

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

MAURICE BEDOT

fondateur

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

EMILE DOTRENS

Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

AVEC LA COLLABORATION DE

HERMANN GISIN

Conservateur des arthropodes

et

EUGÈNE BINDER

Conservateur des invertébrés

GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1961



REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 68. En cours de publication.

	Pages
N° 1. H. HEUSSER. Die Bedeutung der äusseren Situation im Verhalten einiger Amphibienarten. Mit 11 Textabbildungen	1
N° 2. Robert MATTHEY. Cytologie comparée des <i>Cricetinae</i> paléarctiques et américains. Avec 39 figures dans le texte	41
N° 3. Robert MATTHEY et Klaus ZIMMERMANN. La position systématique de <i>Microtus middendorffi</i> Poliakov. Taxonomie et Cytologie. Avec 8 figures dans le texte	63
N° 4. U. RAHM. Beobachtungen an der ersten in Gefangenschaft gehaltenen <i>Mesopolamogale ruwenzorii</i> (<i>Mammalia-Insectivora</i>). Mit 14 Textabbildungen	73
N° 5. T. RAHMANI et V. KIORTSIS. Le rôle de la peau et des tissus profonds dans la régénération de la patte. Avec 4 figures dans le texte	91
N° 6. Luise SCHMEKEL. Daten über das Gewicht des Vogeldottersackes vom Schlüpftag bis zum Schwinden. Mit 2 graphischen Darstellungen	103
N° 7. HJ. HUGGEL. Zur Morphologie der Herzbildung bei den <i>Salmoniden</i> und <i>Scyliorhiniden</i> . Mit 2 Textabbildungen	111
N° 8. HJ. HUGGEL. Beitrag zur Temperatur- und Altersabhängigkeit der Herzfrequenz des Embryonalherzens. Mit 4 Graphischen Darstellungen	121
N° 9. F. BOURLIÈRE. Symposium sur les déplacements saisonniers des animaux	139
N° 10. A. SCHIFFERLI. Vom Zug des Rotkehlchens, <i>Erithacus rubecula</i> , in der Schweiz. Beringungs- und Fangergebnisse. Zusammenfassung	143
N° 11. R. SCHLOETH und D. BURCKHARDT. Die Wanderungen des Rotwildes <i>Cervus elaphus</i> im Gebiet des Schweizerischen Nationalparks. Mit einer Textabbildung	145
N° 12. HEGG. Analysen von Grosswildkot aus dem schweizerischen Nationalpark zur Ermittlung der Nahrungszusammensetzung. Mit einer Textabbildung und 2 Tabellen	156
N° 13. A. MEYLAN. Insectivores et Rongeurs dans la région de Bretolet. Résumé	165
N° 14. J. BOVET. Quelques particularités de l'anatomie de <i>Diplozoon paradoxum</i> v. Nordmann 1832	166
N° 15. H. BURLA. Jahreszeitliche Häufigkeitsänderungen bei einigen schweizerischen <i>Drosophila</i> -Arten. Mit 5 Tabellen.	173
N° 16. Louis EUZET et Jean-Paul TRILLES. Sur l'anatomie et la biologie de <i>Cyclocotyla bellones</i> (Otto 1821) (<i>Monogenea-Polyopisthocotylea</i>). Avec 6 figures dans le texte	182
N° 17. H.-A. GUÉNIN et B. STOCKER. Quelques caractéristiques biologiques et cytologiques de deux Diptères du genre <i>Musidora</i> : <i>M. lutea</i> Panz. et <i>M. furcata</i> Fall., l'une bisexuée et l'autre parthénogénétique. Avec 5 figures dans le texte et 2 microphotographies.	193
N° 18. Ernst HADORN. Zur Autonomie und Phasenspezifität der Letalität von Bastarden zwischen <i>Drosophila melanogaster</i> und <i>Drosophila simulans</i> . Mit einer Textabbildung	197

(Voir suite page 3 de la couverture)

Prix de l'abonnement :

Suisse Fr. 75.—

Union postale Fr. 80.—

(en francs suisses)

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

Die Rückenanhänge von *Trinchesia coerulea* (Montagu)

Eine morphologische Studie
über Farbmuster bei Nudibranchiern

von

Ulrike BÜRGIN-WYSS

aus Rothenfluh (Baselland)

Mit 49 Textabbildungen
und einer Farbtafel

INHALT

Einleitung	462	
I. <i>Trinchesia coerulea</i>		
A. Beschreibung eines Normaltiers		
1. Aeussere Morphologie		
a) Das ganze Tier	471	
b) Der einzelne Kolben	484	
2. Anatomie und Histologie		503
a) Anatomie	504	
b) Histologie	507	
Zusammenfassung		526
B. Varianten und Veränderungen des Farbmusters.		528
1. In der Natur gefundene Besonderheiten		529
2. Versuche		
a) Regeneration	533	
b) Fütterungsversuche	541	

3. Histologie	
a) zu den Regenerationsversuchen	545
b) zu den Fütterungsversuchen	548
Zusammenfassung	558
II. Vergleich mit andern Arten	560
1. <i>Trinchesia foliata</i>	560
2. <i>Coryphella</i> , <i>Facelina</i> , <i>Hervia</i>	562
3. <i>Ercolania costai</i>	566
4. <i>Glossodoris</i>	569
Abschliessende Bemerkungen	571
Zusammenfassung	574
Literatur.	580

EINLEITUNG

Innerhalb der Gruppe der Gastropoden stellen die Aeolidier diejenigen Formen dar, die in ihrem Gesamtbauplan am stärksten vom ursprünglichen Gastropodentypus abweichen. Ausserdem zeichnen sie sich durch eine ungewöhnlich reiche Färbung aus. Diese Eigentümlichkeiten bildeten seit der Mitte des letzten Jahrhunderts den Ausgangspunkt für systematische, morphologische und — vor allem im Zusammenhang mit der auffälligen Färbung — oekologische Untersuchungen.

Der augenfälligste Unterschied gegenüber einem typischen Gastropoden-Vertreter, einem Prosobranchier oder einem Tectibranchier, liegt im vollständigen Fehlen der Schale. An deren Stelle tragen die Aeolidier eine wechselnde Zahl kolbenförmiger Anhänge auf ihrem Rücken. In jeden dieser Kolben führt eine Verzweigung der Mitteldarmdrüse. Ihr distales Ende ist zu einem besondern Organ umgestaltet, dem Nesselsack, der als Aufbewahrungsort für Nematocysten dient. Häufig ist das Lebergewebe lebhaft gefärbt; zusammen mit in der Haut abgelagerten Pigment-Ringen, Streifen und Punkten entstehen daraus die vielen Varianten bunter Kolbenmuster. Als Körperanhänge, die zwei wichtige Organe enthalten, und mit allen notwendigen Gewebearten versorgt sind — Blut, Muskulatur, Bindegewebe, Nerven — machen somit die Kolben einen wesentlichen Teil des ganzen Organismus aus; zugleich aber

eignet ihnen ein hoher Grad von Autonomie gegenüber dem Körper.

Die Bezeichnung *Aeolidier* wird oft in einem unpräzis-allgemeinen Sinn für kolbentragende Nudibranchier verwendet, der sich mit den systematischen Begriffen nicht ganz deckt: Zur systematischen Gruppe der *Aeolidiacea* — einer Unterabteilung der Nudibranchia — gehören etwa 20 Familien, darunter auch Formen ohne Kolben wie *Dendronotus*, *Lomanotus* u. a. Die *Aeolidier*, *Eolidiens*, *Aeolids* der morphologischen und physiologischen Literatur verteilen sich auf mehrere dieser Familien, von denen eine *Aeolidiidae*, d. h. die *Aeolidier im engern Sinne* genannt wird. So manches auch in der systematischen Einordnung der einzelnen Opisthobranchiergruppen noch umstritten ist: fest steht jedenfalls, dass die *Aeolidiacea*, zu denen die am höchsten entwickelten Formen gehören, zusammen mit den *Doridacea* die Gruppe der *Nudibranchia* bilden. Die ebenfalls vielfach kolbentragenden *Saccoglossa* gehören dagegen einer ganz andern Gruppe an.

Die Aeolidier sind nicht die einzigen unter den Opisthobranchiern, denen eine Schale fehlt; die Tendenz zur Reduktion besteht bei der ganzen Gruppe. Bei allen Nudibranchiern und Saccoglossen (mit Ausnahme von *Oxynoe*, deren Zugehörigkeit zu den Saccoglossen umstritten ist) führte sie zum völligen Verlust der Schale. Damit verschwanden auch Mantelhöhle und Kieme, der ursprünglich gewölbte Eingeweidesack wurde abgeflacht, und es entstand eine unbedeckte freie Rückenfläche. Gegenüber dem meist indifferent gefärbten Körper einfacher Opisthobranchierformen zeichnet sich dieser Rückenschild durch reiche Färbung und die Ausbildung symmetrisch angeordneter Körperanhänge aus: blumenartige Kiemen bei Doridiern, Fortsätze des Körperrandes bei *Tritonia*- und *Dendronotus*-Artigen und andern, kleinere Höcker und Papillen z. B. bei *Aegires* und vielen Doridiern, die bereits erwähnten Cerata bei Aeolidiern und die ähnlich gebauten Kolben bei Saccoglossen, die im Unterschied zu den Aeolidiern keinen Nesselsack aufweisen. Die symmetrisch gestaltete Rückenfläche, das *Notum*, das im einzelnen verschieden ausgebildet sein kann, ist das gemeinsame Merkmal der beiden Gruppen, Saccoglossen und Nudibranchier. Innerhalb dieser vielen Varianten von Schneckenformen stellen die Aeolidier mit ihren Cerata bloss einen besonders hoch differenzierten Spezialzweig dar.

LITERATUR UND HAUPTPROBLEME.

Die Literatur über Notumbildungen und Färbung der Nudi-branchier ist sehr umfangreich. Bis 1939 ist die Bibliographie wohl vollständig erschlossen durch HOFFMANN¹.

Ein erstes Feld der Diskussion lässt sich mit dem Stichwort «kryptische oder auffällige Färbung» abgrenzen. Manche Arten sehen dem Untergrund, auf dem sie leben — der Futteralge bezw. dem Futtertier — ausserordentlich ähnlich. Die Uebereinstimmung der Färbung rührt vielfach daher, dass die mit farbigen Nahrungsteilchen gefüllte Leber durch die transparente Haut durchschimmert (GIARD 1888, GARSTANG 1890, HECHT 1896, KROPP 1934). CUÉNOT (1907) bezeichnet diese Erscheinung als *Homochromie nutritiale*, betont aber, dass es sich dabei um *des coïncidences sans signification* handle, dass also von einer Schutzwirkung der mimetischen Färbung nicht die Rede sein könne.

Andere Formen heben sich gerade durch eine in starken Kontrastfarben gehaltene Zeichnung vom Untergrund ab. Solche aposematische Farbmuster versuchte man vielfach als *Warnfärbung* (HECHT 1896, COCKERELL 1901, CROSSLAND 1911) oder als *Immunity Coloration* (CROZIER 1916) zu erklären. Beide Interpretationen gehen davon aus, dass mit der auffälligen Färbung meist unangenehme Eigenschaften verbunden sind, die das betreffende Tier als Beute gefährlich oder doch ungeniessbar machen. Mit dem Begriff der Warnfärbung wird die Vorstellung ausgedrückt, dass grelle Farbzeichen einen allfälligen Angreifer vor dem Tier warnen, das ihm verderblich werden könnte. Dagegen vertritt CROZIER, der den Begriff der *Immunity Coloration* geprägt hat, die Ansicht, die Ausbildung einer auffälligen Färbung habe nicht den Sinn einer an die Umgebung gerichteten Warnung, sondern sie habe sich unter dem Schutz der unangenehmen Eigenschaften in ihrer Reichhaltigkeit entwickeln können; das Tier sei gewissermassen «immun» gegen Angriffe.

Dass viele Fische die Aeolidier nicht verzehren, ja sie wieder ausspeien, wenn sie versehentlich doch ein Tier dieser Gattung erwischt haben, wurde immer wieder beobachtet (HERDMAN 1890,

¹ Im Literaturverzeichnis sind deshalb nur diejenigen Arbeiten aufgeführt, die mehrmals zitiert werden oder nach 1939 erschienen sind.

GARSTANG 1890, McINTOSH 1904). Zuerst glaubte man, die Nesselzellen seien die Ursache der abstossenden Wirkung (HECHT 1896, BERGH . . .). Ausführlichere Versuche mit mehreren Fischarten und verschiedenen Nudibranchiertypen zeigten aber, dass einerseits nicht alle Fische die Schnecken verschmähen, dass andererseits auch Arten ohne Nesselzellen, ja ohne Kolben überhaupt, dem Angriff entgehen (CUÉNOT 1907, CROZIER 1916). Man schloss daraus, dass die Nudibranchier allgemein ungeniessbar seien, und zwar nicht in erster Linie wegen ihrer Nesselzellen, sondern weil sie für viele Fische einen « schlechten Geschmack » hätten. Die Frage der Abwehrmechanismen hat THOMPSON vor kurzem neuerdings untersucht (1960). Er zählt eine Reihe von Opisthobranchier-Arten auf, die abschreckende Einrichtungen besitzen (hauptsächlich in Form von Drüsen-Sekreten), und rechnet darunter auch die Aeolidier mit ihren Nesselsäcken.

Eine zentrale Stellung nimmt in diesem Problemkreis die Frage der Bedeutung des Nesselsacks ein. Während etwa dreissig Jahren (1880-1910) befasste sich die Forschung fast ausschliesslich mit diesem Thema. Schon 1858 hatte WRIGHT nachgewiesen, dass die Nematocysten aus der Coelenteraten-Nahrung stammen. Seine Arbeiten waren aber in Vergessenheit geraten, und lange Zeit glaubte man nun, die Aeolidier selber würden die Nesselzellen als « Waffen » erzeugen. Die überraschend grosse Aehnlichkeit der Nesselzellen der Aeolidier mit denen der Hydroiden und Anemonen wurde als ein Fall von bemerkenswerter Konvergenz betrachtet, und verschiedene Autoren beschrieben Stadien der Nematocystenbildung im Nesselsack (DAVENPORT 1893, HECHT 1896, KREMBZOV 1902). Erst 1903 konnten dann — unabhängig voneinander — GROSVENOR und GLASER auf Grund eindeutiger Versuche von neuem beweisen, dass sämtliche Nesselzellen der Aeolidier mit der Coelenteraten-Nahrung aufgenommen und nicht etwa von der Schnecke selbst erzeugt werden. Mit dieser Wiederentdeckung der alimentären Herkunft der Nesselzellen — die noch mehrmals angezweifelt und diskutiert wurde (LABBÉ 1923, NAVILLE 1926) — änderte sich auch die Auffassung über ihre Bedeutung. Man neigte nun dazu, in der eigenartigen Bildung des Nesselsacks nicht mehr eine Waffe, sondern eher ein Ausscheidungsorgan zu sehen, das die giftigen Nesselzellen auf unschädliche Weise aufbewahrt und nach aussen abstösst (GRAHAM 1938, vgl. aber KEPNER 1943).

Die meisten Forscher, die kolbentragende Opisthobranchier lebend beobachteten, stellten fest, mit welcher Leichtigkeit manche Arten ihre Kolben abwerfen und regenerieren (HECHT 1896, ZUCCO 1915, MARCUS 1956). Man stellte sich vor, die auffällig gefärbten Kolben würden — im Sinne der *Deflective Coloration* (COTT) — die Aufmerksamkeit eines Fisches von wichtigeren Körperteilen ablenken. Biss er zu, so erwischte er nur die Kolben, die verhältnismässig rasch nachwachsen konnten.

Ganz andere Wege hat die Erforschung der Leber beschritten. Sie geht von der Erkenntnis aus, dass die zunächst als « Leber » bezeichnete Anhangsdrüse des Darmsystems vieler Wirbelloser in ihrer Funktion durchaus nicht der Wirbeltierleber entspricht¹. Es sind denn auch nicht ausschliesslich Arbeiten über kolbentragende Aeolidier, die in diesem Zusammenhang von Interesse sind, sondern über die Gastropodenleber überhaupt (vgl. Seite 549). Ein Spezialproblem ergibt sich aus dem Vorkommen symbiontischer Algen im Darmkanal mancher Aeolidier (NAVILLE 1926, YONGE 1944).

Der Beitrag, den diese Arbeiten zum Problem der Färbung liefern, ist aus naheliegenden Gründen gering: Die Histologie muss ihre Ergebnisse aus fixiertem Material ablesen, und an diesem sind die natürlichen Farben restlos verschwunden. Einzig im Fall der Saccoglossen sind einige Angaben über die Aufnahme von Chlorophyllkörnern und die davon herrührende grüne Farbe zu finden (BRÜEL 1904, FRETTER 1941).

Morphologische und histologische Beschreibungen finden sich in Arbeiten der verschiedensten Richtungen zerstreut (Zusammenstellung bei HOFFMANN 1939). Es wurde unter anderm die Homologie der Nctumbildungen, besonders der Cerata, auf Grund der Innervation erörtert (HERDMAN und CLUBB 1892, RUSSELL 1929).

Ueber die chemische Natur der Opisthobranchier-Pigmente stehen kaum nennenswerte Angaben zur Verfügung, wenn man von einigen Arbeiten über die Farbstoffe bei *Aplysia* — vor allem das Purpur-Sekret — absieht (SCHREIBER 1932, KENNEDY und VEVERS 1954). In einigen Arbeiten wird das Vorkommen von Carotinoiden erwähnt (LÖNNBERG 1931-34, ABELOOS 1932, STRAIN 1949, FISHER, KON, THOMPSON 1956); ferner befasst sich CROZIER (1916, 1918)

¹ Der Einfachheit halber haben wir anstelle des korrekten, doch umständlichen « Mitteldarmdrüse » durchwegs das kürzere « Leber » verwendet.

mit dem blauen Farbstoff von *Chromodoris* (= *Glossodoris*)-Arten, der die Eigenschaften eines Indikatorpigmentes besitzt.

PROBLEMSTELLUNG.

So vielfältig die Untersuchungen über die Cerata der Aeolidier auch sind, lässt sich daraus doch kein geschlossenes Bild ihrer Struktur und Funktion gewinnen. Man vermisst fast immer eine genaue Beschreibung der lebenden Schnecke in ihren natürlichen Farben; und doch sollte eben eine solche Beschreibung die Grundlage jeder Auseinandersetzung bilden. In dieser Arbeit wurde deshalb eine Analyse des Musters einiger Aeolidier durchgeführt und dabei sowohl die Färbung der lebenden Schnecke wie auch die Histologie des fixierten Objektes berücksichtigt.

Die besondere entwicklungsgeschichtliche Stellung der Nudibranchier und Saccoglossen, ihre Ontogenese, ihr spezieller Körperbau und ihre Lebensgewohnheiten machen gerade diese Gruppe von Schnecken und im besondern die Aeolidier zu günstigen Objekten für eine derartige Untersuchung.

Es wurde bereits erwähnt, dass im Laufe der Entwicklung von den einfachen Tectibranchiern zu den heutigen Saccoglossen und Nudibranchiern die Schale und damit auch die Mantelhöhle und ihre Organe, im besondern die Kieme, rückgebildet wurden. Parallel damit gehen Umlagerungen innerer Organe, des Darmsystems und der Nervenzentren. Die Lageveränderungen der Verdauungsorgane folgen der Tendenz zur Symmetrisierung, die an der äussern Körpergestalt in der Verteilung der Notumanhänge deutlich wird. Die Enddarmmündung rückt in die Mediane, nach hinten bei Doridiern, nach vorn bei Saccoglossen, und die primär asymmetrisch angelegte Leber wird zum weitgehend symmetrisch verzweigten Organ, das bei Aeolidiern und Saccoglossen in jeden Kolben einen Fortsatz liefert. Die zwittrigen Geschlechtsorgane behalten dagegen ihre asymmetrische Lagerung bei: die Geschlechtsöffnungen befinden sich stets auf der rechten Seite, werden aber durch die grosse Zahl von Kolben meist verdeckt. Die Veränderungen im Nervensystem äussern sich in einer Aufhebung der Chiastoneurie, sowie einer cephalen Konzentration und partiellen Verschmelzung der Ganglien, die im Extremfall zu einer kompakten Gehirnbildung dorsal vom Darm führt.

Da die Nudibranchier und Saccoglossen ausnahmslos eine Veliger-Phase durchmachen, vollzieht sich mit der Metamorphose die tiefgreifende Umwandlung einer schalentragenden asymmetrisch gebauten Larve in eine äusserlich symmetrische Adultform an jedem individuellen Tier neu. So stellt sich einerseits die Frage nach dem ersten Auftreten symmetrisch angeordneter Körperanhänge, anderseits nach den Beziehungen zwischen äusserer Körpergestalt und innerer Organisation.

Wenn als Träger des Farbmusters nicht eine einheitliche Fläche fungiert, sondern eine grössere Zahl einzelner Elemente — der Kolben — so gilt es zu prüfen, ob die Färbung des einzelnen Teils ohne Beziehung zum grössern Ganzen und immer gleichgebildet ist, oder ob Modifikationen auftreten, die eine Anpassung an eine übergeordnete Musterorganisation verraten, wie dies z. B. bei vielen Vogelfedern der Fall ist.

Die Färbung der kolbentragenden Aeolidier und Saccoglossen beruht, wie schon angedeutet, nicht auf der Pigmentierung der Haut allein, sondern sie kommt durch das Zusammenwirken gefärbter innerer Organe und der transparenten oder ebenfalls gefärbten Haut zustande. Die Unterschiede zwischen sichtbaren und unsichtbaren Teilen innerer Organe, die Beziehungen zwischen Färbung und Transparenz, sowie eventuelle kombinierte Wirkungen der Haut mit darunterliegenden Organen zu untersuchen, ist eine der wichtigsten Aufgaben einer Färbungs-Analyse.

Da das an der Ausbildung des Musters am meisten beteiligte Organ, die Leber, in seiner Färbung selbst stark von der Nahrungsaufnahme abhängig ist, werden auch die Ernährungsbedingungen und -gewohnheiten der Schnecken, ferner die Färbung der Futterpflanzen und -Tiere zu berücksichtigen sein.

Schliesslich muss uns in unserem Zusammenhang eine Erscheinung beschäftigen (die, wo es ums Aufstellen eines Systems geht, gerne als unsicheres Merkmal ausser Acht gelassen wird): dass nämlich die Färbung bei Individuen derselben Art oft ausserordentlich stark variieren kann.

