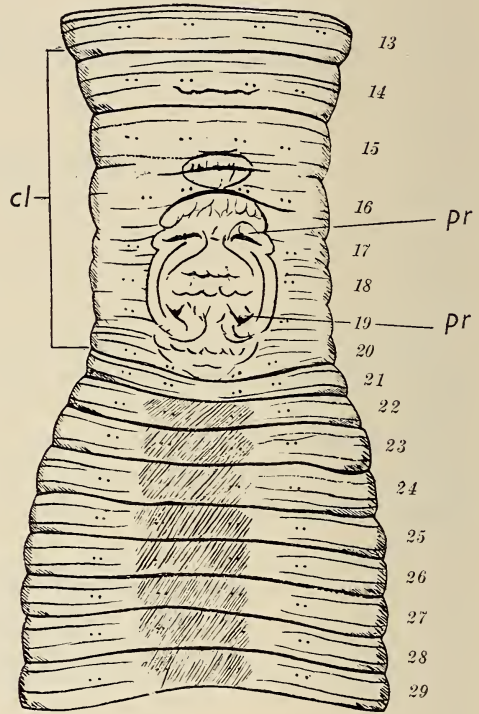


FIG. 2

Dichogaster baeri n. sp.
Vue ventrale du 13^e au 29^e segment,
gross. $5 \times$ env.
pr = ouverture des prostates; cl = clitellum.

La segmentation secondaire en trois est nette et distincte sur les bords latéraux (fig. 1 et 2). Couleur: le Ver vivant est d'un bleu outre-mer qui n'est pas seulement due à un phénomène de réfraction de la cuticule, mais apparemment à un pigment soluble, puisque le Bouin dans lequel le Ver a été fixé est devenu vert. Conservé

à l'alcool, le Ver est resté d'une couleur vert jaunâtre et a teinté l'alcool de la même couleur.

Prostomium probolique nettement séparé du premier segment.

Les soies sont toutes parfaitement ventrales et étroitement géminées: $ab = cd$; aa légèrement supérieures à bc ; $dd > \frac{1}{2}u$. Habituellement, les soies se trouvent dans le deuxième segment secondaire qui paraît en relief dans chaque segment. A un fort grossissement, on constate qu'elles sont implantées sur le quatrième anneau secondaire des six qui constituent réellement chaque segment.

Le premier pore dorsal est situé dans le sillon intersegmentaire 12/13 (les pores dorsaux du 5/6 sont fermés ?). Les pores dorsaux ne sont pas visibles sur le clitellum, mais sont nets sur les segments postclitellaires, jusqu'au dernier.

Le Ver vivant exsude un liquide très abondant, riche en mucus.

Le clitellum annulaire, de couleur plus foncée, occupe les segments 1/2:13—1/2:19 = 6 segments dorsaux: Par contre, ventralement, il se prolonge en arrière sur tout le vingtième segment = 7 segments.

Le clitellum est interrompu, à la face ventrale, le long de la ligne des soies b ou de celle des soies c , aux segments 16-20, où se trouve une aire sexuelle mâle compliquée, rappelant des armoiries. Ces « armoiries » sont surmontées d'une zone elliptique qui s'étend du troisième anneau du 15^e segment, aux soies du 16^e; cette surface est limitée antérieurement par une ligne sombre. Elle est un peu bombée et sillonnée en son milieu par un gros trait foncé qui est la strie de division plus accentuée du premier anneau secondaire du 16^e segment. Ces « armoiries » présentent quatre larges fissures (fig. 2, *pr*) dans les segments 17 et 19, par lesquelles débouchent les quatre ouvertures des prostates, sur la ligne des soies ab . Ces ouvertures sont réunies aux sillons séminaux, convexes vers la ligne des soies c . Postérieurement, les « armoiries » sont terminées par une courbe dont la convexité est plus accentuée que celle du sillon intersegmentaire 20-21; cette courbe est délimitée par les soies aa .

Les ouvertures femelles sont situées au bord antérieur du 3^e segment secondaire du segment 14. Elles se trouvent un peu en arrière des soies aa , au fond d'un sillon transversal qui atteint latéralement le niveau des soies bb .

Les ouvertures des spermathèques, au nombre de deux paires, sont situées dans les sillons intersegmentaires 7/8 et 8/9, sur la ligne des soies *a b*; elles sont visibles à l'œil nu (fig. 1, sp.).

En arrière du clitellum, les soies *ab*, des segments 22-29, sont insérées dans une zone plus sombre (fig. 2). Les dissépiments 9/10, 11/12 et 12/13 sont fortement épaissis; le 13/14 un peu moins; les autres très peu. Il y a deux muscles stomacaux; le premier est globuleux; le second, plus grand, divisé en trois parties (fig. 6), est long de 9 mm et large de 4 mm. Le premier occupe les segments 5-7, le deuxième les segments 8-10.

Dans les segments 15-17, se trouvent trois paires de glandes calcifères, réni-formes, longues de 2,5 mm.

Il y a deux paires de prostates très développées dont la partie glandulaire est irrégulièrement contournée et pelotonnée. La première paire est moins volumineuse que la seconde. La paire antérieure se trouve dans les segments 18-20, la paire postérieure dans les segments 21-23. De la partie la plus interne des quatre prostates partent les canaux déférents, très fins au début, puis un peu plus gros. Les canaux déférents de la première paire vont du 17^e au 19^e segment, ceux de la seconde paire du 19^e au 22^e. Il existe quatre poches sphériques, fortement musculaires, de soies péniales, dont deux d'un diamètre



FIG. 4.

FIG. 3.

Dichogaster baeri n. sp.
Soies péniales.

de 3 mm, dans le segment 17 et deux autres de 2 mm dans le segment 19.

Les soies péniales, disposées par paires, sont de deux formes. Les unes longues d'environ 2 mm montrent la partie distale finement enveloppée, sur deux côtés, par deux membranelles qui s'étendent un peu comme deux membranes ondulantes sur les côtés de la soie, en formant 5-6 courbes (fig. 3). Ces soies sont fréquemment ornementées de denticules. Les autres soies sont un peu plus courtes et ressemblent à un rameau portant une division

secondaire (fig. 4). Les premières sont en forme de sabre, les secondes rectangulaires.

Les spermathèques (fig. 5), au nombre de deux paires, sont de structure très compliquée. Dans la figure, seule la spermathèque postérieure droite est en place, les trois autres sont dessinées de façon à faire voir les rapports entre les différentes parties. Les canaux des spermathèques, fins et courts, passent dans une ampoule de forme grossièrement globuleuse qui est reliée par un étrangle-



FIG. 5.

Dichogaster baeri n. sp.
Spermathèques, vue dorsale.



FIG. 6.

Deuxième muscle
stomacal. gross. 4 ×
env.

ment à une partie distale de forme conique plus ou moins allongée repliée sous la partie proximale. Les spermathèques de la première paire sont plus petites que celles de la seconde; leur partie distale présente un seul sillon transversal, tandis que les deuxièmes en portent plusieurs. La partie proximale, globuleuse, de l'ampoule se prolonge par un canal qui s'élargit en une vésicule multifide. *In situ*, le diverticule avec la vésicule multifide s'attachent à la partie distale, conique, de l'ampoule.

Les spermathèques sont asymétriques: dans la première paire, la spermathèque droite est plus petite que la gauche; dans la seconde paire, c'est le contraire.

Les micronéphridies sont très petites et nombreuses dans chaque segment; elles sont irrégulièrement distribuées.

Cette espèce est remarquable par la complexité de ses spermathèques, de ses prostates et de son champ sexuel mâle. La forme des soies péniales — les rectangulaires à dendrites — est caracté-

ristique et nouvelle. Par la taille, elle se place parmi les grandes espèces et par la coloration *in vivo* elle se distingue de toutes les autres espèces du genre.

En ce qui concerne la subdivision des segments, W. MICHAELSEN avait déjà noté, pour *Dichogaster büttneri* (Mich.): « Die Segmente sind regelmässig drei-ringlig. Der mittlere, die Borsten tragenden Ringel ist wellförmig erhoben. » (Arch. Naturg. Berlin, 1891, n° 58 I, p. 259.) Le même auteur (Rev. Zool. Bot. Afric., XXVIII, 1935) écrit à la page 56 pour *Dichogaster lukafuensis* n. sp.: « Segmente mehr oder weniger deutlich drei-ringlig », et à la page 59 pour *Dichogaster lufirae* n. sp.: « Anteclitelliale Segmente dreiringlig ».

La première espèce a été signalée au Togo: Bismarekburg; les deux autres au Congo belge: Katanga, Lukafu.

Cette nouvelle espèce porte plusieurs échantillons d'*Aspidodrilus eburneensis* Baer (Fam. Enchytraeidae), qui sont, eux-mêmes, parasités par *Orsomia mangenoti* Baer (Protozoaires Infusoires) (BAER, 1952, *Rev. Suisse Zool.*, 59, p. 239).

Dichogaster ornata n. sp.

Localité: Adiopodoumé, Côte d'Ivoire. IX.1951.

Un exemplaire long de 201 mm. Diamètre maximum 7 mm. Nombre des segments 175.

Un exemplaire long de 270 mm. Diamètre maximum 5 mm. Nombre des segments 186.

Les segments anticitellaires s'élargissent graduellement jusqu'au septième, puis se rétrécissent jusqu'au treizième.

Les segments du clitellum sont plus larges que le treizième; les segments postclitellaires, par contre, sont un peu plus larges que ceux du clitellum. Le corps devient graduellement plus étroit vers l'extrémité (fig. 7).

Le corps est de forme conique antérieurement, cylindrique postérieurement. Tous les segments sont nettement bistriés; les post-clitellaires, à fort grossissement, 7-striés.

La couleur, dans l'alcool, est brun foncé; l'exemplaire le plus long est un peu plus clair, ventralement.

Le prostomium proloïque est nettement séparé du premier segment. Les soies sont clairement ventrales, étroitement géminées: $ab = cd$, $aa = cb$, $dd = 2/3 u$. Les soies antéclitellaires sont implan-

tées généralement dans le deuxième segment secondaire de chaque segment qui apparaît parfois sous forme d'une crête foncée.

Les pores dorsaux sont bien visibles en arrière du clitellum.

Le clitellum annulaire, de couleur plus sombre que le reste du corps, occupe les segments 14-20 = 7 segments. Il est interrompu, à la face ventrale, entre les segments 16-18, le long de la ligne des soies *a* ou des soies *b*, par un champ sexuel mâle de forme elliptique (fig. 7).

Les pores des spermathèques, au nombre de deux, s'ouvrent entre les segments 8-9, à l'intérieur de la ligne des soies *a*; ils sont petits et elliptiques.

Dans cette espèce se trouvent de nombreux organes accessoires de puberté. Le plus petit exemplaire présente, dans l'intersegment 10-11, deux grandes papilles glandulaires elliptiques, dans l'axe des soies *a b*, dans les 12-16, des papilles ovalaires comprenant les soies *ab*. Dans le segment 14, la papille gauche est peu développée, dans le 15^e, c'est le contraire. Des papilles glandulaires semblables, mais plus étendues et réunies en un tubercule central, se trouvent dans les segments 19-22, toujours en dehors des soies *ab* (fig. 7).

Dans le plus grand exemplaire, les organes accessoires de puberté ne sont presque pas développés dans les segments 12-15; dans les autres segments, les papilles sont arrangées comme chez l'autre exemplaire.

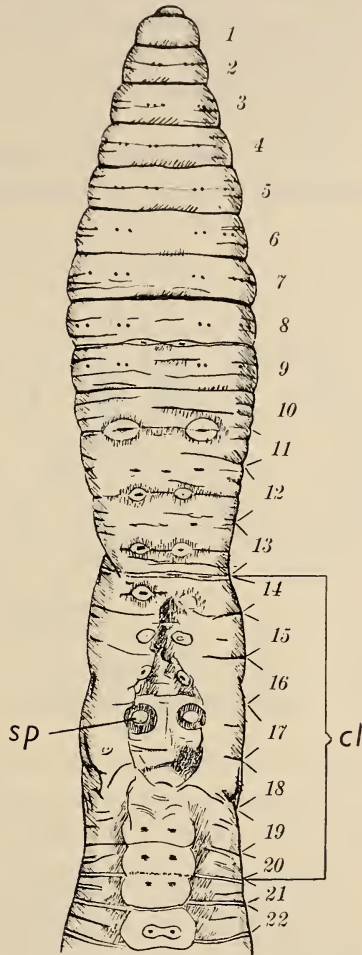


FIG. 7.

Dichogaster ornata n. sp.

Vue ventrale, gross. 4 × env.

sp = ouverture des spermathèques;

Les prostates s'ouvrent par deux pores dans le 17^e segment, le long de la ligne *a* des soies *ab*, situés au centre de deux grandes surfaces glandulaires elliptiques qui s'étendent, intérieurement, à la zone des soies *ab*.

Le dissépiment 16-17 est un peu épaissi, par rapport aux autres.

Il y a deux muscles stomacaux en forme de tonneau, hauts de 5 mm., ainsi que trois paires de grandes glandes calcifères, réniformes et de couleur foncée.

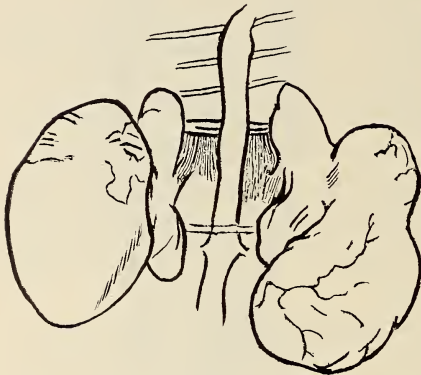


FIG. 8.

Dichogaster ornata n. sp.
Spermathèques, vue dorsale.

Une paire de prostates longues de plus de 3 mm., pelotonnées, avec de fins canaux déférents longs de 5 mm., s'étend dans les segments 17 à 19.

Les soies péniales, longues d'environ 2 mm., sont recourbées et toutes semblables. Elles présentent à la partie distale quelques petites ramifications et un bord plus ou moins denté.

Les spermathèques, au nombre de deux, sont cons-

tituées chacune par une ampoule de forme plus ou moins ovale de la partie supérieure de laquelle se détache une partie réniforme. De cette dernière se détache le canal (fig. 8).

Dans l'exemplaire dessiné, l'ampoule de gauche est asymétrique.

Ventralement et dans l'axe des soies *ab*, dans les segments 15-16 et 19-22, se trouvent des formations sphériques, blanches, de 2 mm. environ de diamètre, dont je ne saurais dire la signification; il faut peut-être les considérer comme les bourses des soies comprises dans les organes accessoires de puberté ?

Les deux paires de testicules et les pavillons des canaux déférents (entonnoirs séminaux) sont situés dans de grandes vésicules testiculaires, dans les segments 10 et 11, et réunis entre eux sous l'intestin. Ils contiennent un grand nombre de spermatozoïdes à divers stades de développement. Les deux paires de sacs spermatiques en grappe sont disposés dans les segments 11 et 12.

Les ovaires et les sacs ovariens sont bien développés.

Un troisième exemplaire, provenant toujours de la même localité, de couleur plus claire et long de 175 mm., présente quelques variations. Les deux grands reliefs glandulaires, dans l'intersegment 10-11, manquent entièrement et les papilles glandulaires postclitellaires sont au nombre de trois paires, au lieu de quatre. Les soies péniales diffèrent par leur pointe aiguë et non ramifiée. L'unique paire de spermathèques présentent une partie proximale plus trapue. Mais l'identité des autres caractères m'oblige à retenir cet exemplaire dans la même espèce que les autres.

Cette espèce, pourvue d'une seule paire de spermathèques et de prostates, appartient à un petit groupe de *Dichogaster*: *D. braunsi* Mich. de Sierra Leone; *D. erhardti* (Mich.) de la Guinée portugaise (île de Bissao); *D. hupferi* Mich. de l'Afrique tropicale occidentale; *D. misaensis* Mich. du Togo; *D. nigra* (Bedd.) de Nigeria (Lagos); *D. mimus* Mich. de Gold Coast (Accra) et de Nigeria (Lagos); *D. silvestris* Mich. de la Guinée française (Conakry et Kindia); *D. inaequalis* Mich. de la Guinée française (Kakoulima) et de Sierra Leone; qui présentent une réduction de l'appareil sexuel¹.

Ces neuf espèces sont toutes de l'Afrique tropicale occidentale. Beaucoup d'autres espèces du genre *Dichogaster* se trouvent en Afrique, mais présentent toutes deux paires de spermathèques et deux paires de prostates.

Dichogaster sp. ?

Un exemplaire long de 118 mm. vient de la même localité. Il est de couleur brun foncé et a 170 segments. Il présente deux étroits sillons séminaux, légèrement recourbés vers la ligne médiane, dans les segments 17-19. Le clitellum n'est pas bien défini (14-19 ?). Intérieurement, les organes sexuels ne sont pas bien développés. Les formations sphériques caractéristiques, blanches, des segments 19-22, observées dans les espèces précédentes, sont également présentes.

¹ MICHAELSEN in Tierreich, X, 1900; ID. *Oligochäten aus dem tropischen Westafrika gesammelt von Prof. Silvestri*. Boll. Lab. Scuola Agraria Portici, IX, 1914.

La présence de deux sillons séminaux fait supposer l'existence de deux paires de prostates et par ce caractère cet exemplaire ne peut pas être un *Dichogaster ornata*. D'autre part, je ne me crois pas autorisé à décrire cet exemplaire comme espèce nouvelle du fait que les caractères internes manquent.

LABORATOIRE DE BLUKWA (ITURI), CONGO BELGE.

Morphologie et cycle évolutif de *Taenia brauni* Setti 1897, Cestode très commun chez le Chien et le Chacal en Ituri (Congo Belge)

par

A. FAIN

Blukwa (Congo Belge).

Avec 4 figures dans le texte.

La description originale de *Taenia brauni* par SETTI (1897) est basée sur une vingtaine d'exemplaires récoltés dans l'intestin d'un Chien provenant de Ghinda (Erythrée), en l'année 1892.

Depuis lors ce parasite ne semble plus avoir été retrouvé dans aucun autre pays, cependant J. G. BAER (1925) considère que *Taenia brachysoma* décrit en Italie chez le Chien par SETTI (1899), est un synonyme de cette espèce.

VON LINSTOW (1902) a décrit chez la Gerbille d'Egypte (*Gerbillus pyramidum* Geoff.) une larve kystique qu'il attribue, à cause de la similitude des crochets mais sans preuves expérimentales, à *Taenia brauni*. Cette larve présente de nombreux scolex situés sur la face externe de la vésicule et cette disposition très particulière serait suffisante, d'après VON LINSTOW pour l'exclure du groupe des « Cénures ». Tel n'est cependant pas l'avis de RAILLIET et HENRY (1915) qui considèrent cette larve comme un cénure (*multiceps*) véritable.

Récemment nous avons retrouvé *T. brauni* au Congo Belge, dans la région de l'Ituri¹. Il y est extrêmement répandu chez le

¹ Cette détermination a été confirmée par le professeur J. G. BAER, de l'Université de Neuchâtel.

Chien et le Chacal (*Thos adustus* Sundev) 17 Chiens adultes sur 21 et 5 Chacals sur 6 examinés en étaient porteurs. Nous ne l'avons jamais rencontré chez d'autres carnivores provenant de la même région: *Felis lybica* Olivier (2), *Felis serval* Schreb. (1), *Genetta tigrina* Schreb. (1), *Civettictis civetta* Schreb. (1), *Herpestes ichneumon* Linn. (1). Ce cestode semble donc spécifique pour les Canidés, et il est aussi le seul représentant du genre *Taenia* parasitant ceux-ci.

Le nombre de ténias rencontrés dans l'intestin des animaux parasités est souvent très élevé, nous en avons compté jusqu'à 54 exemplaires adultes chez un Chacal et 62 adultes chez un Chien.

L'examen systématique des Rongeurs et Insectivores de la région de Blukwa nous a permis de découvrir la larve cénure de ce *Taenia* chez *Lemniscomys striatus* Linn. Ce Rongeur qui vit aux alentours des villages indigènes est parasité dans une proportion de 1,5% environ (sur un total de 410 *Lemniscomys* examinés). Par contre nous n'avons jamais trouvé de cénures chez les autres Rongeurs ou Insectivores examinés (plusieurs centaines d'exemplaires appartenant à 17 espèces différentes).

En faisant ingérer des fragments de cénures à des jeunes Chiens nous avons réussi à reproduire la forme adulte dans l'intestin de ceux-ci. Inversement nous avons pu infester des Souris blanches d'élevage et des *Lemniscomys* de capture en les nourrissant avec des fragments de proglottis mûrs éliminés spontanément par un Chien. Sacrifiés quelques mois plus tard ces animaux ont régulièrement montré des cénures, en nombre variable (jusqu'à 39 chez un animal), localisés sous la peau ou dans les cavités pleurale et abdominale.

La description que SETTI a donnée de *T. brauni* étant très incomplète, l'auteur négligeant notamment toute l'anatomie interne, nous pensons qu'il est utile de redécrire cette espèce avant de parler plus en détail de ces expériences de transmission¹.

DESCRIPTION DE TAENIA BRAUNI SETTI 1895

(syn. *Taenia brachysoma* Setti 1899)

Les dimensions des exemplaires adultes morts en eau physiologique, et parfaitement relâchés, sont de 30 à 42 centimètres en

¹ Nous devons la copie de l'article original de SETTI (1897) à la grande obligeance du docteur S. BETTINI, de l'Istituto Superiore di Sanita (Roma).

longueur pour une largeur maximum de 4 à 6 millimètres.

Les premiers anneaux, plus larges que longs, commencent à environ 1 ou 1,5 mm du scolex. Ils s'allongent progressivement à

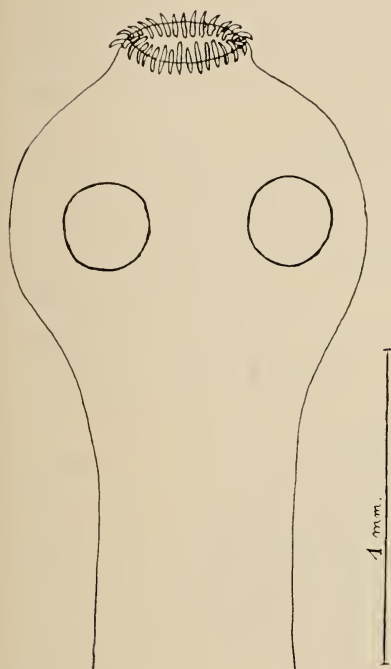


FIG. 1.
Scolex de *T. brauni*.



FIG. 2.
Crochets de *T. brauni*.
Rangée supérieure:
Cénure expérimental de la Souris.
Rangée du milieu:
Ténia adulte du Chien.
Rangée inférieure:
Cénure du *Lemniscomys striatus*
(infestation naturelle).

mesure qu'on s'éloigne du scolex et deviennent carrés vers le 110^e ou 120^e anneau. Plus en arrière encore leur longueur s'accroît au détriment de la largeur et les derniers anneaux de la chaîne ne mesurent plus que 3 mm de large pour une longueur de 12 mm.

La largeur maxima du Ver se situe à l'union du $\frac{1}{4}$ postérieur et des $\frac{3}{4}$ antérieurs du strobile. Le nombre total de proglottis chez les exemplaires complètement développés varie entre 120 et 150, et parmi ceux-ci 15 à 20 sont plus longs que larges, 6 à 5 sont carrés et 110 à 120 sont plus larges que longs.

Le scolex est légèrement aplati de haut en bas, sa largeur maximum est de 1 à 1,5 mm, il est suivi d'un cou assez peu marqué. Les ventouses arrondies ont un diamètre de 250 à 300 μ . Il existe un rostellum large de 250 μ et armé de 26 à 30 crochets, généralement 30, disposés en une double couronne formée chacune d'un nombre égal de crochets (fig. 1).

Les grands crochets ont une longueur qui varie entre 140 μ (pour une base de 80 μ) et 153 μ (base de 100 μ). La garde est entière et le manche est souvent légèrement renflé à son extrémité inférieure. Les petits crochets mesurent entre 90 μ (pour une base de 54 μ) et 110 μ de long (base 70 μ). La lame des petits crochets est plus courbée que celle des grands et leur garde vue obliquement est distinctement bilobée. Le manche du petit crochet est souvent un peu rétréci à son extrémité inférieure et il peut présenter une coudure vers l'arrière (fig. 2).

Les proglottis sont à peine trapézoïdaux, presque rectangulaires.

Les pores génitaux sont irrégulièrement alternants et s'ouvrent au sommet d'une papille nettement saillante. Dans les premiers segments sexuellement mûrs les papilles sont situées un peu en arrière du milieu du bord latéral de l'anneau, alors que dans les derniers proglottis la papille est placée à l'union des $\frac{2}{5}$ postérieurs et des $\frac{3}{5}$ antérieurs de ce bord.

La cuticule est épaisse de 10 à 12 μ environ. Sous la cuticule existe une couche de cellules glandulaires dont l'épaisseur est de 50 μ . Les corpuscules calcaires sont dispersés dans tout le parenchyme et ils présentent un diamètre de 10 à 15 μ . La musculature est assez peu développée. Elle comprend une couche circulaire profonde épaisse de 15 à 30 μ et formée de 10 à 12 fibres et plusieurs couches de fibres longitudinales situées plus en dehors. Ces couches longitudinales comprennent elles-mêmes quelques rangées profondes de faisceaux comptant 20 à 25 fibres et d'autres plus superficielles ne comportant que 5 à 10 fibres. La musculature dorso-ventrale est peu développée.

Le nerf mesure en coupe transversale 70μ sur 25μ . Il existe de chaque côté un gros vaisseau excréteur ventral et un vaisseau plus étroit dorsal.

Il y a environ 300 testicules dans chaque segment (entre 250 et 350). Ils sont répartis surtout dans les régions latérales de

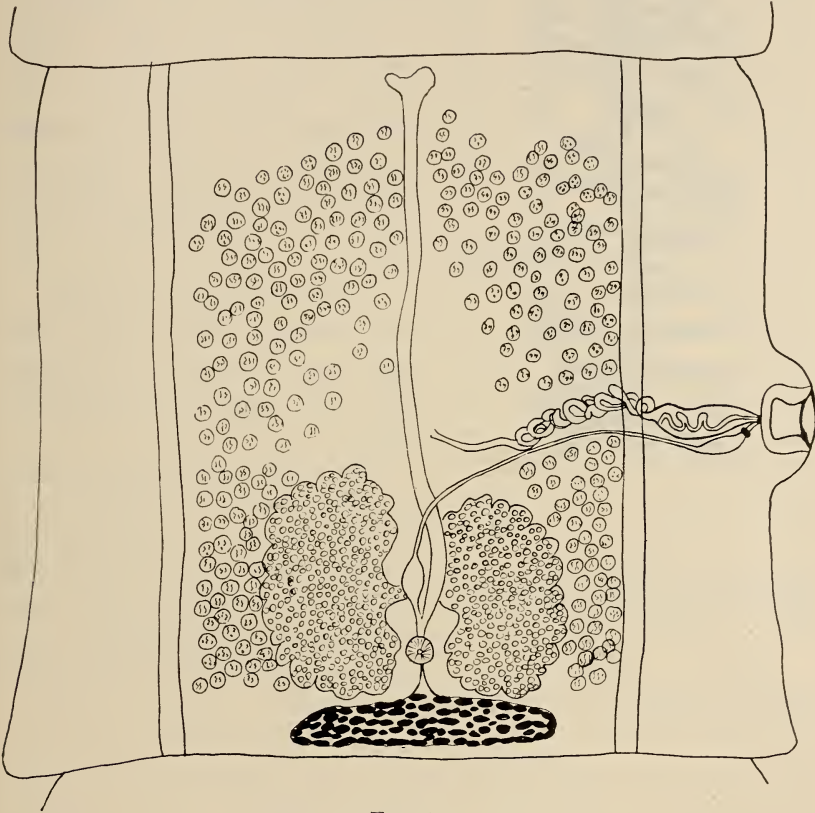


FIG. 3.

Segment adulte, non gravide, de *T. brauni* montrant le système génital.

segment mais en dedans des vaisseaux excréteurs. On les trouve aussi bien ventralement que dorsalement.

Le canal déférent présente une partie enroulée longue de 400 à 550μ , il se continue par la poche du cirre longue de 375 à 480μ et large de 100 à 140μ . Il n'y a pas de vésicule séminale.

L'ovaire est bilobé, le lobe poral étant plus petit que l'anti-poral. La glande vitelline située en arrière de l'ovaire est bien

développée. Une glande coquillière est visible en avant de la glande vitelline. Le réceptacle séminal fusiforme est situé entre les deux lobes de l'ovaire. La dernière partie du vagin est entourée d'un sphincter annulaire bien développé. Immédiatement en dedans de ce sphincter le vagin présente une dilatation allongée. Les deux canaux sexuels passent entre les vaisseaux excréteurs ventral et dorsal et ils débouchent presque au même endroit au fond d'un large atrium génital (fig. 3).

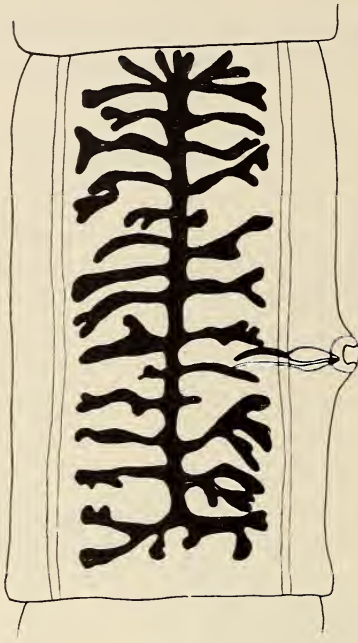


FIG. 4.

Segment gravide de *T. brauni* montrant les ramifications de l'utérus.

L'utérus gravide présente 10 à 14 branches latérales de chaque côté. Ces branches ne dépassent pas les canaux excréteurs en dehors.

Les embryophores sont ovoïdes, ils mesurent en moyenne 35μ de long et 28μ de large (mesures extrêmes: 32 à 36μ de long et 26 à 30μ de large). La coque a une épaisseur de 3 à 4μ .

Hôtes. — Dans la moitié postérieure de l'intestin grêle chez *Canis familiaris* et *Thos adustus* en Ituri.

CÉNURE DE TAENIA BRAUNI

L'unique larve étudiée par von LINSTOW (1902) et attribuée par cet auteur à *T. brauni*, présentait la curieuse particularité d'avoir tous les scolex situés du côté externe et non à l'intérieur de la vésicule kystique comme c'est le cas habituel chez les cénures.

L'examen d'un nombreux matériel provenant aussi bien d'animaux infestés dans la nature (*Lemniscomys striatus*) que d'animaux infestés expérimentalement (*Lemniscomys striatus*) et Souris blanche nous a montré que la larve de *T. brauni* peut se présenter indifféremment sous la forme d'un cénure typique avec tous les

scolex internes ou sous celle d'une vésicule kystique où tous les scolex sont externes. Le type cénure est cependant le plus fréquent. Quelquefois on observe des larves d'un type mixte présentant à la fois des scolex internes et des scolex externes.

Le cénure trouvé chez le *Lemniscomys* dans la nature est généralement solitaire. C'est une petite vésicule allongée à parois minces, longue en général de 1 à 2 cm. Il est situé habituellement sous la peau, mais on peut le rencontrer également dans la cavité pleurale, dans ce dernier cas il est polylobé et partiellement endopulmonaire. Sur 410 *Lemniscomys* examinés, 6 étaient parasités par ce cénure. Chez 4 animaux le kyste unique était sous-cutané (2 dans la région de l'anus et 2 dans le dos), chez les 3 autres il était intrapleural et dans l'un de ces cas on notait la présence de deux cénures séparés l'un contenant 30 scolex, l'autre 60 scolex.

Ces cénures renferment un liquide clair ou légèrement opalescent, mais on n'y découvre jamais les vésicules membraneuses libres, si fréquentes chez *Taenia serialis*. Le nombre de scolex augmente évidemment avec l'âge du cénure. Les crochets qui arment ces scolex, internes ou externes, sont identiques en nombre, en dimensions et en forme à ceux des ténias adultes correspondants du Chien ou du Chacal. Les grands crochets sont longs de 150 à 156 μ avec une base de 100 μ , les petits mesurent entre 102 et 112 μ de long, leur base étant de 67 μ à 72 μ (fig. 2). Parmi les 7 cénures examinés (provenant de 6 animaux) un seul présentait tous les scolex anormaux (crochets fragmentés, tordus ou mal formés, couronne incomplète etc.).

Dans la larve décrite par von LINSTOW (1902) les scolex montrent également deux couronnes de 15 crochets comme ici, mais les dimensions de ceux-ci sont sensiblement plus petites. Les grands crochets ne mesurent que 114 μ de long et les petits seulement 47 μ , ces derniers étant par ailleurs dépourvus de manche. SETTI (1897) dans sa description originale de *T. brauni* avait donné comme dimensions des crochets: 130 à 140 μ pour les grands (parfois 95 ou 100 μ), et 85 à 90 μ pour les petits (plus rarement 70 à 75 μ); leur nombre était également de 30, disposés en deux couronnes de 15. Les dimensions données par SETTI correspondent sensiblement aux nôtres tandis qu'elles s'écartent notablement de celles qui sont indiquées par von LINSTOW. Il n'est donc pas du tout certain que le cénure décrit par von LINSTOW sous le nom

de « *Cysticercus taeniae brauni* Setti » soit réellement la larve de ce ténia. La situation externe des scolex observée dans cette larve ne nous paraît pas être un caractère suffisant, par lui seul, pour l'identifier au cénure de *T. brauni* trouvé chez *Lemniscomys* car cette disposition particulière peut probablement se rencontrer chez d'autres cénures que ceux de *T. brauni*, et par ailleurs, comme on l'a vu, elle n'est pas constante dans cette espèce.

CYCLE ÉVOLUTIF DE TAENIA BRAUNI

1. *Infestation expérimentale du Chien au moyen de cénures provenant de Lemniscomys striatus.*

Tous les Chiens qui ont servi à ces expériences étaient âgés d'un mois environ. Quelques jours avant l'infestation expérimentale ils avaient reçu de fortes doses de « Kamala » pour les débarrasser de tout parasite intestinal éventuel. Un traitement dirigé contre les ectoparasites avait également été appliqué, et pendant toute la durée de l'expérience les animaux étaient gardés à l'abri de toute contamination accidentelle.

Expérience 1.

50 scolex provenant d'un cénure découvert chez un *Lemniscomys* infesté naturellement, sont donnés à un Chien. Ce cénure comptait environ 150 scolex situés tous à l'intérieur de la vésicule. Sur 10 scolex examinés, un seul présentait des anomalies dans les crochets.

Ce Chien est sacrifié après deux mois et demi et dans la partie postérieure de l'intestin grêle nous trouvons 33 ténias adultes et gravides morphologiquement identiques à *T. brauni*.

Expérience 2.

Les cénures utilisés dans cette expérience provenaient d'un *Lemniscomys* infesté expérimentalement huit mois auparavant au moyen de proglottis de *T. brauni* éliminés spontanément par un Chien.

A l'autopsie de ce Rongeur nous trouvons huit cénures disposés de la façon suivante :

- 1^o Un grand cénure bilobé long de 4 cm et large de 1,5 cm et renfermant environ 200 scolex tous internes, est découvert sous la peau de la région antérieure du thorax;
- 2^o Trois cénures plus petits (1 à 1,5 cm) sont situés sous la peau du dos. Ils sont du type mixte à scolex aussi bien internes qu'externes;

- 3° Un cénure de forme très irrégulière est trouvé dans la région du cou, partiellement enchâssé dans la loge parotidienne. Tous les scolex sont internes;
- 4° Trois cénures sont découverts dans la cavité pleurale, deux de ceux-ci sont partiellement endopulmonaires et fortement lobés avec scolex internes et externes, le troisième est très petit, sphérique et libre dans la cavité pleurale.

Tous ces cénures, à l'exception de deux, montrant des crochets normaux, morphologiquement identiques à ceux de l'adulte correspondant, sauf en ce qui concerne leurs dimensions légèrement plus petites.

Les anomalies relevées dans les deux cénures anormaux portent uniquement sur le manche des crochets, et consistent en un épaississement très marqué de la base du manche du grand crochet et en une ondulation du bord postérieur du manche du petit crochet.

Ces cénures vont nous servir à infester cinq jeunes Chiens. Parmi ceux-ci, quatre reçoivent un nombre variable de scolex normaux et un reçoit 27 scolex anormaux. Tous ces animaux sont infestés le même jour.

Le Chien qui a absorbé les scolex anormaux meurt quatre jours après l'infestation. Dans la première partie du duodénum nous trouvons 17 très jeunes ténias, longs de 1,6 à 2 mm, fixés à la muqueuse par leur rostre, et présentant les mêmes anomalies des crochets que les scolex ayant servi à l'expérience.

Les quatre autres Chiens reçoivent un nombre variable de scolex normaux:

- 1° 40 scolex sont donnés à un Chien qui meurt deux jours après cette infestation. A l'examen de l'intestin nous ne retrouvons que 19 très jeunes ténias bien mobiles, longs de 1,3 à 2 mm, et fixés tous à la muqueuse duodénale à peu de distance du pylore;
- 2° Un deuxième Chien reçoit 10 scolex. Il est sacrifié après 15 jours et dans le duodénum nous trouvons 8 ténias longs de 5 à 8 cm;
- 3° Le troisième Chien reçoit 20 scolex. Sacrifié après trois semaines, il présente dans le duodénum 17 ténias longs de 6 à 12 cm, à ébauche sexuelle bien apparente. Le nombre de proglottis varie entre 50 et 75;
- 4° Le quatrième Chien reçoit également 20 scolex. Il est sacrifié après un mois. Dans l'intestin grêle on trouve, à différents niveaux, 15 ténias longs de 26 à 40 cm. Les plus longs de ceux-ci paraissent sexuellement mûrs mais les derniers segments montrent un utérus encore très peu lobé et les œufs qu'ils renferment sont pour la plupart incomplètement chitinisés, leur embryophore étant encore très transparent et peu coloré. L'examen minutieux du contenu intestinal ne permet pas de découvrir de proglottis libres.

Tous ces ténias sont morphologiquement identiques aux exemplaires de *T. brauni* trouvés chez le Chien et le Chacal infestés dans la nature.

2. *Essais d'infestations de divers Rongeurs au moyen de Taenia brauni.*

Les œufs qui ont servi à ces essais proviennent d'un mélange de plusieurs proglottis trouvés dans les selles de Chiens ou de Chacals. Ces proglottis étaient laissé macérer au préalable pendant quelques jours (3 à 5) dans un peu d'eau ordinaire. Il va sans dire que l'identification exacte de tous les Cestodes présents dans le tube digestif des ces animaux était pratiquée avant toute expérience.

a) *Infestation de la Souris blanche.*

Essai I.

Le 28 novembre 1950 une Souris reçoit dans sa pâtée un mélange d'œufs provenant de plusieurs proglottis découverts dans le rectum d'un Chacal abattu. Ce Chacal présentait dans son intestin grêle une cinquantaine de *T. brauni*.

Le 16 décembre on observe une paralysie de la patte droite en rapport, semble-t-il, avec un gonflement très apparent situé à la base de celle-ci. A l'autopsie de la Souris nous découvrons de nombreuses petites vésicules blanchâtres d'un diamètre de 1 à 3 mm, et disséminées dans tous le corps: sous la peau, dans les muscles et dans les cavités abdominale et pleurale. Les deux poumons sont littéralement farcis de ces petits kystes. Nous n'en avons pas découvert dans la boîte crânienne ni dans les organes abdominaux (foie, rein, rate).

L'examen microscopique de ces petits kystes n'a pas permis d'y découvrir la moindre structure organisée. Leur contenu est formé d'un liquide clair.

Essai II.

Le 28 décembre 1950 nous faisons absorber des œufs d'un *T. brauni* de Chien à trois Souris.

Une de ces souris meurt le 29 janvier 1951 sans montrer de kystes.

La deuxième meurt le 12 février. Elle présente dans la cavité pleurale un petit kyste de 0,5 cm. de diamètre montrant sur sa paroi interne 6 petites protubérances ressemblant à des scolex. A l'examen microscopique cependant ces petites formations ne présentent pas de trace de ventouses ni de crochets.

La troisième Souris est sacrifiée le 8 juin 1951. Sous la peau du flanc nous trouvons un cénure renfermant environ 60 scolex internes. La plupart de ces scolex paraissent tout à fait normaux sauf que les crochets présentent des dimensions légèrement plus petites que ceux du ténia adulte correspondant.

Essai III.

Deux Souris reçoivent des œufs d'un *Taenia brauni* de Chacal, le 5 mai 1951.

Une Souris meurt le 14 mai. L'écrasement des poumons entre lame et lamelle fait découvrir un grand nombre de petites formations réfringentes mesurant entre 50 et 150 μ et présentant des mouvements amiboïdes très lents. Tous les autres organes paraissent normaux et il n'y a pas trace de kystes sous la peau ni dans les muscles.

La deuxième Souris meurt le 18 mai. Encore une fois nous trouvons les poumons farcis de petites formations réfringentes, plus grandes que dans le cas précédent et visibles à la loupe.

Essai IV.

Le 8 mai nous infestons une Souris en lui donnant des œufs d'un ténia de Chien. Sacrifiée le 11 décembre de la même année nous trouvons dans la cavité pleurale un cénure polylobé à 5 branches allongées. Les scolex très nombreux sont aussi bien internes qu'externes. La vésicule renferme très peu de liquide. Tous les scolex examinés (une dizaine) montraient des anomalies des crochets (déformations, fragmentations, couronnes incomplètes, etc.).

Essai V.

Le 10 mai 1951 nous infestons une Souris avec des œufs provenant du ténia déjà utilisé dans l'expérience précédente.

Elle meurt le 27 juillet 1951. A l'examen externe le corps est tout à fait boursoufflé par les nombreuses tumeurs qui font saillie sous la peau. A l'autopsie on trouve 29 cénures répartis dans tout le corps. Le plus grand de ceux-ci a un diamètre de 2 cm.

La plupart de ces cénures sont du type mixte, présentant à la fois des scolex internes et des scolex externes.

Dans la plupart de ces cénures les crochets ont des dimensions normales: 144 μ de long pour les grands (base 86 μ) et 112 μ de long pour les petits (base 65 μ). Ces crochets sont bien formés et paraissent normaux mais certains ne présentent cependant pas exactement la même forme que ceux du ténia adulte avec lequel fut réalisé l'expérience: le manche du grand crochet notamment est uniformément élargi mais ne présente pas de renflement globuleux au niveau de sa base d'implantation comme c'est le cas dans la forme typique de *T. brauni*. De plus la légère incurvation vers l'arrière que présente le manche du petit crochet chez *T. brauni* et qui est visible également mais à un moindre degré sur le grand crochet, n'existe pas ici. Tous les intermédiaires s'observent cependant entre ces derniers et les crochets normaux (fig. 2).

Essai VI.

Le 5 octobre 1951 une Souris reçoit des œufs d'un *T. brauni* de Chien. Sacrifiée le 11 décembre 1951 nous découvrons dans les muscles de la cuisse gauche un petit cénure contenant 35 scolex internes tous anormaux.

b) *Infestation de Rats blancs.*

Chez trois Rats blancs d'élevage infestés de la même manière que les Souris et à des reprises différentes, nous avons obtenu chez deux de ceux-ci sacrifiés 6 mois après l'infestation, de volumineux abcès aseptiques intrapulmonaires. Ces volumineuses poches purulentes qui remplissaient la plus grande partie des poumons contenaient un pus visqueux jaunâtre dans lequel nous n'avons pas trouvé trace de crochets. Le troisième Rat est resté négatif.

c) *Infestation de Cobayes et de Lapins.*

Nous n'avons jamais pu obtenir la formation de cénures chez ces animaux. Signalons cependant que plusieurs de ces Cobayes nourris avec des fragments de proglottis de *T. brauni* sont morts dans les 15 jours qui ont suivis l'infestation.

d) *Infestation de Lemniscomys striatus.*

Nos essais ont porté sur 7 jeunes *Lemniscomys* capturés et infestés de la même façon que les Souris blanches.

Tous ces *Lemniscomys* sacrifiés après 3 mois ou plus ont montré des cénures souvent en grand nombre (de 8 à 39 par animal). Un de ces rongeurs est encore en vie actuellement, c'est-à-dire 11 mois après le moment de l'infestation. Tout son corps est boursoufflé par les nombreuses et volumineuses tumeurs qui soulèvent la peau, surtout au niveau du dos et des flancs, et qui correspondent très probablement à des cénures.

La plupart des cénures obtenus chez ces Rongeurs sauvages étaient normaux au point de vue des crochets. Certains montraient cependant des crochets légèrement plus petits que ceux des cénures solitaires trouvés dans la nature; grand crochets: 124 à 135 μ de long (base 70-80 μ), petits crochets: 99 à 102 μ de longs (base 54 à 60 μ). Leur nombre varie entre 28 à 32 (2 + 14 à 2 + 16). Ajoutons que la plupart de ces cénures présentaient des scolex internes.

MONSTRUOSITÉS CHEZ T. BRAUNI

Nous avons signalé les fréquentes anomalies ou malformations des crochets pouvant atteindre un ou plusieurs scolex dans un cénure par ailleurs normal, ou au contraire s'étendre à tous les scolex d'un cénure.

Nous avons également rencontré des scolex présentant 5 et même 6 ventouses. Plus rarement nous avons observé le dédoublement des organes sexuels dans un ou plusieurs anneaux d'un même ténia. Enfin, nous avons récolté une fois un ténia trièdre chez un Chacal qui possédait également dans son intestin une cinquantaine d'autres exemplaires parfaitement normaux.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

1. *Taenia brauni* Setti 1897 est très répandu chez le Chien et le Chacal (*Thos adustus*) dans la région de l'Ituri (Congo belge) où il ne semble parasiter que les Canidés.

2. La larve du type « Cénure » a été trouvée chez un Rongeur sauvage à mœurs subdomestiques, *Lemniscomys striatus*, qui est parasité naturellement dans une proportion de 1,5% environ. Le cénure est généralement solitaire et est situé sous la peau ou dans la cavité pleurale. Dans ce dernier cas il peut être partiellement endopulmonaire.

3. Une description de l'adulte de *T. brauni* et de sa larve est donnée.

4. Il ne paraît pas certain que la larve décrite par VON LINSTOW (1902) sous le nom de « *Cysticercus Taeniae Brauni Setti* » appartienne réellement à cette espèce. La situation externe des scolex est un caractère inconstant dans la cénure de *T. brauni* et par ailleurs la dimension et la forme des petits crochets telles qu'elles sont indiquées ou figurées par VON LINSTOW ne cadrent pas du tout avec celles qu'on observe normalement chez *T. brauni*.

5. Le cycle évolutif complet de *T. brauni* a pu être réalisé expérimentalement. Le *Lemniscomys* et la Souris blanche ont pu être infestés dans une très forte proportion. Le Cobaye, le Lapin et le Rat blanc semblent réfractaire à l'infestation.

Le Chien a pu être infesté en partant de cénures trouvés dans la nature ou de cénures provoqués expérimentalement chez le *Lemniscomys*. La plupart des Vers semblent atteindre leur taille définitive après un mois.

6. Indépendamment des graves anomalies de nombre ou de forme atteignant seulement quelques crochets dans un scolex ou tout le cénure, et qui sont loin d'être rares dans les larves de *T. brauni*, on peut observer parfois des variations moins importantes portant uniquement sur la forme et les dimensions des crochets et intéressant tous les scolex d'un cénure. La partie des crochets qui paraît la plus sujette à ces variations est le manche. C'est ainsi que nous avons pu observer chez une Souris blanche infestée avec des œufs d'un *T. brauni* provenant d'un Chien, à côté de cénures parfaitement normaux, d'autres cénures dont tous les grands crochets présentaient un manche uniformément élargi. Ces cénures légèrement anormaux (?) présentent de grandes analogies avec le cénure humain trouvé au Congo belge par TARAMELLI et DUBOIS (1931) et attribué par BAYLIS (1932) à une espèce encore inédite.

BIBLIOGRAPHIE

1925. BAER, J. G. *Contributions to the Helminth-Fauna of South Africa*. Thèse présentée à la Faculté des Sciences de l'Université de Neuchâtel. Prétoria. 79 pp.
1932. BAYLIS, H. A. *On a Coenurus from Man*. Trans. Royal Soc. Trop. Med. and Hyg., XXV, 275-280.
1915. RAILLIET, A. et HENRY, A. *Sur un cénure de la Gerbille à pieds velus*. Bull. Soc. Path. Exot., VIII, 173-177.
1897. SETTI, E. *Nuovi Elminti dell'Eritrea*. Atti Soc. Ligust. Sci. Nat. Geogr. Genova, VIII, 15-19.
1899. — *Una nuova Tenia nel cane (Taenia brachysoma n. sp.)*. Ibid., X, 11-20.
1931. TARAMELLI, N. et DUBOIS, A. *Un cas de Coenurose chez l'Homme*. Ann. Soc. belge Méd. trop., XI, fasc. 2; 4 pp.
1902. VON LINSTOW, O. *Eine neue Cysticercus-Form, Cysticercus taeniae Brauni Setti*. Centralbl. Bakt., Abt. 1, Orig., XXXII, 882-886.
-

STATION BIOLOGIQUE DE SÈTE

Directeur: Professeur Paul Mathias

INSTITUT DE ZOOLOGIE, UNIVERSITÉ DE NEUCHÂTEL

Directeur: Professeur Jean-G. Baer

Une nouvelle *Cercaire* du plancton marin
de Sète,
Cercaria mathiasi n. sp.

par

Georges DUBOIS, Jean G. BAER et Louis EUZET

Avec 5 figures dans le texte.

Au cours d'un séjour de l'Institut de Zoologie de l'Université de Neuchâtel à la Station biologique de Sète, nous avons découvert dans le plancton marin des Eaux-Blanches¹ une cercaire nouvelle dont nous donnons ci-dessous la description. Cette larve avait déjà été observée à plusieurs reprises et dans le même étang par l'un de nous (L.E.), ainsi qu'en témoigne le graphique de répartition annuelle dans le plancton (Cf. tableau de température de l'eau, p. 509).

DIAGNOSE. — Cercaire à queue fourchue, recourbée en forme de pipe, dont le corps inerme, ovoïde à piriforme ou irrégulièrement calibré, légèrement replié et concave ventralement, de couleur gris noirâtre, s'insère à angle droit ou plus ou moins aigu dans une expansion cupuliforme du tronc caudal subcylindrique et très musculéux (faisceaux longitudinaux), que prolongent deux fourchons extensibles, sans repli natatoire, dont l'un (beaucoup plus que l'autre) est typiquement coloré en orange dans sa moitié proximale par un pigment qu'on peut retrouver à l'état dispersé jusque dans le corps.

¹ En face de la Station biologique de Sète, dans la partie initiale de l'étang des Eaux-Blanches, qui est directement reliée à la mer par un large canal et qui subit, de ce fait, le flux et le reflux.

Extrémité céphalique rétractile, portant une collerette dorso-latérale à treize lobes, en arrière de laquelle on distingue des plis collaires, transversaux et marginaux¹. Ventouse buccale suivie d'un pharynx très développé et cylindrique, souvent déjeté obliquement, avec œsophage court et cæca atteignant à peu près l'extré-

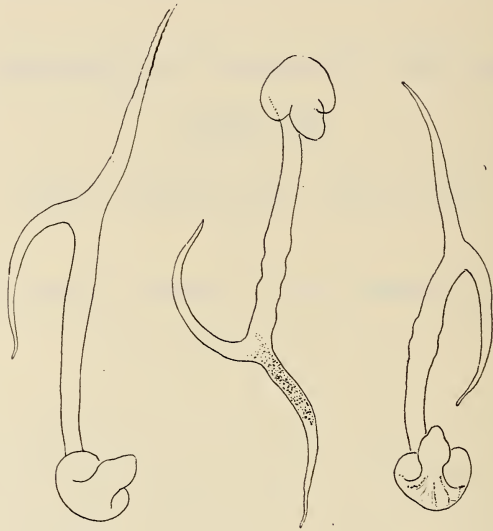


FIG. 1.

Cercaria mathiasi n. sp.
Morphologie.

mité postérieure du corps. Ventouse ventrale très grande, située à mi-longueur ou aux trois cinquièmes de ce dernier, à ouverture inerte et ourlée.

Système excréteur comprenant une grande vésicule en forme d'Y, remplie de gouttes réfringentes, et dans laquelle se déverse, de chaque côté, le tronc principal formé par la jonction des canaux collecteurs côté, le tronc principal formé par la jonction des canaux collecteurs antérieur et postérieur, qui reçoivent l'un et l'autre les canalicules de deux groupes binaires de protonéphridies (fig. 3) — l'ensemble étant représentable par la formule:

$$2[(2 + 2) + (2 + 2)] = 16 \text{ flammes vibratiles } ^2.$$

¹ Nous n'avons pas examiné suffisamment ces plis pour pouvoir les représenter dans nos dessins.

² Ce système excréteur est semblable en tout point à celui que S.H. HOPKINS (1940) a décrit pour de jeunes adultes de *Tergestia pectinata* (Linton, 1905).

Aucune protonéphridie n'a été repérée dans la queue.

Le long des fourchons se trouvent, à intervalles assez réguliers, des cellules rameuses, à gros noyau, dont le corps cytoplasmique mesure 7 à 8 μ de diamètre (fig. 5).

	Longueur ou dimension antéro-postérieure	Largeur, diamètre ou dimension transversale
	μ	μ
Corps	250-500	140-175
Expansion cupuliforme . . .	275	250-375
Tronc caudal	650-875	75-150
Fourchons	600-1000	75
Ventouse buccale	65-85	65-85
Pharynx	65-100	25-40
Ventouse ventrale	67-125	85-150

DISCUSSION. — Par sa collerette céphalique à treize lobes, ses plis collaires marginaux, son pharynx cylindrique très développé et son système excréteur, cette cercaire appartient au cycle vital du genre *Tergestia* Stossich, 1899 (syn. *Theledera* Linton, 1910), avec trois autres formes larvaires, également à queue fourchue et planctoniques, à savoir :

1° *Cercaria dichotoma* La Valette, 1855, nec Pelseneer, 1907 et Lebour, 1908 [pêchée par J. MÜLLER près de Nice et qu'ODHNER (1911 a, p. 113) attribuait à *Tergestia laticollis* (Rudolphi) ¹];

2° *Cercaria kenti* Dollfus, 1927 [signalée par KENT (1871, p. 267 et 270, pl. XIV, fig. 5-7) sous les noms de « larval condition of an Acanthocephaloid scolecid » et « larva of Echinorhynchus ? », dans l'intention de la décrire ultérieurement], dont l'appellation spécifique, proposée par DOLLFUS, doit être considérée comme un *nomen nudum* (*vide infra*);

3° *Cercaria Tergestia haswelli* Dollfus, 1927 [décrite sans nom par HASWELL (1903, p. 497-511, pl. XIX, fig. 1-15, et pl. XX,

¹ *T. laticollis* a été signalée jusqu'ici chez *Caranx trachurus* L. dans la Méditerranée et l'Adriatique. Ce Poisson est abondant dans la mer, au large de Sète, mais ne pénètre apparemment pas dans les étangs. Par conséquent, il est fort probable que la cercaire que nous décrivons appartienne au cycle évolutif d'une autre espèce du genre *Tergestia*. Des recherches sont actuellement en cours, afin de vérifier cette hypothèse et de découvrir le Mollusque hôte intermédiaire.

fig. 16-31) et attribuée par lui à un Echinostome, tandis qu'ODHNER (1911 *b*, p. 529) l'identifie comme larve de *Tergestia*].

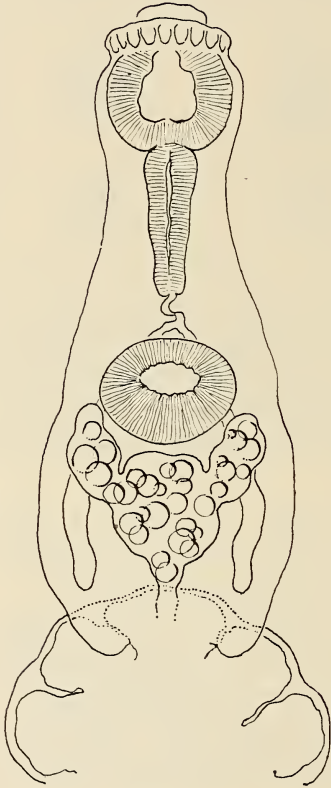


FIG. 2.
Cercaria mathiasi n. sp.
Corps et expansion cupuliforme.

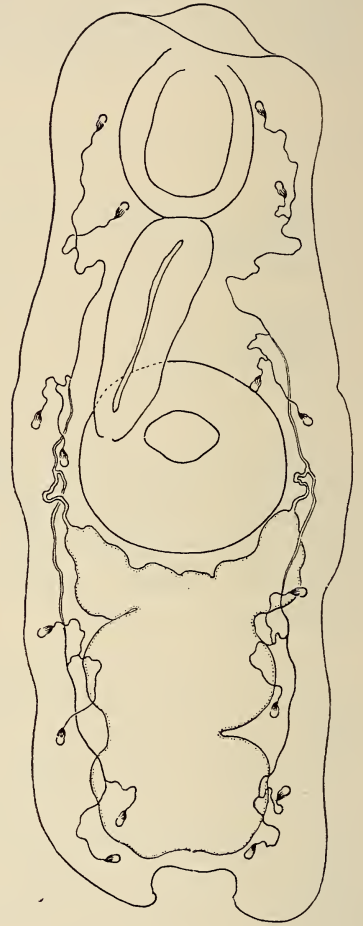


FIG. 3.
Cercaria mathiasi n. sp.
Système excréteur.

Pour aucune de ces trois formes, il n'est fait mention de pigment orangé dans l'un des fourchons.

Cercaria dichotoma La Val. n'est connue que par une figure. La partie proximale du tronc caudal ne présente pas de dilatation cupuliforme.

Cercaria kenti Dollf. n'est également connue que par la plus grande des trois figures illustrant le travail de KENT. La notule publiée par DOLLFUS ne nous apprend rien de plus, en redécrivant ce médiocre document graphique, sinon qu'elle rapporte ou apparente cette forme larvaire au genre *Tergestia* Stoss. Vu la parenté évidente de notre cercaire avec celle de KENT, nous réfutons les hypothèses émises par DOLLFUS sur la prétendue capacité de retrait du corps dans l'expansion cupuliforme du tronc caudal



FIG. 4.

Cercaria mathiasi n. sp.
Extrémité céphalique avec collerette dorso-latérale (vue dorsale).

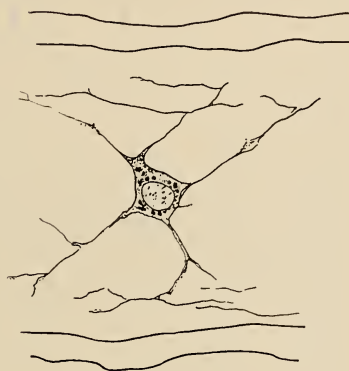
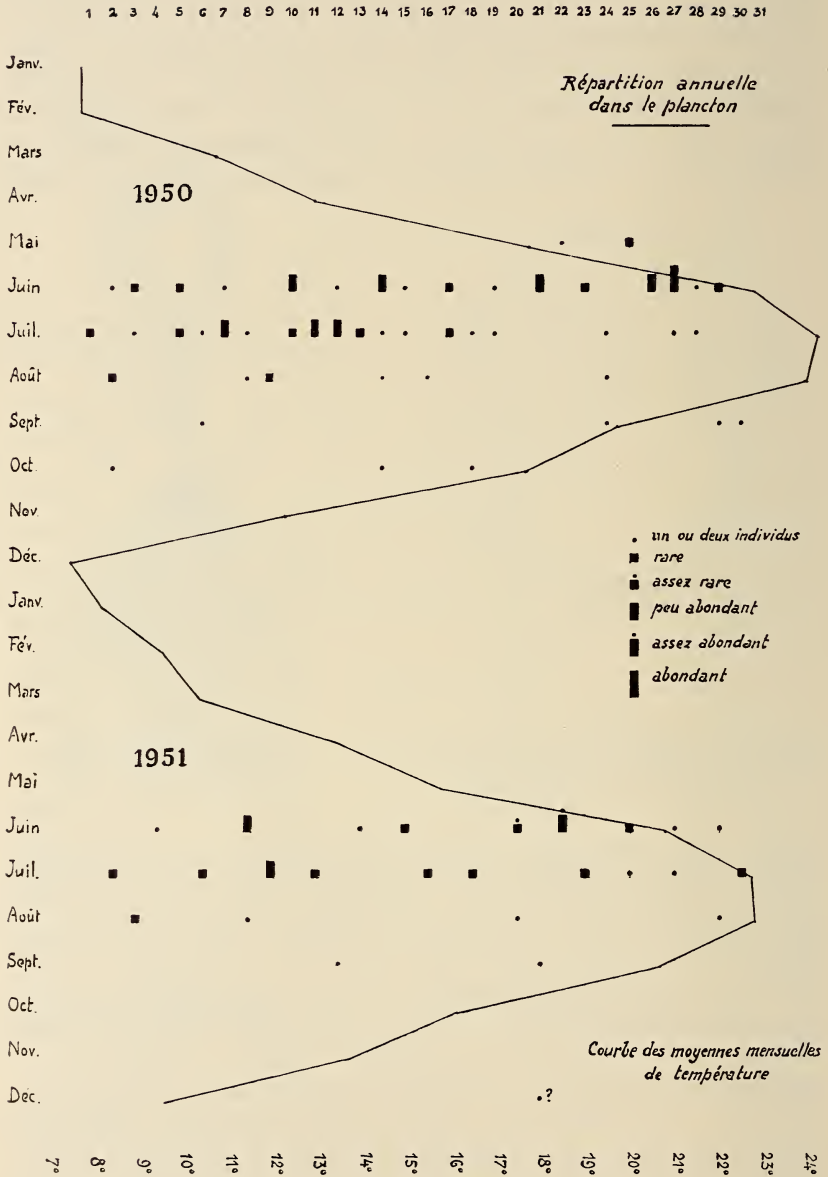


FIG. 5.

Cercaria mathiasi n. sp.
Une cellule rameuse d'un fourchon.

(celle-ci étant dépourvue d'une cavité propre) et sur l'existence d'une membrane ondulée qui s'étendrait jusque sur les fourchons (les contractions des faisceaux musculaires longitudinaux de la queue faisant souvent apparaître sur les côtés de celle-ci des plis cuticulaires qui peuvent simuler une telle membrane). Le corps de *Cercaria kenti* est aussi long ou même plus long que le tronc caudal, et le diamètre de la ventouse ventrale n'atteint que le dixième de sa longueur; la vésicule excrétrice est en forme de V; la queue est entièrement incolore. Ces caractères distinguent *Cercaria kenti* de la larve à fourchon orangé que nous avons observée à Sète et qui ressemble plutôt à *Cercaria haswelli* Dollf. par son pharynx très développé, sa vésicule en Y (à hampe large et branches



courtes) et la topographie des canaux excréteurs. Mais cette dernière larve atteint une longueur totale de 4 mm. et provient des côtes de la Nouvelle-Zélande.

Nous considérons donc la cercaire trouvée dans les Eaux-Blanches de Sète comme une forme distincte et la dédions, sous le nom de *Cercaria mathiasi* n. sp., au professeur Paul MATHIAS qui nous fit un accueil si obligeant à la Station biologique.

Température de l'eau (couche superficielle).

	1950				1951			
	1-10	11-20	21-31	Moy.	1-10	11-20	21-31	Moy.
Janvier	9,83	8,88	4,71	7,81	6,20	9,50	9,20	8,30
Février	6,33	8,50	8,50	7,77	9,25	10,00	9,50	9,58
Mars	8,76	11,50	12,30	10,85	8,50	11,25	11,50	10,42
Avril	12,42	13,12	13,43	12,99	12,25	12,80	15,25	13,43
Mai	15,77	18,46	19,00	17,74	15,33	14,33	17,40	15,69
Juin	21,55	23,75	23,12	22,81	19,00	21,80	21,75	20,85
Juillet	24,00	23,62	25,00	24,21	22,75	23,00	22,50	22,75
Août	24,80	23,42	23,62	23,95	23,00	23,30	22,12	22,81
Septembre	21,87	19,88	17,33	19,69	21,75	20,75	19,50	20,66
Octobre	18,12	18,88	15,90	17,63	18,80	15,75	13,90	16,15
Novembre	12,50	12,50	12,00	12,33	15,00	14,75	11,50	13,75
Décembre	8,75	8,00	6,00	7,58	10,00	9,00	10,00	9,66

BIBLIOGRAPHIE

1927. DOLLFUS, R. Ph. *Notules sur des cercaires atlantiques. I. Sur une larve planctonique figurée par Saville Kent.* Bull. Soc. zool. de France, t. LII, p. 111-114; 1 fig.

1903. HASWELL, W. A. *On two remarkable sporocysts occurring in Mytilus latus, on the coast of New Zealand.* Proc. Linn. Soc. New South Wales, part 4 (1902), p. 497-515; pl. XIX et XX (36 fig.).

1940. HOPKINS, S.H. *The excretory systems of Tergestia Stossich 1899 and Cornucopula adunca (Linton 1905) (Trematoda).* Trans. Amer. micr. Soc., vol. LIX, p. 281-284; 4 fig.

1871. KENT, W. S. *Notes on Appendicularia and the Larval Condition of an Acanthocephaloid Scolecid from the Coast of Portugal*. Quart. Journ. micr. Sci., vol. XI (n. s.), p. 267-270; pl. XIV. (7 fig.).
- 1911a. ODHNER, T. *Zum natürlichen System der digenen Trematoden. III. (Ein weiterer Fall von sekundärem Anus.)* Zool. Anz., Bd. XXXVIII, p. 97-117; 8 fig.
- 1911b. — *Zum natürlichen System der digenen Trematoden. IV.* Id., p. 513-531; 2 fig.
1855. DE LA VALETTE SAINT-GEORGE, A. *Symbolae ad trematodum evolutionis historiam.* Diss. inaug. Berlin, 38 p.; 2 pl.
-

La dentition lactéale d'*Ursus spelaeus*

par

F.-Ed. KOPY

Bâle.

Avec 17 figures dans le texte.

Il existe encore beaucoup d'obscurités et d'erreurs au sujet de la dentition de lait des Ursidés. Les premiers stades en sont particulièrement difficiles à observer et le matériel n'est pas abondant. Quand il s'agit d'une espèce éteinte, comme l'Ours des cavernes, les difficultés sont encore plus accentuées. Si l'ostéologie de l'Ours spéléen est assez bien connue, grâce à l'abondance des pièces récoltées, les mâchoires de très jeunes animaux sont extrêmement rares et ne portent en général plus de dents ou seulement la dent jugale postérieure. La fragilité du matériel explique déjà sa rareté. En outre, les germes des dents de seconde dentition sont tellement volumineux qu'ils remplissent presque complètement les mâchoires, qui ne résistent pas aux nombreux traumatismes naturels auxquels sont exposés les os dans les cavernes. Aussi n'a-t-on jamais publié, jusqu'à présent, des mâchoires, inférieure ou supérieure, portant toutes les dents de lait. Les dents qu'on peut recueillir par lévigation d'échantillons de terre sont en général trop endommagées pour pouvoir être utilisées.

Il nous a fallu de nombreuses années pour pouvoir entrer en possession de tous les éléments de la dentition lactéale de l'Ourson spéléen, bien que, dès nos premières recherches dans les cavernes, le maître bâlois H.-G. STEHLIN nous avait encouragé à porter toute notre attention à la récolte du rare et précieux matériel¹.

¹ C'est pour nous un agréable devoir de remercier ici les personnes suivantes pour leur aide active: MM. S. SCHAUB, D^r ès sc., E. GERBER, D^r ès sc., St. BRÖCKELMANN, E. FRITZ et F. SUTTER (prêt de matériel), D^r méd. M. JEANNERET et A. PERRONNE, D^r ès sc. (photographies), F. MARGAINE, naturaliste (dessins).

TERMINOLOGIE.