Zu Beginn meiner Untersuchungen arbeitete ich mit möglichst vielen Formen¹. Es erwies sich indes bald als vorteilhaft, die

¹ Es wurden im ganzen 22 Aeolidier-Arten, 12 Saccoglossen-Arten und 3 Doridier-Arten genauer untersucht. Eine Liste der in dieser Arbeit behandelten Arten ist auf Seite 470 zusammengestellt.

Morphologie und Histologie der Kolben — und soweit es notwendig schien auch des Körpers — an einem einzigen besonders geeigneten Beispiel zu beschreiben und dieses Bild durch einen Vergleich mit andern Arten zu vertiefen. Für die ausführliche Darstellung wählte ich *Trinchesia coerulea* (Montagu), die eine der häufigsten und zugleich schönsten Nudibranchier-Formen des westlichen Mittelmeers ist. Das Farbmuster der Nudibranchier wird in dieser Arbeit morphologisch und histologisch untersucht; die physiologischen, biochemischen und physikalischen Aspekte des Problems der Färbung können deshalb nur angedeutet werden.

Die vorliegende Arbeit entstand unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. A. PORTMANN an der Zoologischen Anstalt Basel und im Laboratoire Arago in Banyuls-sur-mer (P.O.).

Es ist mir ein Bedürfnis, all denen, die zum Zustandekommen dieser Arbeit beigetragen haben, meinen Dank aussprechen zu dürfen: dem Direktor des Laboratoire Arago, Herrn Prof. G. PETIT, der uns Basler Zoologen jederzeit Arbeitsplätze freihielt und so auch mir die Gelegenheit verschaffte, das Material unter denkbar guten Bedingungen selbst zu sammeln und es an Ort und Stelle zu studieren, für seine grosszügige Gastfreundschaft; der Kommission der St. Albanstiftung, insbesondere deren Präsidenten, Herrn Dr. A. SARASIN, für einen beträchtlichen Beitrag an die Aufenthaltskosten; Herrn Prof. Dr. R. GEIGY für die Uebernahme des Korreferates; Herrn Prof. Dr. H. NÜESCH und Herrn Dr. M. REIFF für Beratung und wertvolle Hilfe in technischen Fragen; Fräulein E. SANDMEIER für ihre Hilfe beim Sammeln und Fixieren des Materials, ihre geschickte Mitarbeit beim Herstellen histologischer Präparate und besonders für die schöne und sorgfältige Ausführung des Originals zur Farbtafel.

Mein herzlichster Dank gilt aber meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. A. PORTMANN für die Stellung des Themas, das mich — ich darf es wohl aussprechen — in hohem Masse gefesselt und das es mir ermöglicht hat, mich in das Gebiet der marinen Zoologie einzuarbeiten; sodann für seine wertvollen Anregungen und seine unermüdliche Anteilnahme während der Durchführung der Untersuchungen. Besonders dankbar bin ich ihm dafür, dass er mich nicht bloss wissenschaftlich gefördert, sondern auch immer wieder die praktischen und materiellen Voraussetzungen für die mehrmaligen Aufenthalte am Meer geschaffen hat.

*Opisthobranchier-Arten, die in dieser Arbeit beschrieben
oder erwähnt werden*¹.

Aeolidier:

- Berghia coerulescens* Laurillard
Coryphella lineata Lovén
Coryphella pedata Montagu
Dondice banyulensis Portmann et Sandmeier
Eubbranchus tricolor Forbes
Facelina drummondi Thompson
Facelina punctata Alder et Hancock
Facelina rubrovittata Costa
Facelinopsis marioni Vayssière
Hervia costai Haefelfinger
Spurilla neapolitana Delle Chiaje
Trinchesia coerulea Montagu
Trinchesia foliata Forbes et Goodsir

Doridier:

- Glossodoris gracilis* Rapp
Glossodoris tricolor Cantraine

Saccoglossa:

- Ercolania costai* Pruvot-Fol
Ercolania trinchesii Pruvot-Fol
Placida dendritica Alder et Hancock

¹ Ausser *Dondice*, *Hervia* und *Glossodoris tricolor* wurden die systematischen Bezeichnungen der «Faune de France» gebraucht (PRUVOT-FOL 1954).

I. TRINCHESIA COERULEA

A. Beschreibung eines Normaltiers

1. AUSSERE MORPHOLOGIE

a) Das ganze Tier.

Allgemeines, Oekologisches.

Das Material für die vorliegenden Untersuchungen wurde im Lauf von drei Jahren gesammelt, während derer ich zu verschiedenen Jahreszeiten jeweils mehrere Wochen in den französischen Meeresstationen von Banyuls-sur-mer (P.O.) und Villefranche-sur-mer (A.M.) zubrachte, um die Nudibranchier lebend zu studieren.

Die meisten Fänge führten wir entweder auf den algenbewachsenen Küstenfelsen oder im Posidonien-Herbier durch. In beiden Biotopen ist *Trinchesia coerulea* eine der häufigsten Arten.

Die kleinsten Trinchesien — Exemplare von nur 1,5-2 mm Länge¹ — wurden hauptsächlich in den Sommer- und Herbstmonaten (Juni, Juli und September, Oktober; im August keine Beobachtungen) gefunden, und zwar immer in den Algen der Uferzone. Ebenfalls im Juni und Juli sind in den Posidonien grosse Exemplare (8-10 mm) sehr zahlreich, während sie im Oktober nur vereinzelt vorkommen. Exemplare mittlerer Grösse (4-6 mm) sind während des ganzen Jahres in den Algen der Uferzone anzutreffen. Tiere dieser Grösse wurden mehrmals beim Laichen beobachtet. Die Eiablage ist bei *Trinchesia* offenbar nicht an eine bestimmte Jahreszeit gebunden, wie dies von gewissen Saccoglossen bekannt ist. Es scheint, dass *Trinchesia* eine langsam wachsende Art ist, denn Einzeltiere, die über eine Periode von fast zwei Monaten im Aquarium gehalten und mit Futter versehen wurden, nahmen nicht merklich an Grösse zu.

¹ Für die so dehnbaren Schnecken eine allgemein anwendbare Messmethode zu finden, dürfte schwierig sein. Wichtig ist vor allem, dass alle Messungen, die aufeinander bezogen werden, auf die gleiche Art gemacht werden. In dieser Arbeit bezeichnen die mm-Angaben den Abstand vom Vorderrand des Kopfes (ohne Rhinophoren) zur Schwanzspitze, und zwar in ausgestrecktem Zustand beim Kriechen, gemessen mit mm-Papier unter dem Binokular.

Trinchesia coerulea stellt in zweifacher Hinsicht ein besonders günstiges Untersuchungsobjekt für Studien der äusseren Gestalt dar: sie ist meist leicht in grösserer Zahl zu finden und robust genug, um längere Perioden im Aquarium, ja auch Operationen (Entfernung der Rückenanhänge) gut zu überstehen, und zugleich veranschaulicht sie in eindrucklicher Weise die vielen Möglichkeiten der Musterbildung bei Nudibranchiern. Der Artnamen *coerulea* deutet an, dass das auffälligste Kennzeichen dieser Schnecke eine tiefblaue Färbung ist. Jeder Kolben trägt zwei goldgelbe und einen blauen Ring. Die Rückenanhänge bedecken einen grossen Teil des halbtransparenten weisslichen Körpers; nur an den Seiten und am Kopf ist weisses Pigment in unregelmässigen Streifen und Flecken sichtbar, und die Spitzen der Rhinophoren und Palpen sind durch goldgelbe Färbung, das Schwanzende durch helleres Gelb hervorgehoben (Tafel).

Kolbenzahl und Verteilung.

Die Kolben sind in zwei Gruppen angeordnet, einer kleinern vorn, einer grössern hinten. Zwischen beiden liegt das Pericard. Die vier Kolben unmittelbar vor und hinter dem Pericard sind stets die längsten und am vollständigsten ausgefärbt. Um sie herum gruppieren sich je nach dem Alter des Tieres 4-40 kleinere, in der Grösse abgestufte Kolben. Offenbar stellt die Pericardregion das Differenzierungszentrum dar, von dem aus die Bildung der Cerata in cranialer, caudaler und lateraler Richtung fortschreitet. Der Zuwachs erfolgt zunächst auf allen drei Seiten ungefähr gleichzeitig und in regelmässiger Anordnung. So entstehen in der kleinern vordern Kolben-Gruppe bis drei, in der grössern hintern Gruppe bis fünf Querreihen. Zur Vereinfachung der Beschreibungen habe ich die Kolben nach folgendem System numeriert (Abb. 1): Die Querreihen werden mit römischen Zahlen, die einzelnen Kolben einer Querreihe von der Mitte aus mit Buchstaben (*a-d*) bezeichnet und nach «rechts» und «links» unterschieden. Als Modell für die Numerierung diente eine *Trinchesia* von 7,8 mm Länge; die Zahlen wurden dann für alle Dimensionen beibehalten: so ist z. B. die Reihe vor dem Pericard immer Reihe III, auch dort, wo die I-Kolben noch nicht ausgebildet sind. In Abbildung 1 ist ausser der Anordnung der Kolben auch die Länge eines jeden Kolbens in μ

angegeben. Bei dem Modelltier (7,8 mm) massen die III- und IVa-Kolben rund 800 μ , die kleinsten 200 μ .

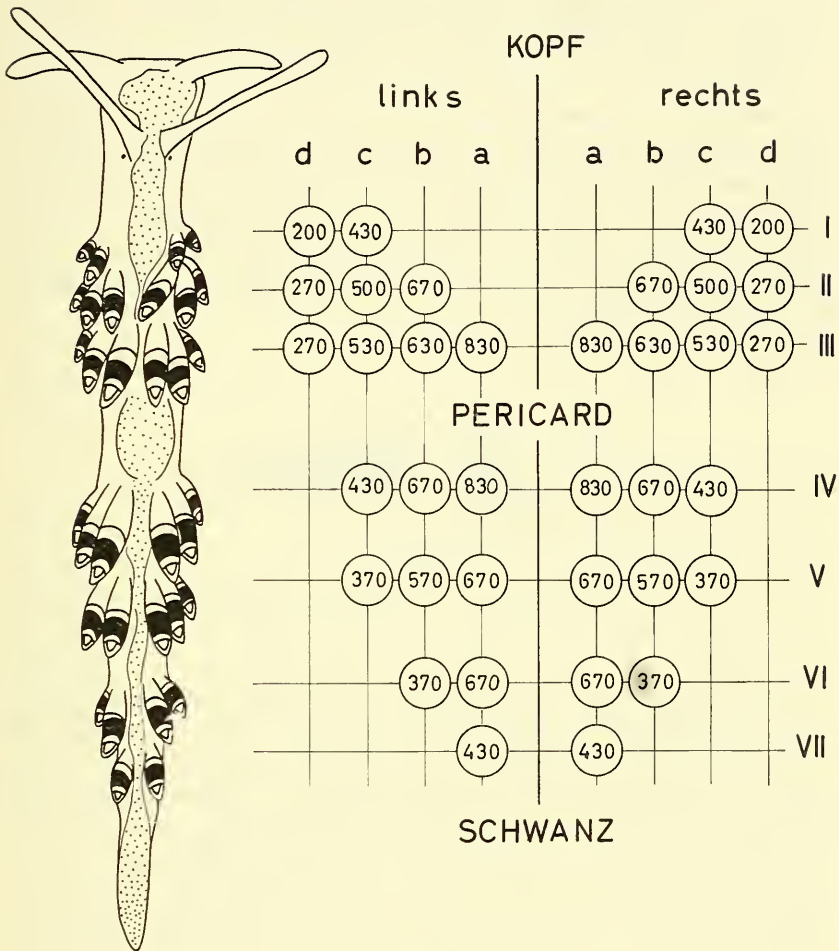


ABB. 1.

Anordnung der Kolben.

Links Modellexemplar (7,8 mm Länge) in lebendem Zustand.

Rechts Schema der Kolbenverteilung.

Bezeichnungen siehe Text.

In jedem Kreis ist die Länge des betreffenden Kolbens in μ angegeben.

In der hintern Gruppe stehen die *a-b-c*-Kolben in geraden Reihen hintereinander; die gesamte Rückenfläche vom Pericard

bis fast zur Schwanzspitze ist von Kolben bedeckt. In der vordern Hälfte dagegen bleibt der dorsale Bezirk zwischen Rhinophoren und IIIa-Kolben von Anhängen frei. In den beiden ersten Querreihen treten nur seitliche Kolben auf, doch keine, die dem dorsalen Paar der dritten Reihe entsprechen würden.

Die Regionen, die Kolben hervorbringen, stellen, schematisch aufgezeichnet, vier rechtwinklige Dreiecke dar, deren eine Ecke je den Standort eines IIIa- bzw. IVa-Kolbens markiert. Die vordern und hintern Dreiecke sind so orientiert, dass der gegen den Schwanz sich verjüngende Schneckenkörper bis auf die freie Fläche hinter dem Kopf von parallel verlaufenden Längs- und Querreihen von Kolben bedeckt ist, und dass auf den Seiten eine gerade Abschlusslinie entsteht (Abb. 2).

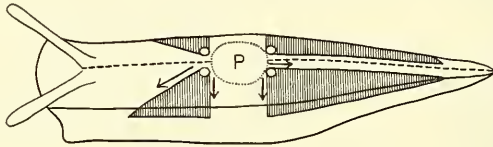


ABB. 2.

Schematische Darstellung der kolbenbildenden Bezirke.

P = Pericard. Erklärung im Text.

Die Richtung der Pfeile auf dem Schema (Abb. 2) bezeichnet die Reihenfolge der Anlagen, somit gleichzeitig die Verminderung der Kolbenlänge. Der Grössenunterschied innerhalb einer Querreihe vom dorsal zum mehr lateral gelegenen Kolben beträgt aber oft bedeutend mehr als zwischen zwei entsprechenden Kolben aufeinanderfolgender Querreihen. Wenn die Kolbenlänge als Mass der Kolbenbildungspotenz gelten kann, so nimmt diese also in lateraler Richtung rascher ab als in cranialer und vor allem in caudaler.

Bei den meisten Tieren bestehen geringe Unterschiede in der Kolbenzahl der rechten und linken Körperhälfte. Da es sich aber durchwegs um die allerjüngsten Anlagen handelt, die auf der einen Seite schon ausgebildet sein, auf der andern noch fehlen können, haben diese Unterschiede auf das Gesamtbild keinen Einfluss¹. Die

¹ Durch Unfall verloren gegangene und in Regeneration begriffene Kolben, die wegen ihrer Kleinheit das Bild stören, müssen in diesem Zusammenhang natürlich unberücksichtigt bleiben.

von den Kolben teilweise verdeckte Geschlechtspapille (auf der rechten Seite ventral von Kolbengruppe II) und die Afteröffnung (cranial von Kolben IVa rechts) sind die einzigen Anzeichen dafür, dass die äusserlich bilateralsymmetrische Schnecke sich aus einer Gastropoden-typischen Veliger-Larve entwickelt hat und auch im Adultzustand eine keineswegs symmetrische innere Organisation besitzt.

Die Beziehungen der innern Organe, namentlich der Verdauungsorgane zu den symmetrisch angeordneten Körperanhängen sollen im nächsten Kapitel untersucht werden. Leider ist es nicht möglich, der vielleicht noch spannenderen Frage nach der Umwandlung der asymmetrischen Larve in die symmetrische Adultform nachzugehen, denn die Aufzucht pelagisch lebender Veliger ist noch kaum je geglückt, und auf einen derartigen Versuch musste jedenfalls im Rahmen dieser morphologischen Studie verzichtet werden.

Es konnten nur Adultformen und keine Entwicklungsstadien zur Untersuchung gelangen. Die kleinsten *Trinchesia*, die ich gefunden habe, sind zwar noch nicht geschlechtsreif und insofern als Jugendformen zu bezeichnen; in ihrer Körpergestalt unterscheiden sie sich aber nicht von den geschlechtsreifen Tieren. Die längsten Exemplare, die beobachtet wurden, massen 9 mm¹. Wenn *Trinchesia* im Lauf ihres Adult-Daseins um das Sechsfache an Grösse zunimmt, stellt sich die Frage, in welcher Weise sich die für die äussere Erscheinung bestimmenden Rückenanhänge in ihrer Gesamtheit im Lauf der langen Wachstumsperiode verändern. Da das Wachstum bei *Trinchesia* sehr langsam vor sich geht, konnten die nachfolgenden Angaben nicht durch Beobachtung bestimmter Individuen über eine Zeitspanne sondern nur durch vergleichende Betrachtung von Exemplaren verschiedener Grösse gewonnen werden.

Von besonderem Interesse sind die aller kleinsten Tiere. Grösse und Kolbenzahl von 11 Exemplaren von 2 mm und weniger sind in Abbildung 3 aufgeführt. Aus der Zusammenstellung geht folgendes hervor:

¹ Nach Abschluss meiner Beobachtungen wurden in Banyuls Exemplare von 17 mm Länge gefunden.

1,2 mm	1,5 mm	1,8 mm	2 mm
$\begin{array}{ccc} O & O & 1 \\ * & * & 1 \\ \hline * & * & 1 \\ O & O & 1 \end{array}$	$\begin{array}{ccc} O & & O & 1 \\ O & * & * & 2/1 \\ \hline & * & * & 1 \\ \times & \times & & 1 \end{array}$	$\begin{array}{ccc} O & \times & & \times & O & 2 \\ O & * & * & O & & 2 \\ \hline & O & * & * & O & 2 \\ & & * & * & & 1 \\ & O & O & & & 1 \end{array}$	$\begin{array}{ccc} O & \times & & \times & O & 2 \\ \times & * & * & \times & & 2 \\ \hline & O & * & * & O & 2 \\ & & \times & \times & & 1 \\ & O & O & & & 1 \end{array}$
	$\begin{array}{ccc} O & & O & 1 \\ O & * & O & 2/1 \\ \hline & * & O & 1 \\ O & O & & 1 \end{array}$	$\begin{array}{ccc} O & \times & & \times & O & 2 \\ \times & \times & * & \times & & 2 \\ \hline & O & * & * & O & 2 \\ & & * & * & & 1 \\ & O & O & & & 1 \end{array}$	$\begin{array}{ccc} O & O & & O & 2/1 \\ O & \times & * & O & 2 \\ \hline & O & * & * & O & 2 \\ & & * & * & & 1 \\ & O & O & & & 1 \end{array}$
	$\begin{array}{ccc} O & O & & * & O & 2 \\ \times & O & * & O & & 2 \\ \hline & O & * & O & O & 2 \\ & O & O & & & 1 \end{array}$	$\begin{array}{ccc} O & \times & & \times & O & 2 \\ \times & * & * & \times & & 2 \\ \hline & O & * & * & O & 2 \\ & & \times & \times & & 1 \\ & O & O & & & 1 \end{array}$	$\begin{array}{ccc} O & * & & * & O & 2 \\ \times & * & O & \times & & 2 \\ \hline & O & * & O & & 1/2 \\ & O & \times & & & 1 \\ & O & O & & & 1 \end{array}$
	$\begin{array}{ccc} O & * & O & 1/2 \\ * & * & * & 1/2 \\ \hline & * & * & 1 \end{array}$		

ABB. 3.

Zahl und Anordnung der Kolben bei Exemplaren von 1,2—2 mm Länge:
 Zeichenerklärung:

Schema der Kolbenanordnung siehe Abb. 1.

Die Zahlen geben die halbe Kolbenzahl an (2/1 = links/rechts).

* = Voll pigmentierter Kolben.

× = Teilweise pigmentierter Kolben.

O = Nicht pigmentierter Kolben.

Das kleinste Exemplar, das überhaupt gefunden wurde, hatte 8 Kolben, wovon 4 die fertige Pigmentierung aufwiesen, die andern vier noch so gut wie unpigmentiert waren.

Anzahl, Anordnung und Ausbildungsstufe der Kolben sind bei den 1,8-2 mm-Exemplaren weitgehend konstant, nämlich 2 - 2 --- 2 - 1 - 1, bei den etwas kleineren Tieren (1,5 mm) dagegen variieren sie von einem Individuum zum andern.

An diesen kleinsten Exemplaren fällt ausserdem auf, wie stark oft die rechte und linke Kolbengruppe im Ausbildungsgrad von-

einander abweichen. Eine feste Regel ist in dieser Asymmetrie nicht zu erkennen.

Offenbar stellt das Stadium von 2 mm Länge mit beiderseits drei voll pigmentierten und je fünf kleinern Kolben den Zustand einer ersten gleichmässigen Kolbenanordnung dar, einen Zustand, der auf verschiedenen Wegen erreicht werden kann, da vorher die Reihenfolge der Anlagen nicht festgelegt ist. Jetzt werden die anfangs beträchtlichen Grössenunterschiede zwischen der rechten und linken Seite ausgeglichen; bei Exemplaren über 3 mm findet man viel seltener zu kleine Kolben, und diese sind wohl eher als in Regeneration begriffene Bildungen verlorener Kolben zu deuten.

Ob die kleinen Exemplare mit der bei drei von fünf Individuen so auffallenden Asymmetrie der ersten Kolbenanlagen als Zwischenstadien auf dem Wege der Umwandlung vom asymmetrischen Veliger zur äusserlich symmetrischen Schnecke anzusehen sind, kann nicht entschieden werden, solange nicht die Möglichkeit besteht, die Metamorphose selber zu verfolgen. Jedenfalls verdient aber die Tatsache dieser Erscheinung jetzt schon Beachtung.

Bei Trinchesien von mittlerer Grösse (5 mm) besteht die vordere Kolbengruppe aus drei Querreihen zu zwei, drei und vier Kolben, die hintere Gruppe aus vier Querreihen zu drei (vier), drei, zwei und einem Kolben auf jeder Seite. Für die vordere Gruppe ist damit in den meisten Fällen die Maximalzahl erreicht; nur bei ganz grossen Exemplaren findet man vier vordere Querreihen, während in der hintern Gruppe schon bei 7 mm-Exemplaren eine achte Querreihe und in den Reihen IV-VII zusätzliche seitliche Kolben angelegt werden.

Färbung und Symmetrie.

Das Pericard mit den beiden Kolbenpaaren IIIa und IVa wurde als Differenzierungszentrum für die Bildung von Rückenanhängen erkannt. Im folgenden soll untersucht werden, ob der Einfluss dieses Differenzierungszentrums sich ausser auf Anzahl, Grösse und Verteilung der Kolben auch auf deren Färbung auswirkt.