Dans ce qui suit nous prenons *d e n t u r e* dans le sens anatomique et *d e n t i t i o n* surtout dans le sens ontogénique. Synonymie: dentition de lait, lactéale, déciduale, temporaire. Nous désignons les dents lactéales par des lettres minuscules: *id* pour les incisives¹, *cd* pour les canines et *d* pour les dents jugales. Nous numérotons ces dernières *d1*, *d2*, *d3* en allant de l'arrière à l'avant dans le sens disto-mésial, en partant ainsi de la postérieure qui est la principale. Schéma:

$$\underline{id1, id2, id3, cd, d3, d2, d1 \text{ sup.}}$$

$$id1, id2, id3, cd, d3, d2, d1 \text{ inf.}$$

soit 28 dents. Rappelons la formule de la seconde dentition d'*U. spelaeus*; en désignant les éléments par des majuscules:

$$\underline{I1, I2, I3, C, PM, M1, M2 \text{ sup.}}$$

$$I1, I2, I3, C, PM, M1, M2, M3 \text{ inf.}$$

soit 30 dents.

A la denture lactéale nous nommerons *j u g a l e s* les dents situées derrière la canine. Certains auteurs les appellent pré-molaires, d'autres molaires. On sait que chez l'homme, qui ne possède à chaque maxillaire que deux éléments jugaux, une théorie veut que l'antérieur soit une prémolaire et le postérieur une molaire.

Le côté *m é s i a l* sera toujours celui qui est le plus proche du plan médian² et *d i s t a l* le côté le plus éloigné, suivant la nomenclature admise généralement.

On sait que chez l'Ours spéléen on ne rencontre qu'une seule PM à chaque maxillaire, sauf de très rares exceptions. Quand il y a encore une seconde PM elle se trouve en général directement derrière la canine à la mandibule et devant l'autre PM à la mâchoire supérieure. L'*U. deningeri* von Reich, n'a pas non plus de PM autre que la postérieure au maxillaire inférieur, mais au supérieur il en a deux ou trois. Cet Ursidé est considéré comme l'ancêtre de l'Ours des cavernes.

¹ Certains auteurs écrivent *id*, d'autres *di*. Nous pensons que la première graphie est la meilleure: *id* signifiant bien *incisivus deciduus*, alors que *di* pourrait être interprété comme *dens incisivus*.

² Ou plus exactement du point interincisif.

Chez tous les autres Ursidés les jugales temporaires cèdent la place à 3-4 PM. Topographiquement la d1 est remplacée par la PM postérieure. Cependant, tant en haut qu'en bas, la d1 présente le type de la première molaire (antérieure) qui est en bas, comme on sait, aussi la carnassière.

Chez les carnivores et autres mammifères, alors que la dent de lait est encore en place, on voit se faire, toujours du côté lingual, respectivement palatinal pour les dents du haut, une petite perforation de la mâchoire à côté de chaque dent. Nous appellerons cette première ébauche de l'alvéole de la dent le *préalvéole*. Chose curieuse, même dans l'ontogénie humaine, cette ébauche n'a pas encore reçu de nom. L'alvéole de la dent définitive s'agrandit donc toujours du côté labial, en englobant le réalvéole.

Par *éruption* ou *éclosion* de la dent nous entendons naturellement le moment où la couronne sort de l'alvéole osseux, sans tenir compte de la gencive.

La *longueur* pour les dents jugales, la *largeur* pour les dents antérieures sera la plus forte dimension de la couronne mesurée dans le sens mésio-distal. L'*épaisseur* sera la plus grande dimension labio-linguale en bas, ou labio-palatinal en haut.

Nous nommons *cuspidés* les pointes correspondant au schéma classique: protocône en haut, protoconide en bas, etc. Les *denticules* seront des pointes plus petites mais encore bien reconnaissables et les *tubercules* des formations plutôt arrondies moins importantes.

TRAVAUX D'AUTEURS PRÉCÉDENTS SUR LA DENTITION LACTÉALE DES URSIDÉS

Quelques auteurs ont déjà cherché à étudier la dentition de lait de l'Ours des cavernes, malgré la rareté de bons documents ostéologiques et odontologiques. SCHLOSSER (1909) s'est déjà donné beaucoup de peine à débrouiller le problème, mais ses vues devaient forcément rester hypothétiques, car il ne connaissait que les canines et les dents jugales postérieures. Il donne de bonnes reproductions de ces éléments, s'efforce de reconnaître, avec plus ou moins de succès, les dents jugales à leurs alvéoles, en admettant la présence de trois molaires, qu'il numérote d'avant en arrière d1, d3

et d4 et supposant ainsi, tout à fait arbitrairement, qu'une deuxième dent jugale, depuis l'avant, doit faire défaut.

Il décrit comme suit la dernière dent jugale de la mandibule, pour nous d1 : « Der untere D4 hat wenig Ähnlichkeit mit M1, denn sowohl sein Vorderzacken-Paraconid, als auch der Hauptzacken-Protoconid und Innenzacken-Metaconid sind relativ höher und spitzer, der Talon ist hingegen verhältnissmässig viel kürzer als am M1... an dem dreihöckerigen Talon ist auch im Gegensatz zum M1 der vordere Innenhöcker erheblich kräftiger als der hintere. Wesentlich geringer sind jedoch die Unterschiede zwischen dem oberen D4 und dem oberen M1. Sie äussern sich eigentlich nur in dem Fehlen eines Basalbandes und der relativen Kleinheit der Innenhöcker, von denen auch meist nur zwei statt der drei des M1 vorhanden sind. » Nous verrons plus bas que les définitions des dents jugales postérieures par SCHLOSSER ne sont pas très exactes.

SCHLOSSER émet pour finir quelques considérations peu claires en disant que dans la dentition lactéale des éléments sont encore conservés (expression peu heureuse) qui sont encore présents dans la seconde dentition d'*U. deningeri*, tout au moins à la mâchoire supérieure sous forme de prémolaires antérieures, alors que l'élément jugal antérieur de la mandibule n'a plus d'équivalent (sous forme de prémolaires) chez les adultes *Deningeri* et *Spelaeus*.

KORMOS (1916) a recueilli en Hongrie, à l'abri de Pilisszanto, deux mandibules d'Ourson plus ou moins endommagées et édentées, dont il étudie les alvéoles et conclut que l'Ours des cavernes devait avoir quatre molaires de lait : « Diese Feststellung ist auch in phylogenetischer Hinsicht sehr wichtig, denn es geht daraus hervor, dass im Milchgebisse des Höhlenbären noch vier altertümliche Prämolaren vorhanden sind, während im ständigen Gebisse in der Regel nur der vierte Prämolare erhalten bleibt. » Si cet auteur a pu admettre la présence de quatre éléments jugaux, c'est parce qu'il a pris pour l'alvéole de la dent lactéale antérieure ce qui est en réalité le préalvéole de la canine permanente. Il attribue aussi à tort trois racines à la dent jugale postérieure, prenant le préalvéole de la première molaire permanente pour un troisième trou de racine lactéale. De la présence d'une soi-disant quatrième dent jugale de lait il tire des conclusions qui tombent donc d'elles-mêmes, et que nous laisserons de côté. Il donne aussi un dessin d'une des man-

dibules décrites et une esquisse agrandie, très utilisable, d'une troisième incisive lactéale.

POHLE (1923) est le seul zoologiste, à notre connaissance, qui se soit intéressé à la dentition de lait des Ursidés. Il établit d'abord qu'on connaît peu de choses sur cette question, que les données sont fragmentaires, en partie fausses même et que le plus souvent on ignore l'âge des pièces. Il étudie des mâchoires d'ours bruns et blancs et d'hybrides entre ces deux espèces, mais s'intéresse surtout aux alvéoles et ne donne que peu de renseignements sur la morphologie des dents lactéales. Il reproduit schématiquement sept maxillaires supérieurs et autant de mandibules. Le stade le plus précoce est celui d'un Ourson de 3 mois et le plus avancé est représenté par une mandibule de 16 mois, qui n'a plus que les canines comme éléments lactéaux.

Les descriptions de POHLE ne s'appliquent que partiellement à l'Ours des cavernes, car chez les Ursidés étudiés la présence de germes de prémolaires de seconde dentition complique beaucoup les choses. D'après lui, les dents lactéales tombent aux dates suivantes: les premières incisives à 5 mois, les deuxièmes à 9 mois, les troisièmes du bas à 13 mois, celles du haut à 15 mois, les canines à 19 mois environ, la d3 inférieure à 9 mois, la supérieure de 16 mois à 4 ans («sogar noch länger»), la d2 supérieure à 10 mois, l'inférieure à 13 mois, la d1 supérieure à 6 mois, l'inférieure à 10 mois.

Comme on voit, l'auteur admet que la dent jugale antérieure d3, tombe seulement à 9 mois en bas, et de 15 mois à 4 ans en haut. Nous verrons plus loin que chez *U. spelaeus* cette dent est une des premières à tomber. Il en est de même d'ailleurs chez l'Ours brun; comme nous l'avons vérifié, et POHLE a dû faire, pour admettre cette persistance anormale, une confusion avec une prémolaire de la seconde dentition¹.

POHLE donne aussi les chiffres suivants pour l'éclosion des dents permanentes: les premières incisives à 9 mois, les deuxièmes à 9 mois, les troisièmes à 14 mois environ, les canines entre 16 et

¹ Ce n'est qu'exceptionnellement que chez *Arctos* la d3 soit la dernière dent jugale à tomber. Toutefois nous l'avons vu persister au maxillaire supérieur d'un Ourson de 15 mois, provenant de la Fosse aux Ours de Berne, en compagnie des trois PM définitives. Elle était située entre la PM antérieure et la suivante. A la mandibule, qui n'avait pourtant développé que deux PM, il n'y avait plus aucune trace d'alvéole de jugale de lait (pièce n° 6541 du Musée de Bâle).

24 mois, les dents prémolaires antérieures à 4 mois en bas et à 5 mois en haut, les suivantes à 13 mois et les postérieures à 6 mois en haut et à 13 mois en bas, les molaires antérieures à 5 mois, la deuxième molaire inférieure entre 6 et 13 mois, la deuxième supérieure à 15 mois et la troisième molaire inférieure à 15 mois environ.

Il conclut: « Interessant ist die Tatsache, dass hier auch die Milchzähne, die keine Nachfolger haben, viel länger stehen bleiben als ihre Nachbarn, ein neuer Beweis für den Zusammenhang von Milchzahnausfall und Aufsteigen der bleibenden Zähne... » Nous doutons que cette constatation s'applique à l'Ours brun. Elle ne se vérifie pas, en tout cas, chez l'Ours des cavernes, tout au contraire.

EHRENBERG s'est occupé dans plusieurs communications de la dentition de lait de l'Ours des cavernes. Il résume ses vues, en les modifiant un peu, dans un chapitre de la monographie sur la Drachenhöhle de Mixnitz (1931). Il étudie minutieusement un certain nombre de mâchoires d'Oursons, malheureusement dépourvues de leurs dents. Un petit préalvéole situé à côté de *cd*, un peu lingualement, que SCHLOSSER attribuait à la troisième incisive de lait et KORMOS à une jugale lactéale, est reconnu justement par EHRENBERG comme étant la première perforation de la canine adulte. Il constate que, sur 25 mandibules examinées, la dent jugale intermédiaire (*d2*) devait avoir dans quatre cas deux racines. Il donne des photographies d'une canine, de la jugale postérieure inférieure, et aussi de la troisième incisive inférieure avec un point d'interrogation inutile. Il décrit aussi le remplacement de la première dentition par la seconde et attire l'attention sur deux phénomènes assez curieux, qui semblent produits par le manque de place et concernent les rapports de la canine de seconde dentition avec l'incisive latérale de la mandibule et la position initiale de la troisième molaire inférieure (*M3 inf.*). Cette dernière, dans sa première apparition, occupe une position oblique, la surface occlusale n'étant pas dirigée franchement en haut, mais plus ou moins contre la langue. Quant à la canine définitive, elle n'apparaît pas d'abord à côté de l'incisive latérale, mais derrière elle, et c'est seulement dans son développement ultérieur qu'elle vient se placer à son côté distal.

Avec moins d'évidence, EHRENBERG attribue aussi au manque de place l'implantation souvent de biais de la prémolaire antérieure définitive, bien qu'entre cette dent et la canine il y ait une place

suffisante libre. Mais le manque de place peut sans doute être la cause de la position en coulisses des incisives. L'auteur rapproche ces phénomènes de l'agrandissement des molaires chez les proboscidiens et du raccourcissement de la gueule chez les bouledogues et pense que, dans la phylogénie, c'est d'abord l'agrandissement des molaires, au détriment des prémolaires, qui a commencé à se manifester.

EHRENBERG ayant traité le problème du remplacement des dents de façon très approfondie, nous nous bornerons à une esquisse de la question. Nous nous étendrons d'autant plus longuement sur la morphologie des dents lactéales, surtout de celles qui étaient jusqu'à présent inconnues ou peu connues (id1, id2, id3, d2, d3).

Dans son ouvrage sur Cotencher, STEHLIN (1933) a aussi étudié la dentition de lait, pour autant que le matériel le permettait: une douzaine de mandibules de jeunes sujets, très fragmentaires, sans dents, et un certain nombre de dents isolées. Il réfute l'opinion de KORMOS, qui admettait quatre dents jugales et n'est pas d'accord avec la manière de numéroter de SCHLOSSER, qui procède d'avant en arrière pour les dents jugales: d1, d3 et d4: « Tous les carnassiers connus — y compris les ours actuels — n'ont au maximum que trois molaires de lait qui cèdent leur place aux trois prémolaires postérieures. Comme chez les Arctiodactyles, la prémolaire antérieure n'a pas de prédécesseur dans la première dentition. Il serait étonnant que l'Ours des cavernes échappe à cette règle... » Il attire aussi l'attention sur ce que nous avons appelé plus haut les *pré-alvéoles*: « Les alvéoles des dents de remplacement y possèdent une ouverture longtemps avant que celles-ci ne commencent à pousser... Si l'on ne tient pas compte de la persistance de ces ouvertures, on risque fort de se méprendre sur la nature des trous qu'on observe. C'est ainsi que M. SCHLOSSER attribue aux id1 et id2 des « alvéoles en forme d'un 8 qu'il a observé sur une mandibule de jeune âge. En réalité ce n'est que la moitié labiale du 8 qui représente l'alvéole de la dent de lait, tandis que la moitié linguale est l'alvéole de la dent de remplacement destinée à lui succéder... »

STEHLIN donne sur la figure 7 de son travail de bonnes photographies de id2, id3 et cd supérieures et, sur la figure 8, de la cd inférieure et de la id1, qui nous paraît plutôt être une id2, vu qu'elle est beaucoup plus grande que l'antagoniste supérieure. Une autre dent désignée comme d2 sup. n'est sûrement pas cette dent, mais

probablement la id3 inf. La description donnée: « d2 sup. est une petite dent uniradiculée et proclive, à cône principal épais, penchée un peu sur le côté labial, etc. » se rapporte bien aussi plutôt à la id3 inf.

Cet auteur attire aussi l'attention sur l'importance des usures d'abrasion des canines, qui permettent très souvent de distinguer les supérieures des inférieures.

M^{lle} FRIANT (1933), dans son étude sur la différenciation des dents jugales chez les Mammifères, étudie aussi la calcification et l'ordre d'éruption des dents lactéales chez le Grizzly et l'Ours blanc. La calcification commence peu avant la naissance aux molaires postérieures. Vers la naissance les autres molaires lactéales se calcifient aussi, avec une avance du maxillaire supérieur sur l'inférieur. L'ordre d'éruption est le même que celui de la calcification. Mais, chose inattendue, l'auteur décrit, tant en haut qu'en bas, quatre dents jugales temporaires. Nous lui laissons la responsabilité de cette opinion, qui s'explique, à notre avis, par le fait que la prémolaire antérieure permanente aura été prise pour une dent lactéale. La figure 19 représente d'ailleurs cette dent soi-disant lactéale plus grande à la mandibule que d3 et d2, ce qui confirme bien qu'il s'agit en réalité de la couronne de la prémolaire antérieure permanente.

M^{lle} MOTTL (1934) s'occupe aussi incidemment de la dentition de lait de l'Ours spéléen, mais uniquement des jugales postérieures. Elle décrit l'inférieure comme suit, la comparant à la carnassière de la seconde denture: « D4 (pour nous d1) unterscheidet sich von dem M1 durch seine spitze Höcker, einfaches Metaconid, lingual abgeschrägtes Talonid und sein Entoconid. Dieser Milchmolar hat in seinem Aufbau ein Urstadium bewahrt und ähnelt am meisten *U. maritimus* und *U. labiatus*, andererseits dem fossilen *U. Böckhi* und *U. ruscinensis*. Sein Talonid ist jedoch primitiver als das der angeführten und steht im schärsten Gegensatz zu dem extrem spezialisierten M1 des Ersatzgebisses... » Nous verrons plus bas que M^{lle} MOTTL n'a décrit que la variation la plus simple de la dent lactéale et qu'en général la morphologie de d1 inf. est beaucoup plus compliquée, de sorte que les déductions de l'auteur nous paraissent sans grand fondement.

Nous croyons avoir rapporté ci-dessus toutes les opinions des auteurs qui ont étudié la dentition de lait de l'Ours des cavernes.

Si elles contiennent beaucoup d'erreurs, d'obscurités et de confusions, c'est parce que les auteurs se sont basés presque uniquement sur l'interprétation des alvéoles, ce qui est toujours un peu risqué. La divergence des opinions justifie, espérons-nous, la mise au point qui va suivre et pour laquelle, pour éviter les embûches qui ont été parfois fatales à d'éminents paléontologistes, nous avons tenu à entrer d'abord en possession de tous les éléments de la première dentition.

MORPHOLOGIE DE LA DENTURE LACTÉALE.

Nous décrivons les éléments dentaires en commençant par les incisives et en allant dans le sens mésio-distal.

Maxillaire supérieur.

La première incisive, la plus médiane, id1 sup., est une très petite dent dont la couronne, bombée sur sa face labiale, est un peu inclinée vers le côté mésial. La face palatinale présente à la base de la couronne un petit bourrelet transversal dont le degré de différenciation varie beaucoup. La racine a la forme d'un cône très allongé. Longueur totale 13 mm., largeur et épaisseur de la couronne environ 1,3 à 1,4 mm.

La deuxième incisive, id2 sup., est sensiblement plus forte et mieux différenciée que la première et rappelle beaucoup la dent correspondante de la seconde dentition. La face labiale est régulièrement bombée et montre mésialement une petite bosse au collet et distalement une autre bosse empiétant déjà sur la couronne. La pointe de la dent est un peu tournée du côté mésial. La face palatinale présente un assez fort bourrelet, se terminant dans les bosses citées plus haut et allant légèrement de haut en bas dans le sens disto-mésial. La racine est conique, avec un léger aplatissement de



FIG. 1.

Deuxième incisive lactéale, id2 sup. sin.
vue à gauche par sa face linguale et
à droite par sa face labiale.
Gross. = 4 ×.

la face antérieure. La longueur totale est de 16 à 19 mm., la largeur mésio-distale de 4,5 mm., l'épaisseur labio-palatine de 4 mm. (voir fig. 1).

La troisième incisive, id_3 sup., est encore plus grande que la deuxième et ressemble un peu à la canine. La couronne est un peu recourbée en forme de crochet et possède aussi un fort bourrelet, à la face palatine, allant un peu de haut en bas dans le sens disto-mésial. La couronne se perd dans la racine sans amincissement appréciable. L'extrémité mésiale du bourrelet fait un peu saillie et correspond ainsi au denticule si bien marqué à la dent correspondante des Ursidés adultes. La longueur totale de la dent comporte environ 22 mm., la largeur de la couronne et son épaisseur 4 à 5 mm. (voir fig. 2).

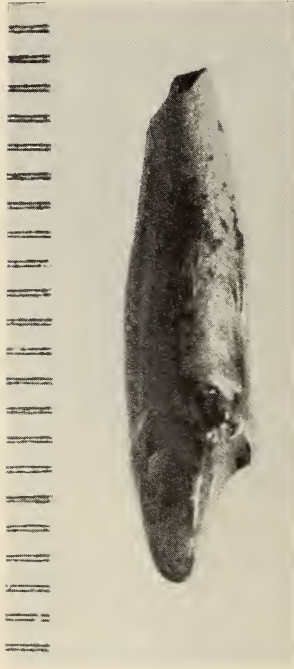


FIG. 2.

Troisième incisive de lait supérieure gauche vue par sa face distale.
Gross. = 4 ×.

La canine supérieure, cd sup., est une dent assez longue avec racine et couronne incurvées, concaves en arrière. La racine, comparée à la couronne, est remarquablement longue. La couronne est rendue asymétrique par le fait que sa pointe est un peu dirigée du côté distolabial et par la présence, à la base mésiale, d'une petite protubérance qui se continue en un bourrelet peu saillant sur le flanc palatinal et atteint le haut de la couronne, en s'atténuant, du côté distal. La face distale de la couronne

est marquée par une crête nette, allant de la base au sommet. Enfin, une autre crête, partant de la petite protubérance citée plus haut, se termine au sommet de la couronne, après un parcours très légèrement concave sur le flanc mésial. La dent étant implantée de biais, la hauteur de la couronne est plus forte du côté distal que du mésial.

La grandeur de la dent est très variable. La longueur totale, en ligne droite, oscille de 26 à 41 mm. La hauteur de la couronne

est de 8 mm. en moyenne sur le côté mésial et de 11 mm. sur le distal. La largeur est de 4 à 6 mm., l'épaisseur labio-palatine de 6 à 9 mm.

STEHLIN indique que les 252 canines recueillies à Cotencher ont une longueur allant de 28 à 40 mm.

La dent jugale antérieure, d3 sup., est, avec la première incisive, la dent la plus petite et la moins différenciée. La couronne est conique, très peu allongée dans le sens mésio-distal, légèrement proclive. Elle se perd insensiblement dans une racine conique assez courte. La longueur totale de la dent est de 6 mm. environ, sa largeur mésio-distale de 2 et son épaisseur de 1,5 mm. (voir fig. 3).

La dent jugale intermédiaire, d2 sup., a deux racines, la mésiale plus faible que la distale. La couronne, allongée dans le sens mésio-distal, présente une cuspide bien prononcée, flanquée, à son



FIG. 3.

Dent jugale antérieure supérieure gauche, d3 sup. sin., vue par sa face labiale.
Gross. = 4 ×.



FIG. 4.

Dent jugale intermédiaire supérieure droite, d2 sup. dext., vue par sa face labiale.
Gross. = 4 ×.

bout distal, d'un talon peu volumineux, mais assez bien détaché. La hauteur totale de la dent comporte 10 mm., celle de la cuspide principale 4 mm. La longueur mésio-distale de la couronne est de 7 mm., son épaisseur labio-palatine de 3,5 mm. Cette dent est très caduque, ne se rencontre qu'extrêmement rarement et n'a jamais été décrite, de même que d3 sup. Nous verrons plus bas qu'elle est sensiblement différente de celle des autres Ursidés (voir fig. 4).

La dent jugale postérieure, la principale, d1 sup., est la seule dent lactéale qui

possède trois racines : une palatine et deux labiales. La couronne rappelle celle de la première molaire de la seconde dentition M1 sup. Correspondant aux deux racines il y a deux cuspides à peu près de même grandeur, toutes deux allongées dans le sens mésio-distal. La cuspide mésiale (paracône) peut être

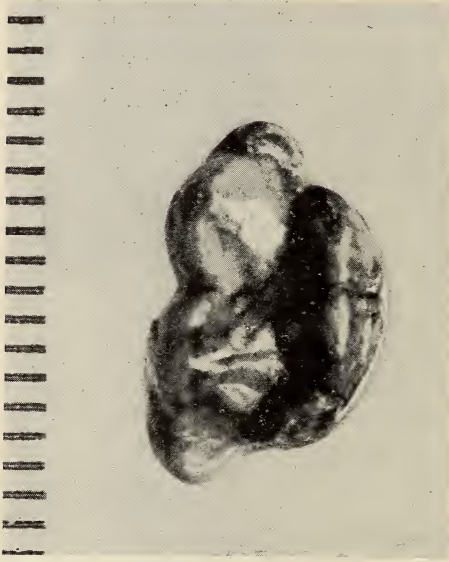


FIG. 5.

Dent jugale supérieure postérieure,
d1 sup. dext., vue par sa face occlusale.
Gross. = 4 ×.

un peu plus forte que la distale (métacône). Leurs axes sont légèrement divergents. Devant la cuspide mésiale et derrière la distale se trouve un petit denticule accessoire, nettement séparé des grandes cuspides par une petite encoche. Le denticule mésial, bien qu'un peu plus petit que le distal, est mieux détaché que lui, ce qui permet de reconnaître sur une dent isolée si c'est une droite ou une gauche (voir fig. 5 et 6).

Un autre signe est encore plus caractéristique : les deux racines labiales se comportent différemment. Alors que la racine mésiale

est droite, la distale, qui correspond au métacône, a le bout nettement recourbé du côté labial. Ce caractère ne se retrouve pas à la molaire correspondante de la seconde dentition : chez la M1 sup. les trois racines convergent semblablement vers l'axe vertical de la dent.

Le côté palatinal est occupé par une crête arrondie, en vue occlusale, de laquelle se détachent plus ou moins trois denticules dont le moyen est en général un peu plus volumineux que les autres, ce qui ne se voit jamais à la M1 sup. adulte des Ursidés. Parfois ces petits denticules sont moins différenciés et la crête palatinale porte alors quatre à sept petits tubercules. D'autres fois enfin les trois denticules sont eux-mêmes munis de tubercules plus petits.

A mi-hauteur de la paroi palatinale de la dent se trouve souvent une ébauche de cingulum, qui n'est parfois marqué que par quelques très petits tubercules alignés.

Vue par sa face occlusale la d1 sup. forme du côté palatinal une courbe allongée régulièrement convexe. Mais le contour labial montre une encoche très nette séparant les grosses cuspidés, paracône et métacône.

Les deux racines distales sont parfois soudées ensemble.

La hauteur de la dent est en moyenne de 13 mm., la longueur mésio-distale de la couronne de 10 à 12 mm. et



FIG. 6.

Dent jugale supérieure postérieure, d1 sup. dext., même que fig. 5, vue par sa face labiale. Gross. = 4 ×.

l'épaisseur labio-palatinal de 7 à 7,5 mm.

Mandibule

D'une façon générale, les dents inférieures se distinguent des supérieures par la gracilité de leurs racines et par leurs couronnes plus tranchantes.

La première incisive, id1 inf., est une petite dent peu différenciée munie d'une minuscule couronne légèrement plus large qu'épaisse, de forme symétrique arrondie et d'une racine presque

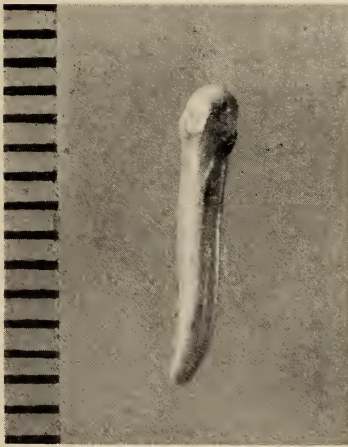


FIG. 7.

Première incisive lactéale inférieure droite, id1 dext., vue par sa face labiale. Gross. = 4 ×.

cylindrique dont le bout est légèrement infléchi du côté distal. Longueur totale 11 mm., largeur de la couronne 2 mm., hauteur 2 mm. (voir fig. 7).

La deuxième incisive, id2 inf., sensiblement plus grande que la première, est aussi mieux différenciée. La couronne, plus large



FIG. 8.

Deuxièmes incisives lactéales inférieures, id2 inf. A gauche une droite vue par sa face linguale, à droite une gauche vue par sa face labiale, toutes deux à racine fermée et sans trace de résorption.

Gross. = 4 ×.

qu'épaisse, est asymétrique, portant une bosse distale à la base et une autre mésiale au-dessus du milieu de la hauteur. La face labiale est légèrement bombée, la linguale très légèrement concave. Les contours mésial et distal sont parfois un peu arrondis, parfois remarquablement nets et quasi géométriques. Dans ce dernier cas la couronne ressemble à un triangle un peu irrégulier implanté de biais. La racine est assez longue, presque droite, de section triangulaire adoucie, avec un aplatissement labial. Longueur totale 14 à 18 mm., largeur de la couronne 4 mm., épaisseur 3 mm. (voir fig. 8).

La troisième incisive, id3 inf., est encore plus forte que la précédente et mieux sculptée. La couronne, triangulaire, plus large qu'épaisse, a une face labiale un peu convexe et une linguale un peu concave, un petit tubercule en bas du côté distal et un autre à mi-hauteur du côté mésial. A la face linguale ces deux tubercules sont reliés par un petit bourrelet oblique. La différenciation de ces deux tubercules est fort variable; tantôt le mésial est le plus développé, tantôt le

distal. Dans ce dernier cas on a l'ébauche du denticule accessoire distal de J3 inf., bien développé chez les Ursidés adultes. La racine est forte, modérément conique, avec un aplatissement de la face labiale. Longueur totale 20 mm., largeur 4,7 mm., épaisseur 3,7 mm. (voir fig. 9).

La canine inférieure lactéale, cd inf., ressemble beaucoup à la supérieure avec laquelle il est très facile de la confondre. L'inférieure est parfois un peu plus faible que la supérieure. STEHLIN a déjà indiqué, comme caractère différentiel, que le crochet mésial est un peu plus développé à l'inférieure qu'à la supérieure. Il a aussi attiré l'attention sur les usures d'abrasion, qui permettent parfois de distinguer les canines, l'inférieure en ayant deux et la supérieure une seule. Mais il est rare de pouvoir utiliser ce signe, la plupart des canines recueillies n'ayant que peu d'usure et seulement celle du sommet de la couronne. Les dimensions de cette dent sont comprises dans les limites de celles de son antagoniste (voir fig. 10).

La dent jugale antérieure, d3 inf., est une petite dent uniradiculée, très fragile, implantée de biais. La couronne, phalliforme, peu différenciée, est penchée du côté labial. La hauteur de la couronne comporte 2,5 mm., épaisseur et largeur 1,7 mm. (voir fig. 11).

La jugale intermédiaire de lait, d2 inf., a tantôt une racine, tantôt deux. Quand il y a deux racines, la mésiale est la plus faible. Elle est parfois collée à la distale et moins longue que cette dernière. La couronne, pyramidale, à contours adoucis, est plus longue qu'épaisse. L'arête mésiale est légèrement plus bombée que la distale. Quand il n'y a qu'une racine, elle est forte, plus large qu'épaisse. Elle ressemble dans ce cas à l'incisive latérale inférieure,



FIG. 9.

Troisième incisive lactéale inférieure droite, id3 dext., vue par sa face linguale.

Gross. = 4 ×.

id3 inf., et peut facilement être confondue avec elle, n'en différant que par l'absence du bourrelet lingual.

Très souvent la d2 inf. est implantée de biais et non pas orientée exactement dans le sens mésio-distal.



FIG. 10.

Mandibule gauche d'Ourson spéléen, vue par sa face linguale, avec d1 inf., d2 inf., l'alvéole bien visible de d3 et la canine lactéale. Gross. = 1,5 × environ.



FIG. 11.

Mandibule gauche d'Ourson spéléen vue par sa face linguale, avec d1, d2 et d3. Gross. = 3 ×.

Longueur totale 12 mm. ou un peu plus pour les dents uniradiculées, hauteur de la couronne 4 à 5 mm., longueur 4 mm., épaisseur 3 mm. (voir fig. 10, 11 et 12).

La dent jugale postérieure, d1 inf., a toujours deux racines, la mésiale un peu plus faible que la distale, et une couronne de structure compliquée. Il y a au moins cinq cuspides principales.



FIG. 12.

Dent jugale inférieure intermédiaire d2 inf. A gauche du type uniradiculé, dent droite vue par sa face linguale, à droite du type biradiculé, dent droite vue par sa face labiale.

La plus mésiale est un petit cône pointu se dirigeant directement en haut (paraconide). Derrière elle et du côté labial se trouve la plus forte cuspide (protoconide) dont la pointe est aussi dirigée verticalement et un peu en avant. Derrière elle, un peu moins forte et du côté lingual une troisième cuspide verticale et plus petite (métaconide) complète le trigonide. Quand le talonide est occupé seulement par deux cuspides, ce qui est très rare, la labiale (hypoconide) est plus volumineuse que la linguale (endoconide). Tant l'hypoconide que l'endoconide peuvent être remplacés par plusieurs pointes, dont l'une est en général plus grande que les autres. Sous l'hypoconide, qui s'étend distalement toujours plus loin que l'endoconide, se trouve un bourrelet d'émail sur lequel se

fixe souvent un petit tubercule. Souvent aussi un autre tubercule se développe au bout distal du sillon qui sépare l'hypoconide de l'endoconide. Enfin un tubercule peut aussi se fixer dans la dépression entre paraconide et métaconide. Les cuspides du talonide n'atteignent jamais la hauteur de celles du trigonide (voir fig. 10 et 11, deux d1 inf. différentes).

La variabilité de cette dent est beaucoup plus forte que celle de son antagoniste du haut. Cette morphologie compliquée ne se rencontre que chez l'Ours des cavernes.

La hauteur de la couronne comporte au protoconide 7 mm., la longueur 11 à 14 mm., l'épaisseur 5 à 7 mm.

VARIATION BIOLOGIQUE

On sait que la variation est très forte chez les Ursidés, particulièrement chez l'Ours des cavernes. Il est vrai qu'on a peut-être cette impression parce que ce dernier a fourni plus de matériel que les autres espèces quaternaires.

Les variations métriques et morphologiques de la première denture sont aussi fortes que celles de la seconde.

En ce qui concerne les grandeurs linéaires, si on désigne par 100 les dimensions des plus grandes dents, les plus petites ont des valeurs allant de 65 à 75%. Nous avons déjà constaté cette même marge de variation aux grandeurs des os longs adultes (1950).