Die drei Ringe von *Trinchesia coerulea* in den Kontrastfarben Blau und Gelb bedeuten gegenüber den einfachern Mustern mancher anderer Aeolidier-Arten — die häufig nur aus zwei Komponenten zusammengesetzt sind, der einheitlich gefärbten Leber und einem Hauptpigment — eine ausgesprochene Steigerung. Auch der

Nesselsack tritt bei *Trinchesia* stärker als bei andern Arten in Erscheinung; im Gegensatz zu den entsprechenden beinahe transparenten Gebilden einer *Coryphella* oder *Facelina* ist er undurchsichtig gelblichweiss gefärbt. Entsprechend seiner reicheren Differenzierung weist der Kolben von *Trinchesia* eine nuanciertere

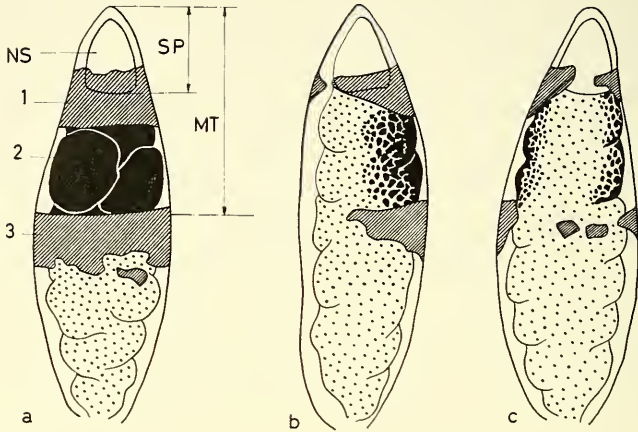


ABB. 4.

a-Kolben eines Posidonien-Exemplars. Ansicht von drei Seiten.

- a) Von dorsal. 1. Oberer gelber Ring. SP Spitze mit Nesselsack (NS)
 b) Von der Seite. 2. Blauer „ MT Musterteil.
 c) Von ventral. 3. Unterer „ „

Abstufung der Musterintensität von der Spitze zur Basis auf als etwa ein gleichmässig roter *Coryphella*-Kolben. Die Zone intensivster Färbung umfasst den weissen Nesselsack, den obern gelben und den blauen Ring. Darauf folgt, schon weniger ausgeprägt, der lockere untere gelbe Ring, und dem basalen Teil des Kolbens schliesslich fehlt das Hautpigment überhaupt, hier schimmert bloss die olivgrüne Leber durch. Bei den jeweils grössten Kolben eines Exemplars nehmen Spitze mit Nesselsack, oberer gelber und blauer Ring ungefähr die Hälfte der ganzen Kolbenlänge ein (Abb. 4).

Dadurch dass die gelben und blauen Ringe auf den Kolben jeder Länge nahezu die gleiche Breite haben, entsteht eine einheitliche Wirkung von quer über das Tier laufenden gelben und blauen Bändern. Auch die weissen Spitzen der Kolben — d. h. die

Nesselsäcke — sind überall ungefähr gleich gross. Wenn aber Nesselsack, gelber und blauer Streifen etwa eines *IVc*-Kolbens beinahe dieselben Dimensionen haben wie die entsprechenden Elemente eines *a*-Kolbens, *IVc* aber im ganzen nur halb so lang ist wie *IVa*, so muss der Anteil der intensiv gefärbten Zone beim *IVc*-Kolben im Verhältnis grösser sein als beim medianen Kolben, d. h. er reicht über die Kolbenmitte hinab. Um die Proportionsunterschiede deutlich werden zu lassen, wurde die Länge des distalen Bereichs von der Spitze bis und mit dem blauen Ring — die fortan als «Musterteil» bezeichnet werden soll — bei den Kolben aller Grössenklassen eines Exemplars (7,8 mm Körperlänge) gemessen. Die Länge des Musterteils im Verhältnis zur gesamten Kolbenlänge wurde in Prozent angegeben (Abb. 5). Der untere gelbe Ring kann in die Messungen nicht miteinbezogen werden, weil er durchwegs zu wenig scharf abgegrenzt ist und bei kleineren Kolben überhaupt fehlt. Da bei den jungen Kolben kleinerer Exemplare auch das Blau und das distale Gelb noch nicht oder erst als isolierte Punkte ausgebildet sind, gerade diese Kolbenanlagen aber für den Vergleich besonders aufschlussreich sind, stehen neben den Werten für den Musterteil auch die entsprechenden Zahlen für die Spitze mit dem Nesselsack allein.

Aus Abbildung 5 geht folgendes hervor: Je kleiner ein Kolben, desto grösser ist der prozentuale Anteil der als Musterteil zusammengefassten gelb und blau gefärbten Kolbenbezirke und der weissen Nesselsack-Spitze. Da die kleinsten Kolben stets die zuletzt angelegten, also die zuäusserst an der kolbenbildenden Zone befindlichen sind, ist mit diesem Satz auch die eingangs gestellte Frage nach dem Einfluss des Differenzierungszentrums beantwortet: Nicht allein die Grösse eines Kolbens sondern in noch viel ausgeprägterem Mass seine Färbung ist ein Feldmerkmal, d. h. sie ist in ihrer Ausdehnung von der Stellung des Kolbens am Körper abhängig; Zentrum des Differenzierungsfeldes ist auch für die Färbung wiederum das Pericard mit den beiden Kolbenpaaren *IIIa* und *IVa*. Diese Kolben weisen prozentual den geringsten Färbungsanteil auf; mit zunehmender Entfernung von einem dieser Kolben verstärkt sich kontinuierlich die Tendenz zur immer ausschliesslicheren Ausbildung des Spitzenteils, bis sie in den jüngsten Anlagen, die nichts anderes als ein Höcker mit einem mächtigen Nesselsack sind, ihren Höhepunkt erreicht.

Die allgemeine Gültigkeit dieser aus der Beobachtung eines einzigen Exemplars abgeleiteten Aussagen kann durch Vergleichsmessungen an Trinchesien, die kleiner oder grösser sind als das Modellexemplar, nachgeprüft werden.

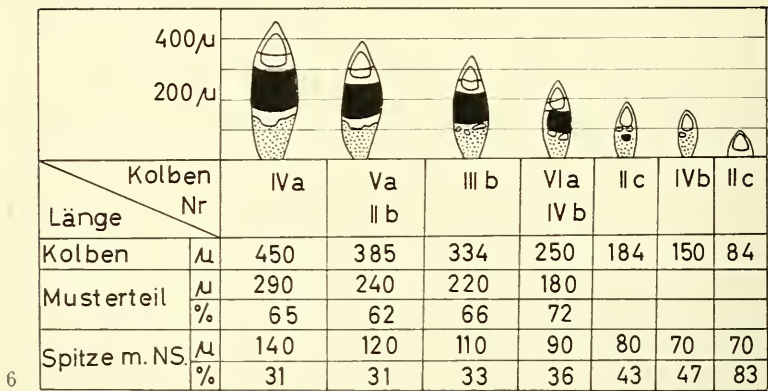
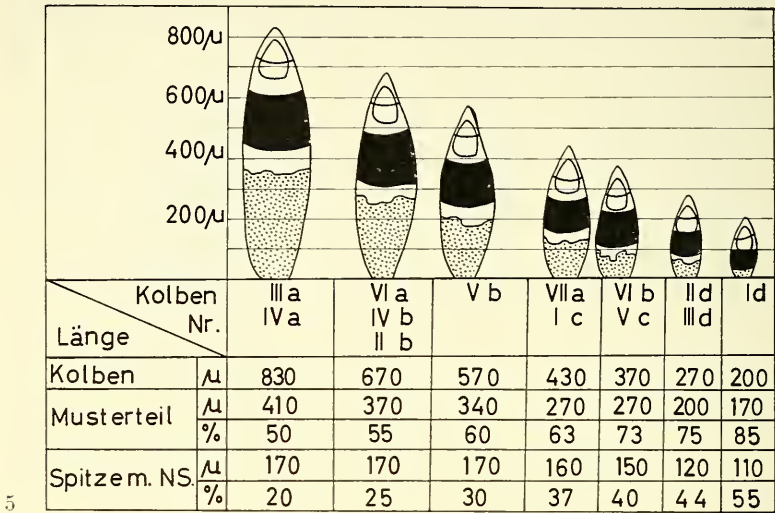


ABB. 5 und 6.

Proportionen der Kolbenfärbung.

Kolben verschiedener Länge eines Exemplars von 7,8 mm (Abb. 5) und 2,5 mm (Abb. 6) Körperlänge.

Länge des Musterteils und der Spitze bis und mit Nesselsack sind in μ und % angegeben.

Die Darstellung der Kolben einer 2,5 mm langen *Trinchesia* (Abb. 6) zeigt, dass trotz der absolut geringeren Dimensionen die Kolben nach dem gleichen Prinzip gefärbt sind wie beim grösseren Exemplar. Auch hier sind es die vier um das Pericard gruppierten Kolben, die als längste Anhänge (450 μ) mit dem relativ kleinsten Musterteil am Anfang einer Reihe von immer kleiner werdenden Kolben stehen, deren Musterteil immer weiter hinabreicht. Andersartig ist bei dieser kleineren Kolbenreihe nur die noch unvollständige Ausbildung der drei Farbringe, ferner der grössere prozentuale Anteil (65%), den der Musterteil bei den grössten Kolben einnimmt, gegenüber nur 50% beim 7,8 mm-Exemplar. Bei einem der längsten Exemplare (9 mm) andererseits ist der Wert für die IIIa- und IVa-Kolben meistens weniger als 50% (z. B. 44%), und selbst die kürzesten Auswüchse weisen schon alle drei Ringe auf. Demnach stellen die vier Kolben IIIa und IVa zwar bei Tieren jeder Grösse stets die Anhänge mit dem geringsten Musteranteil dar, die absoluten Proportionen verschieben sich aber mit der Grössenzunahme, weil offenbar die drei Ringe, nachdem sie einmal ausgebildet sind, in der Höhe nur wenig wachsen, sondern der basale Teil des Kolbens länger wird. (Vgl. aber hierzu Regenerations-Versuche, Seite 533).

Die Intensität der Färbung nimmt im Lauf des Wachstums von 2 bis 9 mm Körperlänge zu; namentlich die Orangekomponente (siehe S. 501) der gelben Ringe ist bei jungen Exemplaren noch sehr spärlich, bei den grossen Tieren aus den Posidonien aber in hoher Konzentration vorhanden.

Die Ergebnisse von Regenerationsversuchen beleuchten das Problem der Feldwirkung bei der Kolbendifferenzierung noch von einer andern Seite. Da *Trinchesia* sehr langsam wächst, ist es nicht möglich, einen einzelnen Kolben durch mehrere Stadien zu verfolgen, jedenfalls nicht einen « natürlich angelegten ». Regenerationsversuche (siehe S. 533) bieten dafür einen gewissen Ersatz. Der Vergleich regenerierender Kolben an verschiedenen Körperstellen zeigt, dass tatsächlich die Entstehungsweise der medianen Kolben eine andere ist als diejenige der seitlichen: median wird von Anfang an verkleinerter *a*-Kolben gebildet, der rasch in die Länge wächst, seitlich entsteht nur ein Höcker, der fast ganz vom Nessel-sack ausgefüllt ist und nicht oder nur langsam grösser wird.

Die kleinen seitlichen Auswüchse, die man auch bei mittelgrossen und bei den grössten *Trinchesien* findet, und die man

zunächst als «junge» Kolben zu betrachten geneigt sein mag, verkörpern also nicht das Jugendsdtadium der Kolben schlechthin. Demgemäss ist die in den Abbildungen 5 und 6 dargestellte Folge von in der Grösse abgestuften Kolben auch nicht etwa als Entwicklungsreihe aufzufassen. Ausschnitte daraus mögen zwar tatsächlich aufeinanderfolgende Stadien der Entwicklung eines Kolbens darstellen: der Kolben IVc einer 5 mm-*Trinchesia* etwa misst 200 μ und besteht aus einem hellen Leberschlauch und einem Nesselsack, der gerade die Hälfte des ganzen Kolbens einnimmt. Bei der 9 mm-*Trinchesia* ist dieser Kolben dreimal so lang geworden, der Nesselsack macht nur noch einen Drittel der Gesamtlänge aus, die Pigmentierung ist vervollständigt, und ventral von IVc ist eine neue Anlage entstanden, bei der nun das Verhältnis Nesselsack/Leber von 1/1 verwirklicht ist. Kein Kolben durchläuft jedoch alle in Abbildung 5 abgebildeten Grösse- und Färbungsstufen: die seitlichen Anhänge sind nicht dazu bestimmt, je die Länge eines *a*-Kolbens zu erreichen; die *a*-Kolben anderseits sehen — wie bereits gesagt wurde — in ihren frühen Stadien anders aus als die kleinsten Bildungen in den Abbildungen 5 und 6.

Bei der Beurteilung der Grösse, Färbung und innern Struktur — soweit diese äusserlich in Erscheinung tritt — eines einzelnen Kolbens innerhalb der Gesamtheit der Cerata sind demnach zwei Gegebenheiten auseinanderzuhalten, die sich in ihren Auswirkungen auf die Ausbildung des Kolbens überschneiden, nämlich die Feldwirkung und der Wachstumsprozess.

Symmetrie der Kolben.

In den bisherigen Beschreibungen war immer von Pigment-« Ringen » die Rede. Tatsächlich bilden die einzelnen Kolben zusammen eine geschlossene Fläche mit lückenloser gelb-blauer Musterung, sodass die Vorstellung entstehen kann, jeder einzelne dieser Kolben sei ringsum gleichmässig gefärbt. Reizt man aber eine *Trinchesia* durch Berührung, sodass sie die Kolben, die normalerweise dem Körper anliegen, hochstellt, so wird eine regelrechte « Rückseite » sichtbar, deren Zeichnung höchst unvollkommen ist: Der obere gelbe Ring läuft hinten in zwei spitze Enden aus, die sich meist nicht berühren, das Blau ist überhaupt unterdrückt, nur die Leber ist gelegentlich dunkler gefärbt als weiter unten, und vom untern gelben Ring ist oft nicht mehr als

eine Gruppe einzelner Punkte zu sehen (Abb. 4). Zumindest was die Färbung betrifft, ist also ein Kolben nicht ringsum gleich beschaffen, sondern er weist eine Differenzierung in eine Dorsal- und Ventralseite auf und besitzt damit bilateralen Bau mit einer einzigen Symmetrieebene.

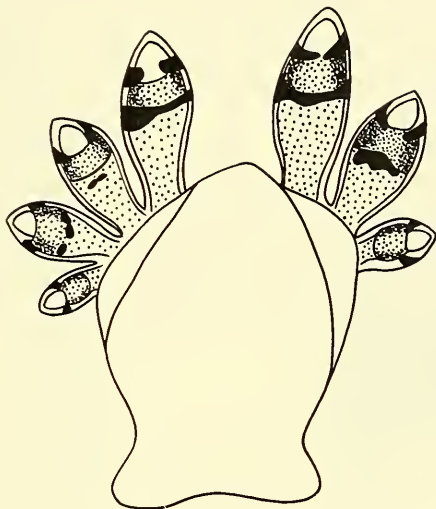


ABB. 7.

Kolben-Querreihe in der Ansicht von hinten.

Bei den *a*-Kolben, die am meisten median liegen, fällt die Symmetrieebene beinahe mit der (Para-) Sagittalebene der Schnecke zusammen; die Bezeichnungen «dorsal» und «ventral» können also ohne weiteres auch auf diese Kolben angewendet werden. Wären die mehr seitlich gelegenen Kolben gleich orientiert — also stets die Dorsalseite pigmentiert, die Ventralseite nicht — so müssten diese Kolben mehr und mehr in der Seitenansicht erscheinen. Tatsächlich trägt aber immer die nach aussen gerichtete, sichtbare Seite das Muster, die dem Körper anliegende Hälfte ist indifferent gefärbt; die Symmetrieebene eines jeden Kolbens steht folglich senkrecht zur Körperoberfläche. Diese Verhältnisse sind in Abbildung 7 dargestellt, die eine Kolbenreihe in der Ansicht von hinten zeigt.

b) Der einzelne Kolben

Analyse der Färbung.

Da an der Färbung des *Trinchesia*-Kolbens nicht nur die Haut allein, sondern auch Leber und Nesselsack beteiligt sind, sei eine

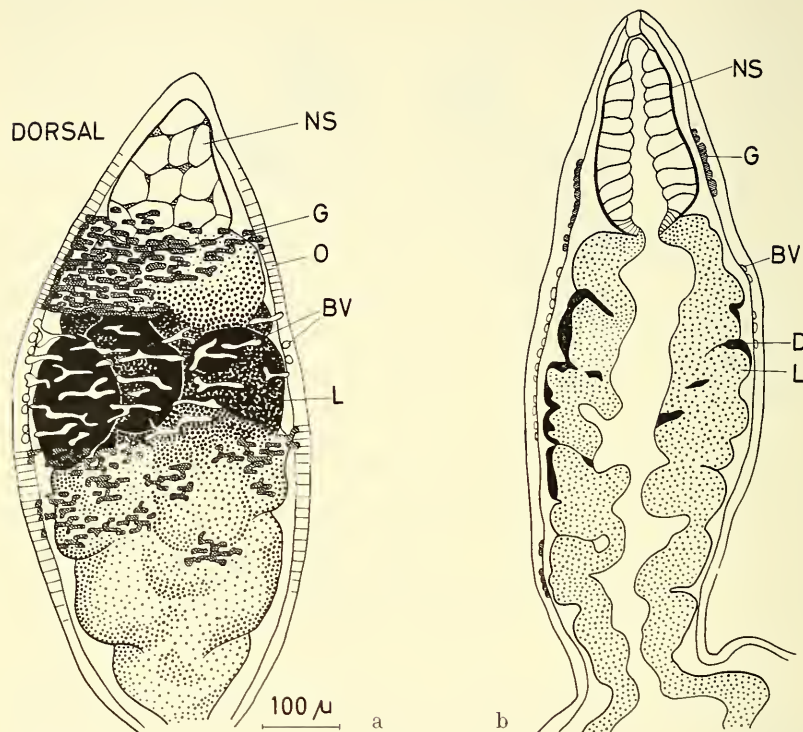


ABB. 8a.

Seitenansicht eines frisch vom Tier abgetrennten Kolbens.

ABB. 8b.

Sagittalschnitt durch einen Kolben von gleicher Grösse wie a) aus drei Schnitten kombiniert. Carnoy/Hämalaun.

Uebersicht über den Aufbau eines Rückenkolbens vorausgeschickt (Abb. 8).

Der zentrale Teil des Kolbens wird vom Leberschlauch eingenommen, dessen distales Ende zum Nesselsack umgestaltet ist. Leber und Nesselsack sind bei *Trinchesia* durch eine einfache

Einschnürung voneinander getrennt. Das Integument ist als Hautmuskelschlauch zu bezeichnen: auf die einschichtige Epidermis folgen je eine dünne Schicht von Ring- und Längsmuskeln. Der Raum zwischen Haut und Leber enthält Bindegewebezellen und Blutlakunen.

Pigmente kommen bei *Trinchesia* ausschliesslich in der Epidermis und in der Leber bzw. im Nesselsack vor. Die gelben und blauen Ringe stellen Oberflächenbildungen dar, und die Leber liefert den Hintergrund, der je nach der Intensität der Hautfärbung verschieden stark durchschimmert.

Zur Untersuchung der lebenden Gewebe stellte ich Präparate von frisch vom Tier abgetrennten Kolben oder freipräparierten Hautstücken in Meerwasser her. Ich verwendete Vergrösserungen bis zu 1500x. Als Beleuchtung dienten zwei Niedervoltlampen, von denen die eine für Betrachtung bei durchfallendem, die andere bei auffallendem Licht eingestellt wurden.

(1) *Epidermis* (Abb. 9)

Die gelben Ringe sind aus zwei Komponenten zusammengesetzt, goldgelb glänzenden Körnern und diffus verteiltem Orangepigment. Die gelben Körner sind im basalen, das Orangepigment im distalen Teil der Epidermiszellen lokalisiert. Die Blaufärbung wird durch Vakuolen hervorgerufen, die wie die gelben Körner im basalen Zellteil liegen. Beide Farbelemente sehen im Schnitt ungefähr rund, in der Aufsicht länglich aus. Im Unterschied zu den eher gedrungenen Körnern des obern gelben Rings haben diejenigen des untern Rings sowie die Blauvakuolen stark verzweigte Formen (Abb. 15). Gegen den blauen Streifen bilden die gelben Körner beiderseits eine scharfe Grenzlinie, während der distale bzw. proximale Abschluss je eines Ringes viel unregelmässiger ist. Dasselbe gilt für die Orangefärbung. Am intensivsten ist sie in den Zellen, die gelbe Körner enthalten. Sowohl gegen die Spitze wie gegen die Basis des Kolbens reicht sie mehr oder weniger weit über die Zone der gelben Ringe hinaus und wird hier allmählich schwächer. Sehr scharf ist hingegen die Grenze gegen den blauen Ring. Abbildung 9 zeigt, dass nur die äusserste Zelle, die Blauvakuolen enthält, gerade noch einen schwachen Schimmer von Orange gelb aufweist.

Bei abwechselnder Betrachtung eines Hautstückes im durchfallenden und auffallenden Licht stellt man fest, dass die Blau-

vakuolen nur solange blau erscheinen, als sie die Lichtstrahlen reflektieren; treten diese durch die Vakuolen hindurch, so verschwindet die Blaufärbung. Auch das Aussehen der Gelbkörner

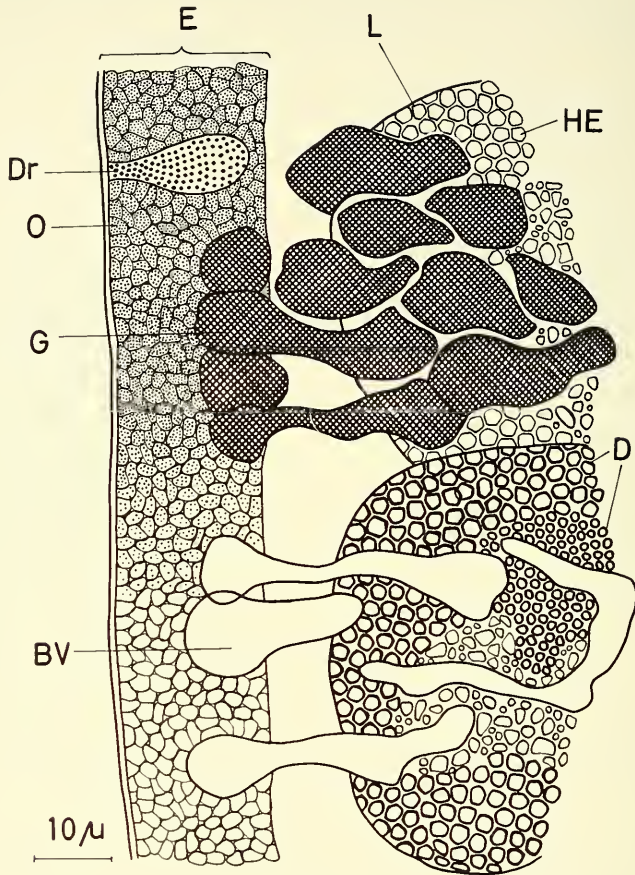


ABB. 9.

Randzone eines lebenden Kolbens.

Gelbkörner (G) und Blauvakuolen (BV) im optischen Schnitt und in Aufsicht.
Orangepigment (O) punktiert.

wechselt mit den Beleuchtungsbedingungen: im auffallenden Licht haben die Körner einen metallischen Glanz, im durchfallenden Licht sind sie schmutzigbraun. Einzig das Orangepigment bleibt unverändert. Offenbar handelt es sich beim Blau und beim

Metallglanz des Gelb um sogenannte Strukturfarben, d.h. Farbeffekte, die durch die besondere Struktur eines an sich nicht gefärbten Körpers hervorgerufen werden. Charakteristisch für diese Art von Farbwirkung ist, dass der Effekt verschwindet, sobald der Lichteinfall, somit die Reflexions- und Absorptionsverhältnisse, verändert werden. Unter natürlichen Verhältnissen befinden sich die transparenten Blauvakuolen vor der an dieser Stelle sozusagen schwarzen Leber; der dunkle Hintergrund absorbiert alle Lichtstrahlen, die nicht von den Blauvakuolen reflektiert werden und ist verantwortlich dafür, dass die nicht besonders dicht liegenden, dünnen, verzweigten Blaelemente eine tiefblaue Färbung des ganzen Bereichs hervorrufen.

Die Einzelheiten der Gelb und Blau erzeugenden Strukturen werden im nächsten Abschnitt behandelt werden. Hier sei bloss festgehalten, dass die blaue Farbe eine kombinierte Leistung der Epidermisvakuolen und der darunter liegenden Leberzellen darstellt.

Nach dem gleichen Prinzip wie die gelben Ringe der Kolben ist die Färbung der Rhinophoren und Palpen aufgebaut: Körner im basalen, diffus gelöstes Pigment im distalen Teil der Epidermiszellen; nur sind hier beide Komponenten heller als auf den Kolben. Die Körner sind blass gelb, und das diffuse Pigment ist goldgelb statt orange.

Auch in der Haut des Körpers befinden sich stellenweise Ablagerungen von Körnern, die, abgesehen von der Farbe, in allen Eigenschaften mit den Gelbkörnern übereinstimmen. Sie bilden unregelmässige weisse Flecken und Streifen auf Kopf, Fühlerbasis, Rumpf und Schwanz. Die Betrachtung eines unfixierten Hautstückes — oder auch eines Gefrierschnittes — zeigt, dass wie bei den Gelbkörnern der Weisseffekt nur im reflektierten Licht auftritt, während die Körner im durchfallenden Licht graubraun aussehen. Diese Kristalle liegen — ebenfalls wie die Gelbkörner — im basalen Teil der Epidermiszellen. Der distale Zellteil ist hier stets frei von Pigment.

(2) *Leber* (Abb. 8).

Das Leberepithel ist im Kolben nicht gestreckt, sondern bildet um den zentralen Hohlraum nach allen Seiten mehrere Ausbuchtungen von annähernd kugeliger Gestalt, die auf dem Schnitt als

einfache Falten, bei der Aufsicht auf ein frisches Totalpräparat als ovale oder kreisförmige Bezirke erscheinen. Aeusserlich gleicht die Leber am ehesten einer Traube, die so dicht gewachsen ist, dass die einzelnen «Beeren» gegen aussen eine nahezu geschlossene Fläche bilden. Auf der ganzen Höhe eines Kolbens zählt man vier bis sechs derartiger Ausbuchtungen. Die Faltenbildungen sind permanent; sie werden durch die Kontraktionen des Kolbens (bei Berührung, beim Fressen etc.) nicht verändert.

Die Farbe der Leber wechselt je nach dem Ernährungszustand des Tieres. Als Hauptfarbe ist für die Tiere aus den Algen der Uferzone ein mehr oder weniger helles Olivgrün, für die Exemplare aus dem Posidonien-Herbier (6-8 m Tiefe) ein sehr helles Ockerbraun anzugeben (s. Tafel). Neben diesem Grundton kommen bei allen Exemplaren dunkle Elemente vor, die im Bereich der Blaufärbung so dicht liegen, dass die Leber an dieser Stelle geradezu schwarz erscheint. Bei den grossen Posidonien-Exemplaren, bei denen alle hier beschriebenen Gesetzmässigkeiten der Musterung in der vollkommensten Form auftreten, ist der Schwarz-Anteil am engsten auf die Blauzone beschränkt. Nur der gegen oben bzw. vorn gerichtete Teil der Leber ist schwarz, also nur genau die Stelle, an der die Blaufärbung vorkommt (Abb. 4). Aber auch bei den im allgemeinen kleinern Exemplaren aus der Felsenzone ist eine deutliche Konzentration des schwarzen Materials an der Blaustelle festzustellen, wenn auch dessen Verteilung auf Kolben-Vorder- und Rückseite nicht so differenziert ist und der basale Kolbenteil gelegentlich grössere schwarze Flecken aufweist.

Die fast schwarze Farbe der Blauzone rührt von dunkelgrünen Vakuolen her, die in den Zellen so nah beieinander liegen, dass sie polyedrische Form annehmen. Ihr Durchmesser schwankt zwischen 1 und 2, auch 3μ ; doch enthält jede Zelle nur Vakuolen von ungefähr derselben Grösse. Auch distal und proximal vom blauen Ring kommen solche Vakuolenzellen vor, allerdings viel seltener; und die Farbe der Vakuolen ist meistens deutlich heller. Hier überwiegt eine zweite Art von Zellen, die zur Unterscheidung von den «Vakuolenzellen» als «Verdauungszellen» bezeichnet werden. Im Bereich der schwarzen Schollen sind diese Zellen schwer sichtbar, weil sie mehr zentral liegen und deshalb von den ohnehin intensiver gefärbten Vakuolenzellen überdeckt werden. Ihre jeweilige Farbe hängt vom Zustand der Ernährung ab.

Ueber die Form der Zellen lässt sich auf Grund der Beobachtungen am frischen Material nichts aussagen: im natürlichen Zellverband sind die Zellgrenzen nicht sichtbar, ebensowenig wie die Zellkerne. Setzt man durch leichten Druck auf das Deckglas die Zellen in Freiheit, so nehmen sie Kugelform an. Auch dann sind aber die beiden Zellsorten leicht zu unterscheiden: die Vakuolen-

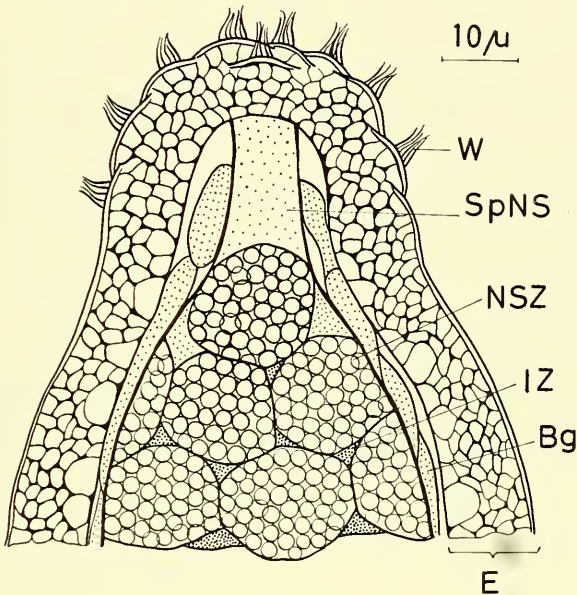


ABB. 10.

Kolbenspitze, Frischpräparat.
Interstitielle Zellen (IZ) mit Orangepigment.

zellen sind prall gefüllt mit lauter gleich grossen Elementen, während die Verdauungszellen verschiedenartige Einschlüsse enthalten (Abb. 37). In einer Verdauungszelle kommen Vakuolen jeder Grösse zwischen 1 und 6μ in allen Uebergängen von transparent-farblos bis saftig olivgrün vor, daneben ganz kleine dunkle Körnchen und mehr oder weniger stark grüne Körper von unregelmässiger Form.

In den Verdauungszellen der Exemplare aus den Posidonien findet man keine grünen Einschlüsse, sondern ockerbraune und höchstens blassgrüne. Auch die Vakuolen der Vakuolenzellen haben einen mehr bräunlichen Ton.

Jene Teile der Leberschläuche, die im Körper die Verbindung zwischen den einzelnen Kolben einer Querreihe herstellen, enthalten im wesentlichen die gleichen Elemente wie die Leber im basalen Teil des Kolbens, d.h. hauptsächlich Verdauungszellen, daneben — dies freilich nicht immer — vereinzelte Vakuolenzellen.

Nesselsack (Abb. 10).

Der gelblichweisse Farbton des Nesselsacks von *Trinchesia* kommt einerseits dadurch zustande, dass zwischen den in der Aufsicht polygonalen Nesselsackzellen geringe Mengen von Orangepigment vorhanden sind, sodann durch eine speziell dem Nesselsack von *Trinchesia coerulea* eigene Vakuolenstruktur der Zellen. Die peripheren Teile der Nesselsackzellen sind ausgefüllt mit kleinen runden Vakuolen (Durchmesser ca. 2μ), die im durchfallenden Licht blass grünlich aussehen und offenbar für diffuse Reflexion des Lichtes sorgen und so die Wirkung von opakem Weiss hervorrufen. Die Nematocysten liegen in der distalen Zellhälfte, d.h. weiter innen. Es sind bei *Trinchesia*, die sich von Sertularien ernährt, lauter gleichartige lanzettförmige Nesselkapseln von 6-8 μ Länge.

Strukturfarben und Pigmente

(1) *Strukturfarben*

Farben, die wie das Blau und das Gelb von *Trinchesia* auf Grund der bestimmten Struktur eines an sich ungefärbten Körpers zustandekommen, werden in den Darstellungen der tierischen Färbung als *Strukturfarben* von den Pigmentfarben abgetrennt.

Die beiden häufigsten physikalischen Phänomene, die für die Erzeugung solcher Strukturfarben bei Tieren in Frage kommen, sind Interferenz und Tyndall-Effekt. Interferenzfarben entstehen durch Reflexion und Brechung der Lichtstrahlen an der obern und untern Grenzfläche dünner Lamellen, die einen andern Brechungsindex haben als das umgebende Medium, und deren Dicke im Bereich der Wellenlänge des Lichtes liegt. Bekannte Interferenzerscheinungen — auch «Farben dünner Plättchen» genannt — sind die Schillerfarben der Vogelfedern, die irisierenden Farben vieler Schmetterlingsflügel oder das irisierende Weiss bei Fischen.

Der Tyndall-Effekt beruht auf der Streuung der Lichtstrahlen durch kleine Partikelchen (« trübes Medium »). Haben die Teilchen die Dimensionen der Wellenlänge des blauen Lichtes, und befindet sich das streuende Medium vor einem dunklen Hintergrund, der alle nicht zerstreuten Lichtstrahlen absorbiert, so entsteht blaue Farbe (Blau der Augen, des Mandrills, der meisten Vogelfedern). Mit gelbem Pigment kombiniert ergibt Tyndall-Blau grüne Farbe; dies kommt wiederum vor allem bei Vögeln vor.

Opakes Weiss — im Gegensatz zu transparentem Aussehen — ist immer ein Struktureffekt. Für die Erzeugung von Weiss kommen hauptsächlich diffuse Reflexion durch optisch inhomogene Medien und Interferenz in Frage.

Eine ausführliche Zusammenstellung der bis 1953 auf dem Gebiet der tierischen Strukturfarben erschienenen Literatur, sowie kurze physikalische Erklärungen der verschiedenen Effekte sind bei Fox (1953) zu finden.

Unter den Aeolidier-Arten, die neben *Trinchesia coerulea* untersucht wurden, sind Farbelemente von der Art der Gelb- und Weiss-Körner verbreitet. Sie kommen in den Farben weiss, crème, gelb und hellblau und in allen Abstufungen von mattem, kreidigem zu metallisch glänzendem Aussehen vor.

Unsere Darstellung beschränkt sich in diesem Abschnitt nicht auf *Trinchesia coerulea*, sondern es werden verschiedene andere Arten als Beispiele angeführt.

Irisierendes Weiss, Trinchesia foliata

Für das Studium der Pigmentkörner ist *Trinchesia foliata* eines der am besten geeigneten Objekte. Eine Beschreibung des Tiers ist auf Seite 560 zu finden. Hier wird die von den Weisskörnern hervorgerufene Wirkung der Reihe nach bei immer stärkerer Vergrösserung beschrieben.

1. Schwache Binokularvergrösserung (Abb. 12a).

Die Kolben sind zu einem grossen Teil hellbeige gefärbt; das « Pigment » bildet eine unregelmässige Zeichnung. Der Beige-Ton wird von der darunterliegenden dunkelbraunen Leber erzeugt; an der Spitze über dem transparenten Nesselsack ist die Farbe weiss, genauso wie auf dem Rücken. Am Pigment des Kolbens wie des Körpers fällt der stark irisierende Glanz auf.

2. 20-100-fache Vergrößerung (Abb. 11).

Das glänzende Weiss bzw. Beige wird in einzelne Punkte aufgelöst. Die meisten Körner haben ein matt-gelbliches Aussehen; dazwischen leuchten immer einzelne in verschiedenen Farben auf: kupferrot, grün, grünblau, goldgelb. Wird die Richtung des Lichteinfalls verändert, — durch Bewegung des Kolbens beim lebenden Tier oder durch Veränderung der Lampenstellung — so verschwinden diese Leuchtpunkte, d.h. sie werden indifferent matt-gelb wie die umliegenden. Dafür treten andere leuchtende Farbpunkte auf.

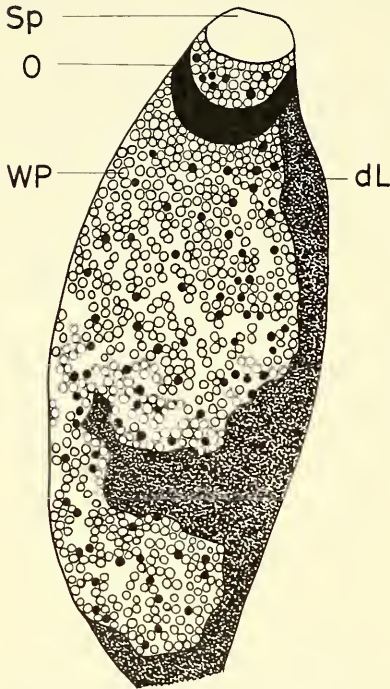


ABB. 11.

Trichesia foliata, einzelner Kolben in Dorsalansicht.

- WP Weisses Pigment
 schwarze Punkte: die bei einer bestimmten Lampenstellung gleichzeitig aufleuchtenden Pigmentkörner.
 helle Ringe: bei dieser Beleuchtung indifferente Körner.
- Sp transparente Spitze.
 dL dunkelbraune Leber.

3. 600-fache Vergrößerung (Abb. 12 b).

Bei dieser Vergrößerung ist es noch möglich, mit auffallendem Licht die einzelnen Pigmentkörner zu sehen. Die Farbe eines Kornes im auffallenden Licht ist ungefähr komplementär zur Farbe, die dasselbe Korn im durchfallenden Licht hat. Es entsprechen sich blaugrün und weinrot, grünblau und gelb. Es sind immer nur einzelne Punkte eines Farbkorns, die im auffallenden Licht gleichzeitig aufleuchten, und im durchfallenden Licht hat kaum je das ganze Korn eine der oben genannten Farben, sondern nur Teile davon; der Rest ist ockergelb gefärbt.

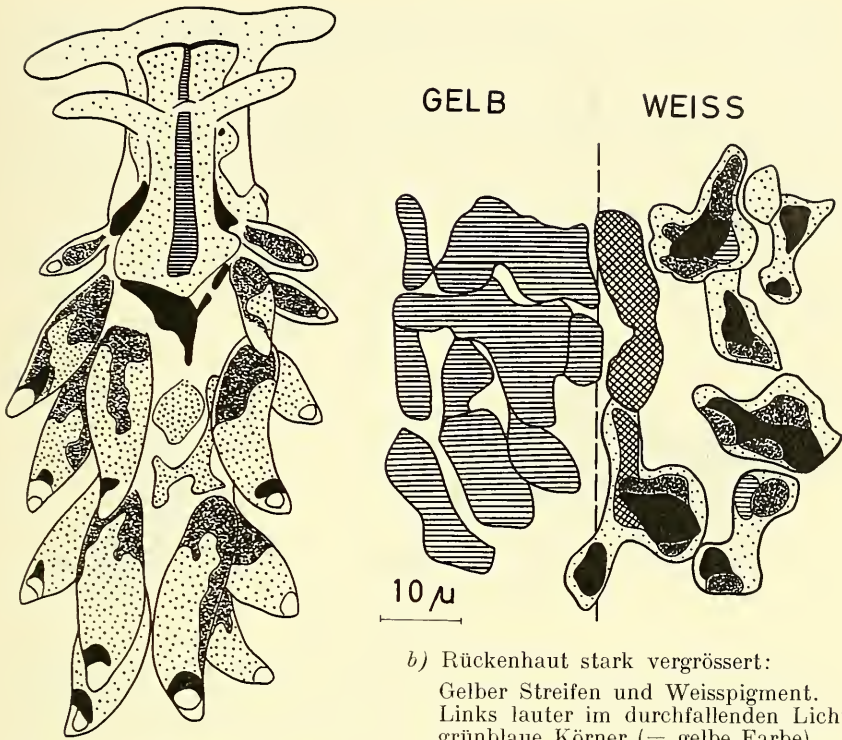


ABB. 12a. *Trinchesia foliata*,
ganzes Tier, auf dem Rücken weiss-
gelb-orangerote Zeichnung.
Kolben: weisses Pigment, braune
Leber, orangerote Ringe.

Farbenschlüssel:
locker punktiert weiss
horizontal schraffiert gelb
schwarz orange
dicht punktiert braun

b) Rückenhaut stark vergrössert:

Gelber Streifen und Weisspigment.
Links lauter im durchfallenden Licht
grünblaue Körner (= gelbe Farbe),
rechts aus roten, blauen, gelben, grünen
Teilchen zusammengesetzte Körner
(= Weiss).

Farbenschlüssel:

schwarz	blau im durchfall. L.
dicht punktiert	rot
doppelt schraffiert	gelb
waagrecht schraffiert	grün
locker punktiert	indifferent.

4. Immersions-Vergrösserung (1000-1500x). (Abb. 13).

Die einzelnen « Körner » sind Vakuolen mit einer elastischen Wand, die viele ovale oder eckige Teilchen in mehr oder weniger dichter Anordnung enthalten. Die Grösse der Teilchen (längster DM) liegt um 1μ , kann aber auch weniger als 1μ oder $2-3\mu$ betragen. Eine Vakuole enthält oft vorwiegend Teilchen einer Farbe, z.B. blaugrüne, manchmal aber auch grüne, blaugrüne und gelbe neben-

einander, sodass eine Mosaikstruktur entsteht. « Körner », die bei 600-facher Vergrösserung im durchfallenden Licht rot gefärbt waren, sind nicht gleich wie die blaugrünen aus roten Teilchen aufgebaut. Entweder erscheint das ganze Gebilde rot gefärbt, und es sind ganz winzige Körnchen darin zu erkennen, oder es sieht aus, als befände sich die rote Farbe in den Zwischenräumen von ocker-gelben Teilchen normaler Grösse.

Durch leichten Druck auf das Deckglas werden die Vakuolen deformiert; verstärkter Druck bringt die Wände zum Platzen, sodass die Teilchen in Freiheit gesetzt werden. Sie erweisen sich als

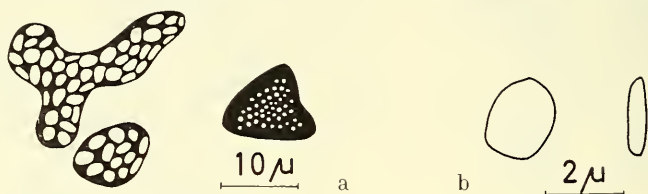


ABB. 13 *Trinchesia foliata*,

a) einzelne Farbkörner.

Links mit relativ grossen Teilchen ($1-2\ \mu$), rot im auffall. L., blaugrün im durchfall. L.

Rechts mit viel feinerer Struktur, blau im auffall. L., rötlich im durchfall. L.

b) Freigewordenes Teilchen („dünnnes Plättchen“).

Links Flächenansicht

Rechts Seitenansicht.

dünne Scheibchen von schätzungsweise $0,4-0,5\ \mu$ Dicke (etwa die Hälfte eines Intervalls bei einer Skala von je $0,85\ \mu$). Sie sind so klein, dass sich auf sie die Brown'sche Molekularbewegung auswirkt: sie schwimmen mit ruckartigen Bewegungen umher. Bei Vakuolen, in denen die Teilchen sehr locker angeordnet sind, lässt sich schon am intakten Korn ein « Zittern » der einzelnen Partikelchen wahrnehmen.

Jetzt, wo die Teilchen frei herumschwimmen, zeigt sich, dass ihre Farbe je nach der Stellung wechselt. Ein Plättchen hat z.B. bei Kantenansicht eine rötliche, bei Flächenansicht blaugrüne Farbe; im Augenblick der Drehung erkennt man schichtenweise Uebergänge von rot über gelb zu grün. Derartige Beobachtungen können natürlich nur bei relativ grossen Teilchen gemacht werden ($2\ \mu$ lang, $1\ \mu$ breit), wie sie bei *Trinchesia foliata* oft vorkommen

(Abb. 13). Bei vielen der kleineren Teilchen erkennt man keine Farbe mehr, wenn sie frei herumschwimmen.

Mattes Weiss im Gegensatz zu irisierendem Weiss

Facelinopsis marioni (Abb. 14).