Il nous a paru intéressant de comparer les grandeurs des jugales postérieures provenant du Schnurenloch, dans le Simmental, à une altitude de 1.300 m. environ, avec celles de Gondenans-les-Moulins, caverne située beaucoup plus bas dans le bassin du Doubs. Cette dernière caverne, d'après nos observations, a fourni les plus grands ossements connus d'*U. spelaeus*. Certains auteurs ont constaté que la taille de l'Ours spéléen diminue avec l'altitude. Nous avons trouvé les chiffres suivants :

	Longueur	Epaisseur
Gondenans, moyenne de 15 d1 sup. . .	11,2 mm.	7,7 mm.
Schnurenloch, moyenne de 9 d1 sup. . .	11,0	6,9
Gondenans, moyenne de 22 d1 inf. . .	12,7	6,2
Schnurenloch, moyenne de 13 d1 inf. . .	13,4	6,1

On voit donc que les dents de lait sont sensiblement de même grandeur aux deux endroits. Si une déduction est permise de ces observations, c'est la suivante. Le génotype d'*U. spelaeus* semble être le même aux deux endroits. Les variations observées chez les adultes relèvent plutôt du phénotype et sont explicables par le milieu plus favorable dans le Jura français et surtout par la moindre longueur de l'hiver, et partant, du sommeil hibernial.

Les variations morphologiques des dents lactéales sont surtout observables aux dents jugales. La d2 peut prendre des formes différentes, le talon étant au maxillaire supérieur plus ou moins prononcé et à la mandibule la dent pouvant avoir une ou deux racines. Ici aussi l'implantation de la dent est sujette à des variations et se fait souvent de biais et non strictement dans le sens mésio-distal.

A la d1 sup. les cuspides palatines varient plus que les labiales, les trois denticules pouvant être remplacés par un certain nombre de tubercules peu différenciés. Les deux denticules accessoires devant le paracône et derrière le métacône peuvent être de grandeur variable. Les deux racines distales peuvent parfois être soudées ensemble.

La d1 inf. présente presque toujours, en plus des cinq cuspides du schéma, des denticules accessoires. C'est surtout le lobe postérieur qui varie: tant l'hypoconide que l'endoconide peuvent être doubles ou même triples. On voit aussi souvent un petit tubercule devant ou dans la vallée qui sépare le talonide du trigonide. L'inclinaison du paraconide et celle du protoconide sont variables. Leurs axes peuvent être convergents ou divergents, etc. (voir les fig. 10 et 11).

USURES D'ABRASION A LA DENTURE LACTÉALE

Les usures d'abrasion sont rarement prononcées aux dents lactéales. La raison en est probablement la longue durée de l'allaitement et le fait que les dents ne restent pas longtemps en fonction. On peut toutefois observer des usures des cuspides aux jugales postérieures, aux canines et aux troisièmes incisives. Chez ces dernières l'usure n'est jamais forte à la mandibule et se manifeste surtout par un effacement du bourrelet labial. Au maxillaire supérieur une usure plus nette est produite par l'attaque de la canine

inférieure, qui peut creuser profondément la face linguale de la couronne, entre le bourrelet et le sommet.

Les usures d'abrasion présentent un plus grand intérêt aux canines, car elles permettent souvent de distinguer la supérieure de l'inférieure. On sait que chez les Ursidés, dans l'occlusion des mâchoires, la canine inférieure s'emboîte entre la supérieure et la troisième incisive. La canine supérieure présente alors une

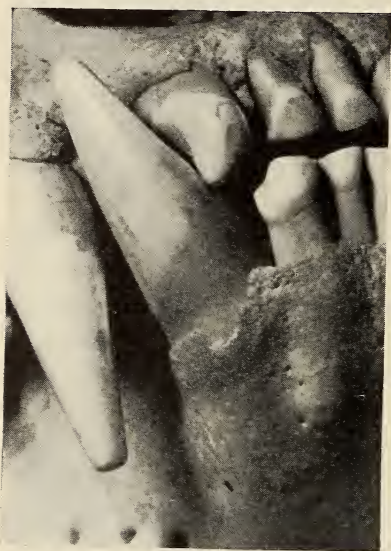


FIG. 13.

Engrènement des canines et des incisives chez l'Ours brun adulte. Photo empruntée au travail de M. M. Jeanneret. Mitt. Naturf. Ges. Bern N. F. Bd. V. 1948.

usure plane ou très légèrement concave de sa face antérieure. Beaucoup de préhistoriens ont cru que cette facette, sur des canines isolées de l'Ours des cavernes, avait été produite par l'homme (voir KOPY (1940), JEANNERET (1948)). La canine inférieure, à son tour, montre deux usures, l'une sur sa face linguale, provoquée par le frottement de la canine supérieure, l'autre, sur son flanc mésial, produite par l'attaque de la troisième incisive supérieure. Toutes ces altérations d'abrasion peuvent se retrouver à la denture lactéale, mais elles n'ont pas la régularité de celles des adultes (voir fig. 13).

C'est surtout l'usure produite à la canine inférieure par la troisième incisive supérieure

qui est déconcertante par son inconstance. Parfois à peine ébauchée, ou même absente, elle occupe d'autres fois toute la hauteur de la couronne et l'on croit avoir affaire à une canine supérieure. Il faut alors avoir recours à un examen à la loupe binoculaire pour trouver, sur sa face linguale, attaquant souvent la petite crête linguale, une altération due à la canine supérieure. On n'attribuera donc au maxillaire supérieur que les canines ne présentant aucune usure sur la face linguale.

Dans son ouvrage sur Cotencher, STEHLIN décrit, avec un point

d'interrogation, il est vrai, une canine de lait d'*U. spelaeus* avec incisives artificielles (?): « on y observe, à la face postérieure de la couronne, deux sillons, qui semblent avoir été pratiqués artificiellement ». Nous avons aussi rencontré quelques canines avec le plus souvent un seul sillon plus ou moins circulaire, à une certaine distance du sommet de la couronne, surtout profond dans la partie linguale. Nous croyons qu'il s'agit dans ces cas-là, soit d'une anomalie de la dentition, soit plutôt d'une altération produite à la canine inférieure par le reste tranchant de la troisième incisive supérieure, laquelle aura été fracturée accidentellement. Nous avons d'ailleurs observé des altérations semblables sur des canines d'adulte, et même aussi, une seule fois, sur une canine de panthère quaternaire (voir fig. 14).

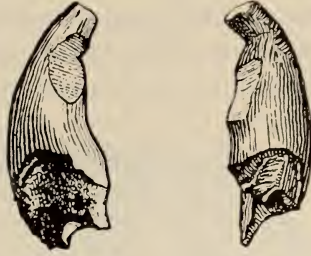


FIG. 14.

Deux canines lactéales inférieures avec des usures d'abrasion anormales de la couronne.

Gross = 2 × environ.

PHÉNOMÈNES DE RÉSORPTION DES DENTS LACTÉALES ET LEUR EXPULSION

L'expulsion des dents lactéales et leur remplacement par les dents de seconde dentition sont des phénomènes observables journellement chez les Mammifères. Mais, même dans l'ontogénie humaine, leur fin mécanisme est encore discuté et plusieurs hypothèses ont été exposées, que nous ne discuterons pas ici. Nous nous bornerons à exposer certaines constatations faites sur notre matériel.

Dans l'expulsion des dents de lait le facteur principal paraît être la pression exercée par les dents de seconde dentition. Cette expulsion est facilitée par les phénomènes de résorption, les ostéoclastes attaquant certains points de la racine et l'ébranlant. Ces deux facteurs agissent différemment suivant les dents. D'une façon générale la résorption est surtout prononcée aux canines et aux incisives latérales, et très faible aux dents jugales.

Nous ne connaissons pas d'étude spéciale sur les phénomènes de résorption chez les Mammifères, l'Homme mis à part. Une telle étude se heurte naturellement à de grandes difficultés chez une

espèce éteinte. Le manque presque total de crânes d'Oursons nous limite à l'étude des dents isolées, trouvées dans le remplissage des cavernes à ours. L'étude de plusieurs centaines de dents lactéales ainsi récoltées nous a amené à la conviction que la plupart des dents provenaient d'Oursons morts en possession de leur denture de lait et non de dents normalement expulsées.



FIG. 15.

Radiographie, grandeur naturelle, d'une mandibule d'Ourson malais, *U. malayanus*, d'après une préparation de M. S. Schaub. On voit tout à gauche les trois incisives lactéales et la cd. Sous elles les trois germes des incisives permanentes, la troisième bien reconnaissable à sa couronne bilobée, et encore plus bas, le follicule de la canine permanente. On voit aussi les deux dents jugales postérieures, d2 et d1, l'antérieure ayant disparu. Directement sous d1, le germe de la PM postérieure permanente et devant lui les follicules de PM2 et PM3 et encore plus à gauche la couronne déjà en place de PM4 qui est donc en fonction en même temps que les jugales lactéales. Au milieu, on voit M1 en train de percer, plus à droite M2 avec une couronne bien marquée mais encore sans racines et tout à droite le germe de M3, encore en position oblique.

On peut constater, en effet, que la plupart des dents n'ont pas terminé leur croissance et que les racines n'ont encore que la moitié ou les trois quarts de leur longueur. Souvent la d1 sup. possède encore des fragments osseux entre ses trois racines. On ne rencontre presque jamais de dents jugales avec des racines fortement résorbées. C'est probablement cette constatation qui avait poussé STEHLIN à écrire: «... les molaires de lait semblent s'user complètement au cours de leur service; elles tombent par fragments

qui échappent au fouilleur. Toutes celles que nous avons recueillies sont fraîches ou peu entamées: elles proviennent évidemment de sujets très jeunes.» Nous ne croyons pas que ce mode soit la règle, mais plutôt l'exception. Les deux jugales antérieures sont très fragiles et tombent avant d'avoir des traces nettes d'abrasion ou de résorption. Quant aux jugales postérieures, elles commencent déjà à être repoussées vers la cavité buccale avant même que leurs racines ne soient complètement fermées, par la pression de la prémolaire de seconde dentition. Les radiographies et les préparations d'usidés modernes montrent comment le germe de la prémolaire définitive, se développant directement sous les racines divergentes de $d1$, tout au moins à la mandibule, expulse formellement la jugale de lait (voir fig. 15).

A notre avis, la rareté des trouvailles, dans les cavernes, de jugales postérieures avec racines résorbées, s'explique de la

façon suivante. L'allaitement de l'Ourson devait avoir lieu, dans les premiers mois, uniquement dans la caverne et c'est seulement dans la seconde moitié de la première année que l'Ourson, passant à une nourriture plus dure, hors de la caverne, que les $d1$ risquaient de tomber, perdues alors aussi pour le paléontologiste.

On connaît toutefois, d'assez longue date, des phénomènes de résorption aux canines lactéales. On voit souvent à celles-ci, débutant entre le tiers moyen et le tiers coronaire de la racine, une petite cupule plus ou moins profondément creusée, à surface rarement lisse, mais le plus souvent irrégulière et produite par l'attaque des ostéoclastes. Cette attaque des ostéoclastes se produit toujours sur le flanc mésial (voir

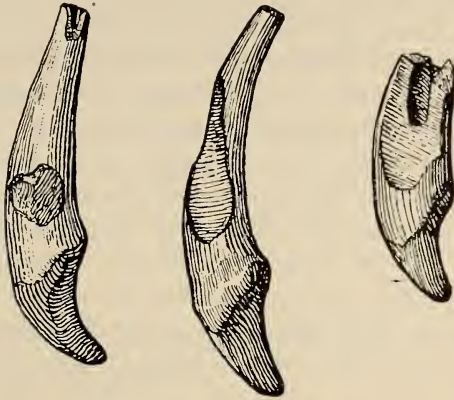


FIG. 16.

Trois canines de lait plus ou moins attaquées sur leur face mésiale par les ostéoclastes. A gauche début de la résorption au tiers moyen de la racine, au milieu forme plus avancée et à droite ouverture de la cavité pulpaire et formation du biseau caractéristique.

Gross. = 1,3 × environ.

fig. 16). Quand on récolte des canines lactéales rejetées, ne portant plus qu'un bout de racine, on constate constamment que cette dernière est taillée en biseau du côté mésial. On a ici la forme terminale de la destruction par les ostéoclastes, ayant produit la rupture de la racine. Cette résorption de la face mésiale de la racine est beaucoup plus importante que celle du bout de la racine et on voit souvent des canines à racine profondément entamée qui ne présentent pas encore d'altération apicale.

Le mode habituel d'expulsion de la canine lactéale nous semble être le suivant. La racine étant suffisamment amincie, une rupture a lieu, avec expulsion de la couronne et du fragment de racine taillée en biseau, alors que le bout apical reste encore un certain temps en place. L'expulsion se fait donc en quatre temps: résorption de la racine du côté mésial, rupture de la racine, expulsion de la couronne, expulsion du bout apical de la racine.

Nous étions déjà arrivé, uniquement par l'étude de canines isolées, à cette conception, qui nous a été confirmée par la constatation faite ultérieurement sur deux mandibules d'Oursons d'environ deux ans, d'une longueur (gonion-interdentale) de

18 cm. Sur ces deux pièces le sommet de la canine définitive est à environ un demi-centimètre au-dessous du bord de l'alvéole. Au côté labiodistal de la couronne, on voit encore le resté apical de la racine lactéale, en train de s'amenuiser sous l'action des odontoclastes. Le fait que la cavité pulpaire est réduite à l'état d'une fente mince labiolinguale montre bien que la canine de lait était arrivée à maturité. En effet, chez les Ours des cavernes, la canine lactéale, qui de toutes les dents de première dentition reste le plus longtemps en fonction, est aussi celle qui présente le plus fort degré d'obturation du canal pulpaire, qui prend finalement la forme d'une fente, et non d'un trou arrondi.

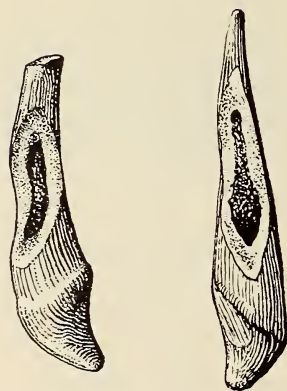


FIG. 17.

Deux troisièmes incisives supérieures montrant sur leur face mésiale une résorption avancée ayant déjà ouvert la cavité pulpaire. A gauche dent droite, à droite dent gauche.
Gross. = 1,6 × environ.

Les troisièmes incisives, présentant des analogies avec les canines, il n'est

pas étonnant de trouver aussi aux premières le même mode de résorption. Nous avons observé parfois sur leurs racines, et toujours du côté mésial, la fossette oblongue caractéristique (voir fig. 17).

Les traités d'odontologie humaine ne sont pas très diserts sur les phénomènes de résorption des dents lactéales. Toutefois, PORT et EULER (1915) font ressortir que le côté des dents lactéales tourné contre le follicule des dents de seconde dentition est attaqué le premier et que la résorption peut avoir ouvert le canal avant même que le bout de la racine ne montre de résorption nette: « häufig genug kommt es zu Kontinuitätstrennungen bei den Milchzahnwurzeln, wobei die im Kiefer zurückbleibenden Teile erst später völlig verschwinden. » Bien que nous n'apprenions pas si le reste de la racine est résorbé complètement ou expulsé, nous avons ici des phénomènes semblables à ceux que nous avons observés chez *U. spelaeus*.

ESQUISSE CHRONOLOGIQUE DU DÉVELOPPEMENT DES DENTS LACTÉALES

On est assez bien informé, depuis les recherches de POHLE (1923) sur les dates d'apparition et mieux encore sur celles d'expulsion des dents de lait de l'Ours brun. En ce qui concerne l'Ours des cavernes on ne saura naturellement jamais à quelle date telle ou telle dent a fait son apparition. Mais on peut supposer que l'ordre de succession n'est pas très différent de celui de l'Ours brun, avec la restriction, toutefois, que cet ordre n'est pas immuable et qu'il peut y avoir des exceptions à la règle. C'est du moins ce qu'on constate fréquemment chez l'Homme, qui est, sous ce rapport, le Mammifère le mieux étudié.

Il existe toutefois une grande différence entre l'Homme et les Ursidés. Le développement des dents des deux dentitions est chez le premier considérablement retardé et ralenti. C'est ainsi que chez l'Ours les premières incisives de lait apparaissent dans les premières semaines et commencent à tomber au cinquième mois. Chez l'Homme, elles commencent seulement à apparaître au sixième mois et les dents jugales seulement dans la deuxième année, alors qu'elles sont tombées chez l'Ours depuis plusieurs mois. Nous avons sans doute

ici un des meilleurs arguments en faveur de la théorie de la foetalisation-néotonie de BOLK et de BEER.

Nous avons vu plus haut qu'EHRENBERG a déjà consacré à l'apparition des éléments des deux dentitions une étude assez fouillée. Pour la première dentition il s'est basé surtout sur les alvéoles, qu'il a d'ailleurs correctement interprétés. Nous nous bornerons donc ici à la description des premiers stades de la dentition lactéale, étant toutefois à même de nous baser sur des maxillaires pourvus de leurs dents.

Pour les Ursidés modernes il est presque impossible de préparer des crânes de moins de trois mois, car ils sont trop peu calcifiés, trop peu solides et les dents sont encore à l'état de petits cupules très caduques et sans racines. Aussi bien, le plus jeune des crânes étudiés par POHLE avait déjà trois mois.

Le crâne le plus jeune d'Ourson des cavernes que nous avons à notre disposition a la région du trou occipital endommagée, mais la longueur prosthion-acrocranium peut être mesurée et comporte 122 mm. D'après les comparaisons que l'on peut faire avec l'Ours brun, l'animal était apparemment dans son troisième mois. Toutes les dents sont au moins représentées une fois, sauf les id_1 sup. et les d_3 inf., qui font défaut. Toutes les couronnes lactéales sont déjà bien dégagées des alvéoles, sauf les canines et les dents jugales postérieures, qui restent un peu en arrière. A la mandibule, les incisives sont un peu en quinconce, surtout les alvéoles, et la deuxième est un peu en retrait labial sur les autres, caractère qu'on peut observer sur les adultes spéléens, et aussi sur le Glouton. La racine de la première incisive est presque fermée et sa longueur comporte 5 mm. Celle de la deuxième est plus ouverte et sa longueur est de 7 mm. Celle de la troisième est largement ouverte et mesure 9 mm. Ces constatations permettent d'admettre que les couronnes ont fait leur apparition dans l'ordre 1, 2, 3.

Les préalvéoles des incisives de seconde dentition sont déjà différenciés et visibles, surtout ceux des I_2 . Les préalvéoles des canines ne sont pas encore indiqués. L'alvéole de d_3 est nettement séparé de celui de d_2 par un intervalle de 3 mm. La d_2 inf., uniradiculée, est implantée de biais et en contact avec la d_1 , qui n'est pas encore complètement sortie. Il n'y a pas ici de préalvéole, mais sur des pièces plus âgées on en voit apparaître un lingualement à d_1 et exactement entre les deux racines. C'est la première indication

de la seule prémolaire de l'Ours des cavernes. Derrière la d1 se voient deux fentes par où sortiront les M1 et M2 inf. La lèvre labiale de ces fentes est plus coupante et plus élevée que la linguale. On voit déjà le germe de M1, en partie déjà calcifié. Les follicules de M2 et M3 ont disparu par traumatisme.

On peut faire des constatations semblables au maxillaire supérieur. Les id1 sont tombées accidentellement. Toutes les autres incisives de lait sont présentes, mais un peu moins avancées qu'à la mandibule. Il y a déjà les préalvéoles de I1 et I2, mais pas celui de I3. Les six incisives sont disposées ici suivant un arc régulier et aucune n'est en retrait. Les canines ne sont pas encore écloses jusqu'au collet, mais les incisives sont bien dégagées. Il n'y a pas encore de préalvéoles pour les canines définitives. La d1 sup. paraît être un peu plus avancée que la d1 inf. Les follicules des molaires définitives ont disparu, mais d'après les cavités, leur développement devait être sensiblement le même qu'en bas.

Tel est le premier stade de la première dentition qu'il nous a été donné d'étudier, d'après des dents en place. De ces observations on peut déduire que les dents lactéales apparaissent chez l'Ours des cavernes en commençant par les premières incisives, dès les premières semaines, et en terminant par les canines. Il est absolument certain que l'Ours des cavernes, comme l'Ours brun, n'a que trois dents jugales tant en haut qu'en bas. Le seul préalvéole de prémolaire définitive apparaît chez *U. spelaeus* après le deuxième mois lingualement à d1. Mais chez *U. arctos* le premier préalvéole, pour PM4, fait son apparition de façon précoce directement derrière la canine lactéale. La PM antérieure perce déjà alors que les dents lactéales sont encore en fonction, incisives, canines et jugales, ce qui explique que POHLE et M^{lle} FRIANT aient pu prendre la première pour une dent de lait.

COMPARAISON DES DENTS LACTÉALES D'*U. spelaeus* AVEC CELLES DE QUELQUES ESPÈCES VOISINES

Nous avons comparé, pour autant que le matériel le permettait, les dents lactéales de l'Ours des cavernes avec celles d'*U. arctos*, *U. (Euarctos) americanus* et *U. (Helarctos) malayensis*.

En ce qui concerne les comparaisons métriques, elles sont toutes à l'avantage de l'Ours des cavernes, dont les dents sont en général sensiblement plus fortes que celles des autres espèces. Chose curieuse, les canines sont plutôt petites et n'annoncent pas les crocs énormes de la seconde dentition. Nous avons même mesuré les plus grandes dimensions sur un crâne d'Ourson de l'Ours malais, dont les adultes sont, comme on sait, de taille plutôt restreinte.

Le tableau ci-contre renseigne sur les dimensions des éléments dentaires. Pour l'Ours des cavernes il s'agit de moyennes. Pour l'Ours brun nous avons pris la moyenne de quatre crânes :

TABLE

Dimensions, en millimètres, des couronnes des dents lactéales.

	<i>Ursus spelaeus</i>	<i>Ursus arctos</i>	<i>Ursus american.</i>	<i>Ursus malayan.</i>
id1 sup. . . .	4,0 - 3,0	— —	— —	— —
id2 sup. . . .	4,5 - 4,0	3,5 - 2,9	2,2 - 1,5	2,8 - 1,8
id3 sup. . . .	5,0 - 4,5	4,5 - 3,9	4,5 - 4,0	3,0 - 2,8
cd sup. . . .	7,5 - 5,0	4,4 - 5,9	4,2 - 5,6	8,0 - 5,5
d3 sup. . . .	2,0 - 1,5	3,4 - 2,4	1,8 - 1,5	— —
d2 sup. . . .	7,0 - 7,4	5,8 - 3,2	4,3 - 2,0	— —
d1 sup. . . .	11,0 - 7,2	10,2 - 7,3	8,0 - 4,8	— —
id1 inf. . . .	2,0 - 1,8	1,5 - 1,4	— —	— —
id2 inf. . . .	4,0 - 3,0	2,8 - 2,3	1,8 - 1,2	— —
id3 inf. . . .	4,7 - 3,7	3,7 - 2,7	2,9 - 2,1	— —
cd inf. . . .	5,0 - 7,5	4,3 - 6,9	6,0 - 3,6	7,5 - 4,5
d3 inf. . . .	2,0 - 1,5	2,0 - 1,4	1,6 - 1,2	— —
d2 inf. . . .	4,0 - 3,0	3,2 - 2,3	2,1 - 1,3	— —
d1 inf. . . .	12,7 - 6,2	10,8 - 5,1	7,7 - 3,4	6,3 - 2,8

Le premier chiffre indique la longueur mésio-distale, le second l'épaisseur labio-linguale (palatinale).

a) Crâne de 89 mm. de longueur basilaire (basion-prosthion), sans indication de sexe ni d'âge, musée de Bâle, n° 6363.

b) Crâne de 106 mm. de longueur, sans indication de sexe ni d'âge, musée de Bâle, n° 9233.

c) Crâne de 124 mm. de longueur, âge 3 mois, sexe mâle, musée de Bâle, n° 3878.

d) Crâne de 126 mm. de longueur, âge 3 mois, sexe femelle musée de Berne.

Pour l'Ours américain nous disposons de deux crânes, pour le malais d'un seul, tous à Bâle.

Le comportement des dents jugales, dans leurs dimensions, est particulièrement intéressant. Les jugales antérieures, d3, sont en bas également grandes chez l'Ours des cavernes et chez l'Ours brun; en haut elles sont plus petites chez l'Ours spéléen. Les jugales intermédiaires, d2, sont sensiblement plus grandes chez *U. spelaeus*. Enfin les jugales postérieurs, d1, sont encore relativement plus fortes chez cette espèce que dans les autres.

Or, on sait que chez l'Ours des cavernes, une caractéristique importante de la seconde dentition est que, les prémolaires antérieures disparaissant, la postérieure seule persiste et que, secondement, les molaires postérieures deviennent plus fortes que les antérieures, ce qui est surtout remarquable au maxillaire supérieur. Nous voyons donc déjà annoncé, dans le comportement métrique des jugales lactéales, celui des jugales de seconde dentition. Il n'est donc pas juste de prétendre, comme plusieurs auteurs l'ont fait en se basant sur un matériel insuffisant, que les dents de la première dentition conservent un cachet plus archaïque que celles de la seconde.

Au point de vue morphologique, il n'y a pas de grandes différences entre les incisives et les canines lactéales de l'Ours des cavernes et celles des espèces voisines. Mais il en est autrement en ce qui concerne les dents jugales, surtout les postérieures.

Les jugales intermédiaires supérieures, d2 sup., possèdent deux racines tant chez l'Ours brun que chez l'Ours des cavernes. Les inférieures paraissent assez souvent avoir aussi deux racines chez l'Ours brun. Les supérieures paraissent avoir un talon plus prononcé chez *U. spelaeus* que chez *U. arctos*, et sur quatre crânes de la dernière espèce le talon n'est nettement marqué que sur un seul.

En échange, les jugales postérieures, d1, sont non seulement plus fortes chez l'Ours des cavernes, mais encore beaucoup plus compliquées. Chez l'Ours malais la supérieure possède deux cuspidés palatines, mais une seule labiale. Les dimensions linéaires sont

à peine la moitié de celles de l'Ours des cavernes. La dentition de lait de l'Ours malais, pas plus que la seconde, n'a rien de commun avec elle d'*U. spelaeus*, et il n'est pas possible de trouver dans les dentitions des caractères de parenté. On sait aussi que l'Ours malais, dans sa seconde dentition, développe une prémolaire antérieure, PM4, énorme, surtout en bas, au point que les deux pré-molaires suivantes, PM3 et PM2, n'ont parfois pas assez de place pour se mettre l'une derrière l'autre, mais doivent se placer l'une à côté de l'autre à la même distance de la canine. Le comportement des prémolaires définitives est non seulement différent de celui de l'Ours spéléen, mais directement opposé. Dans un travail antérieur nous avons aussi démontré (1951) comment la morphologie de l'omoplate est différente entre ces deux espèces d'Ursidés, ce qui souligne aussi le manque de parenté entre elles.

La jugale postérieure de lait de l'Ours brun est beaucoup plus proche de celle de l'Ourson spéléen, qui s'en distingue surtout par un plus grand développement des denticules palatins. C'est seulement chez l'Ours des cavernes qu'on peut parfois observer, mais pas toujours, la formation de trois cuspides palatines bien sculptées, dont la moyenne peut être plus forte que les autres. La molaire antérieure de la seconde dentition possède chez tous les grands Ursidés deux cuspides palatines, protocône et hypocône, plus faibles que les labiales, séparés par un intervalle où se développe chez l'Ours des cavernes et seulement chez lui, pour autant que nous avons pu le vérifier, un denticule intermédiaire. L'ébauche de ce denticule se constate déjà chez *U. deningeri* von Reich.

On peut faire à la jugale postérieure de la mandibule, d1 inf., des constatations semblables. Aucun Ursidé n'a une morphologie aussi variable, aussi compliquée, que l'Ours des cavernes. En plus des trois cuspides du trigonide et des deux du talonide, il y a presque toujours d'autres denticules, comme nous l'avons vu plus haut, ainsi qu'un dédoublement de l'endoconide et de l'hypoconide. Le talonide présente plus de variation que le trigonide.

Les constatations métriques et morphologiques, faites sur les dents lactéales d'*U. spelaeus*, surtout sur les postérieures, nous permettent d'avancer que non seulement la dentition de lait ne présente pas un type archaïque, mais qu'elle laisse déjà entrevoir plus ou moins ce que sera la seconde dentition, les caractères

distinctifs de l'Ours spéléen étant déjà ébauchés dans la dentition de lait.

Si les constatations que nous avons pu faire sur l'Ours des cavernes se vérifient chez d'autres Mammifères, il paraîtra que certains auteurs ont été beaucoup trop tentés de considérer la dentition lactéale comme une manifestation atavique relevant de la phylogénie, alors qu'à notre avis il s'agit bien plus d'un phénomène ontogénique. Les transformations évolutives des gènes exercent déjà leur action aussi bien sur la première dentition que sur la seconde¹.

BIBLIOGRAPHIE

1933. DUBOIS et STEHLIN. *La grotte de Cotencher, station moustérienne*. Mém. de la Soc. paléont. suisse, vol. LII-LIII.
1934. EHRENBERG, in ABEL, etc. *Die Drachenhöhle bei Mixnitz*. Speläologische Monographien, Bd. VII-VIII.
1933. FRIANT, M. *Contribution à l'étude de la différenciation des dents jugales chez les Mammifères*.
1948. JEANNERET, M. *La lame de Kiskevély, un produit naturel en forme d'artéfact*. Mitt. der Naturf. Ges. Bern. Neue Folge, Bd. V.
1940. KOPY, F.-E. *Les usures séniles des canines d'Ursus spelaeus et la préhistoire*. Verh. der Naturf. Ges. in Basel, Vol. LI.
1950. — *Les dimensions minima et maxima des os longs d'Ursus spelaeus*. *Eclogae geol. Helvetiae*, vol. 43, n° 2.
1951. — *L'omoplate d'Ursus spelaeus*. Verh. der Naturf. Ges. in Basel, Vol. LXII.
1916. KORMOS, Th. *Die Felsnische Pilizanto*. Mitt. aus dem Jahrb. der kgl. Ungar. Geol. Reichsanstalt. XXIII, Heft 6.
1934. MOTTI, M. *Ueber Stamm und Artmerkmale der Bären*. Ung. Geol. Ges., 21, II, 1934.
1923. POHLE, H. *Ueber den Zahnwechsel der Bären*. Zool. Anzeiger, Heft 1.
1910. SCHLOSSER, M. *Die Bären- oder Tischoferhöhle im Kaisertal bei Kufstein*. Abh. der math.-physik. Kl. der Kgl. Bayer. Akad. der Wissensch., Bd. 24.

¹ J. Hürzeler, dans son mémoire sur la dentition de lait d'*Oreopithecus bamboli*, a développé dernièrement des considérations semblables et nous ne pouvons qu'approuver son affirmation judicieuse: « La dentition de lait d'une forme ne peut en toute logique donner d'indications certaines que relativement à la dentition de lait des ancêtres directs. » (*Eclogae geol. Helvetiae*, t. 44, p. 407, 1951.)

Oekologische Studien über die Collembolen des Blattkomposts

von

Gisela GISIN

Mit 7 Tabellen.

I. EINLEITUNG

Gegenstand meiner Untersuchungen war die Entwicklung der Collembolenfauna im Verlaufe der Rotte von Blattkompost. Ob es gesetzmässige Collembolensukzessionen gibt, ist noch unbekannt, und eine strenge ökologische Spezialisierung der Collembolen wird überhaupt bestritten (SCHALLER 1949 *a*). Daher konnte meine Arbeit nicht von vorneherein kausal ausgerichtet sein; meine Versuchsanlagen in der freien Natur und im Laboratorium galten zunächst der orientierenden Vorfrage nach Zufall oder Gesetzmässigkeit. Aus der Naturbeobachtung sich ergebende Verknüpfungen sind ja die rationellste Grundlage für spätere kausal-ökologische Forschung.

Eine gewisse praktische Rechtfertigung meiner Beschränkung auf Collembolen besteht darin, dass diese Tiergruppe den weitaus grössten Anteil der mit Berlesetrichtern erfassbaren Kompostfauna ausmacht. Milben stellen in diesem Milieu auffallenderweise nur einen geringen Bruchteil davon dar, und erst recht Proturen, Symphylen und Paupoden. Manchmal spielen aber auch Isopoden und Dipluren eine grössere Rolle. Ferner musste, entsprechend der Themawahl, der absolut zuverlässigen Bestimmung der Arten besondere Aufmerksamkeit geschenkt werden. Da war mir mein Mann von einzigartiger Hilfe als Collembolenspezialist. Tatsächlich

musste von ihm die Systematik einiger Gruppen von ökologisch entscheidender Wichtigkeit erarbeitet werden (GISIN 1949 a, 1950, 1952). Eine kleine Statistik des dabei geschaffenen Standes unserer Kenntnisse hat er in einer Notiz selbst zusammengestellt (GISIN 1951 b).

Als Kompostcollembolen werden z. B. in der Literatur *Hypogastrura armata*, *Onychiurus armatus*, *O. fimetarius*, *Folsomia fimetaria*, etc. angegeben. Aber alle diese Bestimmungen „ubiquitistischer“ Arten mussten gründlich revidiert werden. Unter den in dieser Arbeit berücksichtigten Arten hat mein Mann zuerst 8 als neu für die Wissenschaft beschreiben und viele revidieren müssen, hauptsächlich solche, die in den folgenden Ausführungen die grösste Rolle spielen. Meine Beobachtungen heben andererseits die taxonomische Berechtigung dieser Arten über alle Zweifel.

Son sind diese Studien die Frucht einer idealen Zusammenarbeit. Mein Mann schuf die systematischen Grundlagen mit besonderen, für mich ausgearbeiteten Bestimmungstabellen; meine ökologischen Befunde wiederum bestätigten oft die taxonomischen Auffassungen meines Mannes. Meine Arbeit ist bei stetem Gedankenaustausch entstanden.

Grossen Dank schulde ich dem Direktor des naturhistorischen Museums Genf, Herrn Dr. P. REVILLIOD; er hat mir erlaubt, im Museum zu arbeiten, wo ich die nötigen Instrumente zur Verfügung hatte. Den Herren J. SIMONET und Dr. Ch. FERRIÈRE bin ich zu Dank verpflichtet, mir in ihren Gärten Platz für Kompostierungsversuche eingeräumt zu haben, ebenso wie der Genfer Gartenbauschule, spezielle ihrem Direktor P. BARBEY und den Abteilungsleitern J. DUMONTHAY und L. MICHEL. Herrn Dr. L. DESHUSSES, Direktor des agrikulturchemischen Laboratoriums, danke ich für Analysen und Ratschläge.

II. TECHNIK

Als Standartprobe wurde eine solche von ca. 500 cm³ Volumen gewählt. In der Regel wurden die Proben in ca. 5—15 cm Tiefe der Komposthaufen entnommen. Zur Auslese standen 14 einfache Berlesetrichter aus Karton mit einem oberen Durchmesser (Sieb) von 22 cm zur Verfügung. Sie mündeten in Kunstgummistutzen, in

welche Glasröhrchen von 10/50 mm gesteckt werden können. Die verwendeten Siebe haben 24 Drähte pro Zoll, also Maschen von ziemlich genau 1 mm². Das erscheint ziemlich klein, hält aber erfahrungsgemäss weder die grössten Neanuren noch z. B. *Tomocerus baudoti* (einen der grössten Erd-Collembolen) ab; dafür lassen sie relativ wenig Unrat durchfallen, was besonders bei dem dicht bevölkerten Kompost vorteilhaft ist. Beschleunigt wurde das Austrocknen durch 60-Watt-Kohlenfadenlampen, die offen darüber angebracht waren und die Temperatur auf der Oberfläche der Proben auf ca. 30—35° C brachten. Bei 24-Stunden-Beleuchtung wurden die Proben drei Tage auf den Trichtern belassen. Die Fangröhrchen wurden mindestens alltäglich kontrolliert, mit Fixierflüssigkeit nachgefüllt und dabei die obenauf schwimmenden Tiere möglichst zum Absinken gebracht. Das Fixiergemisch hat folgende Zusammensetzung:

95% Alkohol:	75 ccm
Schwefeläther:	22 ccm
Eisessig:	4 ccm
40% Formol:	10 Tropfen.

Nach Abnehmen der Röhrchen wurden sie mit einer Etikette versehen, mit Watte verschlossen und unter 70% Alkohol bis zur weiteren Verarbeitung aufbewahrt.

Die definitive Auslese geschieht in Glycerin-Wasser (ca. 50%) (GISIN 1943). Der überflüssige Alkohol wird mit einer Pipette weggesaugt, das Röhrchen bis zum Rand mit Glycerin-Wasser gefüllt und mit einem passenden Papierscheibchen so verschlossen, dass man die Oeffnung ohne etwas zu verschütten in einen Glastiegel voll Glycerin-Wasser tauchen kann. Der Inhalt entleert sich dann oft von selbst, sonst hilft man mit ein paar Spülungen nach. Mittels einer feinen Pipette, deren Oeffnung ca. 1 mm Durchmesser hat, kann man nun die obenaufschwebenden, von Unrat getrennten Tiere herausortieren; Lupe oder Binokular und Beleuchtung von unten oder von der Seite sind dabei unentbehrlich.

Eine genügende Auswahl der Tiere wird schliesslich in einem Tropfen Milchsäure (hohl geschliffenes Objektglas) angeordnet und nach sanftem Erwärmen über einer Alkoholflamme bestimmt. Die meisten Arten lassen sich nach dieser Orientierung bei 10-facher Vergrösserung in Glycerin-Wasser auseinander halten, im Zweifels-

falle müssen aber weitere Exemplare zu mikroskopischen Präparaten verarbeitet werden.

Ein genaues Auszählen der Individuen erschien sinnlos, unterliegt doch die Methode schon bei Entnahme, Transport, auf den Sieben usw. zu vielen Fehlerquellen. Die Abundanz der Arten wurde nach der klassischen Skala abgeschätzt:

Klasse	1	2	3	4	5	6	
Indiv./ $\frac{1}{2}$ dm ²	1	2	4	10	25	75	(Massenvermehrung)

In Grenzfällen wurden bei kleinen Arten eher die niedere Klasse eingesetzt.

Nach Bestimmen und schätzungsweise Auszählen wurde durch ein umgebogenes, mit Kollodium geklebtes Müllergazeröhrchen hindurch das Glyzerin-Wasser weggesaugt, und die Tiere mit Hilfe einer Pipette grösserer Oeffnungsweite in ein enges Glasröhrchen mit 70% Alkohol geschwemmt. Darin bleiben sie zur definitiven Aufbewahrung.

Die Feuchtigkeit des Substrates ist vielleicht für die Oekologie der Bodenfauna der wichtigste Faktor. Um dafür einen Anhaltspunkt zu erhalten, wurden die Proben (leider nicht schon von Anbeginn meiner Untersuchungen an) vor und nach dem Austrocknen auf den Sieben gewogen und die Differenz in Prozenten des Frischgewichtes ausgedrückt.

Die Wasserstoff-Ionenkonzentration (pH) wurde mehrmals mit Bromthymolblau geprüft. In keinem Falle konnte eine deutlich saure Reaktion festgestellt werden, sondern sie hielt sich immer um den Neutralpunkt oder war leicht alkalisch. In der Tat erhält man nach DESHUSSES (1943) in unserem Gebiet nie Komposte mit weniger als 4—5% Kalkgehalt, oft aber mit mehr, bis 25%.

Um ein gewisses Mass für den Zersetzungsgrad oder besser „Zerfressungsgrad“ zu bekommen, wurden die Proben nach dem Austrocknen in einer Kiste mit Siebboden durchgeschüttelt (unlackiertes Fliegengitter, 17 Drähte auf 1 Zoll, d. h. Maschenweite ca. 1,5 mm). Die durchfallende Feinerde, die zum guten Teil aus Kleinarthropodenkot, also „garem Humus“ besteht, wurde in Prozent des totalen Trockengewichtes berechnet.

III. AUSGANGSBEOBSACHTUNGEN

TABELLE 1.
(Simonet.)

Jahr Tag Monat	1950												1951											1952
	18.	8.	24.	12.	16.	13.	25.	6.	11.	7.	12.	20.	28.	25.	1.	17.	15.	20.	11.					
	1	3	5	7	8	9	10	12	1	2	3	4	5	6	8	9	10	11	1					
<i>Hypogastrura assimilis</i>	1																							
» <i>bengtssoni</i>	4	6	4	1			2	3	2		1													
<i>Isotoma olivacea</i>	5	5	4								3													
<i>Onychiurus stachianus</i>			3	5	6	4	4	4	3	1	1	1												
<i>Isotoma notabilis</i>			2	6	4	5	3	5	5	4	4	3	4	4	5	3			2			1		
<i>Neanura muscorum</i>			4	6	5	5	5	5	4	5	2	4	3		2	1	1	1						
<i>Pseudosinella alba</i>	1		1	3	4	5	4	4	3	3	4	3	1	5	5	3	4	4				5		
<i>Heteromurus nitidus</i>				4	4	3	4	2				1	1	3	2	2								
<i>Sinella caeca</i>					1																			
<i>Folsomia multisetosa</i>				3		4	4	6	4	6	6	5	6	6	6	5	6	6				6		
<i>Isotomiella minor</i>							2	5	4	3	3	4	4	4	5	5	5	4				1		
<i>Proisotoma subminuta</i>												4	3	1										
<i>Tullbergia callipygos</i>											2				4	4	4	4				5		
» <i>krausbaueri</i>												2					4	3				5		
<i>Onychiurus campatus</i>																	3					1		
<i>Lepidocyrtus lanuginosus</i>					4			1					2	3		2	3							
<i>Lepidocyrtus cyaneus</i>	1	1			3		2								1									
Wassergehalt %									50	51	57	47	44	49	25	27	24	14				26		
Feinerde %									16	18	18	24	26	22	28	36	39	33				41		

Während des Jahres 1949 untersuchte mein Mann in regelmässigen Abständen die Collembolenfauna von Komposten im Garten des Herrn SIMONET in Châtelaine-Genf. In einer vorläufigen Notiz (GISIN 1949 b) hat er auszugsweise die beobachtete Entwicklung der Collembolengemeinschaften und die für gewisse Arten auffallende Hemmwirkung einer Kunstdüngung mit *Composto* tabellarisch zusammengestellt. Als ich ab Herbst 1949 diese Forschungen übernahm, wollte ich die Wirkung der Bestandteile des *Composto* (Gemisch von Kalk und Kalkeyanamid) trennen und liess dazu unter anderem einen Blätterhaufen nur mit Kalk düngen.

In Tabelle 1 sind die Resultate zusammengestellt die sich auf diesen Versuch beziehen. Bis auf relativ geringfügige Ausnahmen, auf die noch eingegangen wird, stimmen sie mit den vorjährigen, am ungedüngten Kompost erzielten, überein, d. h. die Kalkdüngung scheint keinen grossen Einfluss auf die Collembolenfauna ausgeübt zu haben.

Die betreffenden Blätter, hauptsächlich von Eschen, Hagebuchen, Kirsch- und Apfelbäumen stammend, wurden im Oktober 1949 auf Kieswegen und Wiesen zu einem Haufen zusammengekehrt, der nach Einstampfen ungefähr $1 \text{ m} \times 2 \text{ m}$ auf 1 m Höhe mass und über den Winter wie jedes Jahr auf einem Kiesplatz im Halbschatten unter Bäumen verblieb. Durch Regen und Schnee wurde er bald bis auf den Grund durchnässt und trocknete in regenfreien Tagen höchstens ganz oberflächlich an. Am 8. Mai 1950 wurde dieser Haufen zu Versuchen zweigeteilt und an einen anderen schattigen Ort versetzt, dem seit vielen Jahren üblichen Kompostplatz in diesem Garten. Am 23. Mai 1950 wurde nun eine Hälfte von 340 dm^3 (ca. 200 kg Frischgewicht) an Ort und Stelle abermals umgestochen und mit 1 kg gelöschtem Kalk durchmischt. Das faunistische Ergebnis einer am Tage darauf entnommenen Probe ist in Tabelle 1, Kolonne 3 eingesetzt. Erst am 20. September 1951 wurde dieser Haufen wieder versetzt. Unterdessen war er reichlich durch die benachbarten Johannisbeerstäucher durchwurzelt worden, und das trug zweifellos dazu bei, dass dieser Kompost im Hochsommer 1951 verhältnismässig stark austrocknete (vom Juni zum August von ca. 45% auf 25% Wassergehalt).

TABELLE 2.
(Museum.)

Ende November 1949 wurde im Hof des Museums (Promenade des Bastions) ein Haufen Blätter errichtet, welche von Ulmen, Linden, Ahorn und Eschen der umliegenden Parkanlagen stammten. Der gewählte Platz liegt am Südfuss einer ungefähr West-Ost verlaufenden Mauer, wird aber während des ganzen Vormittags durch das Museumsgebäude beschattet; nachmittags liegt er einige Stunden in der Sonne. Da der Platz (Sand- und Kieshof) vorher nie Kompostplatz war, wurden zwischen die Mauer und den ca. $1 \times 1,5 \times 0,8 \text{ m}^3$ grossen Haufen zahlreiche kleine Proben aller

möglicher Herkunft geleert (Stallmist, Waldstreu, Holzmoder, Saatbeeterde, diverse Komposte, aber zunächst nie solche von Simonet). Der Haufen wurde weder gestampft noch je umgestochen, noch gedüngt. Im zweiten Jahr wachsendes Unkraut (hauptsächlich *Impatiens noli-me-tangere*) wurde periodisch ausgerissen, und während den heissesten Monaten wurde der Haufen oft durch Auflegen von Teerpappe etwas beschattet.

Jahr Tag Monat	1950											1951										1952			
	6.	27.	1.	22.	11.	4.	4.	6.	27.			28.	28.	23.	23.	27.	24.	27.	29.			4.	24.	14.	12.
	1	3	5	5	7	9	10	11	12			2	3	4	5	6	7	8	10			1	3	5	8
<i>Hypogastrura assimilis</i>	5	4	4	3																					
<i>Isotoma olivacea</i>		4	5	4			1				3*	4*	4*	2*								1	1		
<i>Hypogastrura denticulata</i>		4	5	6	4		3	1			1														
<i>Onychiurus fimatus</i>			2	1		2	2	3	3		5	5	5	5	6	4	4	3			2	2	4	4	
<i>Onychiurus stachianus</i>													3	1									1		
<i>Isotoma notabilis</i>		3	3	3	6	3	3	5	4		5	5	5	5	6	5	4	4			4	3	3	3	
<i>Neanura muscorum</i>			2	3	4	5	4	3			3	3	3	3	5	1	1			1					
<i>Folsomia candida</i>			2	3	5	5	3	5	4		3	2	4	5	4	4	4								
<i>Neanura giselae</i>					4	4	2	2			3	3	2	3	5	3	1	1				2	1		
<i>Proisotoma subminuta</i>		3				1	2	3	1				1									1			
<i>Tullbergia krausbaueri</i>											1	1	2		1			1							
<i>Folsomia multiseta</i>												2	1	1	2	1	3	4		5	5	3	4		
<i>Onychiurus burmeisteri</i>																		2				1	1		
<i>Isotomiella minor</i>																						1			
<i>Sinella caeca</i>				4	1									2											
<i>Pseudosinella alba</i>								1			1														
<i>Heteromurus nitidus</i>		1		3										1											
<i>Pseudosinella 6-oculata</i>								2						1											
<i>Lepidocyrtus lanuginosus</i>					2		1	1			1	1	1	1	1	1	2					1	1		
<i>Lepidocyrtus cyaneus</i>		1	3	1	3			1			1														
Wassergehalt %							48				46	49	43	36	45	43	40	44		48	50	54	23		
Feinerde %											30	31	30	37	38	42	50	50		45	40	50	48		

* Kümmerexemplare.

TABELLE 3.
(Gartenbauschule.)

Jahr Tag Monat	1951										1952				
	23.	25.	4.	26.	19.	22.	19.	15.	5.		21.	3.	6.	16.	12.
	2	4	6	6	7	8	9	10	12		2	4	5	6	8
<i>Hypogastrura assimilis</i>				1											1
<i>Isotoma olivacea</i>	2	5	3	1								4	2		
<i>Hypogastrura denticulata</i>		1		1	6						1	1			
<i>Onychiurus stachianus</i>		3	1	4		1		1							
» <i>fimatus</i>			3												
» <i>ghidinii</i>		1	2	5	6	5	6	5	4		3	4	3	3	1
<i>Anurida comellinii</i>		3	3	6	5	5	3	5	2		3	5	3	1	1
<i>Proisotoma minuta</i>	1	2	4	4	3	1					1			3	4
<i>Isotoma notabilis</i>	1		5	6	4	3	4	3	5		4	4	5	4	4
<i>Neanura giselae</i>			2	3	1										
<i>Heteromurus nitidus</i>		1	3	2	1						1			1	
<i>Sinella caeca</i>		4	1	4	5	4	4	3							
<i>Folsomia multisetata</i>						1	1	3	3		3	4	4	5	5
» <i>candida</i>				3	3	2		3			2				
<i>Neanura muscorum</i>							1	2							1
<i>Tullbergia krausbaueri</i>								1				1			
<i>Odontella bayeri</i>												1			2
<i>Proisotoma parvula</i>							1					1	4	3	
<i>Lepidocyrtus lanuginosus</i>			2	1	3	1			1		2	2	1		3
» <i>cyaneus</i>			3	1		1									
» <i>octoculatus</i>															3
Wassergehalt %	58	66	55	56	57	53	46	47	48		50	48	45	29	29
Feinerde %	0	0	5	10	9	10	20	26	18		18	20	30	—	36

Anfang Februar 1951 wurden in der Gartenbauschule in Châte-laine-Genf Blätter und Zweige von Eichen, Platanen, sowie wenigen Ulmen und Rosskastanienbäumen zu einem lockeren Haufen von $1 \times 1 \times 0,8 \text{ m}^3$ zusammengekehrt. Der Platz befindet sich in den Kompostanlagen der Gartenbauschule und ist der Sonne ständig voll ausgesetzt. Der Haufen wurde sich selbst überlassen, bis er im November umgestochen wurde.

TABELLE 4.
(Vergleich.)

	Tabelle 1	Tabelle 2	Tabelle 3
<i>Hypogastrura assimilis</i>	+	4	+
» <i>bengtssoni</i>	4	—	—
» <i>denticulata</i>	—	5	+
<i>Onychiurus stachianus</i>	5	+	3
» <i>fimatus</i>	—	5	+
» <i>ghidinii</i>	—	—	6
<i>Neanura muscorum</i>	5	5	+
» <i>giselae</i>	—	4	2
<i>Pseudosinella alba</i>	5	+	—
<i>Heteromurus nitidus</i>	4	+	2
<i>Sinella caeca</i>	+	+	4
<i>Folsomia candida</i>	—	5	3
<i>Isotomiella minor</i>	5	+	—

— nicht vorhanden.

+ nur sporadisch.

1-6 mindestens zweimal festgestellte höchste Abundanzklasse einer gut vertretenen Art.

Beim ersten Vergleich der drei Tabellen kann man sich des Eindrucks einer grossen Verwirrung nicht erwehren. Gemeinsame Züge sind weniger vorhanden als Unterschiede, von denen eine Auswahl in Tabelle 4 zusammengestellt ist.

Diesen Eindruck der Zufälligkeit der ökologischen Verteilung der Collembolenarten hatten auch alle älteren Oekologen, welche sich mit dieser Gruppe befassten, und so bekam sie den Ruf als „schwierig und vor allem undankbar“ (LINNANIEMI, AGRELL). Erklärt wurde diese Erscheinung damit, dass „die Vertreter dieser Gruppe im Verhältnis zu mehreren anderen Tieren in ungewöhnlich geringem Grade an bestimmte Oertlichkeiten gebunden sind“ (LINNANIEMI 1907). Zu diesem Schluss ist auch neuerdings SCHALLER nach mehrjährigen Forschungen gekommen: „... die meisten Collembolenarten sind weitgehend euryök“ (SCHALLER 1951).

Wenn dem so ist, so beruhen die von mir festgestellten Unterschiede offenbar nur auf zufälligen, lokalen Verschiedenheiten der Erstbesiedlung. Ich wollte das durch einige Versuche aufzeigen.

IV. BESIEDLUNGSVERSUCHE

Um zu prüfen inwiefern das Fehlen einer bestimmten Art in einem gegebenen Blattkomposthaufen darauf beruhen kann, dass die betr. Art „zufällig“ nicht in der nächsten Umgebung vorhanden ist, wurden solche Haufen mit fehlenden Arten „infiziert“, indem in Randpartien der Haufen $\frac{1}{2}$ —1-Liter-Proben fremder Komposte beigefügt wurden. So wurden Proben vom Garten Simonet (Tab. 1), enthaltend *Hypogastrura bengtssoni* (Winter 1950/51 und 1951/52), *Onychiurus stachianus* (Sommer 1950) und *Tullbergia callipygos* (April 1952) in Kompost des Museumsgartens (Tab. 2) eingeführt. Ebenso wurde verfahren mit Proben verschiedener Art aus der Gartenbauschule und dem Garten des agrikulturchemischen Laboratoriums enthaltend *Onychiurus hortensis*, *O. stachianus*, *O. imperfectus*, *O. campatus*, *Hypogastrura succinea*, etc. Umgekehrt wurden so aus dem Museumsgarten *Hypogastrura assimilis* und *Onychiurus fimatus* bei Simonet einzubürgern versucht. Alle diese Versuche verliefen überraschenderweise völlig negativ: die eingeführten Arten wurden nie wieder in den damit besiedelten Haufen gefunden.

Um die Tiere zu zwingen, wirklich in den „fremden“ Kompost überzutreten, wurden daraufhin neue Versuche so angelegt, dass 2—3 Liter fremden Komposts auf einem Sieb direkt auf dem zu besiedelnden Haufen ausgetrocknet wurden. In den Gärten Simonet bzw. Museum wurde so mit *Onychiurus fimatus* und *Folsomia candida* bzw. *Heteromurus nitidus* verfahren. Bei dieser Versuchsanlage konnten während den darauffolgenden 1—2 Monaten tatsächlich eine Anzahl Exemplare der fremden Arten wiedergefunden werden; sie hielten sich aber nicht länger.

Noch krasser war der Misserfolg einer Massenbesiedlung der Kompostanlage im Museumsgarten mit *Hypogastrura armata*, mit welcher Art man bisher *H. denticulata* immer verwechselt hatte. Die kompostfremde Art bevölkert massenhaft gewisse Waldpilze; solche wurden auf den Komposthaufen verteilt und wie auf einem Berlesetrichter trocknen gelassen (1.10.1950). *Hypogastrura armata* konnte aber nie wieder im Museumsgarten nachgewiesen werden.

In der Absicht, die eingeführte Art gegenüber den ansässigen konkurrenzfähiger zu machen, verpflanzte ich nun am 19. Januar 1951 ca. 10 Liter Simonet-Kompost (vom Herbst 1950), welcher

wie derjenige vom Vorjahre (Tab. 1) sehr reichlich mit *Hypogastrura bengtssoni* besiedelt war, in einem Korb aus Hühnerstallgitter mitten in jungen Kompost im Museumsgarten, der reichlich *Hypogastrura assimilis* enthielt. Ausserhalb des Korbes wurde nie ein einziges Individuum der eingeführter *H. bengtssoni* gefunden, während die Art im Korb bis zum 12. April ausgestorben war und unterdessen nur durch ganz vereinzelt *H. assimilis* ersetzt war. Mit zwei Monaten Rückstand gegenüber dem umliegenden Haufen wurde der Kompost im Korb dann reichlich mit der fremden *Onychiurus fimatus* bevölkert. Dass daraus aber nicht ohne weiteres auf eine normale Entwicklung dieser Art im Korb geschlossen werden darf, zeigt folgender Versuch.

Am 3. Juli 1951 wurde ein $\frac{1}{2}$ -dl-Gläschen mit Simonet-Kompost vom Herbst 1950, der im Frühjahr ausnahmsweise nicht umgestochen worden war, gefüllt und ein zweites mit vorher ausgetrocknetem und wieder angefeuchtetem Kompost vom Museumsgarten. Beide wurden mit 15—20 Exemplaren *Onychiurus fimatus* vom Museumsgarten beschickt. Nach ca. 9 Wochen, am 10. September 1951 fanden sich im Simonet-Kompost-Gläschen noch 18 grosse, ausgewachsene Exemplare der eingepflanzten Art, aber kein Jungtier; im Museumskompost-Gläschen hingegen waren 48 Stück aller Grössen. (Das ist allerdings auch noch eine recht geringe Vermehrungsquote. Anfangs sind mir im Laboratorium überhaupt keine Dauerzuchten von *Onychiurus fimatus* und *Isotoma olivacea* gelungen, obwohl die Tiere eifrig frassen und wuchsen, aber entweder gar keine Eier legten oder die Jungtiere sich nicht recht entwickelten.) Das weist darauf hin, dass eine Art, namentlich bei Uebervölkerung, die öfter eintritt als man denkt, in umliegende Milieus einwandern, sich dort auch eine zeitlang ernähren aber eventuell nicht dauernd vermehren kann. Es ist möglich, dass das zahlreiche Erscheinen von *Folsomia candida* im Museumskompost des 2. Sommers, sowie verschiedener Arten in den Korbversuchen auf dem fortlaufenden Eindringen dieser Arten aus den direkt umliegenden Komposten, in denen sie sich massenhaft entwickelten, beruht. Diese Fehlerquelle muss bei neuen Versuchsanlagen nach Möglichkeit ausgeschaltet werden, z. B. durch besseres Isolieren der Haufen. Dass solche, das ökologische Bild störende Faunenverlagerungen auch in der freien Natur vorkommen, beweist der Fund AGRELL's (1941, p. 150—153) von *Isotoma*

olivacea an einem Standort (Wiesenbirkenwald), wo sich die Jungtiere nicht bis zur Geschlechtsreife fortentwickelten, und vielleicht nur von passiv angeschwemmten Eiern herrührten.

Ein schlüssiger Korbversuch wurde im Museumsgarten mit Tannennadeln (vom Jurasüdhang) erreicht. Als besondere Arten fanden sich ursprünglich darin *Onychiurus quadriocellatus* und spärliche *Folsomia quadrioculata*. Erstere Art ist nach drei Monaten ausgestorben; letztere hat sich aber mächtig entwickelt, ohne je aus dem Korb in die Blattkomposte übergetreten zu sein. Nach neun Monaten drangen dafür einige *Folsomia multiseta* von aussen in den Korb ein. Nie eingedrungen sind *Hypogastrura assimilis*, *Heteromurus*, *Pseudosinella*, *Sinella* und *Folsomia candida*.

Schliesslich ist in diesem Kapitel noch folgender Versuch erwähnenswert. Am 20. September 1950 wurden $\frac{1}{2}$ -Liter-Proben der Komposte, welche den Tabellen 1 und 2 zu Grunde liegen, in undicht verkorkten Glaszylindern aufbewahrt. Die Auslese am 10. Dezember 1950 zeigte eine normale Fauna bis auf drei auffällige Ausnahmen: alle Onychiuren (*fimatus* bzw. *stachianus*) und *Folsomia candida* waren vollständig ausgestorben, während sie im Freiland noch häufig waren.

Wenn auch mit obigen Versuchen nicht alle Möglichkeiten experimenteller Besiedlung erschöpft sind und daraus nicht geschlossen werden darf, dass der „historische“ Faktor bei der Besiedlung überhaupt nie eine Rolle spielt, so sind meine Befunde doch unvereinbar mit der Theorie der Euryöcie der Collembolenarten. Eigentlich geht der Widerspruch zu dieser Theorie schon aus dem aufmerksamen Studium der Tabellen 1—3 hervor. Am deutlichsten zeigt es Tabelle 3. Im Haufen, in dem ab Hochsommer unter den Onychiuren die Art *ghidinii* allein dominiert (Massenvermehrung Juli-September), entwickelte sich vorerst im Frühling die dominante Art der Tabelle 1 (*O. stachianus*) und daneben im April die dominante Art der Tabelle 2 (*O. fimatus*). Es ist mit der Theorie der Euryöcie nicht erklärlich, wieso beide Arten nachträglich durch eine andere ersetzt werden. Schliesslich ist mit dieser Theorie auch das oft brüske Verschwinden reichlich vorhandener Arten, wie *Is. olivacea* und *Hypogastrura assimilis*, *H. bengtssoni* im ersten Frühling sowie anderer Arten im Verlauf der Rotte oder das verspätete Auftreten der gemeinen *Folsomia multiseta*, etc. nicht einzusehen.

Freilich wird der Begriff der ubiquistischen Art wohl nicht unbeschränkt weit gefasst. Sollten sich aber die eingangs dargestellten faunistischen Unterschiede als ökologische Spezialisierungen der betreffenden Arten herausstellen, so wäre es zweifellos nicht mehr am Platze, von Ubiquität zu reden. Es erstand mir daher die Aufgabe, nun diese Hypothese zu prüfen.

V. KORRELATIONEN ZWISCHEN FAUNENZUSAMMENSETZUNG UND MILIEU

a) *Zusammensetzung des Substrates*

Es musste zunächst berücksichtigt werden, dass die drei Hauptversuchshaufen (Tab. 1—3) aus verschiedenen Blattgemischen bestanden, die im Kapitel III beschrieben sind. Ueber den Einfluss des Substrates verfüge ich über folgende Beobachtungen und Versuche.

Gleichzeitig mit dem in Tabelle 2 auf seine Fauna ausgewerteten Kompost, wurde direkt daneben frisch geschnittenes Gras und grüne Blätter und Zweige der Zierpflanze *Aucuba japonica* vermischt mit viel Sand aufgehäuft. Die sich darin entwickelnde Fauna stimmt mit derjenigen der Tabelle 2 so sehr überein, dass ich verzichte sie im Detail darzustellen. Als Fehlerquelle bei diesem und der folgenden Versuche muss allerdings an die schon im vorigen Kapitel erwähnte der Einwanderung von milieufremden Arten gedacht werden.

In einem Drahtkorb, der im Blattkompost des Museums eingelassen war, wurden ca. 10 dm³ Pferdemist (mit Stroh) kompostiert. Die Faunenzusammensetzung zeichnete sich hauptsächlich durch Seltenheit von *Folsomia candida* und der Neanuren, aber frühes Auftreten (im Oktober, ca. zehn Monate nach Beginn des Versuches) von *Onychiurus burmeisteri* aus. Zur gleichen Zeit trat letztere Art auch im Korb mit Tannennadeln auf, von denen schon die Rede war. In einem Korb Torfmull fand sich jeweils nur eine spärliche Anzahl der Arten aus dem Blattkompost. In einem weiteren Korb mit Eichenblättern waren höchstens quantitative Differenzen festzustellen.

Während der Haufen des Museumsgartens im Herbst 1949 aus Blättern von Ulmen, Ahorn, Eschen und Linden bestand, wurde

am gleichen Ort im darauffolgenden Herbst ein solcher von Linde, Catalpa und Paulownia bestellt. Der einzige Unterschied in der sich entwickelnden Fauna im Vergleich zum Vorjahr bestand in der Seltenheit von *Hypogastrura denticulata*; aber es ist wahrscheinlicher, dass dies auf den nasskalten Frühling 1951 zurückzuführen ist, als auf den Unterschied in der Blattzusammensetzung. Die Konstanz der Faunenzusammensetzung an einem gegebenen Ort, trotz Besiedlungsversuchen und Variieren des Substrates, war sehr bemerkenswert, und führte mich dazu, meine Aufmerksamkeit eher klimatischen Einflüssen zuzuwenden.

b) Jahreszeiten.

Die Beziehung zwischen dem Auftreten von *Isotoma olivacea* und *Hypogastrura assimilis* bzw. *bengtsoni* und der winterlichen Jahreszeit ist ganz auffällig. Dass diese Arten nicht ausschliesslich eine erste Phase der Tiersukzession in noch unzersetztem Kompost bezeichnen, geht daraus hervor, dass erst im Sommer zur Kompostierung gebrachte, vorher trocken aufbewahrte Blätter diese Arten nicht entwickeln lassen. Ich habe wiederholt beobachtet, dass diese Arten fast schlagartig mit der warmen Jahreszeit verschwinden. Trotzdem bezeichnen sie, mindestens im Winter, wenig zersetzten Kompost, im 2. oder 3. Winter der Kompostierung treten sie höchstens noch in kümmerlichen Individuen auf; ob diese aus übersommerten Eiern oder von benachbarten Standorten eingewanderten Individuen herrühren, muss noch untersucht werden.

c) Lokalklima und Witterung.

Die Standortsklimate der drei Hauptversuchsgelände sind sehr verschieden. Nach zunehmender Besonnung ordnen sie sich in folgende Reihe: Simonet (Tab. 1, Dauerhalbschatten), Museum (Tab. 2, vormittags Schatten, nachmittags Sonne), Gartenbauschule (Tab. 3, immer in der Sonne). Im Museum und in der Gartenbauschule trocknen die Haufen während den Schönwetterperioden in den oberen Schichten ziemlich stark aus, auch oft im Winter. Im Garten Simonet dagegen bleibt der Kompost, wenigstens im Winter, dauernd bis auf die oberste Blattschicht durchnässt. Das sichtbare Resultat davon ist die pastenartige Aufweichung der Blätter, wie sie nie bei Komposten, die teilweise der Sonne ausgesetzt sind, beobachtet wurde. Mit dieser Erscheinung steht deutlich das Auf-

treten von *Hypogastrura bengtssoni* bei Simonet und *H. assimilis* im Museum in Beziehung. Ich glaubte zunächst, dass dabei auch eine wesentliche Rolle die Tatsache spielte, dass Herr SIMONET seinen Blatthaufen im Herbst stampfte. Im Herbst 1951 liess er aber einen neuen Haufen ungestampft, was ohne Wirkung auf das faunistische Resultat blieb, und gleichzeitig liess Herr FERRIÈRE in Genf-Florissant einen beschatteten und sehr lockeren Haufen errichten, der ebenfalls bald mit *H. bengtssoni* besiedelt wurde. Schliesslich stampfte ich im Museumsgarten Kompost ohne Erfolg in Bezug auf *H. bengtssoni*, die ich doch künstlich einimpfte; nur *H. assimilis* entwickelte sich darin. Nun hatte aber mein Mann (GISIN 1949 b) im Winter 1948/49 bei Simonet im gleichen Haufen sowohl *H. bengtssoni* als auch *H. assimilis* (= *H. manubrialis assimilis*) gefunden, und zwar entsprechend einer unveröffentlichten Probeserie (23. Februar 1949) an der Oberfläche nur *H. assimilis*, in der Mitte etwa gleichviel Vertreter beider Arten und in der Tiefe des Haufens mehr *H. bengtssoni* als *assimilis*. Diese Ausnahmeercheinung erklärt sich aber leicht durch die aussergewöhnlichen Niederschlagsverhältnisse jenes Winters. Im Februar 1949 regnete es nur an 1 Tag, und zwar nur 2,3 mm, gegen 93,3 mm 1950 und 104 mm 1951. Der ganze Winter war damals viel trockener als die folgenden. Diese Beobachtungen bestätigen den ausschlaggebenden Einfluss der Feuchtigkeit für das Vorkommen von *Hypogastrura bengtssoni* bzw. *assimilis*, zweier ökologisch scharf differenzierter Arten. Für letztere Art ist der Kompost der Gartenbauschule offenbar schon wieder zu trocken.

Nachdem so an einem Beispiel der Einfluss standortsklimatischer Unterschiede unzweifelhaft gemacht worden war, durfte man sie auch als wahrscheinlichste Erklärung der in Tabelle 4 zusammengestellten faunistischen Unterschiede heranziehen. Insbesondere liesse sich so die Entwicklung der Onychiuren in der Gartenbauschule (Tab. 3) gut verstehen. Im Frühling, wo der Temperaturunterschied der Standorte noch nicht so ausgeprägt war (jedenfalls im kalten, regnerischen Frühjahr 1951) versuchten sich zunächst spontan die Arten von Simonet (*stachianus*) und vom Museum (*fimatus*) zu entwickeln; ab Ende Juni wurden sie aber von der offenbar durch die Wärme begünstigten *ghidinii* überflügelt. Aber das war eine Erklärung, die noch weiterer Bestätigung bedurfte, was ich durch Laboratoriums-Experimente versuchte.