Die Kolben von *Facelinopsis* haben eine äusserliche Aehnlichkeit mit denjenigen von *Trinchesia foliata*: auch hier ist die Vorder-

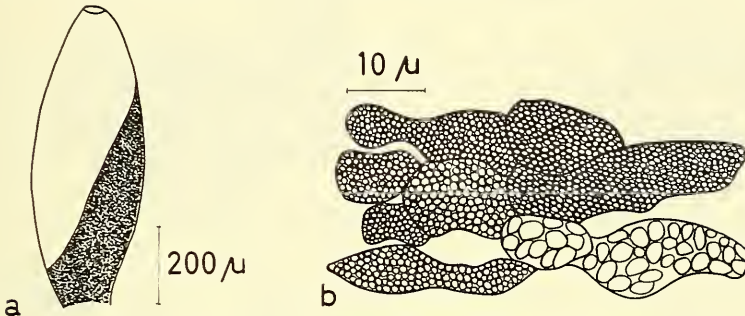


ABB. 14.

Facelinopsis marioni

a) Ganzer Kolben.

b) Weiss-Körner, dünne Plättchen von sehr verschiedener Grösse.

seite der Kolben bis fast zur Basis von weissem Pigment bedeckt. Die Weissfärbung ist aber so intensiv, dass die dunkelbraune Leber nicht durchschimmert, und es fehlt der metallische Glanz. Die Körner liegen sehr dicht nebeneinander. Die meisten sind aus Teilchen zusammengesetzt, die bedeutend kleiner sind als bei *Trinchesia foliata* (DM $0,85\mu$), und sie liegen ausserordentlich dicht beisammen in den Vakuolen. Dazwischen finden sich einzelne Vakuolen, die auffallend grosse Scheiben in lockerer Anordnung enthalten (DM $2-2,5\mu$). Weder die kleinen noch diese grossen Plättchen haben aber im durchfallenden Licht je eine andere Farbe als ein helles Gelbgrün.

Trinchesia coerulea (Abb. 15c, d).

Bei *Trinchesia coerulea* kommen beide Arten von Weiss-Struktur nebeneinander vor: mattes, glanzloses Weiss auf dem Rücken, irisierendes Weiss auf dem Kopf und auf der Schwanzspitze. Der Unterschied zwischen beiden Regionen besteht darin,

dass in den Körnern der glänzenden Hautstellen die Teilchen etwas grösser und vor allem lockerer angeordnet sind als bei den matt-weissen Körnern, und dass sie verschiedene Farben aufweisen, im Gegensatz zu den einheitlich gelbbraunen oder farblosen Plättchen der nicht irisierenden Körner.

Erzeugung bestimmter Farben

Ausser Weiss kommen Gelb und Blau als Farben der „Körnerpigmente“ vor¹.

Bei einer Farbvariante von *Trinchesia foliata* ist das Pigment auf den Kolben nicht weiss, bzw. hellbeige, sondern hellblau. Hier überwiegt der Anteil der schon beschriebenen Körner, die im durchfallenden Licht rötlich sind und eine sehr feine Körnchenstruktur besitzen. Aehnlich gebaut sind die Blaukörner von *Facelina drummondi* und *Berghia coerulescens*, die einen hellblauen Schimmer erzeugen (Abb. 46). Die Blauvakuolen von *Trinchesia coerulea* dagegen sind dunkler blau und haben eine andere Struktur (siehe p. 499).

Die gelben Körner von *Trinchesia coerulea* (Abb. 15a, b) haben im durchfallenden Licht hauptsächlich ockergelbe Farbe; der zentrale Teil ist oft blaugrün oder grünblau, gelegentlich rötlich. Stark grünblaue Körner fallen im reflektierten Licht als kupferrote Punkte auf, die blaugrünen sind goldgelb. Vereinzelt kommen auch im Gelbbereich rötliche Elemente vor, die im auffallenden Licht blaugrün erscheinen.

Abwechselnde Betrachtung desselben Hautstücks im durchfallenden und auffallenden Licht zeigt, dass auch hier jeweils nur einzelne Stellen aufleuchten, und zwar ist es, wenn man die Lampenstellung verändert, immer der zunächst bei der Lampe gelegene Randbezirk, der goldgelb glänzt, während der Rest matt gelb ist. Die dünnen Plättchen sind oft so klein und liegen so dicht in den Vakuolen, dass sie am unbeschädigten Korn schwer einzeln zu erkennen sind. Durch Druck auf das Deckglas können aber wie bei *Trinchesia foliata* und *Facelinopsis* die einzelnen Scheibchen in Freiheit gesetzt werden. Ihre Länge schwankt zwischen 0,75 und

¹ Ausdrücke wie « weisse Farbe », « Körnerpigment » (für diese Strukturfarben) sind zwar nicht korrekt, werden aber hier trotzdem an Stelle umständlicher Umschreibungen verwendet, so gut wie die Bezeichnung « Leber » für die Mitteldarmdrüse.

1,25 μ , die Dicke beträgt weniger als 1 μ ; meist ist keine Farbe mehr zu erkennen.

Besonders aufschlussreich ist die Zeichnung auf dem Rücken von *Trinchesia foliata* (Abb. 12): ein gelber Streifen auf weissem Grund ermöglicht den unmittelbaren Vergleich von Gelb- und

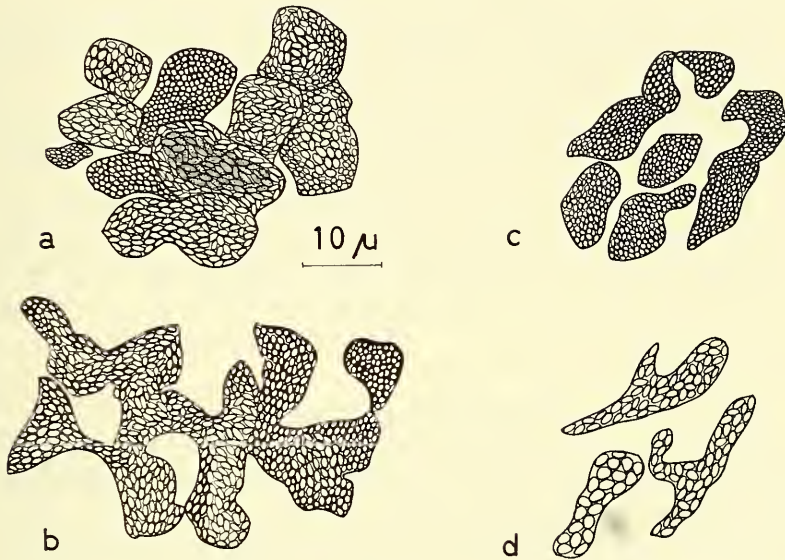


ABB. 15.

Trinchesia coerulea, Interferenz-Körner

- | | |
|-------------------------|----------------------|
| a) Oberer gelber Ring. | c) Weiss matt. |
| b) Unterer gelber Ring. | d) Weiss irisierend. |

Weiss-Struktur. Die weisse Hautpartie hat, bei schwacher Vergrößerung im Mikroskop betrachtet, einen violetten Farbton, der durch die Mischung roter und blauer Farbkörner zustandekommt. Die gelbe Linie, die median verläuft, fällt jetzt als bläulich-grüner Streifen auf. Die weiss-erzeugenden Körner sind also aus verschiedenfarbigen, roten, blauen, gelben Plättchen zusammengesetzt, die gelben aus lauter gleichfarbigen, nämlich blaugrünen. Sobald die Plättchen aus dem Verband der Körner herausgelöst werden, gehen die typischen Farbunterschiede verloren.

Versuch einer physikalischen Erklärung

Auf Grund der oben beschriebenen Beobachtungen darf man annehmen, dass beim Zustandekommen der verschiedenen Farbeffekte Interferenzerscheinungen beteiligt sind. Dafür sprechen die folgenden Tatsachen:

1. Die „Körner“ sind aus dünnen Plättchen aufgebaut, deren Dicke weniger als ein μ beträgt, sich also in der Grössenordnung der Wellenlänge des Lichtes bewegt.
2. Die Farben eines Teilchens im durchfallenden und auffallenden Licht sind ungefähr komplementär.
3. Die Farbe bzw. der Metallglanz des ganzen Kornes im auffallenden Licht und die Farbe der einzelnen Teilchen im durchfallenden Licht ändern mit dem Einfallswinkel des Lichtes (bzw. der Stellung des Teilchens).

Mattes und irisierendes Weiss

Bei gewissen Schmetterlingen (*Pieridae*) wurden alle Uebergänge von mattem, kreidigem bis zu stark irisierendem Weiss gefunden (MASON, 1926-27). Verantwortlich für diese verschiedenen Weiss-Effekte sind nach MASON nicht in erster Linie die Pterine und Purine, die in den Flügeln abgelagert sind, sondern die Struktur der Schuppen. Mattes Weiss ohne Glanzpunkte wird von Schuppen erzeugt, die eine unregelmässige Oberfläche haben. Durch mikroskopisch feine Längs- und Querrippen wird das Licht nach allen Seiten reflektiert.

Der irisierende Glanz anderer Schmetterlingsflügel ist die Folge von Interferenzerscheinungen. Die übereinandergelagerten Schuppen wirken als dünne Plättchen. Da sie eine viel glattere Oberfläche mit weniger Erhebungen aufweisen, ist der unregelmässige Streueffekt vermindert, und die irisierende Wirkung des Interferenzphänomens kommt zur Geltung.

Es ist denkbar, dass auch das Weiss bei Aeolidiern eine kombinierte Wirkung von Interferenz und diffuser Reflexion darstellt. Bei den sehr dicht gepackten kleinen Teilchen der glanzlosen Stellen etwa der Körperhaut von *Trinchesia coerulea* überwiegt die diffuse Reflexion, während bei den etwas grösseren, locker ange-

ordneten Plättchen auf Kopf und Schwanz Interferenzphänomene auftreten und irisierenden Glanz erzeugen können. Damit ist allerdings nicht erklärt, weshalb die sehr grossen Teilchen, die bei *Facelinopsis* vereinzelt zwischen den gewöhnlichen Körnern vorkommen, nicht auch gefärbt erscheinen und Metallglanz erzeugen.

Erzeugung bestimmter Farben.

Wie die Untersuchung des gelben Streifens bei *Trinchesia foliata* zeigt, bleibt ein bestimmter Farbeffekt nur solange bestehen, als die kleinen Teilchen in den Vakuolen eingeschlossen sind. Die freigewordenen Teilchen sehen gleich aus, ob sie aus weissen oder gelben Hautstellen stammen. Demnach ist die Anordnung der Plättchen in den „Körnern“ oder Vakuolen ausschlaggebend für die Farbe des betreffenden Kornes. Ob noch andere Faktoren die Farbe mitbestimmen, und welche, kann nicht entschieden werden, da unsere Messmethoden zu wenig genau waren (Dicke der Plättchen!). Auch für das andersartige Aussehen der Blaukörner konnte keine Erklärung gefunden werden.

Blau bei Trinchesia coerulea (Abb. 16)

Da die Vakuolen, die bei *Trinchesia coerulea* blaue Farbe erzeugen, eine andere Struktur haben als die eben beschriebenen „Interferenzkörner“, sollen sie hier getrennt betrachtet werden.

Aehnlich wie bei den Gelbkörnern leuchten immer nur einzelne strich- und punktförmige Stellen einer Blau-Vakuole auf, nie das ganze Gebilde auf einmal. Es sind zumeist die Randzonen, die durch Glanz auffallen, und die glänzenden Streifen wechseln mit der Stellung der Lampe zum Objekt (oder bei Kontraktionen des noch lebenden Gewebes). Bei Betrachtung im durchfallenden Licht kann man mit Immersionsvergrösserung an den Vakuolen eine helle, durchsichtige Randzone und eine ganz fein strukturierte innere Zone unterscheiden. Der zentrale Teil ist oft rötlich gefärbt; gegen den Rand zu geht die Farbe in Ockergelb über. Die Vakuolen müssen eine elastische Wand haben, denn sie lassen sich durch Druck auf das Deckglas in der Form verändern, ohne zunächst zerstört zu werden. Erst erhöhter Druck oder die Einwirkung von Chemikalien (z.B. HCl 0,1*n*) verändern die Struktur der Vakuolen soweit, dass sie nicht mehr blau erscheinen.

Der blaue Streifen auf den Kolben von *Trinchesia* ist ultramarinblau, und die meisten Einzelemente haben tatsächlich diese Farbe. Einige davon aber sind im auffallenden Licht grünblau. Diese Teile sind es, die im durchfallenden Licht am meisten Rot enthalten. Nach der Beschreibung, die eben für die Blauvakuolen

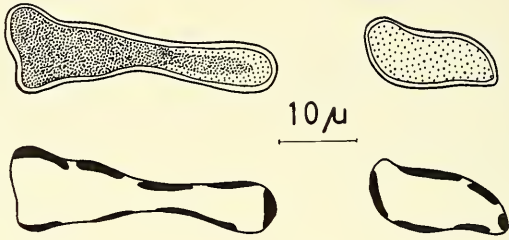


ABB. 16.

Trinchesia coerulea, Blau-Elemente.

Oben: durchfallendes Licht, dicht punktiert = rötlich.
locker punktiert = ocker.

Unten: auffallendes Licht, schwarz = blau leuchtende Stellen.

gegeben worden ist, lässt sich nicht mit Sicherheit entscheiden, welcher der anfangs angeführten physikalischen Effekte — Interferenz oder Tyndall-Effekt oder überhaupt ein anderes Phänomen — für die Blauwirkung verantwortlich ist. Die „feinste Struktur“, die in den Blauvakuolen gerade noch zu erkennen ist, könnte von kleinsten Teilchen herrühren, die nach der Art eines Tyndall-Mediums die blauen Lichtstrahlen zerstreuen. Die Tatsache aber, dass im auffallenden Licht nur einzelne Stellen der Vakuolen streifenweise und vorwiegend am Rand blau aufleuchten — und zwar mit Metallglanz — und dass diese Glanzstellen vom Lichteinfall abhängig sind, deutet eher auf eine Interferenzerscheinung hin. Vielleicht ist es die bei starker Vergrößerung sichtbare farblose Wand der Vakuolen, die als dünne Schicht wirkt. Für Interferenz sprechen auch die vergleichenden Beobachtungen an Blau-elementen im durchfallenden und auffallendem Licht:

1. Dem gewöhnlichen Blau entspricht das Ockergelb, dem Grünblau die rötliche Farbe, also jedesmal Komplementärfarben.
2. Der deutliche Metallglanz des Blaus, das Aufleuchten einzelner Punkte beim Bewegen des Kolbens lässt sich eher verstehen, wenn

man die blaue Farbe als Interferenzphänomen deutet. Bei Tyndall-Blau hat der Einfallswinkel des Lichtes — solange es reflektiert wird — auf das Aussehen der Farbe keinen Einfluss, und es treten keine Glanzeffekte auf.

2. Löslichkeit der Pigmente

Die Pigmente sind trotz grosser Farbintensität in so geringen Mengen vorhanden und die Trinchesien nach biochemischem Masstab doch so seltene Tiere, dass die chemische Identifizierung auch nur eines einzigen Pigmentes im Rahmen dieser Untersuchung zu viel Zeit beansprucht hätte. Deshalb beschränkte ich mich darauf, die Löslichkeit der einzelnen Farbstoffe zu untersuchen. Dies geschah nach folgenden Methoden:

1. Direkte Beobachtung eines Frischpräparates unter dem Mikroskop. Das betreffende Lösungsmittel — in erster Linie Wasser und verdünnte Säuren, ferner Chloroform sowie die Fixierungsflüssigkeit Bouin — diente als Einschlussmittel und wurde nach Bedarf mit Hilfe einer Pipette und eines Filtrierpapierstreifens erneuert.
2. In einem geschlossenen Röhrchen. Vor allem für rasch verdunstende Flüssigkeiten (Aceton, Petroläther) geeignet. Wegen der starken Schrumpfung können aber nach der Behandlung keine Einzelheiten der Gewebe mehr beobachtet werden.
3. Das zu prüfende Gewebe wurde auf einen Filtrierpapierstreifen gebracht, leicht zerdrückt, der Streifen getrocknet und dann in die betreffende Lösung gebracht. Beobachtung des Resultates unter dem Binokular. Als Uebersichtstest für beide Lösungsmittelgruppen geeignet.

Diese Versuche ergaben folgende Resultate (Tabelle auf p. 502):

1. Die diffus in den Zellen gelösten — oder gelegentlich als Tropfen vorliegenden — Pigmente, das Orange der Kolben, das Goldgelb der Rhinophoren und Palpen, das Orangerot der Samenampulle, sowie das orangerote Pigment von *Trinchesia foliata* sind fettlöslich, in Wasser und verdünnten Säuren unlöslich.
2. Die Körnerpigmente — Gelb der Kolben und Fühler, Weiss des Körpers, sowie alle im Abschnitt *Strukturfarben* beschriebenen Körner anderer Arten — sind in verdünnten Säuren löslich, in Wasser und organischen Lösungsmitteln dagegen nicht.

Verhalten der Farbstoffe in verschiedenen Lösungs- und Fixiermitteln.

FARBSTOFF	Farbstoff liegt vor als ...	LÖSLICHKEIT			RESULTAT DER FIXIERUNG				
		Organische Lösungsmittel	Wässrige Lösungsmittel HCl 0,1n	HCl 0,01n	Bouin	Helly	Carnoy	Formol	Osmium
KOLBEN-HAUT Orange	diffus gelöst oder Tropfen	+++	---	---	O	O	O	× anfangs O später	O
		---	+++ nach 30'	+++ nach einigen Std.	O	×	×	teilweise ×	×
LEBER Dunkelgrün	in Vakuolen gelöst	+++ nach 15-30'	+++ nach 15-30'	+++ nach 1 1/2 h.	Vakuolen als „Körner“ erhalten, Farbe verändert				
		---	---	---	Struktur und Farbe verändert				
RHINOPHOREN und PALPEN Goldgelb	wie Orange der Kolben	+++	---	---	O	O	O	×	O
		---	+++ nach 30'	---	O	×	×	anfangs teilweise ×	×
KÖRPER Weiss	Körner	---	+++ nach 3 h.	---	O	×	×	teilweise ×	×

Zeichenerklärung: +++ aufgelöst

--- nicht aufgelöst

× bleibt bei Fixierung erhalten

O verschwindet bei Fixierung

3. Die Pigmente der Leber werden von allen geprüften Flüssigkeiten ausser Wasser mehr oder weniger stark verändert; doch nur die Wirkung von 0,1*n* HCl auf das Dunkelgrün der Vakuolenzellen von *T. coerulea* war eine eindeutige: die Farbe war nach 30 Minuten vollständig verschwunden.

Nicht alle Pigmente werden gleich rasch aufgelöst, und nicht alle Lösungsmittel wirken gleich rasch. Da die Versuche nur zu einer ersten Orientierung über die Eigenschaften der Pigmente führen sollten, wurde die Zeit nur insofern berücksichtigt, als festgestellt wurde, ob sich ein Pigment sofort — innerhalb weniger Minuten — oder erst nach längstens vier Stunden auflöste.

In der Tabelle sind auch die Resultate der wichtigsten Fixierungen in bezug auf die Farbstoffe angegeben. Sie stimmen mit den bei den Löslichkeitsversuchen gemachten Erfahrungen überein: Von sauren Fixiermitteln (Bouin) werden die säurelöslichen gelben und weissen Pigmentkörner herausgelöst, während sie in Helly, Carnoy, gepufferter Osmiumlösung, Formol erhalten bleiben. Das fettlösliche Orangepigment wird zwar von Bouin und Helly nicht unbedingt angegriffen, wohl aber durch die nachfolgende ausgedehnte Alkoholbehandlung restlos entfernt. In Carnoy-Lösung (Chloroform-Alkohol-Gemisch!) verschwindet es augenblicklich, wogegen der geringe Essigsäuregehalt dieser Lösung die gelben Körner nicht auflöst. Formol löst weder Orange noch Gelb auf; trotzdem können die Tiere auch darin nicht in ihren natürlichen Farben aufbewahrt werden, sondern sie bleichen sehr rasch aus. Die fettlöslichen Pigmente der *Trinchesia* — namentlich also das Orange der Kolben — können folglich nur am lebenden Gewebe und allenfalls in frischen Gefrierschnitten (Formolfixierung, Gelatineeinbettung) überhaupt histologisch untersucht werden. Die säurelöslichen Pigmentkörner bleiben zwar bei einer Reihe von Fixierungsmethoden erhalten, jedoch mit veränderter Struktur. Da bei den meisten der üblichen Färbungen saure Lösungen verwendet werden, sind die Schnitte am besten ungefärbt zu betrachten.

2. ANATOMIE UND HISTOLOGIE

Mit dem Uebergang vom frischen zum fixierten Material betritt man ein Gebiet, das im Gegensatz zur Morphologie des lebenden Tieres schon vielfach bearbeitet worden ist. Ein Ueberblick über

die wichtigeren Arbeiten, welche die Cerata der Aeolidier zum Thema haben, und ihre Problemstellungen wurde in der Einleitung gegeben. Die Einzelheiten, die in unserm Zusammenhang von Interesse sind, sollen an gegebener Stelle im Text angeführt und diskutiert werden.

a) *Anatomie*

Zuerst werden die allgemeinen Lagebeziehungen der Organ im Körper und in den Kolben beschrieben. Ausgehend vom Anblick der lebenden Schnecke kann man sich am besten am Pericard orientieren, das die Reihen der Cerata in eine vordere und eine hintere Gruppe aufteilt und das Zentrum für die Anlage und Differenzierung der Kolben darstellt. Etwas weiter rostral und ventral vom Pericard liegt der Magen, der gelegentlich dunkelgrün durchscheint. Dieser hat bei den Nudibranchiern kaum je die Funktion einer Verdauungsdrüse, sondern vielmehr die einer Umschaltstation mit im Ganzen fünf zu- oder abführenden Gängen. Muskelkontraktionen und Wimpermechanismen sorgen dafür, dass die Nahrung, die durch den Oesophag ins Magenlumen gelangt, in die drei Lebergänge getrieben wird (GRAHAM 1938). Bei manchen Arten — nicht aber bei *Trinchesia* — sind die Lebergänge im Körper blosser Verbindungskanäle, durch welche die Nahrung in den Kolben transportiert wird. Bei *Trinchesia* bestehen auch die Lebergänge im Körper zum grössten Teil aus Drüsenepithel und sind damit gleichfalls zur Verdauung fähig. Was an unverdaulichen Resten aus der Leber in den Magen zurückkommt, wird wiederum durch die Tätigkeit von Muskeln und Wimpern in den sehr kurzen Enddarm geleitet. Dieser mündet bei *Trinchesia* auf der rechten Seite unmittelbar vor dem Kolben IVa und ist wie der Magen je nach seinem Füllungszustand manchmal von aussen sichtbar als schwarzes Rohr.