VI. WÄRME- UND FEUCHTIGKEITSEXPERIMENTE

Dass die Collembolenarten verschiedene Temperatur- und Feuchtigkeitsbereiche bevorzugen, ist durch AGRELL's Präferenzversuche nachgewiesen worden. Doch betreffen diese mehr die physiologische Tendenz der Arten, wieder die Feuchtigkeits- oder Temperaturzone aufzusuchen, an die sie am natürlichen Standort gewohnt waren. So erklärt sich auch AGRELL's Beobachtung, dass eine Art andere Feuchtigkeitsbereiche aufsucht, je nachdem sie einem durchschnittlich trockeneren oder feuchteren Standort entstammt (insofern die von AGRELL angegebenen Unterschiede nicht einfach auf Bestimmungsfehlern beruhen, wie es sicher in mehreren Fällen zutrifft). Ueber die Fähigkeit einer bodenbewohnenden Collembolenart in bestimmten Feuchtigkeits- oder Temperaturbereichen ihren Lebenszyklus zu vollenden, liegen bisher noch keine Versuche vor. Die im folgenden beschriebenen Experimente sind die ersten wirklichen ökologischen Versuche oder besser Vorversuche mit endogäischen Collembolen.

Am 22. August 1951 setzte ich drei undicht verkorkte Glaszylinder mit je $\frac{1}{2}$ Liter Kompost von der Gartenbauschule an, in dem sich (Tab. 3) zahlreich *Onychiurus ghidinii* entwickelte und

TABELLE 5.

	22. 8	1.12			5.12
	Frei- land	Thermo	Labo	Frigo	Frei- land
<i>Onychiurus stachianus</i> . .	1	1	1	1	—
» <i>finatus</i>	—	(16+0)	(23+15)	(13+25)	—
» <i>ghidinii</i>	5	5	5	5	4
<i>Anurida comellinii</i>	5	—	4	4	2
<i>Proisotoma minuta</i>	1	—	—	—	—
<i>Isotoma notabilis</i>	3	3	3	5	5
<i>Sinella coeca</i>	4	4	3	—	—
<i>Folsomia multisetosa</i>	1	—	1	—	3
Wassergehalt %	53	43	52	51	48
Feinerde %	10	29	19	15	18

beschickte jeden mit 15—20 Exemplaren *Onychiurus fimatus* vom Museumsgarten. Ein Glas kam in einen Thermostaten bei 25—30° C, eines blieb im Laboratorium und eines wurde der Temperatur von + 2—3° C eines Kühlschranks ausgesetzt. Am 1. Dezember 1951 wurde ausgelesen; das Resultat ist in Tabelle 5 zusammengestellt.

Die Zahlen bedeuten wieder Abundanzklassen, ausser für die eingeführte *O. fimatus*, wo die erste der im Klammer gesetzten Ziffern die Adulttiere, die zweite die Jungtiere betreffen. Zu *O. ghidinii* ist beizufügen, dass die Tiere vom Thermostat alle relativ klein waren, diejenigen vom Laboratorium mittel bis gross und jene aus dem Eisschrank ausschliesslich sehr gross. Aus diesem Versuch möchte ich folgende Schlüsse ziehen:

1. *Onychiurus ghidinii* pflanzt sich im Kühlschrank nicht fort; sie ernährt sich aber und wächst zu Riesenexemplaren heran, wie sie bei vermehrungsoptimalen Bedingungen nicht auftreten. Das bestätigt die schon bei den Besiedlungsversuchen aufgekommene Vermutung, dass eine Art in ungeeignetem Milieu recht lange durchkommen und heranwachsen kann, ohne sich zu vermehren.

2. Günstige Bedingungen zur Vermehrung fand *O. ghidinii* im Thermostaten bei Temperaturen, die denjenigen im besonnten Komposthaufen während des Sommers in der Gartenbauschule ungefähr entsprechen.

3. Bei dieser Temperatur vermehrt sich umgekehrt *O. fimatus* nicht mehr, wächst aber heran.

4. Für die Entwicklung der ganz spärlich vorhandenen *O. stachianus* war der Kompost wahrscheinlich zu trocken.

5. Es lässt sich jetzt erklären, warum *O. fimatus* ihre Hauptvermehrungszeit im Winter hat (Tab. 2), *O. ghidinii* und *stachianus* aber im Sommer (Tab. 1 und 3).

6. *Sinella caeca* ist ein ausgesprochener Wärmespezialist; auch die Adulttiere widerstehen offenbar der niederen Temperatur des Kühlschranks nicht.

7. Die Zunahme an Feinerde ist ein brauchbarer Gradmesser der biologischen Aktivität im Kompost.

8. Es ist für gewisse Arten eindeutig nachgewiesen, dass das Standortsklima für die in den Hauptversuchshaufen festgestellten

Unterschiede der Kompostcollembolenfauna am meisten verantwortlich ist.

9. Es wird verständlich, warum mir alle Zuchtversuche von *Onychiurus fimatus* im geheizten Raum missrieten. Es schien wahrscheinlich, dass im obigen Versuch für diese Art die Temperatur des Kühlschranks zu tief, im Laboratorium aber zu hoch war. Um das zu prüfen, wurden am 17. Januar 1952 vier $\frac{1}{2}$ -Liter-Gläser mit neuem Septemberkompost vom Museumsgarten gefüllt, zwei im Laboratorium bei ungefähr 17—20° C behalten und zwei in einen kühleren Raum (um 12° C) gestellt. Am 21. April 1952 konnten in den zwei Laboratoriumsgefässen ca. 50 sehr grosse und nur wenige kleine Exemplare von *fimatus* nachgewiesen werden; in den kühler gestellten Gefässen hatte sich die Art massenhaft vermehrt: je ca. 200 Tiere aller Grössen.

Um nun zu untersuchen, ob die Wärme oder die Feuchtigkeit für das Verschwinden von *Isotoma olivacea* verantwortlich seien, wurden am 23. Februar 1951 je ein Glas Kompost aus Blättern des vorigen Herbstes im Laboratorium bzw. im Kühlschrank aufbewahrt. Ebenso verfuhr ich gleichzeitig mit *Is. olivacea*-haltigem Simonet-Kompost. Am 11. Juni, zu einer Zeit wo im Freiland die Art verschwunden war, verschwand sie auch ganz oder beinahe in den Zimmergläsern, in denen doch die Feuchtigkeit auf dem ursprünglichen Stand geblieben war. Im Eisschrank lebte aber die Art noch sehr reichlich. Merkwürdigerweise hielten sich hingegen *Hypogastrura assimilis* bzw. *bengtssoni* in keiner dieser Kulturen.

Einen orientierenden Versuch mit einer „Feuchtigkeitsorgel“ stellte ich Ende Januar 1951 folgendermassen an. In einer länglichen Holzkiste wurden vier durch Drahtsiebe abgeteilte $\frac{1}{2}$ -Liter-Proben vom Museumsgarten gegeben, und zwar eine solche mit Blättern vom vorigen Herbst (75 % Wasser) und drei vom einjährigen Kompost (ca. 50 % Wasser), wobei die erste mit 50 % vom Totalgewicht mit Wasser angereichert wurde und die dritte an die Kastenwand stiess, welche durch Stoff ersetzt war und so stärker austrocknete. Nach neun Tagen wurde ausgelesen (Tabelle 6):

TABELLE 6.

Wassergehalt %	75	54	49	33
<i>Hypogastrura assimilis</i> . . .	4	—	—	—
<i>Neanura muscorum</i>	4	3	3	3
» <i>giselae</i>	4	3	2	1
<i>Isotoma olivacea</i>	6	5	4	3
» <i>notabilis</i>	3	3	4	5
<i>Onychiurus fimatus</i>	1	4	4	5
<i>Folsomia candida</i>	3	3	4	5
<i>Lepidocyrtus lanuginosus</i> . . .	1	1	1	—

VII. COLLEMBOLENFAUNA UND MIKROFLORA

Im Zusammenhang mit den Beobachtungen über den Einfluss der Feuchtigkeit auf die Collembolenfauna, müsste auch an die deutlichen Beziehungen zwischen dem Auftreten der Hypogastruren und der Feuchtigkeit des Standorts, sowie der Witterung (Kapitel V c) erinnert werden. Nun konnte aber zwischen den Komposten mit *Hypogastrura assimilis* und denen mit *Hypogastrura bengtssoni* nie ein entsprechender Unterschied des Wassergehalts durch Wägen gemessen werden (ca. 75%). Ja *Hypogastrura bengtssoni*, die charakteristische Art ständig durchnässter Blätter, ist im Simonetkompost (Tab. 1) im zweiten Winter bei Wassergehalten aufgetreten, die weit unter denjenigen der Komposte mit *Hypogastrura assimilis* liegen. Noch deutlicher war das im zweiten Winter (1951/52) eines Haufens im Garten Simonet, der nicht schon im ersten Frühjahr sondern erst als einjähriger Kompost im Herbst umgestochen wurde und in dem sich, zweifellos autochton, massenhaft *Hypogastrura bengtssoni* entwickelten bei relativ niedrigem Wassergehalt. In einem Versuch vom April 1952 wurde *bengtssoni*-Kompost in eine Blechschachtel neben Museumskompost gegeben. Der erste wurde bis auf 43% Wassergehalt ausgetrocknet, letzterer täglich stark besprengt (80% Wasser am Ende des Versuchs). Nach drei Wochen lebte immer noch im ursprünglichen *bengtssoni*-Kompost *Hypogastrura bengtssoni* und war nicht ausgewandert.

Hypogastrura assimilis konnten keine mehr aufgefunden werden. Trotzdem ist der Unterschied zwischen einem *bengtssoni*-Kompost und einem *assimilis*-Kompost schon von Aug erkenntlich. Der erstere zeigt schwarze, in der Form erhaltene, aber pastenartig erweichte Blätter, in letzterem sind die Blätter braun, zerfressen und nur ihr hartes Lignin Blattnervennetz ist erhalten. Es ist offenbar, dass dieser Unterschied auf verschiedener mikrobieller Zersetzung beruht.

Die mit einem stagnierenden Wasserfilm überzogenen Blätter unterliegen wahrscheinlich einer teilweise anaëroben Fermentierung mit anderen Abbaustufen und Nebenprodukten als die Blätterhaufen mit wechselnder Wasserführung, die durch periodisches Austrocknen und Wiederbefeuchten der oberen Schichten erzeugt wird.

Es muss so daran gedacht werden, dass die physikalischen Faktoren, wie die Feuchtigkeit, nicht nur direkt, sondern vielleicht noch mehr indirekt über die mikrobiellen Vorgänge im Kompost auf die Collembolenfauna einwirken.

Zu diesem Schluss verleiten auch eine Anzahl Beobachtungen an *Isotoma olivacea*. Nach einem im vorhergehenden Kapitel angeführten Versuch, kann man diese Art in der Kühle bis in den Sommer hinein dauernd am Leben erhalten, während sie in der Zimmer- bzw. Frühlingswärme eingeht, auch wenn man für genügend Feuchtigkeit und unzersetzte Blätter sorgt. Dass ihr aber nicht die Wärme direkt zum Verhängnis wird, ergab sich aus anderen Erfahrungen.

Anfang Mai 1950 wurde im Garten Simonet ein *Isotoma olivacea*-*Hypogastrura bengtssoni*-Blatthaufen irrtümmlicherweise mit zu grossen Mengen Kunstdünger behandelt, nämlich mit 2,5 kg gelöschtem Kalk und 1,5 kg Harnstoff auf ca. 150 kg Kompost. Als Resultat dieser Ueberdüngung war der Haufen während mindestens zwei Monaten völlig collembolenfrei, worauf sich ab Juli (!) wieder sehr zahlreich bis zum nächsten Frühjahr *Isotoma olivacea* einstellte (neben *Pseudosinella alba* und *Heteromurus nitidus*, sowie im Winter *Hypogastrura bengtssoni*).

Ganz Entsprechendes ergaben Düngungsversuche im Laboratorium. Z. B. wurde am 28. September 1950 einjähriger Kompost vom Museum in eine durch Drahtsiebe viergeteilte Blechschachtel gebracht. Der ca. 50% wasserhaltige Kompost wurde vorher teil-

weise ausgetrocknet und das verdunstete Wasser durch steigende Konzentration von Kalknitratlösung ersetzt, so dass die vier 200-gr-Proben, bezogen aufs Totalgewicht, 0—0,16—1,6—16‰ Kalknitrat enthielten. Dann wurde möglichst gleichmässig mit *Isotoma olivacea* geimpft und die Büchse im geheizten Zimmer gelassen. Am 12. Dezember waren in der ungedüngten Probe keine *Isotoma olivacea*, wie wir uns jetzt gut erklären können (Wärme) aber in der 0,16‰-Probe fand ich 22 Stück, in der 1,6‰-Probe 35 Stück, in der 16‰-Probe schliesslich 3 Stück. Für *Isotoma notabilis* war das Resultat übrigens in der gleichen Reihenfolge: 129, 86, 43, 0 Exemplare. Andere Arten waren nur in statistisch ungenügenden Mengen vorhanden. Auch *Onychiurus fimatus* konnte einmal im geheizten Zimmer bei Anwesenheit von Cyanamid zur Vermehrung gebracht werden.

Für diese, scheinbar diskordanten Beobachtungen an *Isotoma olivacea* möchte ich folgende Erklärung geben. Am Verschwinden dieser Art während der warmen Jahreszeit ist nicht die Wärme direkt schuld, sondern die damit einsetzenden mikrobiellen Vorgänge im Kompost. Durch gewisse chemische Stoffe werden die sommerlichen Fermentierungsprozesse gehemmt oder verändert, ähnlich wie im Winter durch niedere Temperatur, und dann kann sich *Isotoma olivacea* auch bei höherer Temperatur entwickeln.

Es scheint mir dringend, dass diese vorerst nur unbestimmte Arbeitshypothese in Zusammenarbeit mit Mikrobiologen geprüft wird. Dass Bakterien eine wesentliche Rolle in der Ernährung der Collembolen spielen, scheint mir festzustehen. Das ergibt sich schon aus der Art der Nahrungsaufnahme dieser Insekten. Sie fressen die Blattsubstanz nicht wie Schmetterlingsraupen, sondern schaben die aufgeweichte Oberfläche samt Bakterien Schleim ab. Es benehmen sich da allerdings nicht alle Arten gleich. *Isotoma olivacea* greift z. B. nie grünen Salat an, frisst daran aber gierig sobald er fault. Hingegen konnte *Onychiurus fimatus* beim Verzehren von grünem Salat frischgekochtem Eiweiss und grünen Rindenalgen beobachtet werden. Ob die Bakterien verdaut werden oder was sonst mit ihnen im Darmkanal oder im Kot der Bodeninsekten geschieht ist eine noch kaum je gestellte Frage. Dabei kommt man heute mehr und mehr zur Ansicht, dass der fruchtbare Humus eben gerade den Darm von Bodentieren passiert haben muss. Hier klafft also eine Lücke in der Erforschung der

Prozesse, die zur Humusbildung führen. Ihre Klärung verspricht zugleich Entscheidendes zur Physiologie und Oekologie der Collembolen. Das hier Beobachtete zeigt aber einmal mehr, dass nicht einfach von der Tierordnung als Gesamtheit ausgegangen werden darf, sondern von den in jedem Fall am Standort tätigen, richtig bestimmten Arten, denn sie sind ökologisch sehr ungleichwertig.

Da die Verabfolgung von Kunstdünger wohl hauptsächlich auf den Umweg über die Mikroflora auf die Collembolen wirkt, sollen hier noch einige Beobachtungen darüber erwähnt werden.

Die erste Beobachtung darüber ist m. W. diejenige meines Mannes (GISIN 1949 *b*) im Garten Simonet, wo eine Gabe von ca. 5⁰/₀₀ Kalkcyanamid (vom Gesamtgewicht) die Entwicklung von *Onychiurus stachianus* (= *gridellii* Gisin 1949) und *Hypogastrura denticulata* vollständig verhinderte und das Auftreten von *Folsomia multiseta* um ca. drei Monate vorverschob.

Eine 1950/51 im Museumsgarten am Anfang der Kompostierung ausgeführte Herbst-Düngung mit ca. 20⁰/₀₀ Cyanamid, veränderte im Ganzen betrachtet die artliche Zusammensetzung der Collembolenfauna nicht, förderte aber mächtig sowohl *Folsomia candida* als auch *Onychiurus fimatus* gegenüber dem unbehandelten Vergleichshaufen, der im April nur 5% gegen 30% und im Oktober 40% gegen 56% Feinerde enthielt. (*Hypogastrura denticulata* entwickelte sich in jenem kalten Frühjahr sowieso nicht). *Folsomia multiseta* trat im gedüngten Haufen schon ab Juli auf und zwar viel zahlreicher als im ungedüngten Vergleichshaufen, wo sie erst spärlich ab Oktober erschien.

Am 20. September 1950 wurde Simonet-Kompost (entsprechend Tab. 1) in zwei kleinen Gläsern gut verkorrt, nachdem er mit 0,5⁰/₀₀ bzw. 2,5⁰/₀₀ feinerstossenem Ammoniumsulfat gemischt und mit je 30 Exemplaren *Hypogastrura denticulata* besetzt worden war. Nach 2½ Monaten erwies sich die stärker gedüngte Probe völlig steril in Bezug auf Collembolen, im anderen lebten nur noch 4 Hypogastruren, keine Onychiuren und keine Neanuren mehr, während die übrige Collembolenfauna ungefähr normal war. Schliesslich hat auch ein erster Versuch mit Penicillin andeutungsweise gezeigt, dass Antibiotika in diesem Zusammenhang zu aufschlussreichen Versuchen Anlass geben können. Am 24. April 1952 wurde ein knapper halber Liter Museumskompost vom letzten Herbst mit ca. 75000 I.E. Penicillin möglichst gleichmässig ver-

setzt und am 10 Juni 1952 (nach 6 Wochen) ausgelesen. Von den ursprünglich zahlreich vorhandenen Arten vermehrten sich *Onychiurus fimatus* in der Vergleichsprobe wie gewöhnlich in der Wärme nicht (5 grosse Exemplare), wohl aber im Kompost mit Penicillin (ca. 25 Exemplare). Umgekehrt hemmte das Antibiotikum die Entwicklung von *Folsomia candida* wesentlich, während es auf *Isotoma notabilis* ohne direkten Einfluss blieb. Dass so das Penicillin in diesem Versuch eine der Winterkälte ähnliche Veränderung der Kompostierung bewirkte, scheint auch bewiesen zu werden durch die Anwesenheit im Penicillinglas von 3 Exemplaren von *Isotoma olivacea*.

VIII. SUKZESSIONEN

Endlich kann nach langem Umweg zur ursprünglichen Frage zurückgekehrt werden. Sie war insofern falsch gestellt, als sich „Blattkompost“ als ein sehr uneinheitliches Milieu erwiesen hat. Die faunistischen Unterschiede von einem Komposthaufen zum andern sind ebenso gross als diejenigen zwischen einer Sukzessionsphase zur andern.

Das Bild der ökologisch bedingten Sukzessionsfolge könnte allerdings gestört werden durch die Existenz einer genetisch fixierten Fortpflanzungssaison, wie sie neuerdings von BAUDISSIN (1952) behauptet wird. Meine Versuche zeigen aber in allen Fällen, dass die Fortpflanzungsfähigkeit der untersuchten Collembolen von Aussenfaktoren, teilweise auf dem Umweg über die Nahrung, abhängig ist. Nach AGRELL (1941) entwickelte z. B. *Isotoma olivacea* an einem lappländischen Standort über der Baumgrenze nur eine Generation während des Jahres 1937. Bei uns tritt diese Art unter normalen Bedingungen während einem einzigen Winter in schätzungsweise 4 bis 5 Generationen auf. Von einem artlich fixierten Generationsverlauf ist also keine Rede. Dasselbe gilt für *Isotomiella minor*, von der in Lappland auch nur eine Jahresgeneration beobachtet wurde, während *Isotoma notabilis* am gleichen Standort 2 Generationen entwickelt haben soll. Letzteren Schluss AGRELLS halte ich allerdings nicht für erwiesen. Seine Beobachtungen (Diagramm II A, B, Tab. 32, 34) zeigen eher wie die Populationsentwicklungen von Jahr zu Jahr wechseln und zu gleichen Daten

aufeinanderfolgender Jahre die Alterszusammensetzung einer Population ganz verschieden sein kann. Die Diagramme und Tabellen, in denen er die Populationsentwicklungen des ersten halben Jahres 1938 vor diejenige der zweiten Hälfte des Vorjahres stellt, müssen deshalb beanstandet werden. Denn um eine fixe Periodizität darzutun, setzt seine Darstellung eine solche voraus und verleitet zu falschen Schlüssen. Auch von *Folsomia quadrioculata* gibt AGRELL zwei deutliche Generationen an, wo aus seinen Tabellen nur hervorgeht, dass Jungtiere während der ganzen Vegetationsperiode auftreten können und die Populationsbewegungen von Ort zu Ort und von Jahr zu Jahr einen anderen Verlauf nehmen.

Mein Mann und ich haben vergeblich versucht nach der AGRELL'schen Methode die Zahl der Generationen verschiedener Collembolenarten bestimmter Genfer Standorte zu erfahren. In unsern gemässigten Klimaten überdecken sich die Generationen meist kunterbunt und es gelingt nur in einzelnen Fällen den Zeitpunkt des Massenausschlüpfens einer Art, z. B. im Frühjahr (*Hypogastrura denticulata*) zu erfassen. Die Dauer einer Generation beträgt nach unseren Feldbeobachtungen ungefähr 5 bis 7 Wochen. Es frägt sich, ob die von BAUDISSIN angegebene gleiche Zeitspanne für das Abklingen der Giftwirkung von Hexa- und DDT-Mitteln im Boden nicht auch auf neuen Generationen beruht, denn seine Behauptung steht im Widerspruch sowohl zu seinen eigenen Daten als auch zu dem, was man bisher über die Wirkungs-dauer dieser Gifte im Boden weiss.

Die von mir beobachteten faunistischen Unterschiede müssen somit zum grössten Teil gesetzmässig-ökologischer Natur sein.

Bevor also eine allgemeine Formel der Collembolensukzession im Kompost aufgestellt werden kann, muss die allgemeine Frage der ökologischen Bedingungen aller in Betracht kommender Collembolengemeinschaften beantwortet werden. Davon sind wir zur Zeit noch recht weit entfernt. So muss ich mich auf einige vorläufige Feststellungen beschränken, die nur für die allgemeinen Bedingungen meiner Hauptversuchshaufen gelten.

Im ersten Winter entwickelt sich eine artenarme, aber individuenreiche Winterfauna, bestehend vor allem aus *Isotoma olivacea* und einer der beiden Hypogastruren, *assimilis* oder *bengtssoni*. Mit der warmen Jahreszeit stirbt diese Faunula rasch aus. In Komposten, die erst in der warmen Jahreszeit angelegt werden

tritt sie nicht auf. Im zweiten Winter entwickelt sie sich manchmal wieder kümmerlich, vielleicht aus einwandernden Exemplaren umliegender neuer Haufen oder aus übersommerten Eiern. Im Frühling tritt dann in den von mir verfolgten Komposten eine artenreiche Faunula auf, unter der Neanuren, Anuriden, spezielle Kompostonychiuren und blinde Folsomien besonders charakteristisch sind. Allmählich geht dieses Stadium in eine Gartenerde-Faunula über, mit *Folsomia multiseta*, anderen Onychiuren, Tullbergien etc. wobei allerdings „Gartenerde“ kein einheitlicheres Milieu ist als „Blattkompost“.

Ausser bei speziellen Düngungsversuchen war es mir bei den Untersuchungsplätzen nie möglich im Sommer Exemplare der Winterfaunula zu finden, auch in den feuchtesten Partien der Komposte nicht. Wie die betreffenden Arten übersommern, wäre der Gegenstand interessanter ethologischer oder physiologischer Untersuchungen. Ueberhaupt birgt das Problem spontaner Besiedlung noch viele Rätsel. ULRICH (1933, p. 22) meint zwar, dass Collemboleneier einer Erwärmung auf 45° C (Ausleseapparat) und der Austrocknung (Lufttrockenheit der Streu) widerstehen könnten. Er schliesst daraus, dass auch derbe Eingriffe wie Kahlschlag die Streufauna nicht schädigen. Gerade wegen dieses weitgehenden Schlusses muss diesen Angaben widersprochen werden. Es lässt sich leicht beobachten, wie die endogäischen Collembolen, sowie ihre Eier schon in Zimmerluft nach kurzer Zeit verschrumpfen und zu Grunde gehen. Nach eigenen Versuchen entwickelten sich keine Collembolen mehr in einer Probe Kompost, die 4 bis 5 Tage auf einem Berlesetrichter (ca. 30° C) ausgetrocknet und wieder angefeuchtet worden war.

IX. ANDERE GEMEINSCHAFTSTYPEN VON KOMPOSTCOLLEMBOLEN

Ausser den dauernd untersuchten Kompostversuchshaufen wurden gelegentlich Komposte verschiedener Herkunft auf ihre Collembolenfauna geprüft. Oft wurden dabei die schon dargestellten Beziehungen zwischen Standort und Collembolenfauna bestätigt gefunden. Aber ebenso oft stiess ich auf ganz andere

In summarischer Uebersicht sind die wichtigsten Standorteigenschaften folgende:

Proben

- 1—2 heiss fermentierender Kompost
- 3—9 Komposterde in Beeten und Blumentöpfen
- 10—14 Pferdemist, Holzmoder, Torf, bezw. Gartenabfälle
- 15—17 Kompost aus Warmhäusern
- 18—21 Kompost aus der Tiefe von Saatbeeten.

Probe 1. Kompost aus $\frac{1}{3}$ Pferdemist und $\frac{2}{3}$ Blättern in einer Gärtnerei in Carouge, in einem Beet an der Sonne. 10.5.49 (Ga 274).

Probe 2. Grosser, relativ trockener Blatthaufen in einem Stadtpark; im Inneren warm, dampfend. 12.4.51 (Ga 608).

Probe 3. Blattkompost ca 50 cm tief, in einem Beet an der Sonne, mit dünner Schicht älterer Komposterde überdeckt, Stadtgärtnerei La Grange. 9.8.50 (Ga 511).

Probe 4. Vierjährige Blattkomposterde in grossem Haufen an der Sonne, wurde jedes Jahr umgestochen. Trocknet im Sommer meist stark aus. Stadtgärtnerei La Grange. 27.3.51 (Ga 596).

Probe 5. Kompost aus Gartenabfällen aus einem Beet der Stadtgärtnerei Beaulieu. 14.8.50 (Ga 517).

Probe 6. Gemüsebeet in der Gartenbauschule. 23.5.50 (Ga 499).

Probe 7. Altes, bis vorigen Herbst gedecktes Blumenbeet in Gärtnerei Carouge. 24.4.49. (Ga 260).

Probe 8. Blumenbeet in Gärtnerei in Carouge. 28.5.49.(Ga 275).

Probe 9. Blumentopferde (Geranium), Gärtnerei in Carouge. 28.5.49 (Ga 403).

Probe 10. Pferdemist, Stadtgärtnerei Beaulieu. 12.10.50 (Ga 540).

Probe 11. Pferdemist ohne Stroh. Gärtnerei in Carouge. 28.5.49 (Ga 298).

Probe 12. Schwarzer Holzmoder in hohlem Ast einer Rosskastanie, ca 12 m über dem Boden. Promenade des Bastions, Genf. 20.3.50 (Ga 463).

Probe 13. Kleiner Haufen Schweizertorf, Gartenbauschule. 13.6.49 (Ga 429).

Probe 14. Grosser Haufen von Gartenabfällen, ca. ein Jahr alt, Gartenbauschule. 13.6.49 (Ga 431).

Probe 15. Blätter in einer teilweise besonnten Holzkiste im Museumsgarten, keine stabile Gemeinschaft, wichtigste Charakterarten waren 2 Monate später verschwunden. 16.6.52 (Ga 905).

Probe 16. Verlassenes Warmhaus in geschützter, warmer Lage. Alte Komposterde, Garten in Genf. 22.5.49 (Ga 290).

Probe 17. Geheiztes Warmhaus der Gartenbauschule. Seit 6 Monaten befeuchteter Torfmull. 4.7.49 (Ga 439).

Probe 18. Gemüsebeet, wenig zersetzter Rossmist in 40 cm Tiefe, Gartenbauschule. 13.6.49 (Ga 423).

Probe 19. Tiefere Schicht eines anderen Gemüsebeets, Rossmist und Blätter, Gartenbauschule. 13.6.49 (Ga 424).

Probe 20. Schwarz modernde Eichenblätter aus der Tiefe eines Blumenbeets, Gartenbauschule. 17.4.51 (Ga 613).

Probe 21. Dto. Anderes Blumenbeet. 12.11.51 (Ga 757).

X. SCHLUSS

Im Laufe meiner Studien bin ich über die Oekologie der Collembolen zu Erkenntnissen gekommen, die mir von grösster Wichtigkeit für die zukünftigen Forschungen auf diesem Gebiet scheinen.

Zunächst muss ich der weitverbreiteten, noch letzthin wieder verfochtenen Hypothese der Ubiquität der Collembolenarten die gegenteilige Hypothese ihrer weitgehenden ökologischen Spezialisierung entgegenstellen. Die Vertreter ersterer Hypothese stützen sich einerseits darauf, überall ungefähr die gleichen „Arten“ gefunden zu haben. Dass dabei grosse Bestimmungsfehler zu Grunde liegen, lässt sich teilweise damit entschuldigen, dass der heutige Stand der Taxonomie der Collembolen auch von erfahrenen Spezialisten überschätzt worden ist. Andererseits gehen diese Autoren von *a priori* als einheitlich behandelten Standortstypen aus, z. B. „Humus“ (LINNANIEMI), von „Wassermoos“ (AGRELL) etc. Dass mir alle behandelten ökologischen Probleme ebenfalls entgangen wären, wenn ich durchweg Kompost als Milieu mit einheitlicher Fauna vorausgesetzt hätte, geht aus meiner Arbeit deutlich hervor. Man wird der wichtigen ökologischen Abhängigkeiten der Organismen erst richtig gewahr, wenn man voraussetzungslos ihre gegenseitige ökologische Verteilung in der Natur sprechen lässt und zugehörige Korrelationen zu den Umweltbedingungen sucht (GISIN 1951 a). Die Biotopmethode setzt eben in der Oekologie einen Teil dessen unbegründet voraus, was sie erforschen will (GISIN 1947). Daher ist sie unergiebig, zumal bei Collembolen, wo die ökologischen Verhältnisse selten einfach sind, wie zum Beispiel bei einem monophagen oder sandgrabenden Insekt. Das liegt, wie

in dieser Arbeit sehr wahrscheinlich gemacht worden ist, an der oft sehr feinen Spezialisierung der Arten auf die schwer einschätzbaren klimatischen Bedingungen des Mikromilieus, sowie der Bindung der saprophagen Collembolen an die unsichtbaren mikrobiellen Vorgänge im Boden, deren Vielfältigkeit und oft Unberechenbarkeit bekannt ist. Die grösstenteils nach neuen Prinzipien durchgeführten ökologischen Versuche vorliegender Studie zeigen, dass die Oekologie der Collembolen trotzdem nicht ganz ausser dem Bereich experimenteller und vergleichender Forschung ist. Die Interpretation der Bedeutung physikalischer Faktoren verlangt aber grosse Vorsicht wegen ihrer eventuellen Wirkung auf dem Umwege über die Mikroflora, so z. B. wenn eine Zucht von *Onychiurus fimatus* in der Zimmerwärme bei starker Düngung oder mit Penicillin plötzlich gelingt, sonst nur bei niederen Temperaturen.

Gerade wegen dieser komplexen Verknüpfung der Faktoren erscheint es aber zweifelhaft, je zu einer vollständigen kausalen Auflösung der im Spiel stehenden ökologischen Bedingtheiten zu gelangen. Aber dann werden wir doch nicht von Zufall und von Euryöcie reden, sondern von einer komplexen, feinen Spezialisierung, die als Indikator von hohem theoretischem oder sogar praktischem Wert sein kann, auch wenn uns ihre Natur im Einzelnen entgeht. Schon jetzt vermögen wir auf Grund der Collembolenfauna verschiedene Komposttypen zu unterscheiden, die sehr wahrscheinlich auch gartenbaulich verschiedenwertig sind. Die Erforschung der Bodenfauna vermag zweifellos der ganzen Bodenforschung neue Impulse zu geben.

ANHANG:

XI. ÜBERSICHT ÜBER DIE ERWÄHNTEN ARTEN IN SYSTEMATISCHER ANORDNUNG

1. *Hypogastrura (Ceratophysella) bengtssoni* (Ågr.) (Tab. 1).

Meine Untersuchungen haben nachgewiesen, dass *Hypogastrura bengtssoni* eine ökologisch scharf spezialisierte Winterart schmierig-feuchter, wenig zersetzter, organischer Substanzen ist. Sie charak-

terisiert unter dauernd feuchten Bedingungen kalt fermentierende Komposte. Wie man bei gefangen gehaltenen Exemplaren beobachten kann, sind sie doch sehr empfindlich gegen Kondenswassertröpfchen. Wie die Art bei uns den Sommer überdauert, ist noch unbekannt.

Demgegenüber steht die Ansicht des Collembolenökologen AGRELL, der in einer speziell dieser Art gewidmeten Arbeit (1932) zum Schluss kommt: „ökologisch gesehen bietet *Hypogastrura bengtssoni* nichts von besonderem Interesse. Die Art ist wie die meisten *Hypogastrura*-Arten eurytop und ist also an verschiedensten Standorten vorhanden. Eine Uebersicht über die Literatur zeigt z. B. folgende Lokalitäten: unter Steinen, in moderndem Laub, unter Brettern, unter Pilzlamellen, in Düngerhaufen, in Exkrementen, etc. Meine Exemplare habe ich in vermoderndem Holz gefunden.“

SCHALLER (1949 *b, c*) veröffentlichte in zwei Notizen ethologische Beobachtungen über *Hypogastrura „bengtssoni“*. Aus seinen Standortangaben geht aber hervor, dass es kaum diese Art gewesen sein kann, sondern eher *Hypogastrura sigillata* (Uz.).

2. *Hypogastrura (Cerat.) denticulata* (Bagn.) sensu Gisin 1949 *a* (Tab. 2, 3, 7).

Im Gegensatz zur vorigen verlangt diese Art Wärme zu ihrer Entwicklung und erscheint im Kompost massenhaft nur in warmen Sommern oder warmen Standorten.

3. *Hypogastrura assimilis* (Krsb.) sensu Gisin 1952 (Tab. 1, 2, 3, 6). Syn. *Hypogastrura manubrialis assimilis* (Krsb).

Auch eine gemeine Winterart wie *bengtssoni*, lebt aber im Gegensatz zu dieser nur in weniger feucht fermentierendem, zeitweise etwas antrocknendem und daher gut durchlüftetem Kompost.

4. *Xenylla welchi* Fols. (Tab. 7).

Diese Art tritt recht sporadisch, dann aber oft massenhaft auf, was wahrscheinlich mit ihrer Bevorzugung heiss gärender organischer Reste zusammenhängt.

5. *Ancistracanthella simoneti* Gisin 1949 *a* (Tab. 7).

Seit dem ersten Fund durch meinen Mann in einem alten Warmhaus nur noch in einem Exemplar in einem oft besonnten Holzverschlag, der mit Blättern angefüllt war, gefunden.

6. *Friesea mirabilis* (Tullb.) (Tab. 7).

Im Kompost nur ganz sporadisch.

7. *Friesea sublimis* Macn. sensu Gisin 1950 (Tab. 7).

Nicht häufig und bisher meist in Stallmist, dort aber oft sehr zahlreich.

8. *Odontella (Xenyllodes) bayeri* (Kse.) (Tab. 3).

Eine seltene thermophile Art. Erster Fund in der Schweiz.

9. *Anurida comellinii* Gisin 1949 a (Tab. 3, 5, 7).

Wahrscheinlich ebenfalls eine thermophile Art.

10. *Neanura muscorum* (Templ.) (Tab. 1, 2, 3, 6, 7).

Die Oekologie aller Neanurinen ohne kauende Mundwerkzeuge (Nr. 5—11 dieser Liste) ist noch unklar. Ihre Ernährung scheint von derjenigen aller anderen Collembolen grundsätzlich abzuweichen, ohne dass wir darüber Genaueres wissen.

11. *Neanura giselae* Gisin 1950 (Tab. 2, 3, 6, 7).

Vielleicht eine thermophile Art, die aber ebensowenig wie die anderen Neanurinen auf meine Versuche konstante Reaktionen erkennen liess.

12. *Onychiurus burmeisteri* (Lubb.) (Tab. 2).

Nur vereinzelt in die Komposterde des Museumgartens vom umliegenden Park eingedrungen. Oekologie noch wenig bekannt.

13. *Onychiurus campatus* Gisin 1952 b (Tab. 1).

Charakterart frischer Acker- und Wiesenböden.

14. *Onychiurus fimatus* Gisin 1952 b (Tab. 2, 3, 5, 6, 7).

In mittelfeuchtem Kompost oft massenhaft. Pflanzt sich in der Regel nur bei niedrigen Temperaturen fort, aber ohne im Sommer auszusterben. In Kulturen wurden frischgekochtes Eiweiss, grüner Salat und grüne Rindenalgen neben fauligen organischen Stoffen, z. B. toten Artgenossen, gefressen. Im Gegensatz zu *Onychiurus stachianus* wird die Entwicklung dieser Art durch Stickstoffdüngung gefördert.

15. *Onychiurus hortensis* Gisin 1949 a (Tab. 7).

In sonnigen Blumen- und Gemüsebeeten verschiedener Herkunft aus der Umgebung von Genf.

16. *Onychiurus normalis* Gisin 1949 a (Tab. 7).

Blumenbeete und Blumentopferde.

17. *Onychiurus stachianus* Bagn. (Tab. 1, 2, 3, 5, 7).

Syn. *Onychiurus stachi* Denis und *Onychiurus gridellii* Gisin 1949 b.

Diese Art entwickelt sich massenhaft im Frühling in gut durchlüftetem, schattigem Kompost, der während des Winters sehr feucht fermentiert hat. Stickstoffdüngung (Cyanamid) hindert ihre Entwicklung.

18. *Onychiurus ghidinii* Denis (Tab. 3, 5, 7).

Diese Art verlangt im Gegenteil warm, sonnig gelagerten Kompost, in dem sie eine grosse Rolle spielen kann. Ursprünglich von Venedig beschrieben.

19. *Tullbergia callipygos* C B. sensu Gisin 1944 (Tab. 1).

In angetrockneter Komposterde. Oekologische Spezialisierung wahrscheinlich eng, aber noch unklar.

20. *Tullbergia krausbaueri* C B. (Tab. 1, 2, 3, 7).

Auch keine typische Kompostart, die verbreitet in trockenen, feinporigen Böden zu leben vermag.

21. *Coloburella (Paranuophorus) armata* (Stach) (Tab. 7).

Gartenbeet und Blumentopferde. Erster Fund aus der Schweiz. Vorher nur aus Polen, ebenfalls in Blumentopferde bekannt geworden.

22. *Folsomia onychiurina* Denis (Tab. 7).

In einem Warmhaus mit Tropenpflanzen. Erster Fund in Europa. Bisher selten aus Amerika, Westaustralien und Neuseeland gemeldet.

23. *Folsomia quadrioculata* (Tullbg.).

In keiner der Tabellen dieser Arbeit erwähnt, aber im Text, weil sie sich dauernd in einem Drahtkorb mit Tannennadelkompost erhalten hat und daraus nie in den anliegenden Blattkompost ausgewandert ist.

24. *Folsomia multiseta* Stach. (Tab. 1, 2, 3, 5, 7).

Massenhaft in den meisten Komposten schon etwas fortgeschrittenen Zersetzungsgrades.

25. *Folsomia candida* Will. (Tab. 2, 3, 6, 7).

Eine in lebhaft gärendem Kompost sehr verbreitete Art. Sie vermehrt sich vorzugsweise bei niederen Temperaturen. Im Hochsommer gehen die Populationen zurück. Da sie eine relativ weite Spanne von Feuchtigkeitsschwankungen verträgt, ist sie eine der leichtesten im Laboratorium zu züchtenden Collembolenarten. Stickstoffhaltige Stoffe fördern ihre Entwicklung. Frisch gekochtes Eiweiss wird sofort angefressen, Käse und Fleisch erst nach begonnener Zersetzung. An Stellen, die mit einem Tropfen Zuckerwasser imprägniert wurden, sammeln sich die Tiere bald massenhaft an.

Die Entwicklung der Eier betrug in Zimmerwärme 12 Tage.

26. *Folsomia similis* Bagn. (Tab. 6).

Blumenbeete und Blumentopf.

27. *Proisotoma (Folsomides) parvula* (Stach) sensu Gisin (Tab. 3).

Art xerothermer Böden.

28/29. *Proisotoma minuta* (Tullb.) und *subminuta* Denis (Tab. 1, 2, 3, 5, 7).

Das oft zahlreiche, aber meist nur wenige Monate dauernde Auftreten dieser Formen ist noch unerklärlich, so dass der minimale morphologische Unterschied zwischen ihnen ökologisch auch noch nicht sicher begründet werden kann. Ueber die Artberechtigung von *subminuta* ist also noch nicht das letzte Wort gesprochen.

30. *Proisotoma dottrensi* Gisin 1949 a (Tab. 7).

Bisher ausschliesslich aus tiefen Schichten verschiedener warmer Kompostbeete der Gartenbauschule Genf.

31. *Proisotoma (Isotomina) thermophila* (Ax.) (Tab. 7).

Eine wärmebedürftige Art, die u. a. in heiss gärendem Kompost gefunden wurde.

32. *Isotomiella minor* (Schäff.) (Tab. 1, 2, 7).

Es geht aus den Tabellen deutlich hervor wie falsch es wäre diese doch sehr verbreitete Art einfach als euryök zu bezeichnen, obwohl es zur Zeit unmöglich ist ihre Ansprüche genauer zu definieren.

33. *Isotoma notabilis* Schöff. (Tab. 1, 2, 3, 5, 6, 7).

Diese gemeine Art entwickelt sich immerhin im Kompost erst etwa vom fünften Monat nach Beginn der Zersetzung an.

34. *Isotoma olivacea* Tullb. (Tab. 1, 2, 3, 6, 7).

Charakterart der ersten winterlichen Zersetzungsphase des Komposts. Sie stirbt im Mai-Juni regelmässig jäh aus. An ständig kühlen alpinen Standorten Lapplands hingegen lebt die Art nach AGRELL (1941) während des ganzen Jahres und entwickelt dabei nur eine jährliche Generation. Nach meinen Beobachtungen scheint ihr bei uns die Wärme nicht direkt zum Verhängnis zu werden, sondern eher auf dem Umweg über sommerliche mikrobielle Umstellungen im Kompost. Im Gegensatz zu *Onychiurus armatus* frass *olivacea* in meinen Zuchten Salat nie grün, sondern ausschliesslich faulend, ebenso gekochtes Eiweiss.

34 a. *Isotoma olivacea* f. *stachi* Denis.

Syn. *Spinisotoma stachi* (Denis), Stach 1947.

Diese Form wurde in den vorstehenden Tabellen nicht besonders ausgeschieden. Sie erschien regelmässig zur Zeit des Verschwindens der *Isotoma olivacea* im Frühjahr und in Zuchten von *Isotoma olivacea*, die unter ungünstigen Umständen durchgeführt wurden. Sie unterscheidet sich von der Stammart nur durch 6 grosse, merkwürdige Dornen auf dem 5. Abdominalsegment. Ich fand immer nur junge, geschlechtlich undifferenzierte Individuen (0,9 mm Körperlänge) und kann also STACH's offenbar noch unbewiesene Hypothese der geschlechtlichen Bindung dieser Form weder bestätigen noch widerlegen. Dagegen steht für mich fest, dass *stachi* nur eine allerdings höchst interessante Varietät von *Isotoma olivacea* darstellt und sich also STACH's Gattung *Spinisotoma* dafür nicht rechtfertigt. Zur gleichen Auffassung ist übrigens AGRELL (1936) in bezug auf *Spinisotoma pectinata* Stach als Form von *Isotoma propinqua* gekommen. Ferner ist bemerkenswert, dass BRIAN (1945) seine in Unkenntnis der Literatur aufgestellte *Spinisotoma ephippiata*, welche in Wirklichkeit synonym mit *stachi* ist, ebenfalls unter zahlreichen *Isotoma olivacea* gefunden hatte. Die Form *stachi* war bisher nur aus Italien, Spanien, Ungarn und England bekannt.

35. *Sinella caeca* (Schöff.) (Tab. 1, 2, 3, 5, 7).

Eine wärme- und humusbedürftige Art.

36. *Lepidocyrtus cyaneus* Tullb. (Tab. 1, 2, 3, 7).
Im Kompost sporadisch.
37. *Lepidocyrtus lanuginosus* (Gmel.) (Tab. 1, 2, 3, 6, 7).
Gemeine, aber im Kompost nur eine geringe Rolle spielende Art.
38. *Lepidocyrtus octoculatus* Caroli (Tab. 3).
Eine bei uns seltene südliche Art.
39. *Pseudosinella duodecimpunctata* Denis. (Tab. 7).
Nur einmal vorübergehend im Kompost in einer Kiste (Museumsgarten) gefunden.
40. *Pseudosinella sexoculata* Schött. (Tab. 2, 7).
Selten, aber vielleicht für bestimmte Komposte bezeichnend.
41. *Pseudosinella alba* (Pack.) (Tab. 1, 2).
Nur in schattigen Komposten sich zahlreich entwickelnd.
42. *Heteromurus nitidus* (Temp) (Tab. 1, 2).
Oekologisch verwandt mit voriger Art, aber noch anspruchsvoller an kühle Feuchtigkeit.
43. *Neelus minimus* (Will.) (Tab. 7).
In Komposten selten.

LITERATURNACHWEIS

1932. AGRELL, I. *Ueber Hypogastrura Bengtssoni* Ågren. Ent. Tidskr., vol. 53, p. 127-131.
1941. — Zur Oekologie der Collembolen. Opusc. ent. Suppl. 3. 236 S.
1952. BAUDISSIN, Graf F. v. *Die Wirkung von Pflanzenschutzmitteln auf Collembolen und Milben in verschiedenen Böden*. Zool. Jb. (Syst.), Bd. 81, p. 47-90.
1943. DESHUSSES, L. *Terres et fumures des jardins*. Neuchâtel. 301 pp.
1950. FRANZ, H. *Neue Forschungen über den Rotteprozess von Stallmist und Kompost*. Veröff. Bundesanst. alpine Landw. Admont. H. 2, 114 S.
1943. GISEN, H. *Oekologie und Lebensgemeinschaften der Collembolen im schweizerischen Exkursionsgebiet Basels*. Rev. suisse Zool., T. 50, p. 131-224.

1947. GISIN, H. *Analyses et synthèses biocénotiques*. Arch. Sc. phys. nat. (5), vol. 29, p. 42-75.
- 1949a. — *Notes sur les Collemboles avec description de quatorze espèces et d'un genre nouveau*. Mitt. schweiz. ent. Ges., Bd. 22, p. 385-410.
- 1949b. — *Exemple du développement d'une biocénose dans un tas de feuilles en décomposition*. Mitt. schweiz. ent. Ges., Bd. 22, p. 422.
1950. — *Notes sur les Collemboles avec une espèce, un nom et trois synonymes nouveaux*. Mitt. schweiz. ent. Ges., Bd. 23, p. 411-416.
- 1951a. — *La biocénotique*. Année biol., vol. 27, p. 81-88.
- 1951b. — *Neue Forschungen über Systematik und Oekologie der Collembolen*. Naturwiss., Bd. 38, p. 549.
1952. — *Notes sur les Collemboles, avec démembrement des Onychiurus armatus, ambulans et fimetarius auctorum*. Mitt. schweiz. ent. Ges., Bd. 25, p. 1-22.
1907. LINNANIEMI, W. M. *Die Apterygotenfauna Finlands I*. Acta Soc. Sci. Fennicae, T. 34, n° 7, 134 pp.
- 1949a. SCHALLER, F. *Die Collembolen in der Oekologie*. Naturwiss., Bd. 36, p. 296-299.
- 1949b. — *Notiophilus biguttatus F. und Japyx solifugus als spezielle Collembolenräuber*. Zool. Jb. (Syst.), Bd. 78, p. 294-296.
- 1949c. — *Ueber die Bedeutung der Antennenblasen der Hypogastruren*. Entomon, Vol. 1, p. 164-165.
1951. — *Zur Oekologie der Collembolen des Mainzer Sandes*. Zool. Jb. (Syst.), Bd. 79, S. 449-513.
1947. STACH, J. *The Apterygotan Fauna of Poland, etc. Fam. Isotomidae*. Acta monogr. Mus. Hist. nat. Krakow, Vol. 1, 488 pp.
1933. ULRICH, A. Th. *Die Makrofauna der Waldstreu*. Mitt. Forst-wirtsch. und Forstwiss., p. 1-41.
-

Cystobranchus respirans (Troschel)
dans le lac de Neuchâtel et observations
sur le genre *Trocheta* Dutrochet

par

Jean-Luc PERRET

Avec 3 figures dans le texte.

I. NOTE SUR *Cystobranchus respirans* (Troschel)

Dans notre travail: « Les Hirudinées de la région neuchâteloise »¹, nous signalons la présence de onze espèces de sangsues dans le canton de Neuchâtel et indiquons comme probable celle de *Cystobranchus respirans* (Troschel) qui a déjà été trouvé en Suisse.

Or, en août 1952, nous avons découvert au Museum d'Histoire Naturelle de Neuchâtel, un montage dans la gélatine d'une truite du lac portant une dizaine de *Cystobranchus respirans*, ainsi qu'un tube, contenant six spécimens de cette sangsue, avec la seule indication: « Lac de Neuchâtel ».

Il a fallu le hasard d'une revue de matériel non classé et non catalogué pour tomber sur le lot de ces intéressants Piscicolides, encore si rarement capturés en Europe.

Ces témoins nous permettent de compléter la liste des Hirudinées neuchâteloises qui, de ce fait, compte la totalité des espèces suisses actuellement connues.

¹ Bull. Soc. Neuch. Sc. Nat. 75, 1952.

II. NOTE SUR LE GENRE *Trocheta* Dutrochet

Grâce à M. le professeur P. RÉMY, de Nancy, qui nous a procuré du matériel récolté en Afrique du Nord, et à M. le professeur H. HARANT, de Montpellier, qui nous a prêté du matériel français, nous avons pu faire des observations nouvelles sur le genre *Trocheta* Dutrochet. Que ces deux collègues reçoivent ici le témoignage de ma reconnaissance pour leur collaboration.

A la faculté de médecine de Montpellier, dans les collections du laboratoire de parasitologie, se trouvent deux exemplaires de Trochètes qui ont été capturés en 1951, à Caluire, près de Lyon (Rhône), dans le tabouret de captage d'une source de la villa Ombrosa. Ils ont été déterminés comme des *Trocheta subviridis* Dutrochet. En fait, ce sont des spécimens de *Trocheta bykowskii* Gedroyc, caractérisés par la position des pores génitaux qui sont séparés par deux anneaux (anneaux de deuxième ordre: PERRET 1952, pages 132-133). L'un des exemplaires possède la taille très exceptionnelle de 210 mm. de longueur. Son clitellum est marqué d'une teinte gris foncé; il forme le renflement typique de la maturité sexuelle. L'annelation, très peu nette, provient certainement d'une fixation par un alcool trop faible. Elle empêche toute étude détaillée du somite. Cependant, chez les deux exemplaires, les parties les mieux conservées montrent des somites de *Trocheta* normaux. Les yeux, petits et irrégulièrement développés, ainsi que l'écologie particulière de ces deux spécimens (récoltés dans une source) sont encore deux caractères du genre.

En conclusion, comme résultats nouveaux, ce matériel nous permet de signaler la taille de 210 mm. de longueur que peut atteindre une Trochète, ainsi que la station la plus méridionale jusqu'ici de *Trocheta bykowskii* Gedroyc.

Parmi les Hirudinées d'Afrique du Nord que nous a soumis le professeur P. RÉMY, nous avons trouvé plusieurs lots d'Herpobdellides, provenant tous de sources, ayant à la fois des caractères du genre *Trocheta* Dutrochet et du genre *Herpobdella* (*Dina*) Blanchard. Ce matériel, bien fixé, est conservé dans l'alcool à 70 degrés. Comme il ne s'agit, malheureusement, que de jeunes individus, nous ne pouvons pas tirer de notre étude des conclusions définitives. Néanmoins nous apportons une contribution à la connaissance du genre *Trocheta* Dutrochet et peut-être à celle d'une future

nouvelle espèce. Seul du matériel comprenant des spécimens matures pourra servir à compléter nos observations qui soulèvent un problème intéressant.

Voici les résultats de notre étude:

1. Vingt-trois exemplaires, récoltés en Algérie, dans la forêt d'Akfadou, le 12.9.1946, dans une source, à 1300 m. d'altitude.

Y e u x . — Dix individus possédant six yeux disposés comme dans la figure 1 a; les autres ont de six à huit yeux avec des variations multiples, comme le montre la figure 1, b à f.

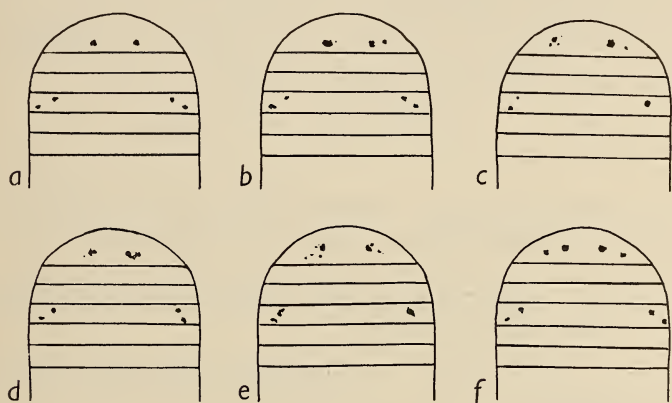


FIG. 1

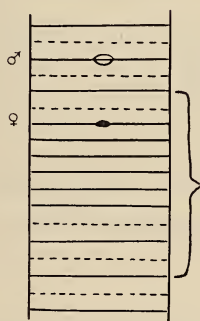


FIG. 2

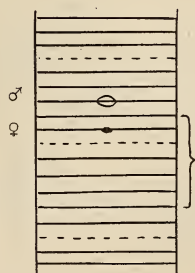


FIG. 3

P o r e s g é n i t a u x . — Chez tous les exemplaires, les pores génitaux sont séparés l'un de l'autre par deux anneaux normaux (anneaux de deuxième ordre: PERRET 1952, pp. 132-133).

A s p e c t . — Coloration brun verdâtre. Forme subaplatie, tête et pharynx plus étroits que le reste du corps. Face dorsale avec une carène longitudinale arrondie.

S o m i t e . — Chez neuf exemplaires, nous distinguons un somite de *Trocheta* à anneaux de deuxième ordre tous dédoublés (fig. 2). C'est le somite à onze anneaux selon BLANCHARD (1893 c). L'anneau intercalaire (PERRET 1952, p. 132) ne se distinguant pas des autres anneaux dédoublés (troisième ordre), sa position n'a pas pu être donnée. La position du somite, indiquée dans la figure 2 par une accolade, n'a pas non plus été observée sur ce matériel; nous la supposons telle d'après nos connaissances antérieures. Les 14 autres spécimens de ce lot nous ont montré une annélation très homogène dans laquelle le somite ne peut être isolé.

A f f i n i t é . — *Trocheta bykowskii* Gedroyc.

2. Dix-sept exemplaires trouvés à Constantine (Algérie), dans la source du Rummel, 520 m. d'altitude, le 24.9.1946.

Y e u x . — De six à huit yeux variables disposés approximativement comme dans la figure 1.

P o r e s g é n i t a u x . — Disposés comme chez les exemplaires d'Akfadou.

A s p e c t . — De même que pour les exemplaires d'Akfadou.

S o m i t e . — Chez tous les spécimens on remarque une succession de quatre anneaux semblables suivis d'un anneau dédoublé et ainsi de suite (fig. 3). Ce sont les éléments du somite d'*Herpobdella (Dina)* Blanchard.

A f f i n i t é s . — Genre *Trocheta* Dutrochet (par les yeux, les pores génitaux, l'aspect) et genre *Herpobdella (Dina)* Blanchard (par le somite).

3. Deux exemplaires provenant d'un ruisseau près de Hydra (Algérie), au ravin de la Femme-Sauvage, château de la Tourelle, à 130 m. d'altitude; récoltés le 30.8.1946.

Ils sont en tout point semblables à ceux de Constantine (2), donc leurs affinités sont les mêmes.

CONSIDÉRATION SUR LE GENRE *Trocheta*.

Nous avons montré (PERRET, 1952, pp. 127-128) que la seule différence nette entre *Trocheta subviridis* Dutrochet et *T. bykowskii* Gedroyc résidait dans la position des pores génitaux. Si ces derniers sont apparus constamment séparés l'un de l'autre par deux anneaux normaux, chez *T. bykowskii*, il n'en est pas de même de *T. subviridis* où la position des pores sexuels est variable, au point de se rapprocher beaucoup de celle de *T. bykowskii*. D'après le matériel que nous avons examiné jusqu'ici, nous prévoyons la création de deux sous-espèces qui seraient: *Trocheta subviridis ssp. subviridis* et *Trocheta subviridis ssp. bykowskii*. Il reste à examiner encore du matériel nouveau et surtout celui d'Angleterre. Dans ce dernier pays, les Trochètes sont communes d'après plusieurs auteurs (PERRET 1952, pp. 127-128) mais nous n'en avons pas pu obtenir jusqu'à présent.

Les Trochètes d'Afrique du Nord soulèvent un problème nouveau, celui de la variation du somite chez des individus, à part cela, en tout point semblables morphologiquement, ainsi qu'ayant même écologie et même distribution. Or, la disposition des éléments du somite, chez les Hirudinées en général, est considérée comme étant un caractère générique; cela ne peut être admissible dans ce cas, à notre avis. Le manque de matériel adulte ne nous permet malheureusement aujourd'hui que d'effleurer seulement le problème.

BIBLIOGRAPHIE

1892. BLANCHARD, R. *Sur la présence de Trocheta subviridis en Ligurie et description de cette Hirudinée*. Atti Soc. Ligust. Sci. nat. 3: 13-1, 7 fig.
- 1893 a. — *Courtes notices sur les Hirudinées*. (c) *Variation de la constitution du somite*. Bull. Soc. Zool. France 18: 30-35, 4 fig.
- 1893 b. — *Revision des Hirudinées du Musée de Turin*. Boll. Mus. Zool. Anat. Torino 8 (145): 1-32, 13 fig.
1952. PERRET, J.-L. *Les Hirudinées de la région neuchâteloise*. Bull. Soc. Neuch. Sc. Nat. 75: 91-138, 15 fig., 3 pl.
-

	Pages
N° 12. H. FAES. Les Lucioles du Parc Bourget de Lausanne	260
N° 13. S. ROSIN. Veränderungen des Borstenmusters bei der Mutante Pearl von <i>Drosophila melanogaster</i> . Mit 3 Textabbildungen	261
N° 14. R. WEBER. Elektronenmikroskopische Untersuchungen an Leberzellen von <i>Xenopus laevis</i> Daud. Mit 5 Textabbildungen	268
N° 15. H. A. GUÉNIN. Hétérochromosomes de Cicindèles. Avec 15 figures dans le texte	277
N° 16. H. MISLIN und L. RIESTERER. Das Elektrokardiogram (EKG) des isolierten Schneckenherzens (<i>Helix pomatia</i> L.). Mit 2 Textabbildungen	282
N° 17. Adolphe PORTMANN. Les bras dorsaux de <i>Tremoctopus violaceus</i> Delle Chiaje. Avec 2 figures dans le texte	288
N° 18. H. NÜESCH. Ueber den Einfluss der Nerven auf die Muskelentwicklung bei <i>Telea polyphemus</i> (Lepid.). Mit 2 Textabbildungen und 1 Tabelle	294
N° 19. E. HADORN. Weitere Experimente zur Bildung des „Dotterblockes“ in der embryonalen Chorda von <i>Triton</i> . Mit 2 Textabbildungen	301
N° 20. Jacques DE BEAUMONT. La valeur systématique des caractères éthologiques	306
N° 21. Charlotte JOOS. Untersuchungen über die Histogenese der Drüsenschicht des Muskelmagens bei Vögeln. Mit 8 Textabbildungen	315
N° 22. H. R. DETTELBACH. Histostatic and cytostatic effects of some Amino Ketones upon Tail Regeneration in <i>Xenopus Larvae</i> . With 19 text-figures	339
N° 23. Fritz ERNST. Biometrische Untersuchungen an schweizerischen Populationen von <i>Triton alp. alpestris</i> (Laur.). Mit 15 Textabbildungen und 20 Tabellen	399
N° 24. Iginio SCIACCHITANO. Oligochètes de la Côte d'Ivoire. Avec 8 figures dans le texte	477
N° 25. A. FAIN. Morphologie et cycle évolutif de <i>Taenia brauni</i> Setti 1897, Cestode très commun chez le Chien et le Chacal en Ituri (Congo Belge). Avec 4 figures dans le texte	487
N° 26. Georges DUBOIS, Jean G. BAER et Louis EUZET. Une nouvelle Cercaire du plancton marin de Sète, <i>Cercaria mathiasi</i> n. sp. Avec 5 figures dans le texte	503
N° 27. F.-Ed. KOPY. La dentition lactéale d' <i>Ursus spelaeus</i> . Avec 17 figures dans le texte	511
N° 28. Gisela GISIN. Oekologische Studien über die Collembolen des Blattkomposts. Mit 7 Tabellen	543
N° 29. Jean-Luc PERRET. <i>Cystobranchnus respirans</i> (Trochsel) dans le lac de Neuchâtel et observations sur le genre <i>Trocheta</i> Dutrochet. Avec 3 figures dans le texte	579

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. GASTÉROTRICHÉS par G. MONTET	» 18.—
Fasc. 15. AMPHIPODES par J. CARL	» 12.50
Fasc. 16. HIRUDINÉES, BRANCHIOBDELLES 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^{re} partie. — FOSSILES

1 vol. 4^o avec 117 planches.

Fr. 300.—

IMPRIMÉ EN SUISSE

BULLETIN-ANNEXE
DE LA
REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE
(TOME 59)

Juin 1952

Assemblée générale
de la Société suisse de Zoologie

siégeant à Lausanne, à l'Institut de Zoologie de l'Université,
les 22 et 23 mars 1952

sous la présidence de

M. le Prof. J. de Beaumont

SÉANCE ADMINISTRATIVE

Samedi 22 mars 1952

Le président ouvre la séance à 14 h. 30, en adressant ses souhaits de bienvenue aux participants, au nombre de 19.

RAPPORT DU PRÉSIDENT POUR L'ANNÉE 1951.

Membres.

Nous avons dû enregistrer, avec regret, les démissions de MM. N. POPOFF, A. THEILER, O. SCHREYER et O. SCHNEIDER-ORELLI. Grâce à de nouvelles admissions, notre effectif a cependant passé, du 31 décembre 1950 au 31 décembre 1951, de 203 à 212.

Activité scientifique.

L'assemblée générale de la Société a eu lieu à Zurich les 17 et 18 mars, sous la présidence du professeur H. STEINER. Nous avons entendu 24 communications de nos membres et deux conférences: « Die Genese der Höhlenfauna », par M. J. HEUTS, de Louvain, et « Wandlungen des Organischen », par M. K. MAMPELL, de Philadelphie. Les comptes rendus de cette dernière et des communications ont paru dans la *Revue suisse de Zoologie*.

Une deuxième séance eut lieu, en commun avec la Société entomologique suisse, le 30 septembre, à Lucerne, à l'occasion de la Session annuelle de la Société helvétique des Sciences naturelles; 14 communications ont été présentées, dont les résumés paraîtront dans les *Actes* de la S.H.S.N.

Revue suisse de Zoologie.

Le volume 58 de la *Revue suisse de Zoologie*, paru en 1951, fort de 753 pages et de deux planches, contient 40 travaux originaux portant sur des domaines variés de la zoologie.

Subventions.

Comme de coutume, la subvention fédérale de 3500 francs, ainsi qu'une somme de 600 francs provenant des ressources de la Société, ont été versées à la *Revue*. Nous avons contribué, par un subside de 200 francs, à l'entretien de la Station ornithologique de Sempach.

Stations de Naples et Roscoff.

A Naples, la table suisse a été occupée du 1 au 22 mars par M. W. HENZEN (Cand. phil., Berne), du 27 mars au 11 avril et du 3 au 8 septembre par le professeur H. MISLIN (Bâle), qui a étudié la circulation chez les Céphalopodes, du 1^{er} juin au 15 juillet par M. R. A. LUTZ (Dipl. chem. ing., Lugano) qui a fait des recherches sur le vanadium dans le sang de *Phallusia*.

A Roscoff, quatre étudiants ont pu prendre part à l'un des trois cours organisés par la Sorbonne; ce sont MM. G. MATTHEY (Lausanne), R. BARGETZI (Neuchâtel), D. GROBE (Bâle) et E. RUPPLI (Berne).

RAPPORT DU TRÉSORIER

Au 31 décembre 1951, le nombre des membres s'élevait à 212, sur lesquels 198 étaient astreints à la cotisation annuelle. A cette date, 21 membres ne s'étaient pas acquittés de leur part. Le pointage de ces versements tardifs, les rappels de cotisations, la correspondance qui en résulte représentent l'essentiel des difficultés de votre trésorier.

Le budget de l'exercice 1951 prévoyait un déficit de 300 francs qui se trouve réduit à 250 francs environ, dont 200 ont été prélevés

comme prévu, sur le compte de dépôt. Nos frais généraux n'ont pas atteint, de loin, la somme budgétée; c'est fort heureux, car l'impression du fascicule de la séance, estimée à 400 francs au budget, nous a coûté cette année 572 francs environ. Ces tirés à part que nous envoyons même à des membres à l'étranger qui ne s'acquittent pas toujours de leurs cotisations, représentent maintenant une des charges les plus lourdes de notre trésorerie.

Au moment de céder la place à un nouveau trésorier, je désire exprimer mes remerciements aux présidents qui se sont succédés depuis dix ans que j'exerce ces fonctions. Les rapports que j'ai entretenus avec chacun d'eux ont toujours été des plus faciles et des plus agréables.

Le trésorier : E. DOTRENS.

Récapitulation des comptes pour l'exercice 1951.

Banque Pictet.

Solde créditeur exercice 1950	75,—	
Intérêts certificats de dépôt Caisse hypothécaire	105,—	
Frais		3,50
Solde créditeur à nouveau		176,50

Caisse et compte de chèques :

En caisse au 3 janvier 1951	30,04	
Au compte de chèques le 3 janvier 1951	332,83	
Cotisations	1.235,—	
Subside fédéral pour <i>Revue</i>	3.500,—	
Prélevé sur compte de dépôts	200,—	
Frais généraux et tirés à part <i>Revue</i>		715,95
Subside fédéral versé à <i>Revue</i>		3.500,—
Subvention à <i>Revue</i>		600,—
Subvention à Station ornithologique de Sempach		200,—
Solde en caisse au 31 décembre 1951		34,99
Solde au compte de chèques au 31 décembre 1951		246,93
	<hr/>	<hr/>
	5.477,87	5.477,87
	<hr/>	<hr/>

Compte capital.

5000 francs Certificats de dépôt Caisse hypothécaire, 3%, 1954	5.000,—
Livret de dépôt S.B.S. n° 12721	555,45
	<hr/>
	5.555,45
	<hr/>

Bilan.

<i>Actif.</i>			<i>Passif.</i>
Compte capital . .	5.555,45	Actif au 1 ^{er} janvier	
Caisse	34,99	1951	6.088,77
Compte de chèques	246,93		
Déficit de l'exercice	251,40		
	<hr/>		
	6.088,77		6.088,77
	<hr/>		<hr/>

RAPPORTS DES VÉRIFICATEURS DES COMPTES.

Les soussignés ont procédé ce jour à la vérification des comptes de la Société suisse de Zoologie pour l'année 1951. Après un pointage des pièces justificatives, ils ont reconnu les comptes exacts et invitent l'Assemblée à en donner décharge au trésorier, avec vifs remerciements pour sa gestion.

Les vérificateurs :

Georges DUBOIS. Marcel WILDHABER.