In der Versorgung der Kolben durch die drei vom Magen abgehenden Leberäste kommt die schon äusserlich feststellbare Trennung in eine vordere und eine hintere Kolbengruppe noch verstärkt zum Ausdruck: zu den Reihen I, II und III führen die beiden vordern Gänge; rechte und linke Seite werden also hier getrennt versorgt, während der median abgehende hintere Ast Verzweigungen zu allen Kolben caudal vom Pericard abgibt (Abb. 17).

Genau entsprechend verhält es sich mit der Zuteilung der Kolben zu den Haupt-Blutgefässen. In die Vorkammer münden drei dorsal verlaufende Venen, von denen die eine aus dem Schwanz, die beiden andern aus der Kopfregion herkommen. Die rechte und linke Hälfte der drei ersten Kolbenreihen haben je Anschluss an eine der vordern Venen, und das Blut aus der gesamten hintern Kolbengruppe fliesst durch kurze Seitenzweige in die eine unpaare Vene.

Der Kreislauf ist zur Hauptsache offen; nur die Herzteile und die kurze Aorta besitzen ringsum eine eigene Wand. Die Vorkammer-Wand legt sich im caudalen Teil dicht an die mehrschichtige Lage von Bindegewebe-fasern an, von der Organe wie Leber, Niere etc. überzogen werden, und die weiter vorn die ventrale Begrenzung des Pericards bildet. Die grosse hintere Vene ist also nicht ein selbständiges Blutgefäss, sondern ein Hohlraum, der zwischen den verschiedenen Organen ausgespart ist und teils durch deren Bindegewebe-überzug, teils durch die Muskelschicht des Integuments und nur an besondern Stellen (z.B. im Schwanz) durch eine vom allgemeinen Bindegewebe des Körpers unterscheidbare endothelartige Schicht begrenzt wird. Dasselbe gilt für die beiden vordern Venen, soweit sie ausserhalb des Pericards liegen.

Auch die Bluträume in den Kolben sind blosse Lücken zwischen den Geweben ohne eigene Begrenzung, wogegen an der Ansatzstelle eines Kolbens deutlich die Umrisse von zwei voneinander getrennten Lakunensystemen zu erkennen sind: das eine sammelt

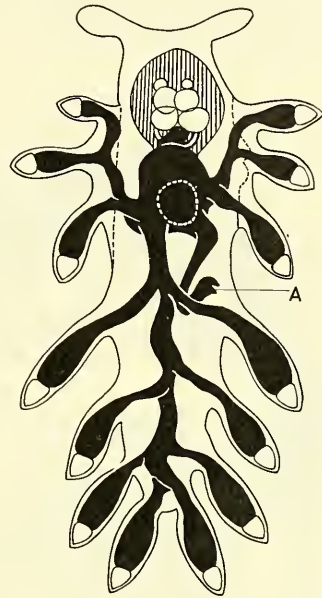


ABB. 17.

Magen-Darmkanal und Verzweigung der Mitteldarmdrüse (Rekonstruktion). Pharynx schraffiert.

Oesophag, Magen, Enddarm und Mitteldarmdrüse schwarz. Nesselsäcke und Zentralnervensystem weiss. Magenblindsack weiss gestrichelt.

A After.

offenbar das Blut aus der Leibeshöhle; es tritt seitlich in den Kolben über. Das zweite ist die bereits angeführte Abzweigung der Hauptvene, die das Blut aus dem Kolben — wo ein einziger durchgehender Hohlraum vorliegt — in die grosse Rückenvene zurückbringt (Abb. 18).

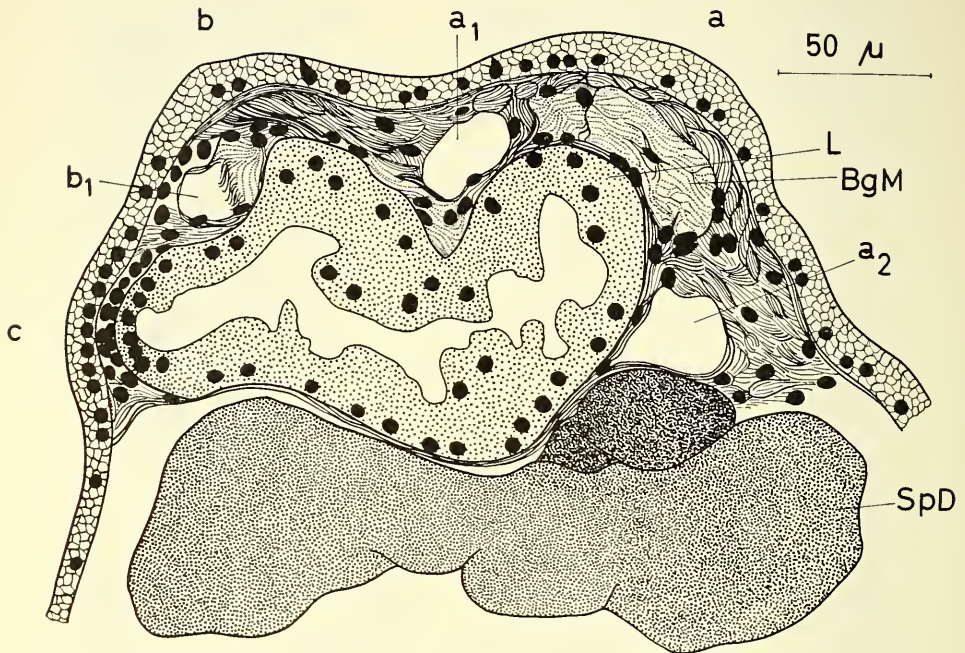


ABB. 18.

Querschnitt durch die Basis einer Kolbengruppe, tangential zur Körperfläche.
Bouin/Azan.

- a, b, c* Kolbenbezeichnungen (*c* = Anlage).
a₁ zuführendes Blutgefäss von *a*.
a₂ wegführendes „ „ *a*.
b₁ zuführendes „ „ *b*.
 BgM Bindegewebe und Muskulatur.

Der gesamte Blutkreislauf dürfte demnach folgendermassen funktionieren: Durch den kurzen arteriellen Fortsatz der Herzkammer wird das Blut in den Körper gepumpt, wo es alle Hohlräume zwischen den Organen ausfüllt. Die Venen sammeln das Blut im Körper und führen es wieder dem Herzen (Vorkammer-Herzkammer) zu, und zwar geschieht dies entweder direkt vom

Kopf bzw. Schwanz durch einen der drei Hauptäste oder auf dem Umweg über einen Kolben: in diesem Fall nimmt das kleinere, an der Basis eines jeden Kolbens auftretende Gefäss das Blut aus dem Körper auf und führt es in den Kolbenhohlraum; von dort fliesst das Blut durch das zweite Gefäss in den Hauptstamm und damit zum Herzen zurück.

Die symmetrische Verzweigungsart der beiden eben beschriebenen Organe verdient besondere Beachtung, weil sowohl das Darm- wie das Blutgefäss-System bei ursprünglichen Gastropodentypen asymmetrisch angelegt sind. In den zentralen Teilen — Magen, Leber- und Venenmündungen sowie im Verlauf des Enddarms — kommt diese Asymmetrie noch zum Ausdruck; die peripheren Teile dagegen sind entsprechend der symmetrischen Verteilung der Körperanhänge weitgehend symmetrisch ausgebildet.

Das Organsystem, bei dem die ursprüngliche Asymmetrie noch am deutlichsten in Erscheinung tritt, die männlichen und weiblichen Geschlechtsorgane, ist bei den Aeolidiern auf den Körper beschränkt und am Aufbau der Kolben nicht beteiligt — dies im Gegensatz zu manchen Saccoglossen-Formen, deren Kolben neben dem Leberschlauch Ausläufer der Eiweissdrüse enthalten (*Placida dendritica*, *Ercolania Trinchesi*).

b) Histologie

DAVENPORT (1893) und KREMBZOV (1902) stellen den Kolben dar als ein Organ, das aus Ectoderm (Epidermis), Entoderm (zentraler Leberblindschlauch und Nesselsack) und Mesoderm besteht. Der Mesoderm-Anteil liefert Muskulatur und Bindegewebe und gliedert sich in eine äussere, der Epidermis anliegende und eine innere Schicht, die Leber und Nesselsack überzieht. Dazwischen befinden sich Bluträume und besondere Zellen, die verschieden gedeutet wurden. Die Epidermis einerseits, die Leber und der Nesselsack andererseits sind histologisch klar abgrenzbare Gewebe; alle Elemente, die den Raum zwischen diesen beiden ersten ausfüllen und teils mesodermalen, teils ectodermalen Ursprungs sind (Nerven), werden hier unter dem Begriff *Zwischengewebe* zusammengefasst. Die drei Zonen sollen in der eben angegebenen Reihenfolge getrennt betrachtet werden.

(1) *Epidermis* (Abb. 19-22).*Kolben.*

Die Epidermis ist ein einschichtiges Epithel, das zur Hauptsache aus in der Aufsicht polygonalen, im Schnitt rechteckigen Zellen besteht. Der Kern liegt basal, das Plasma ist regelmässig vakuolisiert. HENNEGUY (1925) und GRAHAM (1938) haben darauf hingewiesen, dass diese Vakuolen eine eigentümliche Struktur be-

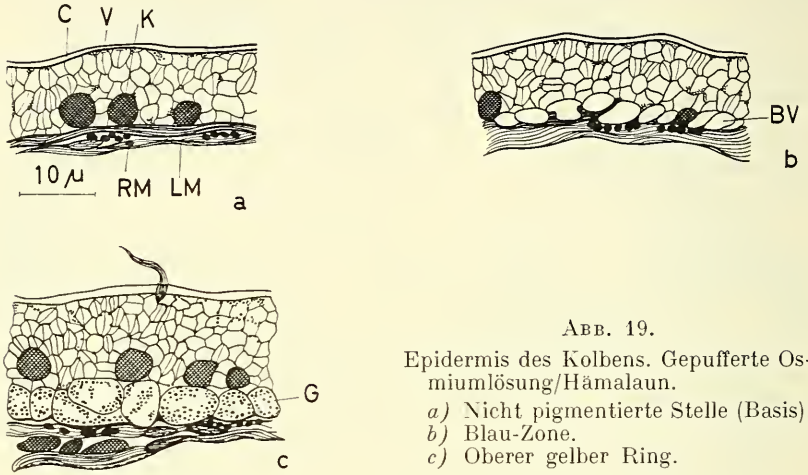


ABB. 19.

Epidermis des Kolbens. Gepufferte Osmiumlösung/Hämalaun.

- a) Nicht pigmentierte Stelle (Basis).
 b) Blau-Zone.
 c) Oberer gelber Ring.

sitzen. Bei geeigneter Fixierung und Färbung erkennt man in der Mitte jeder Vakuole eine feine Trennungslinie, welche diese der Länge nach in zwei Hälften teilt. Nicht nur die Epidermis, sondern auch das Epithel des Magens und der Lebergänge im Körper (bei *Aeolidina*) sowie die Nesselsackzellen bestehen nach GRAHAM aus derartigen Vakuolenzellen. Was die Bedeutung dieser Doppelvakuolen ist, steht noch nicht fest. HENNEGUY deutete die Trennungslinie als Ueberrest eines in der Vakuole drin liegenden Bläschens, das bei der Fixierung collabiert sein müsse. Er nahm an, dass diese Vakuolisierung den Zellen besonders grosse Turgeszenz und damit Elastizität und Widerstandsfähigkeit gegenüber Berührung mit festen Körpern verleihe. Nach GRAHAM handelt es sich bei den Zwischenwänden der Vakuolen nicht um Fixierungsprodukte, denn er konnte die gleiche Struktur in lebenden Zellen nachweisen. Er lehnt deshalb HENNEGUYs Erklärung ab mit dem

Hinweis, die Beanspruchung der betreffenden Epithelzellen sei gar nicht so gross. Hingegen versucht er, die Tatsache, dass diese Art von Vakuolenzellen nur bei Aeolidiern vorkommt, und zwar ausschliesslich bei solchen, die Coelenteraten fressen, mit der Ernährungsweise dieser Schnecken und ihrer Immunität gegenüber den Nesselzellen in Zusammenhang zu bringen — allerdings ohne im einzelnen zu erklären, welche Rolle die Epithelzellen der Haut und des Magens mit ihrer besondern Struktur bei einem eventuellen Abwehrmechanismus spielen könnten.

Die eben beschriebene Vakuolenstruktur ist in unserm Material bei *Trinchesia coerulea* besonders in osmiumfixierten Präparaten (Färbung: Heidenhain-Hämatoxylin) deutlich (Abb. 19). Die Beobachtungen der lebenden Zellen sind aber nicht eindeutig. Die Vakuolen erscheinen entweder ganz leer (Abb. 9), oder sie zeigen eine konzentrische Aufteilung in eine Rand- und eine zentrale Zone, was eher mit den Angaben HENNEGUYS übereinstimmt. Im Bereich der Orangefärbung ist es der zentrale Teil, der allein den Farbstoff enthält. Nur bei *Facelina*-Arten konnte ich die von GRAHAM beschriebene Vakuolenstruktur auch am lebenden Gewebe beobachten.

Die Epidermis ist aussen von einer 1-2 μ dicken *cuticula*artigen Schicht überzogen, in der sich auch mit stärkster Vergrösserung weder im lebenden noch im fixierten Gewebe eine Struktur erkennen lässt, die auch von der Färbung durch das Orangepigment nicht berührt wird. KREMBZOV vermutet, dass es sich um eine durch Drüsenzellen abgesonderte Schleimschicht handelt. Dies ist jedoch nicht wahrscheinlich, da die Schicht bei Azanfärbung nicht blau ist wie der Inhalt der Schleimzellen, sondern sozusagen farblos.

Die basale Begrenzung des einschichtigen Epithels bildet eine dünne Bindegewebeschicht, an die zirkulär und längs verlaufende Muskelfasern anschliessen.

Zwischen den gewöhnlichen Epithelzellen findet man Drüsenzellen von flaschenförmiger Gestalt (Abb. 20). Ihrem Inhalt nach lassen sich zwei Sorten unterscheiden: erstens solche, deren Sekret sich mit Hämalaun violettrot, mit Azan blau, bei Osmiumfixierung (gefärbt und ungefärbt) schwarz, bei der PAS-Reaktion stark rot färbt und meist homogen, gelegentlich auch in einzelnen Tropfen vorliegt. Dies sind Schleimzellen. Sie sind im Gebiet der

Kolbenspitze besonders zahlreich. Die zweite Art von Zellen enthält eine grosse Vakuole, die mit Körnchen gefüllt ist (Azan rot, Häma-laun gelbbraun, Osmium schwarz oder gelb). Diese Zellen sind gleichmässig auf den ganzen Kolben verteilt, sind aber seltener als die Schleimzellen.

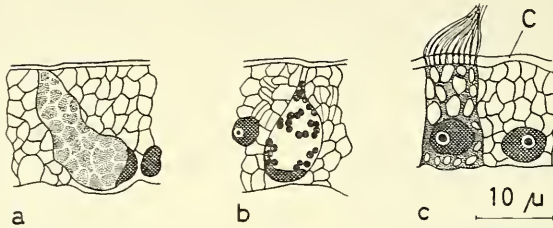


ABB. 20.

Besonders differenzierte Epidermiszellen.

- a) Schleimdrüsenzelle, Bouin/Azan.
- b) Drüsenzelle mit körnigem Inhalt, Bouin/Azan.
- c) Wimperzelle, Bouin/Chromalaun-Hämatoxylin.

Als besondere Differenzierungen der Haut sind ausserdem die Wimpern zu nennen. Dabei muss man unterscheiden zwischen kurzen (3-4 μ), steifen, eher wie Stacheln anmutenden Bildungen, die einzeln stehen, sehr unregelmässig sind in ihrem Auftreten und nur am lebenden Material beobachtet wurden, und andererseits eigentlichen Wimperbüscheln. Während die kurzen Fortsätze Bildungen der obersten Epidermisschicht zu sein scheinen, lassen sich die langen Wimpern durch die äusserste strukturlose Schicht hindurch weiterverfolgen. Im mittleren und basalen Teil des Kolbens sind es gewöhnliche Epithelzellen, die ein Wimperbüschel tragen (Abb. 20c). Sie unterscheiden sich von den benachbarten wimperlosen Zellen höchstens dadurch, dass das Plasma etwas dichter ist. Die Wimpern der Kolbenspitze hingegen sind nicht Bildungen der Epithelzellen, sondern stellen Fortsätze der basal von der Epidermis verlaufenden Längsmuskelfasern dar (Abb. 25). Mit unsern Mitteln ist nicht festzustellen, in welcher Weise Muskelfasern und Wimpern miteinander verbunden sind.

Wimperbildungen von Epithelzellen wurden schon vielfach beschrieben (HOFFMANN 1939). Eine Abbildung HENNEGUYS (1925) von Wimperzellen der Rhinophoren von *Janolus cristatus* entspricht im wesentlichen den bei *Trinchesia* gefundenen Verhält-

nissen. Dagegen sind über die besondern Wimperstrukturen — wie überhaupt über die Histologie der äussersten Kolbenspitze — in der Literatur keine Angaben zu finden.

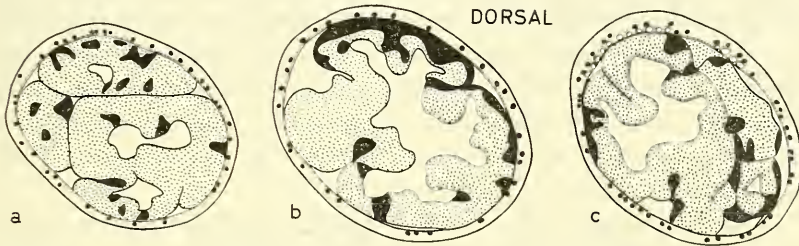


ABB. 21.

Querschnitte durch verschiedene Zonen eines Kolbens.
Bouin/Azan.

- a) Basis: Epidermis unpigmentiert, dunkle Körner gleichmässig verteilt.
 b) Blaustelle: Vakuolen nicht sichtbar, dunkle Körner deutlich auf einer Seite gehäuft.
 c) Oberer gelber Ring: Vakuolen der Gelbkörner sichtbar, Epidermis an dieser Stelle verdickt, dunkle Körner gleichmässig verteilt.

Die bis jetzt geschilderten Strukturen sind sowohl am lebenden als auch am fixierten Epithel mehr oder weniger gut sichtbar. Zwischen frischem und histologisch verarbeitetem Material bestehen folgende Unterschiede: Was einem am lebenden Kolben auffällt, sind die Büschel von langen Wimpern, die regelmässig schlagen, und vor allem die Pigmente bzw. farberzeugenden Strukturen Gelb, Blau, Orange. Die Drüsenzellen sind wohl an den Umrissen zu erkennen, treten aber nicht in Erscheinung, weil das Sekret farblos und homogen, manchmal ganz schwach strukturiert oder körnig ist. Bei den Schnitten sind die Verhältnisse gerade umgekehrt: jetzt sind es die Drüsenzellen, die durch ihre starke Färbbarkeit das Bild bestimmen, während von den Wimperbüscheln oft nur noch der basale Rest und von den Farben des lebenden Kolbens erst recht nichts mehr übrig ist.

Das Studium der Schnitte erlaubt trotzdem einen genaueren Vergleich der Zellstruktur zwischen pigmentierten und unpigmentierten Hautstellen. Das Epithel ist an den Stellen verdickt, die gelbe Körner enthalten. Die Zellen sind hier etwa 15μ hoch gegenüber $9-10\mu$ in nicht-gelben Zonen. Die Körner sind — wie bereits erwähnt — im Basalteil der Zellen lokalisiert; die Kerne

liegen distal davon ungefähr auf derselben Höhe wie in den benachbarten pigmentfreien Zellen. Die Verdickung der Epidermis ist also die Folge einer Erweiterung des Basalteils der Zellen, der die gelben Körner umschliesst. Was von diesen gelben Körnern auf histologischen Präparaten zu sehen ist, hängt von der Behandlung ab, welche die Schnitte erfahren haben. Wenn keine Säure verwendet wurde (Carnoy, gepufferte Osmiumlösung¹ und keine Färbung, eventuell auch kurz Hämalaun), sind die Körner in allerdings stark geschrumpftem Zustand zu sehen (Abb. 19c); sonst bleiben nur runde Hohlräume übrig.

Die Blaustruktur geht bei der Fixierung auf alle Fälle verloren. Die Ueberreste der Blaelemente findet man als leere „Löcher“ im Basalteil der Epidermiszellen, die nicht immer leicht zu erkennen sind, da sie offenbar zusammengedrückt werden. Diese Hohlräume sind etwas kleiner als diejenigen der gelben Körner und weniger zahlreich. Sie liegen oft neben, nicht proximal von den Kernen, und das Epithel ist hier kaum dicker als an den un pigmentierten Stellen (Abb. 19b).

Da die Zellgrenzen und Kerne im lebenden Gewebe nicht sichtbar sind, war es nicht möglich, die genauen Beziehungen zwischen den in der Aufsicht stark verzweigten Gelbkörnern und Blaelementen und den einzelnen Zellen klarzustellen; immerhin zeigen die Schnitte, dass auf eine Zelle mehrere der im Querschnitt runden Farbelemente entfallen. Auch am fixierten und gefärbten Epithel sind die Zellgrenzen vielfach schwer oder überhaupt nicht zu erkennen. Die Kerne sind ziemlich regelmässig über das Epithel verteilt. Die Spitzenregion enthält oft etwas mehr Kerne als die weiter basal liegenden Teile (die Zellen sind hier noch kleiner). Ein Zusammenhang zwischen Kerndichte und Pigmentablagerung oder Blaustruktur besteht nicht. Ebenso ist die Verteilung der Drüsen- und Wimperzellen unabhängig von den Pigmentstreifen: zwischen den gelben Körnern und Blauvakuolen münden genau so Drüsenzellen aus wie distal und proximal davon.

Es sind also die gewöhnlichen Epidermiszellen, die als Träger der Farbelemente der Haut auftreten. Im Zusammenhang mit dieser Rolle erfahren sie bestimmte Strukturumwandlungen.

¹ Nach PALADE G. E. 1952, *J. Exp. Med.* 95: 285.