NOUVEAUX STATUTS.

L'assemblée du 2 avril 1949, à Fribourg, avait chargé la Commission des statuts (MM. KÄLIN, LEHMANN et MATHEY) de présenter à une assemblée ultérieure un nouveau projet, comprenant en particulier une modification complète des articles 10 à 14 du premier projet.

Ces nouveaux statuts, préparés par la Commission, sont soumis à l'assemblée, qui les discute article par article, en apportant quelques petites modifications. Puis l'ensemble est adopté à l'unanimité.

L'assemblée décide également de publier ces nouveaux statuts dans le *Bulletin-annexe* de 1952 et d'imprimer cinq cents tirés à part destinés aux nouveaux membres de la Société.

PROPOSITION DE BUDGET
ET FIXATION DE LA COTISATION POUR 1952.

Les frais d'impression ayant encore augmenté, il est prudent de prévoir une augmentation des frais de tirés à part du fascicule de la *Revue* consacré à notre séance. Quant aux frais généraux, ils seront doublés exceptionnellement par l'impression de nos nouveaux statuts. Aux recettes, on peut prévoir une cinquantaine de cotisations normales et environ 130 demi-cotisations. Il est difficile d'évaluer les éventuelles cotisations de membres collectifs.

La cotisation ordinaire restant fixée à 10 francs, c'est une somme de 1.150 francs qu'il faudrait prévoir à ce poste des recettes. La somme s'élève à 1.480 francs pour une cotisation de 12 francs et à 1.610 francs pour une cotisation de 14 francs. Les propositions qui suivent sont basées sur une cotisation de 14 francs :

Prévisions budgétaires pour 1952

Dépenses.

600 francs	Subvention à la <i>Revue</i> .
200 »	Subvention à la Station ornithologique de Sempach.
550 »	Tirés à part du fascicule séance de la <i>Revue</i> .
450 »	Frais généraux, comprise l'impression de nos nouveaux statuts.

Total 1.800 francs.

Recettes.

910 francs	Environ 130 demi-cotisations.
700 »	Une cinquantaine de cotisations normales.
100 »	Cotisations en retard.
100 »	Intérêts.

Total 1.810 francs.

Une cotisation de 14 francs est nécessaire pour équilibrer le budget de 1952; il semble qu'elle pourra être ramenée à 12 francs pour couvrir des dépenses normales.

Ces propositions sont acceptées et la cotisation pour 1952 fixée à 14 francs. L'assemblée décide en outre d'accorder en principe hors budget une somme de 300 francs pour l'achat d'oculaires et d'objectifs pour notre microscope de la station de Naples (proposition écrite du professeur Baltzer).

NOUVEAUX MEMBRES.

Ont été inscrits comme nouveaux membres:

M. DETTELBACH, H.-R., cand. phil., Berne; M. FREIVOGEL, Th., cand. phil., Bâle; M. GASCHEN, H., D^r ès sciences, Lausanne; M. DE HALLER, G., lic. ès sciences, Genève; M^{lle} HALFF, L.-A., cand. phil., Bâle; M^{lle} HUBER, M., cand. phil., Bâle; M. NEF, W., cand. phil., Berne; M. TARDENT, P., cand. phil., Langenthal.

ELECTION DU COMITÉ.

L'assemblée élit tout d'abord par acclamation les membres suivants du nouveau comité:

Président: Prof. H. MISLIN.

Vice-président: Prof. A. PORTMANN.

Secrétaire: D^r H. NÜESCH.

Le D^r E. DOTRENS, trésorier depuis dix ans, désire être déchargé de ses fonctions; le président le remercie de son dévouement à la Société. L'assemblée élit ensuite par acclamation son nouveau

Trésorier: D^r H.-A. GUÉNIN.

ELECTION DES VÉRIFICATEURS DES COMPTES ET DE LEURS SUPPLÉANTS.

Sont nommés vérificateurs: MM. les D^{rs} J. AUBERT et R. BOVEY, suppléants: MM. les Prof. J. DE BEAUMONT et R. MATHEY.

ELECTION D'UN DÉLÉGUÉ A LA S.H.S.N. ET DE SON SUPPLÉANT.

Le Prof. F. E. LEHMANN est nommé, pour une période de six ans, délégué au Sénat de la S.H.S.N. et le Prof. E. HADORN, suppléant.

DIVERS.

Le Prof. J.-G. BAER est nommé délégué au Comité suisse de Pathologie comparée.

CENTRE SUISSE DE RECHERCHES SCIENTIFIQUES
EN CÔTE D'IVOIRE.

A l'issue du repas en commun, MM. J.-G. BAER et R. GEIGY donnent quelques informations qui sont résumées par le règlement suivant:

COMMISSION DE LA SOCIÉTÉ HELVÉTIQUE DES SCIENCES
NATURELLES POUR LE CENTRE SUISSE DE RECHERCHES
SCIENTIFIQUES EN CÔTE D'IVOIRE

**Règlement du Centre suisse de recherches scientifiques
en Côte d'Ivoire (C.S.R.S.)**

I. Organisation et but du Centre suisse.

Le C.S.R.S. est situé à Adiopodoumé, à 17 km. à l'ouest d'Abidjan, capitale de la Côte d'Ivoire. Le laboratoire et la maison du gérant se trouvent dans l'enceinte de la station française de l'Office de la recherche scientifique d'Outre-Mer (O.R.S.O.M.), sur un terrain comprenant trois hectares.

D'autre part, le Centre dispose, à proximité, à Njangon Adjamé, d'une plantation de 17 hectares, où une habitation pourra éventuellement être utilisée par les chercheurs suisses.

En temps ordinaire, les chercheurs logeront et prendront leurs repas à l'hôtel des étudiants de l'O.R.S.O.M.

Le C.S.R.S. a été fondé par un acte notarié passé à Neuchâtel en date du 10 juillet 1951. Les rapports entre le C.S.R.S. et l'O.R.S.O.M. ont été réglés par une convention, passée à Paris le 20 juillet 1951.

Le Centre est placé sous la direction et la responsabilité d'une Commission de la Société helvétique des sciences naturelles dont le siège est à l'Université de Neuchâtel.

La Commission est, en outre, aidée dans sa tâche par un Comité local à Abidjan, composé de ressortissants suisses en Côte d'Ivoire.

Le Centre est dirigé par un gérant habitant sur place à Adiopodoumé.

Le Centre est à la disposition de tout chercheur suisse désirant y faire des études de sciences naturelles ou d'ethnographie et dont le programme de travail aura été approuvé par la Commission.

II. *Règlement pour les chercheurs admis au C.S.R.S.*

Tout chercheur désirant séjourner au Centre doit présenter une demande, accompagnée d'un plan de travail détaillé, au Président de la Commission. Celle-ci déterminera l'époque favorable pour le séjour et se prononcera, aussi rapidement que les circonstances le permettront, sur l'admission du candidat.

Chaque chercheur doit emporter son équipement personnel ainsi que l'outillage spécial dont il aura besoin. Le Centre met à sa disposition une place de travail et un équipement courant de laboratoire. Les détails sont à discuter avec la Commission.

En principe, le voyage aller et retour est à la charge du chercheur. La Commission dispose cependant de certains crédits qui permettent, dans des cas particuliers et suivant les disponibilités, d'accorder des subventions de voyage.

Les conditions de logement et de pension seront décidées d'entente avec la Commission.

Tout projet de tournée, nécessitant un véhicule, doit être soumis à l'approbation du gérant. Une voiture automobile est à la disposition des chercheurs pour les déplacements dans un rayon déterminé par la saison et l'état des routes. Pour de grandes tournées, des arrangements spéciaux pourront être conclus avec le Comité local par l'intermédiaire du gérant.

Chaque chercheur est tenu de souscrire à une assurance accidents. Il peut participer à l'assurance accidents collective contractée par la Commission (police Bâloise n° 437.838).

Toute publication se rapportant à des recherches faites à Adiopodoumé devra porter la mention du C.S.R.S. Comme périodique, la Commission recommande particulièrement la revue scientifique suisse *Acta Tropica*. Dix tirés à part de chaque publication devront être remis à la Commission.

Tout reportage publicitaire concernant le Centre doit être soumis à l'approbation de la Commission.

Fait à Neuchâtel, le 4 avril 1952.

Au nom de la Commission

Le président :

Jean G. BAER

SÉANCES SCIENTIFIQUES

Samedi 22 et dimanche 23 mars

Conférence générale :

J. PASTEELS (Bruxelles): Le potentiel morphogénétique chez les Amphibiens.

Communications :

1. J.-G. BAER (Neuchâtel): Le mâle d'un Phoride commensal des Achatines de la forêt tropicale africaine.
2. Ch. LINDER (Lausanne): Le zooplancton du lac de Bret entre 1902 et 1951.
3. R. MATHEY (Lausanne): Les chromosomes du Hamster doré (*Mesocricetus auratus* Waterh.).
4. H. MISLIN et L. RIESTERER (Bâle): Zur Vergleichenden Physiologie der Elektroangiogramme (Eag).
5. H. HUGGEL (Bâle): Herzfrequenz und Temperaturabhängigkeit beim embryonalen Forellenherz.

6. P. TARDENT (Berne): Ueber Anordnung und Eigenschaften der interstitiellen Zellen bei *Hydra* und *Tubularia*.
7. F.-E. LEHMANN et H.-R. DETTELBACH (Berne): Histostatische Wirkungen von Aminoketonen auf die Schwanzregeneration der *Xenopus*larve.
8. H. FAES (Lausanne): Les Lucioles au parc Bourget de Lausanne.
9. E. HADORN (Zurich): Weitere Experimente zur Bildung des « Dotterblockes » in der embryonalen Entwicklung von *Triton*.
10. H. NUESCH (Bâle): Ueber den Einfluss der Nerven auf die Muskelentwicklung bei *Telea polyphemus* (Lepid.).
11. J.-G. BAER (Neuchâtel): Infusoires phorétiques sur un Oligochète parasite d'un ver de terre africain.
12. A. PORTMANN (Bâle): Die Dorsalarms von *Tremoctopus violaceus* Delle Chiaje.
13. S. ROSIN (Berne): Zur Variabilität der Borstenlänge bei *Drosophila*.
14. R. WEBER (Berne): Elektronenoptische Untersuchungen an Leberzellen von *Xenopus laevis* Daud.
15. H.-A. GUENIN (Lausanne): Hétérochromosomes de Cicindèles.
16. J. DE BEAUMONT (Lausanne): La valeur systématique des caractères éthologiques.

Le Comité annuel:

<i>Le président :</i>	<i>Le vice-président :</i>
J. DE BEAUMONT.	R. MATHEY.
<i>Le secrétaire :</i> J. AUBERT.	

LISTE DES MEMBRES
DE LA
SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE

22 mars 1952

Président d'honneur :

*PENARD, Eugène, D^r ès Sc., Kermont, Petit-Saconnex, Genève.

A. Membre à vie :

*NAEF, R.-M., Thun.

B. Membres ordinaires :

*ABOIM, A. N., D^r ès sc., Junta de Investigações Coloniais — Entomologia, R. da Junqueira 88, Lisboa, Portugal.

AELLEN, Willy, Assistant, Institut de Zoologie, Neuchâtel.

*AEPPLI E., D^r phil., Neumünsterstr. 34, Zürich.

ALTHERR, E., D^r, Prof. au Collège, Aigle (Vaud).

¹⁾ *ANDERS, Georg, stud. phil., Zoolog. Institut, Zürich.

ANDRES, Gert., D^r, Zool. Institut der Universität, Bern.

AUBERT, J., D^r, Musée zoologique, Lausanne.

¹⁾ *AUBERT, J., Beaux-Arts 6, Neuchâtel.

*AUBERT, S., Prof., rue d'Entremont 2, Yverdon.

BAER, J. G., Prof. D^r, Institut de Zoologie, Université, Neuchâtel.

BALTZER, F., Prof. D^r, Zoolog. Inst. der Universität, Bern.

BÄSCHLIN, C., D^r, Seminarlehrer, Aarau.

BAUMANN, F., Prof. D^r, Naturhist. Museum, Bern.

BAUMEISTER, L., D^r, St. Gallerring 87, Basel.

BEAUMONT (de), J., D^r, Musée zoologique, Lausanne.

*BERNASCONI, Antonio, D^r, Florhofgasse 1, Zürich I.

*BEYER, R., Frl. D^r, Kaiser Wilhelm Institut für medizinische Forschung
Heidelberg.

BIEBER, Alb., D^r, Schwengirain, Langenbruck (Baselland).

*BINDER, E., D^r, Laboratoire de Zoologie, Université, Genève.

*BISCHLER, V., M^{lle}, D^r, 5 quai du Mont-Blanc, Genève.

BLANC, M., lic. sc., Sablons 33, Neuchâtel.

BLOCH, J., Prof. D^r, Burgunderstrasse 4, Solothurn.

BLOCH-WEIL, S., Frau D^r, Steinenring 19, Basel.

BLOME, A., Elsässerstrasse 44, Basel.

BLUNTSCHLI, H., Prof. D^r, Aebistrasse 9, Bern.

- *BÖNI-GEIGER, A., Dr, Gymnasiallehrer, In den Klosterreben 15, Basel.
1) *BOPP, Peter, cand. phil., Glaserbergstrasse 82, Basel.
*BÖSIGER-ENSNER, Dr, Kasernenstrasse 34, Basel.
BOVEY, P., Prof. Dr, Entomol. Institut E.T.H., Zürich.
*BOVEY, René, Dr., Physics dept., King's College, Strand, London W.C.2.
BRETSCHER, Alfred, Dr phil., Zool. Institut, Universität, Bern.
*BRITSCHGI, H., Hoh. Wirristr. 6, Aarau.
1) *BRUHIN, Herbert, Gotthelfstrasse 5, Basel.
1) *BRUNOLD, E., Frl., cand. phil., Zool. Institut der Universität, Zürich.
1) *BUCHER, Nelly, Frl., cand. phil., Tramstr. 52, Zürich 50.
BÜCHI, Otmар, Dr, Conservateur du Musée d'hist. nat. Fribourg,
Vignettaz, 60, Fribourg.
1) *BURCKHARDT, Dietrich, cand. phil., Im Dreiangel, Sempach.
1) *BURGDORFER, Willy, stud. phil., Hardstr. 122, Basel.
*BURLA, Hans, Dr, Schwendenweg 6, Zürich 3.
CHAPPUIS, P.-A., Dr, Lab. de zoologie, Faculté des Sciences.
Toulouse, H^{te} Garonne, France.
*CHEN, Pei-Shen, Dr phil., Zool. Institut, Universität, Zürich.
CUONY, Jean-Auguste, pharmacien, av. de la Gare, Fribourg.
*CURRY, H. A., Dr, 620 Sheridan Blvd, Orlando, Fla., (U.S.A.).
1) *CWILICH, Rahel, Frl., cand. phil., Heubergstr. 22, Basel.
*DANON-GALLAND, Mathilde, Contamines 35, Genève.
*DELLA SANTA, Ed., professeur au Collège, Versoix, Genève.
1) *DETTELBACH, H. R., cand. phil., Zool. Institut Universität, Bern.
DOHRN, R., Prof. Dr, Stazione zoologica, Acquario, Via nazionale,
Napoli (Italie).
DOTRENS, E., Dr, Muséum d'Histoire naturelle, Genève.
*DOVAZ, Renée, 99 Florissant, Genève.
DU BOIS, A.-M., M^{lle}, Dr, Laboratoire d'histologie, Ecole de médecine,
Genève.
DUBOIS, G., Dr, Avenue du Premier mars 33, Neuchâtel.
1) *EBERHARD, Ernst, stud. phil., Laufen.
*EDER, L., Dr, Lehrer, Spalenring 67, Basel.
*ERNST, E. Laufen.
ESCHER, K., Prof. Dr, Hinterbergstrasse 68, Zürich.
*EYMANN, Hermann, Riedweg 2, Bern.
FAES, H., Dr, Anc. Directeur Station fédérale essais viticoles, avenue
Dapples 1, Lausanne.
FANKHAUSER, G., Dr, Dept. of Zoology, Princeton University, Prince-
ton, N.J., U.S.A.
FAVRE, J., Dr, Muséum d'Histoire naturelle, Genève.
FERRIÈRE, Ch., Dr, route de Florissant 57, Genève.
*FISCHBERG, Michael, Dr, Lab. of anim. Genetics, King's House, Edin-
burgh.
*FLORIN, J., Dr, Feldbachstr. 5, St. Gallen.
FORCART, L., Dr, Custos, Naturh. Museum, Basel.

- *FREI-GOESSLER, Frau Dr, En Trembley, Prangins (Vaud).
1) *FREIVOGEL, Thierry, cand. phil., Lange Gasse, Basel.
*FRITZ, Walter, Dr, Hackbergstr. 35, Riehen (Basel).
FRITZ-NIGGLI, Hedi, Frau, Dr phil., Bellarairain 2, Zürich 2.
GALLERA, J., Dr, Institut d'histologie, Ecole de Médecine, Lausanne.
1) *GANDER, Ralf, Dr. phil., Postplatz, Altstätten, St. Gallen.
GASCHEN, H., Dr, Institut de Bactériologie, Polyclinique, Lausanne.
1) *GEIGER, Wolfgang, cand. phil., Vogesenstr. 3, Basel.
GEIGY, R., Dr, Prof., Riehenstrasse 397, Basel.
GERBER, A., Dr, Baumlihofstrasse 150, Basel.
GISI, Julie, Fr. Dr, Lehrerin an der Töchterschule, Burgunderstr. 40, Basel.
GISIN, Hermann, Dr, Muséum d'Histoire naturelle, Genève.
*GLOOR, H., Dr, Winterthurerstrasse 52, Zürich.
1) *GÖHRINGER, Rudolf, cand. phil., Grenzacherstrasse 86, Basel.
*GRABER, Hans, Dr, Schwarzenbahnweg 22, Zürich 49.
1) *GROBE, Dorrit, Fr., stud. phil., Tropen Institut, Basel.
GUÉNIN, H. A., Dr, chef des travaux, Institut Zool., Université, Lausanne.
GUNTERT, H., Dr, Herrengasse, Schwyz.
GUYÉNOT, E., Prof. Dr, Laboratoire de Zoologie, Université, Genève.
HADORN, E., Prof. Dr, Zool. Inst. Universität, Zürich.
1) *HALFF, L. A., M^{lle}, cand. phil., Albanlage 3, Bâle.
1) *HALLER, G. de, lic. ès sc., route de Frontenex 60a, Genève.
*HALLER, P. H., Dr, Gundeldingerstr. 91, Basel.
HÄMMERLI-BOVERI, Victoire, Frau Dr, Ottostr. 20, Chur.
HANDSCHIN, Ed., Prof. Dr, Missionsstr. 9, Basel.
HEDIGER, H., Prof. Dr, Zoolog. Garten, Basel.
HERBIG-SANDREUTER, H., M^{me}, Dr, Aeschenstrasse 20, Basel.
1) *HERZOG, Peter, stud. phil., Dornhägglisweg 5, Arlesheim.
1) *HILFIKER, Adolf., stud. phil., Rütlistrasse 2, Basel.
*HODLER, Felix, Dr, Sek.-Lehrer, Huttwil.
1) HOFFMANN, Lukas, stud. phil., Schönenberg, Pratteln.
HOFMÄNNER, Barthol., Dr, Prof. au Gymnase, Bois Gentil 7, La Chaux-de-Fonds.
*HOFSTETTER-NARBEL, Marguerite, M^{me}, Dr, Labor. de Zoologie de l'Université, Lausanne.
*HUBER, A., Dr, Lehrer am Realgymnasium, Holeeletten 20, Basel.
1) *HUBER, M., M^{lle}, cand. phil., Wettsteinallee 57, Bâle.
*HUBER, W., Dr, Reiserstrasse 59, Olten.
HÜBSCHER, H., Dr, Reallehrer, Ungarnbühlstr. 34, Schaffhausen.
1) *HUGGEL, Hans Jörg, cand. phil., Göbliweg 9, Münchenstein.
*HUMBEL, E., dipl. Naturwiss. E.T.H., Baslerstr. 392, Laufenburg (Aargau).
*JENNI, Werner, Gymnasiallehrer, Ottenbergstr. 36, Zürich 49.
1) *JEVSEENKO, Olga, Fr., Alter Schlossweg 719, Dornach.
KAELIN, J., Prof. Dr, Pérolles 24, Fribourg.

- KEISER, Fred., Dr, Marschalkenstr. 78, Basel.
1) *KIORTSIS, Vassilios, 54 bis, Malagnou, Genève.
KNOPFLI, W., Dr, Stauffacherstrasse 9, Zürich 4.
*KOCH, Joseph, Löberstr. 41, Zug.
*KOCHER, Cl., Dr, Hebelstr. 49, Basel.
*KREBSER, W., Buchhändler, Thun.
KÜENZI, W., Dr, Gymnasiallehrer, Kistlerweg 34, Bern.
*KUPKA, E., Dr, Zool. Institut der Universität, Graz (Österreich).
LEHMANN, F. E., Prof. Dr, Kuhnweg 10, Bern.
*LIBERT, Odette, 124, route de Chêne, Genève.
*LINDENMANN, Walter, Brückfeldstr. 4, Münchenstein. Baselland.
LINDER, C., anc. prof., Dr, avenue du Mont-d'Or, 31, Lausanne.
LOTMAR, Ruth, FrI. Dr, Inst. F. Physikalische Therapie. Kantonspital, Zürich.
*LÜSCHER, M., Dr, Mongstrasse 6, Riehen.
*LUTZ, H., Dr, Weinbergstrasse 6, Chur.
MANDACH (von) Erwin, Dr med., Schützengraben 20, Schaffhausen.
MATTHEY, R., Prof. Dr, Institut de Zoologie, Université, Lausanne.
MENZEL, R., Dr, Eidgen. Versuchsanstalt, Wädenswil.
MERMOD, G., Dr, Muséum d'Histoire naturelle, Genève.
MEYER, Frieda, FrI., Dr, Weingerstrasse 27, Dietikon (Zürich).
MEYER-HOLZAPFEL, M., Frau Dr, Dalmaziquai 149, Bern.
MICHEL, F., Dr, Rougemontweg 9, Thun 4.
MISLIN, H., Dr, Kilchgrundstr. 36, Riehen (Basel).
MONARD, A., Prof. Dr, Musée d'Histoire naturelle, La Chaux-de-Fonds.
MONTET, Gabrielle, M^{lle}, Dr, Le Verger, Saint-Légier sur Vevey.
*MORGENTHALER, Hans, Dr phil., Talbrünnliweg 33, Liebefeld, Bern.
MORGENTHALER, O., Dr, Landwirtsch. Versuchsanstalt, Bienenabteilung, Bern-Liebefeld.
1) *MOSER, Hermann, stud. phil., Spalenberg 29, Basel.
1) *MULLER, Heinrich, cand. phil., Redernweg 1, Bienne.
MÜLLER, R., Dr, Helvetiastrasse 21, Bern.
1) *MÜLLER, Walter, cand. phil., Kreuznagelweg 13, Muttenz.
NADIG, Ad., Dr, Lyceum, Zuoz.
1) *NEF, W., cand. phil., Fichtenweg 5, Bern.
NEUKOMM, Serge, Dr, ch. de Combes 4, Pully (Vaud).
NOLL, H., Dr, Im Vogelsang, Effretikon, Basel.
NÜESCH, H., Dr, Zool. Anstalt, Universität, Basel.
1) *OPRECHT, FrI. Eva, cand. phil., Zool. Institut der Universität, Zürich.
*PERROT, J.-L., Dr, Le Verex, Allaman (Vaud).
PEYER, Bernh., Prof., Dr, Rosenbühlst. 28, Zürich.
*PIQUET, J. M^{lle}, Dr, 25 boulevard Georges-Favon, Genève.
PLATTNER, W., Dr, Schneebergstrasse 4, St. Gallen.
PONSE, Kitty, M^{lle}, Prof. Dr, Institut de Zoologie exp., route de Malagnou, 154, Genève.
PORTMANN, Ad., Prof. Dr, Zool. Anst., Universität, Basel.

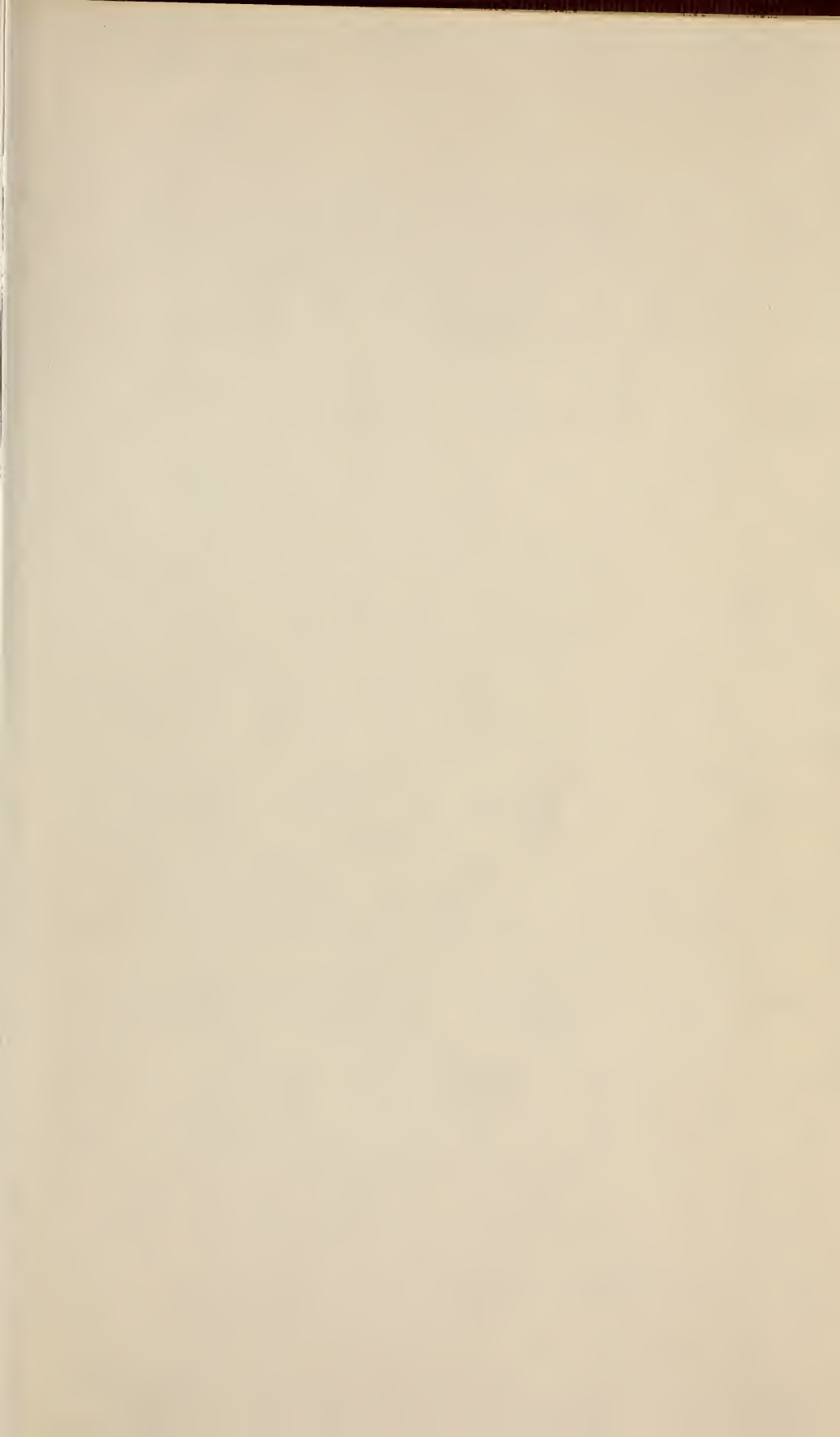
- *PRUVOT-FOL, M^{me}, D^r, rue de Fontenay 12, Sceaux, Seine (France).
QUARTIER, Archibald, Inspecteur cantonal de la pêche, Neuchâtel.
1) *RAHM, Uts., stud. phil., Wenkenhaldeweg 20, Riehen.
REICHENSBERGER, Aug., Prof., D^r, Buschstr. 22, Bonn a/Rhein. (22 c.)
REIFF, M., D^r, Unterer Schellenberg 55, Riehen (Basel).
*REINHARDT, H., D^r, Rossbergstr. 26, Zürich 2.
REVILLIOD, Pierre, D^r, Directeur du Muséum d'Histoire naturelle, Genève.
*REY, A., D^r, 3, rue de l'Hôtel-de-Ville, Genève.
*RICKENBACHER, J., D^r med., Anatom. Institut, Universität, Zürich.
ROSIN, S., D^r, Zool. Institut, Universität, Bern.
*ROTH, Hermann, D^r, Dunastr. 7, Bern.
*RÖTHELI, Adolf, D^r, Solothurnstr., Büren a. Aare.
1) *SAGER, Esther, Frl., Ackerstr. 44, Basel.
SCHAEPII, Th., D^r, Mühlebachstr. 41, Zürich 8.
*SCHÄFFER, Käthe, Frl., D^r, Schweiz. Tropen-Institut, Socinstr., Basel.
SCHAUB, S., D^r, Breisacherstrasse 35, Basel.
*SCHENK, R., D^r med., Anatom. Institut, Universität, Zürich.
SCHENKEL, E., D^r, Lenzgasse 24, Basel.
SCHIFFERLI, A., D^r, Sempach.
SCHINZ, H. R., Prof. Dr., Kurhausstrasse 78, Zürich 7.
SCHMASSMANN, W., D^r, Kant. Wasserwirtschafts Experte, Langhagweg 7,
Liestal.
SCHMELZ, O., médecin-dentiste, rue Léopold Robert, 64, La Chaux-
de-Fonds.
*SCHMID, H., D^r méd., rue du Stand, Bienne.
*SCHMIDT-EHRENBERG, L., Fräul. D^r, Susenbergstrasse 93, Zürich.
SCHNEIDER, Fritz, D^r phil., Eidg. Versuchsanstalt, Wädenswil.
SCHÖNMANN, W., D^r, Kloosweg 64, Biel.
SCHOPFER, W. H., Prof. D^r, Jubiläumsstr. 57, Bern.
SEILER-NEUENSCHWANDER, J., Prof., D^r, Zoologisches Institut, E.T.H.,
Zürich.
1) *SOBELS, F.H., cand. phil., Zoöl. Lab. der Rijks-Universiteit,
Janskerkhof 3, Utrecht.
*STAIGER, Hansrudolf, D^r., Augsterweg 17, Basel.
*STAUFFER, Erwin, D^r, In den Klosterreben 48, Basel.
STEINER-BALTZER, A., D^r, Gymn.-Lehrer, Rabbentalstrasse 51, Bern.
STEINER, G., D^r, Division of Nematology, Bureau of Plant Industry,
Dept. of Agriculture, Washington (U.S.A.)
STEINER, H., Prof. D^r, Heilighüsli 10, Zürich 7.
STEINMANN, P., D^r, Prof. a. d. Kantonsschule, Aarau.
STOHLER, R., D^r, 1584, Milvia Str., Berkeley, Californie (U.S.A.)
*STOLL, Eva, Frl., D^r, Weinplatz 3, Zürich 1.
STRAUSS, F., D^r med., Stadtbachstr. 46, Bern.
1) *STUDER, Marcel, Croix-Blanche 49, Les Verrières.
*SUTTER, E., D^r, Naturhist. Museum, Basel.
*TABAN, Charles, 7, Pont-de-Ville, Chêne-Bougeries, Genève.

- *TAILLARD, Willy, médecin, Dr ès sc., 8, route de Malagnou, Genève.
1) *TARDENT, P., cand. phil., Bleienbachstr. 12, Langenthal.
THEILER, A., Prof. Dr, Gartenstr., Horw bei Luzern.
1) *THELIN, Luc, chemin des Fours 82, Cologny, Genève.
*THOMANN, Otto, Dr phil., Dufourstr. 26, Zollikon.
*TOBLER, Albert, Dr, Bahnweg 14, Küsnacht (Zürich).
TÖNDURY, G., Prof. Dr, Höhestasse 69, Zollikon, Zürich.
1) *TSCHUMI, Pierre, Weyermatt, Nidau b. Biel.
VALLETTE, M., M^{lle}, Dr, rue du Cloître, 2, Genève.
*VIQUERAT-FERRAZZINI, Denyse, 4, rue Ch.-Giron, Genève.
VONWILLER, P., Dr, Kant. Pflegeanstalten, Rheinau (Zürich).
WAGNER, Gerhart, Dr phil., Wabernstr. 24, Bern.
*WALDER, Paul, Dr, Sekundar Lehrer, Richsterswil, Zürich.
*WEBER, Rudolf, Dr phil., Hauptstr. 43, Birsfelden.
1) *WEIDMANN, Ulrich, cand. phil., Bolleystr. 44, Zürich 6.
WELTI, E., M^{me}, Dr, chemin des Voirons, Grange-Falquet, Genève.
WERDER, O., Dr, Kirchliweg 8, St. Gallen 10.
WETTSTEIN, E., Prof. Dr, Freiestrasse 139, Zurich 7.
WIESMANN, R., Dr, Wilh. Denzstrasse 52, Binningen, Baselland.
WILDHABER, M.-A., Dr pharm., rue de l'Orangerie, Neuchâtel.
*WIRZ, Käthi, FrL., Dr, Zoologische Anstalt der Universität, Basel.
1) *WACKERNAGEL, Hans, cand. phil., Sonnenweg 2, Basel.
*WOKER, Hanspeter, Dr, Hochstrasse 39, Zürich 7.
*WUTHRICH, M., M^{lle}, assistante à l'Inspectorat de la Chasse et de la
Pêche, Neuchâtel.
ZEHTNER, L., Dr, Reigoldswil (Baselland).
*ZESIGER, Fred, Institut de Zoologie, Neuchâtel.
ZINKERNAGEL, R., Dr, Sieglinweg 18, Riehen (Basel).
1) *ZWICKY, Karl, cand. phil., Zool. Institut, Universität, Zürich.

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 1) bénéficient de la demi-cotisation consentie aux étudiants.

Prière de communiquer les changements d'adresse au trésorier, M. le Dr H. A. GUÉNIN, Institut de Zoologie, Université, Lausanne.







SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES



3 9088 01260 1225