Körper (Abb. 22).

Die Epidermis des Körpers ist, wenn man von der besonders differenzierten Fussohle absieht, die hier nicht berücksichtigt wird, im wesentlichen gleich gebaut wie die eben beschriebene Kolbenhaut. Ihre Dicke ist etwas geringer als auf den Kolben; namentlich über dem Pericard ist das Epithel oft stark gestreckt. Sehr viel mächtiger ist dagegen die Bindegewebe- und vor allem die Muskelschicht ausgebildet. Jene Stellen, die am lebenden Tier wegen

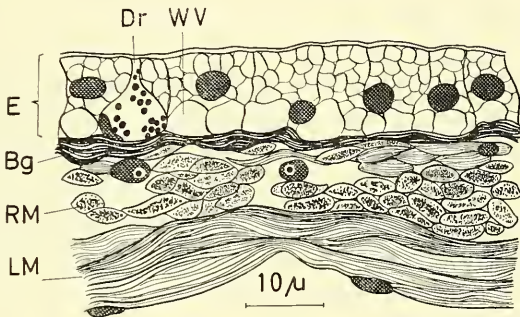


ABB. 22.

Epidermis und Muskulatur des Rückens. Bouin/Azan.

ihrer kristallinen Ablagerungen undurchsichtig weiss erscheinen, sehen im Schnitt gleich aus wie die Zonen der gelben Ringe: die Zellen sind etwas höher als in andern Gebieten und enthalten im proximalen Teil eine oder zwei grosse Vakuolen (bzw. die Ueberreste der Körner, je nach Fixierung). Von den Drüsenzellen kommen nur diejenigen auch auf dem Körper vor, deren Sekret in Form von Körnchen vorliegt, nicht aber die Schleimzellen der Kolbenspitze. Wimperzellen sind auf der Körperoberfläche vereinzelt zu finden.

(2) Leber und Nesselsack

Morphologisch stellen Leber und Nesselsack verschiedene Differenzierungsformen desselben entodermalen Gewebes dar: das Leberepithel führt die gesamte Verdauung—Fermentbildung, Resorption, z.T. intrazelluläre Verdauung, ausserdem Ausscheidung von Abfallstoffen und Speicherung von Reservesubstanzen aus, während die Zellen des Nesselsacks auf die Aufbewahrung und Ausscheidung der Nematocysten spezialisiert sind. Die Spitze des

Nesselsacks besitzt zwar nicht, wie vielfach behauptet wurde (KREMBZOV u.a.) eine permanente Oeffnung; eine solche kann aber zu bestimmten Zeiten auftreten. Mit jedem Kolben ist also eine potentielle Verbindung zur Aussenwelt, d.h. für das Darm-system ein zusätzlicher Ausfuhrweg hergestellt. Den Verbindungskanal zwischen Leber und Nesselsack — der bei *Trinchesia* sehr kurz ist — bilden einige undifferenzierte embryonale Zellen, die nach beiden Seiten neues Zellmaterial liefern.

Nesselsack

Bei der Differenzierung der Nesselsackzellen wird eine strenge Entwicklungsfolge von proximal nach distal eingehalten. Der Vorgang der Differenzierung von der embryonalen Zelle bis zur sogenannten *Cnidocyste* wurde von GROSVENOR (1903) und GLASER (1910) beschrieben. Leider fehlen allerdings genaue Angaben darüber, welche Art zur Untersuchung benützt wurde. (GROSVENOR verwendete für Fütterungsversuche *Spurilla neapolitana* und *Rizzolia peregrina*, beide in Neapel, GLASER « an Aeolid » in USA). Aus den embryonalen Zellen der Verbindungszone zwischen Leber und Nesselsack entstehen — nach den Angaben dieser Autoren — zweierlei Nesselsack-Elemente: einerseits durch starke Grössenzunahme die Zentralzellen, *Cnidoblasten* oder *Cnidophagen*, jene Zellen also, die mit pseudopodienartigen Fortsätzen die Nematocysten phagozytieren; andererseits interstitielle Zellen, die als schmale und kaum differenzierte Gebilde von den Cnidoblasten gut zu unterscheiden sind. Beide Autoren vermuten, dass es diese Zellen sind, die um die Zentralzellen herum zunächst in deren basalem Teil eine Membran ausscheiden. Damit beginnt die Umwandlung des Cnidoblasten in eine *Cnidocyste*; das Plasma der Zentralzelle zieht sich von der Wand mehr und mehr zurück. Wenn durch das distale, immer noch freie Ende eine bestimmte Zahl von Nematocysten phagozytiert worden sind, wird die Cystenwand ringsherum vervollständigt. Jetzt degenerieren Kern und Plasma; dasselbe geschieht mit den interstitiellen Zellen. Im distalen Teil des Nesselsacks befinden sich, meist von der Wand losgelöst, die fertigen Cnidocysten, die zur Ausscheidung bereit sind. Diese stellen nichts anderes dar, als einen mit Nematocysten gefüllten Behälter, an dem im übrigen keine histologische Struktur

mehr zu erkennen ist. Die Nesselkapseln sind darin regelmässig angeordnet, und zwar ist derjenige Pol, an dem bei der Entladung der Nesselfaden austreten würde, gegen die Aussenseite der Cnidocyste gerichtet.

Da die Struktur des Nesselsacks von *Trinchesia* in manchen Einzelheiten von diesen Beschreibungen abweicht, wurden zunächst die Verhältnisse bei *Spurilla* nachgeprüft (wahrscheinlich stammen ja die Darstellungen GROSVENORS mindestens teilweise von *Spurilla*). Soweit sich die Angaben auf die Entstehung der Cnidocysten beziehen, konnten die Ergebnisse GROSVENORS und GLASERS bestätigt werden. Im Bereich der äussersten Kolbenspitze hingegen — der weder von GROSVENOR noch von GLASER im Detail untersucht worden ist — stimmen unsere Schnittbilder — 10 Serien durch Kolben von 4 verschiedenen Exemplaren — nicht mit den Aussagen und Abbildungen der beiden Autoren überein. Bei keiner Serie ist eine Oeffnung des Nesselsacks nach aussen zu sehen; vielmehr zeigt sich auf genau sagittal getroffenen Schnitten, dass die Epidermis an dieser Stelle in besonderer Weise modifiziert ist. Sie besteht aus sehr vielen dicht nebeneinander liegenden schmalen Zellen, die fast doppelt so hoch sind wie die übrigen Epithelzellen. An die Basis dieser Epidermiszellen schliesst der distale Teil des Nesselsacks unmittelbar an. Dies ist eine oben geschlossene Röhre, deren Wände durch eine Schicht niedriger Zellen gebildet werden, die den interstitiellen Zellen ähnlich sehen. Dieser distale Teil macht ungefähr einen Viertel der ganzen Länge des Nesselsacks aus. Er ist frei von Cnidocysten; erst proximal davon schliessen die ältesten mit Nematocysten gefüllten Zellen an. Die den Cnidocysten zunächst liegenden Zellen der Nesselsackspitze tragen oft pseudopodienartige Fortsätze.

Auch die Behauptung (GROSVENOR, GLASER), dass die interstitiellen Zellen zugrunde gehen, konnte nach unsern Schnitten nicht bestätigt werden. Vielmehr treten sie gerade im distalen Teil des Nesselsacks, wo die Cnidocysten sich abzulösen beginnen, deutlicher hervor als in der mittleren Partie. Es scheint, dass diese interstitiellen Zellen eine mehr oder weniger kontinuierliche äussere Schicht darstellen, die sich von der Basis bis zur Spitze des Nesselsacks hinzieht. In der embryonalen Zone sondern sich interstitielle Zellen von den phagocytierenden Elementen ab, zwischen diesen treten sie in Form einzelner spitz kegelförmiger Zellen auf, und im

apikalen Teil bilden sie eine geschlossene Zellage, die sich in der röhrenartigen Spitze fortsetzt.

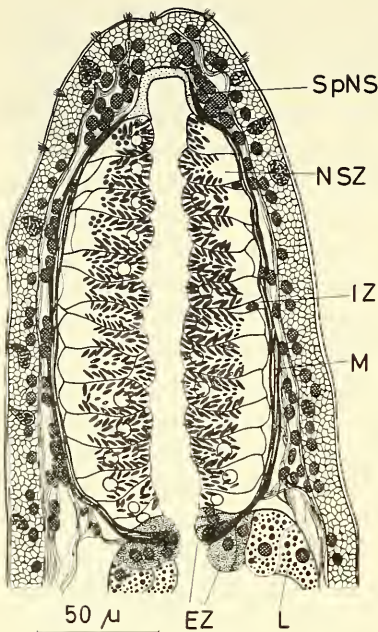


ABB. 23.

Nesselsack eines IIIa-Kolbens (*Trinchesia coerulea*), aus zwei Schnitten kombiniert. Bouin/Chromalaun-Hämatoxylin.

NSZ Nesselzellen (= Cnidoblasten u. Cnidocysten), Nematocysten schwarz, Kerne hell, Vakuolen nicht gezeichnet.

EZ Embryonale Zellen.

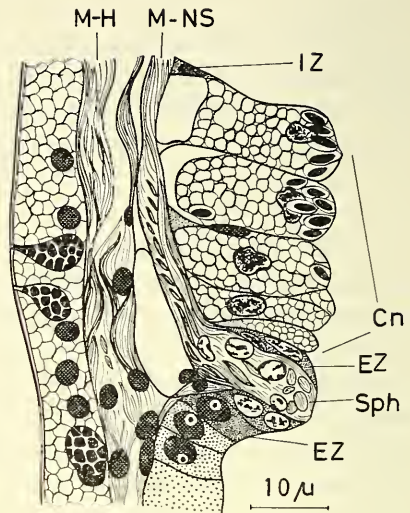


ABB. 24.

Verbindungszone zwischen Leber und Nesselsack: Differenzierung der Nesselzellen (*Trinchesia coerulea*). Bouin/Hämalaun.

Cn in Differenzierung begriffene Nesselzellen (Cnidoblasten). Sph Sphincter-Muskel zwischen NS und Leber.

Gegen aussen ist der Nesselsack abgeschlossen von einer sehr dünnen Bindegewebeschicht. Diese ist die Fortsetzung des Bindegewebeüberzuges der Leber. Ausserdem ist der Nesselsack umgeben von einer Schicht von hauptsächlich zirkulär, zum Teil schräg spiralig und längs verlaufenden Muskelfasern, die bei *Spurilla* mächtig entwickelt ist.

Aehnlich wie bei *Spurilla* sind die Verhältnisse auch bei *Coryphella pedata*. Besonders auffällig ist hier das rasche gänzliche

Verschwinden von Kern und Plasma in den Cnidocysten, die sich bald von der Wand lösen und frei im Lumen liegen (Abb. 26a).

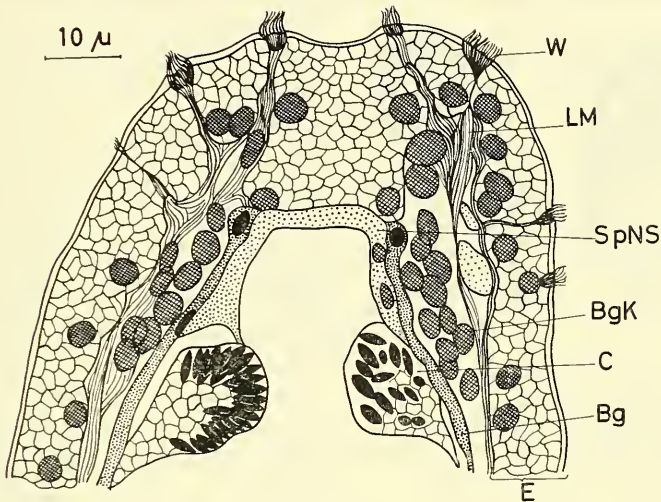


Abb. 25.

Kolbenspitze (vgl. Abb. 10) (*T. coerulea*). Bouin/Chromalaun-Hämatoxylin.

C älteste Cnidocysten.

LM Längsmuskelfasern, die mit den Wimpern (W) in Verbindung stehen.

E Epidermis, an der Spitze über dem Nesselsack stark verdickt.

Der Nesselsack von *Trinchesia* ist seinem Gesamtbauplan nach gleich organisiert wie der von *Spurilla*, mit dem Unterschied, dass sowohl die basale Differenzierungszone wie auch der röhrenartige Spitzenteil bedeutend kürzer und die Muskulatur schwächer ausgebildet sind. Der Uebergang von der Leber zum Nesselsack ist durch eine blosse Einschnürung markiert, die von kräftigen Ringmuskeln erzeugt wird; distal und proximal davon befinden sich je eine bis drei embryonale Zellen, während an der Stelle der Verengung selbst keine Zellen, sondern nur eine dünne Plasmaschicht der Muskulatur aufliegen (Abb. 24). Auf der ganzen Höhe des Nesselsacks liegen bei einem *a*-Kolben 12-14 fertig differenzierte Cnidophagen übereinander (Abb. 23). Die ältesten Zellen sind oft schon von der Bindegewebewand des Nesselsacks abgelöst (Abb. 28a). Zwischen den Cnidophagen oder Cnidocysten sind einzelne schmale interstitielle Zellen eingezwängt, die nur durch ihren flachgedrückten Kern überhaupt auffallen. Betrachtet man

einen Nesselsack in der Aufsicht, d.h. nicht in einem sagittal sondern in einem seitlich geführten Schnitt, so erscheinen die Zentralzellen als mehr oder weniger regelmässige Sechs- bis Achtecke.

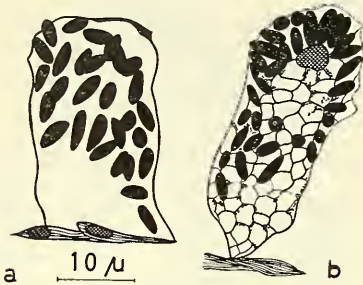


ABB. 26.

Fertige Cnidocysten.

- a) *Coryphella pedata*: weder Kern noch Plasmastruktur zu sehen.
 b) *Trinchesia coerulea*: Kern und Vakuolenstruktur deutlich.

Zwischen ihnen liegen die in dieser Ansicht dreieckigen Kerne der interstitiellen Zellen (Abb. 27). Von ihrem Plasma ist nichts zu sehen; offenbar sind es aber diese Zellen, die das nur am lebenden Kolben sichtbare Orangepigment enthalten: die Lokalisierung der Farbe und die Lage dieser Zellen entsprechen sich jedenfalls genau.

Wesentlich anders als bei den zum Vergleich beschriebenen Formen, *Spirilla* und *Coryphella*, ist bei *Trinchesia coerulea* die

Struktur der Cnidocysten — oder Nesselsackzellen, wie sie vielleicht neutraler genannt werden können. Auf Seite 490 wurde bereits darauf hingewiesen, dass diese Zellen im lebenden Kolben mit farblos oder blass grünlich scheinenden Vakuolen gefüllt sind, und es wurde die Vermutung ausgesprochen, dass diese Vakuolen zusammen mit dem Orangepigment der interstitiellen Zellen das gelblich-weiße Aussehen des Nesselsacks von *Trinchesia* ausmachen. Diese Vakuolenstruktur ist bei guter Plasmafixierung (am besten Osmium-Gemische) auch auf den Schnitten deutlich. GRAHAM erwähnt diese Besonderheit im Zusammenhang mit der Vakuolenstruktur des Epidermis- und Magenepithels. Nach ihm weisen auch diese Vakuolen jene schon diskutierten (p. 508) Zwischenwände auf. Er sagt ausdrücklich, dass die Vakuolenstruktur bei *Cratena glotensis* (*Cratena* = Synonym von *Trinchesia*) deutlicher sei als bei den beiden andern Arten (*Aeolidina alderi* und *Facelina drummondi*). In den Nesselsackzellen von *Aeolidina* und *Facelina* — deren Nesselsäcke transparent sind — konnte ich weder am lebenden Gewebe noch auf Schnitten derartige Vakuolen finden. An den Vakuolen von *Trinchesia* waren keine Mittellinien zu sehen.

Ueber die Entwicklung und Degeneration der Nesselsackzellen macht GRAHAM keine näheren Angaben. Das besondere am Nessel-

sack von *Trinchesia coerulea* ist, abgesehen von der ausgeprägten Vakuolisierung des Plasmas, die Tatsache dass, im Gegensatz zu *Spurilla*, *Coryphella* und andern, auch die ältesten Nesselsackzellen

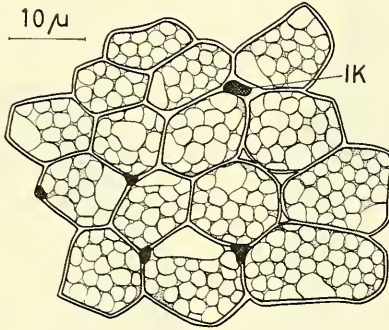


Abb. 27.

Aufsicht auf ein Stück des Nesselsacks (*Trinchesia coerulea*).
Zwischen den polygonalen Nesselsackzellen Kerne von interstitiellen Zellen (IK).
Bouin/Azan.

kaum Zeichen von Degeneration zeigen. Die Vakuolenstruktur ist von den ersten zur Phagocytose befähigten bis zu den am meisten distal gelegenen Zellen gleichmässig vorhanden. Im basalen Teil fertig differenzierter Zellen treten oft grössere Hohlräume auf, die Anzeichen dafür sein können, dass der Zellkörper sich von der Cystenwand zurückzieht. Ebensogut kann es sich aber um ein Fixierungsprodukt handeln, denn im lebenden Nesselsack sind keine so grossen Hohlräume zu beobachten.

Eine fertig ausgebildete Nesselsackzelle ist zu etwa zwei Dritteln mit Nematocysten angefüllt, die radiär angeordnet sind. Der Kern liegt im gegen das Lumen gerichteten Teil der Zelle und ist häufig von den stark färbaren Nesselkapseln verdeckt. Er hat oft helles Aussehen, einen deutlichen Nucleolus und eine auffällig gelappte Form, was ein Zeichen hoher Aktivität ist (nicht etwa von Degeneration). Im basalen Teil der Zellen, welcher der Binde- gewebe- und Muskelwand des Nesselsacks aufliegt und frei ist von Nematocysten, kommt die Vakuolenstruktur zum Vorschein (Abb. 26b). Bei jüngeren Nesselsackzellen, die noch nicht dicht mit Nematocysten besetzt sind, sieht man, dass jede Nesselkapsel in einer eigenen Vakuole enthalten ist. Das freie Zellende ist oft in lange Plasmafortsätze ausgezogen, die offenbar die Nematocysten

aufnehmen. Es muss nochmals betont werden, dass auch die ältesten Zellen, die gelegentlich schon von der Nesselsackwand losgelöst sind und offensichtlich nächstens ausgestossen werden

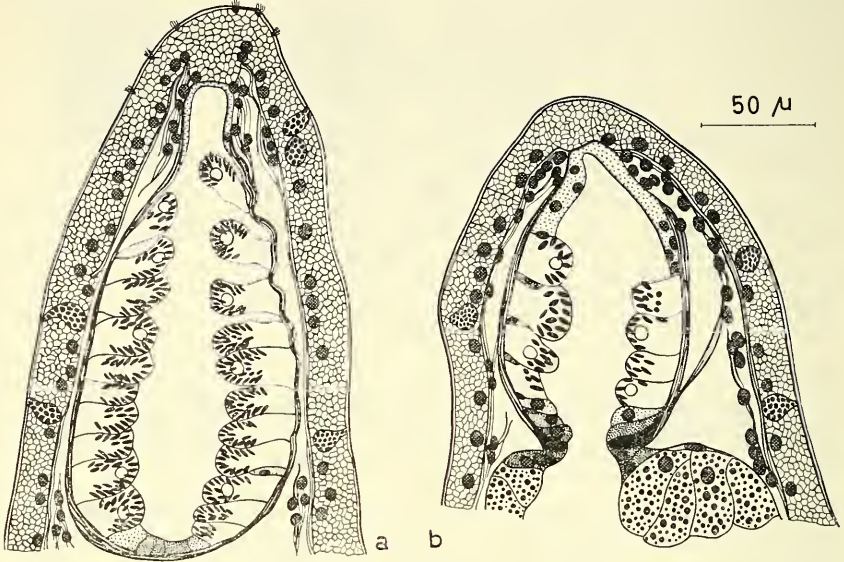


ABB. 28.

Ausscheidung von Cnidocysten bei *a*-Kolben (*Trinchesia coerulea*).
Bouin/Azan.

- a*) Die ältesten Cnidocysten in Ablösung begriffen.
b) Nesselsack nach der Ausscheidung: statt 12—14 nur 4 funktionstüchtige Nesselsackzellen übereinander.

sollen, noch einen durchaus normalen Kern und die typische Vakuolenstruktur besitzen.

Der besondere Bau der Nesselsackspitze wurde schon bei *Spurilla* beschrieben. Hier sei die Struktur der gesamten Kolbenspitze von *Trinchesia* nochmals im Zusammenhang dargestellt. Die Muskelschicht, die den Nesselsack umgibt, wird gegen die Spitze zu allmählich dünner und hört schliesslich etwas vor dem Nesselsack auf; im äussersten Teil des Nesselsacks stehen die Epidermis und jene Schicht von möglicherweise den interstitiellen Zellen entsprechenden Zellen¹ in direktem Kontakt. Der distale röhren-

¹ Vgl. Seite 530: Die Nesselsack-Spitze enthält Orangepigment. Diese Beobachtung bestärkt uns in der Auffassung, dass die Nesselsackspitze von den interstitiellen Zellen entsprechenden Zellen gebildet wird: in beiden kommt dasselbe Pigment vor.

artige Teil des Nesselsacks ist, ebenso wie die Epidermis an dieser Stelle, auffällig arm an Kernen (Abb. 25). Der ganze Spitzenteil ist offenbar darauf eingerichtet, dass gegebenenfalls die Epidermiszellen und die Nesselsackspitze aufgelöst und die Cnidocysten ausgestossen werden können. An Kolben lebender Exemplare beobachtete ich mehrmals eine Oeffnung an der Spitze und das Austreten von mit Nematocysten beladenen Zellen (Abb. 31). Auf Schnitten findet man nicht selten Nesselsäcke, die anstatt der 12-14 Zellen bloss deren drei oder vier enthalten, was bedeutet, dass sie bald nach einer Entladung fixiert worden sind (Abb. 28b). Die verdickte Epidermisstelle ist umgeben von zahlreichen Wimperbüscheln, die, wie schon erwähnt, mit längs verlaufenden Muskelfasern in Verbindung stehen. Schleimdrüsenzellen, die ebenfalls in der Spitzenregion besonders häufig sind, befinden sich etwas weiter proximal in sub-apicaler Stellung.

Leber.

In diesem Abschnitt geht es nur darum, die Leber als wichtige Komponente der Kolbenfärbung zu charakterisieren, zu zeigen, durch welche Elemente des Leberepithels die äusserlich sichtbare grüne bzw. „schwarze“ Färbung erzeugt wird. Eine funktionelle Deutung dieser Elemente wird erst dann möglich sein, wenn die Ergebnisse von Fütterungs- und Regenerationsversuchen sowie die auf diesem Gebiet recht umfangreiche Literatur berücksichtigt werden (S. 557). Für die Beschreibung wurde ein frisch fixiertes Exemplar gewählt, das weder unmittelbar zuvor gefressen noch lange Zeit gefastet hatte, dessen Leber sich also in einem mittleren Funktionszustand befand. Bei einem ideal sagittal getroffenen Schnitt (Abb. 8b) erscheint die Leber als schlauchförmiges Organ, das an der Kolbenbasis durch eine weite Oeffnung mit der Leberverzweigung im Körper, im distalen Teil durch eine kurze Einschnürung mit dem Nesselsack in Verbindung steht, und dessen Epithel in Falten gelegt ist, sodass jederseits entsprechend der Kolbenlänge zwei bis sechs Blindsäcke entstehen. Aussen wird die Leber überzogen von einer besonders bei Azanfärbung deutlichen Bindegewebeschiicht.

Die beiden vom lebenden Kolben her bekannten Zellsorten sind auf den Schnitten wiederzufinden (Abb. 29). Die Mehrzahl der Zellen sind Verdauungszellen. Ihr Kern liegt meist nicht ganz

basal, das Plasma ist mehr oder weniger deutlich vakuolisiert und enthält Kugeln verschiedener Grösse, die sich mit dem jeweils ver-

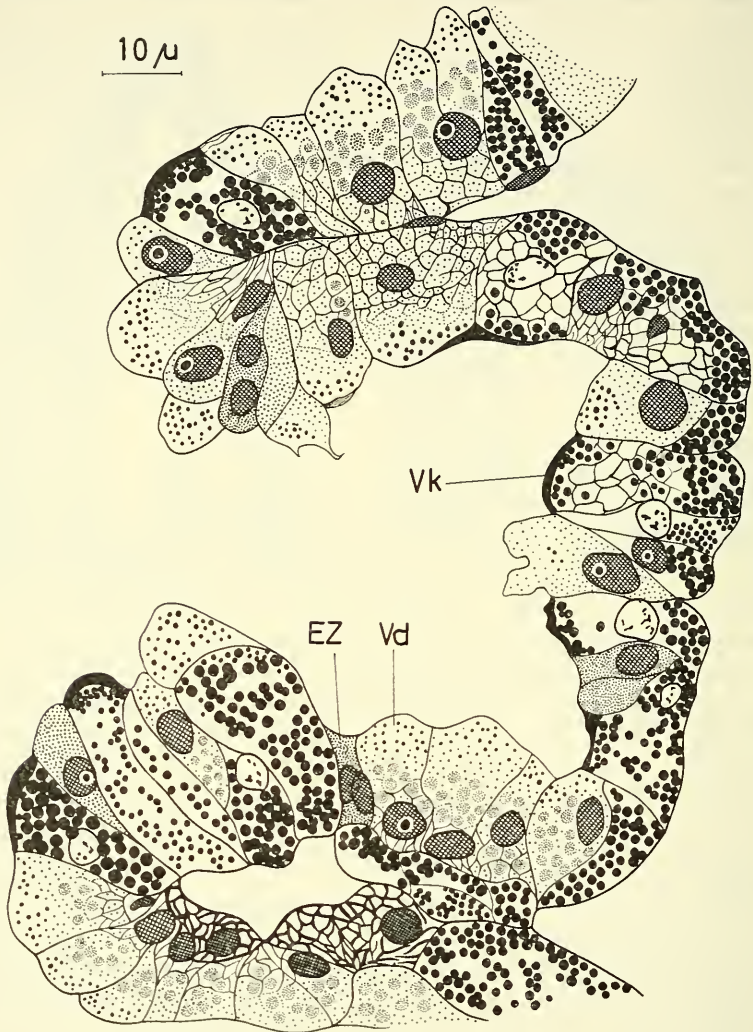


ABB. 29.

Leberepithel an der Blaustelle. Bouin/PAS.

wendeten Plasmafarbstoff stärker als die Umgebung anfärben. Die Vakuolenzellen möchte man auf Grund ihres Aussehens auf den Schnitten eher als „Körnerzellen“ bezeichnen. In einem grob-

maschigen Plasmanetz liegen die einzelnen Vakuolen oder Körner. Durch Hämalaun/Benzopurpurin, Azan und PAS lassen sie sich nicht anfärben, sondern sie erscheinen in einer braungelben Eigenfarbe, die auch in ungefärbten Schnitten vorhanden ist. Einzig durch Hämatoxylin-Färbung oder Osmium-Behandlung werden sie geschwärzt. Der Kern ist häufig sehr hell und hat gelappte Form, ist aber nicht immer zu sehen, weil viele Zellen dicht mit gelben Körnern gefüllt sind.

Durch die verschiedene Färbbarkeit ihrer Einschlüsse sind zwar Verdauungs- und Vakuolenzellen auf den ersten Blick zu unterscheiden; morphologische Merkmale, nach denen die beiden Zelltypen sich eindeutig trennen liessen, gibt es aber nicht. Vielmehr ändert die Form beider Zellsorten je nach ihrer Lage: an den gegen aussen gerichteten Wänden der Blindsäcke — die *periphere Teile* der Leber genannt werden sollen — befinden sich zylindrische bis kubische und einzelne pyramidenförmige Zellen, die mit der Basis der Aussenseite anliegen. Letztere sind typisch für die Umbiegungsstelle zur Falte. Die Falten selber werden von keulenförmigen Zellen gebildet, wobei der breite Teil gegen das Leberlumen gerichtet ist. Zwar hat die Beobachtung des lebenden Kolbens gezeigt, dass die Vakuolenzellen an der Peripherie, die Verdauungszellen mehr zentral gelegen sind; eine strenge Trennung existiert jedoch, wie aus den Schnitten ersichtlich ist, nicht. Es gibt Vakuolenzellen von pyramidenförmiger, zylindrischer und keulenförmiger Gestalt, wobei allerdings die pyramidenförmigen, somit die peripher gelegenen Zellen am zahlreichsten sind. Die Verdauungszellen haben entweder Zylinder- oder Keulen-, nicht aber Pyramiden-Form. Vielfach alternieren pyramidenförmige Vakuolenzellen und keulenförmige Verdauungszellen und ergänzen sich durch ihre entgegengesetzten Formen zu einem gleichmässig geraden Epithel (Abb. 29).

Da es die Vakuolenzellen sind, deren intensiv gefärbte Einschlüsse am lebenden Kolben die fast schwarze Färbung der Leber an der Blaustelle verursachen, ist zu erwarten, dass auf den Schnitten jene Stelle des Leberepithels besonders reich an Vakuolenzellen ist, an der in der darüberliegenden Epidermis die Blauvakuolen auftreten. Am deutlichsten tritt dieses erstaunliche Entsprechen von Blauvakuolen der Haut und dunklen Körnern der Leber auf einem ungefärbten Präparat in Erscheinung, bei dem

dank der Fixierung mit Carnoy die gelben Körner nicht herausgelöst wurden, sondern als gelbbraune Klumpen von den Hohlräumen der Blaelemente sofort zu unterscheiden sind (Abb. 8b). Wenn dennoch auf manchen Schnitten die Konzentration der Vakuolenzellen auf die Blaustelle weniger ausgeprägt zutage tritt, als man es sich nach dem Bild des lebenden Kolbens vorstellen würde, so rührt dies zum Teil daher, dass bei der Fixierung die Vakuolen zwar nicht aufgelöst werden, der spezifische Farbstoff, der die einen dunkler, die andern heller gelbgrün, grün oder gelbbraun erscheinen lässt, aber offenbar zerstört wird. Jetzt sehen alle Vakuolen in den Leberzellen gleichmässig braungelb aus.

(3) *Zwischengewebe*

Obwohl einzelne der unter dem Begriff *Zwischengewebe* zusammengefassten Gewebeteile schon bei der Beschreibung der Epidermis bzw. der Leber angeführt wurden, soll hier die Schichtenfolge von aussen nach innen nochmals im Zusammenhang dargestellt werden. Die Epidermis ist gegen innen begrenzt von einer bei Azanfärbung sehr auffällig blau erscheinenden Bindegewebeschicht. Auf sie folgen eine dünne Lage einzelner Ringmuskel-Bündel und eine etwas dickere Längsmuskelschicht, die wiederum durch einen Bindegewebeüberzug abgeschlossen ist. Diese Schichten zusammen bilden einen Hautmuskelschlauch, der im Kolben eher schwach, im Körper dagegen an einzelnen Stellen mächtig entwickelt ist.

Die innern der Leber aufliegenden mesodermalen Gewebeteile sind nicht spiegelbildlich zum Hautmuskelschlauch organisiert. Beim Nesselsack stimmt zwar die Schichtenfolge — Entoderm (statt Ectoderm), Bindegewebe, Muskulatur und nochmals Bindegewebe — mit der des Integuments überein, die Muskeln verlaufen aber grösstenteils zirkulär und nicht längs. Und sie hören mit dem Sphinctermuskel am Uebergang vom Nesselsack zur Leber auf; die Leber weist nur eine dünne Lage von Bindegewebezellen auf, die sämtliche Falten und Ausbuchtungen aussen überzieht, aber keine Muskulatur. Vom Bindegewebeüberzug der Leber zum äussern Abschluss des Integuments bestehen ebenfalls von Bindegewebezellen gebildete Querverbindungen. Diese unterteilen den Blutraum, der Leber und Nesselsack rings umgibt, in einzelne Kammern, die aber nicht vollständig gegeneinander abgeschlossen, sondern durchgehend sind.

Vom Blut selber ist auf den Schnitten kaum etwas zu sehen; auch die Herzteile im Körper erscheinen leer bis auf wenige schwach angefärbte Plasmafetzen und ganz vereinzelt auftretende Kerne. Im distalen Kolbenbereich befinden sich besonders viele freie Bindegewebezellen zwischen der Längsmuskelschicht und dem Nesselsack (Abb. 25).

Die Verhältnisse an der Uebergangsstelle vom Körper zum Kolben lassen sich am besten überblicken, wenn man einen Querschnitt durch die Kolbenbasis betrachtet — einen Schnitt, der in Bezug auf den ganzen Schneckenkörper tangential geführt ist (Abb. 18). Neben dem quer getroffenen Leberschlauch befindet sich jederseits ein Blutgefäss, und zwar median ein grosses, welches das Blut vom Kolben in die Hauptvene bringt, lateral ein kleineres, weniger scharf abgegrenztes, das aus dem Körper Blut sammelt und es dem Kolben zuführt. Beide Hohlräume sind voneinander getrennt durch sehr lockeres Bindegewebe und durch Muskelfasern, die von der Haut an die Leber ziehen. An der Stelle des Uebertritts vom Körper in den Kolben ist die Leber von einer dünnen Lage von Ringmuskeln umgeben. Der Leberschlauch ist aber kaum eingeschnürt — was besser aus einem Sagittalschnitt ersichtlich ist — es besteht ja bei *Trinchesia* auch nicht ein abrupter Uebergang von einem flachen Epithel des Lebergangs im Körper zum hohen Drüsenepithel des Kolbens wie etwa bei *Facelina*-Arten. Die Struktur der Kolbenansatzstelle lässt denn auch verständlich erscheinen, warum bei *Trinchesia* die Kolben nicht durch blosses Anfassen an der Basis mit einer spitzen Pinzette schon entfernt werden können, wie dies eben bei *Facelina*-Arten ohne weiteres gelingt.

Bei manchen Exemplaren treten im Raum zwischen Haut und Leber Zellen auf, die durch einen grossen Kern und intensive Färbung des Plasmas — dunkelviolet in Hämalaun, orange in Azan, schwarzgrau in Hämatoxylin — sofort auffallen (Abb. 30). Schon KREMBZOV (1902) beachtete diese Zellen und vermutete, dass es sich um von der Leber abgeschnürte Zellen handeln könnte. Tatsächlich besteht eine grosse Aehnlichkeit zwischen den Kernen dieser Zellen und denen gewisser Leberzellen (unserer Verdauungszellen). Da aber nie eine eben in Abschnürung begriffene Zelle gefunden werden konnte, scheint es doch zu gewagt, allein auf Grund einer oberflächlichen Aehnlichkeit der Kerne Schlüsse über die

Herkunft dieser Zellen zu ziehen; umso mehr als das Plasma ja anders aussieht als das der betreffenden Leberzellen. Seltsam ist an diesen Zellen des Zwischengewebes, dass sie bei einzelnen Exemplaren in grosser Zahl vorhanden sind, bei andern völlig fehlen, ohne dass bis jetzt irgendeine Regel über ihr Auftreten etwa im Zusammenhang mit Fütterungszustand, Alter, Geschlecht etc. hätte aufgestellt werden können. Erwähnenswert ist auch, dass diese Zellen immer streng auf den Kolben beschränkt und nie im Körper anzutreffen sind.

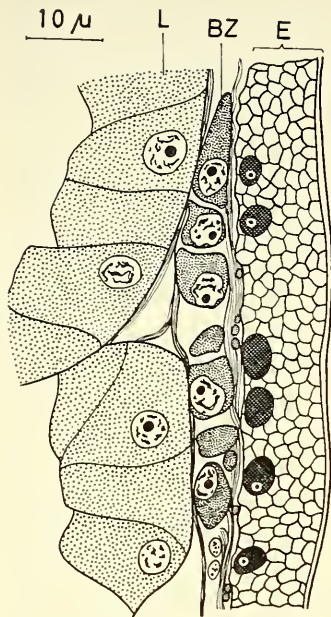


ABB. 30.

„Besondere Zellen“ (BZ) zwischen Epidermis und Leber. Bouin/Hämalaun. Auffällige Aehnlichkeit der Kerne dieser Zellen mit denjenigen der Leberzellen!

(z.B. Champy/Hämatoxylin Heidenhain) von den Muskelfasern mit Sicherheit zu unterscheiden.

Ausser dem Blut und diesen Zellen enthält der Raum zwischen Haut und Leber auch die Nerven. Nach den Angaben RUSSELLS (1929), die nicht nachgeprüft wurden, wird die Leber durch viscerale Aeste, das Integument durch pleurale Nerven versorgt. Die pleuralen Nerven verlaufen längs des Kolbens direkt unter der Längsmuskulatur, sind aber nur bei spezieller Fixierung und Färbung

ZUSAMMENFASSUNG

Auf Grund der morphologischen und histologischen Beschreibungen dieses ersten Abschnitts lässt sich über die Organisation des Farbmusters bei *Trinchesia coerulea* folgendes aussagen:

1. Die Verteilung der Pigmente und Farbstrukturen auf den einzelnen Kolben ist ein Feldmerkmal d.h. sie hängt von der Grösse und Stellung der Kolben am Körper ab. In der Färbung der Kolben ist also eine Gesamtorganisation zu erkennen.

2. Das Farbmuster kommt durch das Zusammenwirken dreier übereinanderliegender Schichten zustande:

- (1) Obere Epidermisschicht
- (2) Untere Epidermisschicht
- (3) Leber bzw. Nesselsack

Die obere und untere Epidermisschicht bilden zusammen die gelben Ringe, die untere Epidermisschicht und die Leber den blauen Ring. Ueber dem opakweissen Nesselsack wie über der olivgrünen Leber an der Kolbenbasis ist die Epidermis ungefärbt.

Alle zwischen Epidermis und Leber liegenden Elemente sowie die Drüsenzellen der Epidermis sind am lebenden Tier völlig farblos.

Die Grenzen zwischen den einzelnen Farbbezirken bzw. gefärbten und ungefärbten Stellen sind sehr scharf. Besonders eindrücklich ist die Uebereinstimmung der Blauvakuolen und der schwarzen Körner der Leber.

3. Die goldgelbe und blaue Farbe sowie das Weiss des Nesselsacks sind Struktureffekte, die nur unter bestimmten (am lebenden Kolben verwirklichten) Bedingungen zustande kommen. Besondere Beachtung verdient die Tatsache, dass Körner, die sich im histologischen Bild und in ihrer Löslichkeit völlig gleichen, auf den Kolben goldgelbe, auf dem Körper weisse Farbe erzeugen.

4. Histologisch lassen sich ausser dem fettlöslichen Orangepigment alle Farbelemente nachweisen:

Vakuolenstruktur in den Nesselsackzellen (weiss).

Grosse Vakuolen, proximal von den Kernen, von Gelbkörnern herrührend. Epidermis verdickt.

Kleinere „Blauvakuolen“.

Vakuolenzellen mit gelbbraunen Körnern als dunkle Leber-elemente. Diese Zellen sind an der Blaustelle deutlich gehäuft.

Verdauungszellen mit verschiedenartigen Einschlüssen als grüner — von der Nahrung abhängiger — Grundton der Leber.

5. Der Bau des Nesselsacks, der ausführlicher beschrieben wird, hat mit der Kolbenfärbung direkt nichts zu tun. Immerhin ist auf zwei Punkte hinzuweisen:

(1) Dadurch, dass die Vakuolenstruktur in den Nesselzellen erhalten bleibt, bis diese ausgeschieden werden — und nicht etwa degeneriert wie z.B. bei *Coryphella* — tritt der Nessel sack als opak-weisses Gebilde deutlich in Erscheinung und bestimmt das Farbmuster mit.

(2) An der Kolbenspitze kann dank besonderen Differenzierungen der Epidermis und der Nessel sackspitze eine Oeffnung des Nessel sacks nach aussen auftreten. Diese Stelle der Epidermis ist auch bei Formen, deren Kolbenspitze gefärbt ist (*Facelinopsis marioni*, *Eubranchnus tricolor*) stets frei von Pigment.

B. Varianten und Veränderungen des Farbmusters

Die Auswirkungen von Wachstums- und Stoffwechsel-Prozessen auf die Färbung.

EINLEITUNG

Als Beispiel für die Ausführungen des letzten Kapitels diene eine „Normaltrichesia“, d.h. ein Exemplar, das in der Ausbildung seines Musters als für die Art charakteristisch gelten kann. Der einzelne Kolben wurde bis jetzt ausschliesslich in seiner Rolle als Träger der Färbung beschrieben. Im folgenden sollen die Wachstums-, Differenzierungs- und Stoffwechselprozesse der Kolben betrachtet werden. Dabei wird sich zeigen, welche Abweichungen von der Normalfärbung diese Vorgänge — und vielleicht noch andere — an den einzelnen Individuen hervorrufen.

Die Aussagen, die über diese Veränderungen gemacht werden, beruhen teils auf Zufallsbeobachtungen an frisch gefangenen und im Aquarium gehaltenen Tieren, teils auf speziell unternommenen Versuchen (Futter-Hunger, Regeneration) und werden nach Möglichkeit durch histologische Angaben ergänzt. Um eine zusammenhängende Darstellung der Versuchs-Bedingungen und Ergebnisse geben zu können, ordnete ich den Stoff rein äusserlich nach Beobachtungsmethoden:

1. In der Natur gefundene Besonderheiten

Farbvarianten — Ausscheidung von Nesselzellen — „krankhafte Veränderungen“ — Abstossung der Haut — Kolbenanomalien.

2. Versuche

Regeneration der Kolben, mit und ohne Futter.

Fütterung, teilweise mit Regenerationsversuchen kombiniert.

Histologische Angaben schliessen unmittelbar an den Abschnitt an, zu dem sie gehören. Am Schluss werden die vielen Einzeltatsachen unter den uns hier interessierenden Gesichtspunkten zusammenfassend betrachtet werden.

1. IN DER NATUR GEFUNDENE BESONDERHEITEN

Farbvarianten

In den systematischen Werken über Opisthobranchier kommt zum Ausdruck, wie variabel die Färbungsmerkmale dieser Tiergruppe sind. Sie werden deshalb nur ergänzungsweise zur systematischen Charakterisierung benützt, ja oft kaum erwähnt.

Bei *Trinchesia coerulea* konnte ich folgende Farbvarianten beobachten, die durch das Vorherrschen bzw. Fehlen der einen oder andern Komponente zustandekommen:

(Die Farbangaben beziehen sich, wie der Artname *coerulea*, auf den Gesamteindruck, den man bei Betrachtung mit schwacher Vergrößerung hat.)

1. *Rote Form* (Tafel): Viel und intensives Orangerot, auch distal vom obern gelben Ring an der Spitze und basal vom untern gelben Ring bis fast zur Kolben-Ansatzstelle, gelegentlich sogar über dem blauen Streifen. Spitze des Nesselsacks häufig orange gefärbt, ausserdem oft auch in der Haut des Körpers (Kolbenbasis, Kopf) orangeroter Farbstoff abgelagert. Ob ein Zusammenhang besteht zwischen der Pigmentablagerung in der Haut und der bei diesen Exemplaren häufig leuchtend orangerot durchschimmernden Samenampulle, kann nicht entschieden werden. Diese Variante kommt vor allem bei Posidonien-Exemplaren vor.

2. *Gelbe Form*: An Stelle des blauen Ringes Gelbkörner, dazwischen nur wenige Blaupunkte. Breiter unterer gelber Ring, gelbe Körner zerstreut auch auf dem Basalteil des Kolbens. Orange-pigment vorhanden, aber nicht besonders auffällig.

3. *Gelb-grüne Form* (Tafel): Da das Orangepigment fast vollständig fehlt, tritt die olivgrüne Farbe der Leber stärker als sonst in Erscheinung. Gelb in einzelne Flecken aufgelöst, sehr wenig Blau.

Solch extrem abweichend gefärbte Tiere sind selten (Größenordnung etwa $\frac{1}{2}$ - 1%). Kleinere Unterschiede in der Ausbreitung der einzelnen Farbstoffe, die eine geringere Abweichung vom Normaltypus ausmachen, kommen dagegen häufiger vor. Es sei hier nochmals betont, dass mit den am Ende des ersten Abschnitts zusammengefassten Gesetzmässigkeiten des Farbmusters ein optimal ausgebildetes Muster dargestellt wurde, wie es tatsächlich bei vielen Exemplaren verwirklicht ist (siehe Tafel, ganze Schnecke).

Ausscheidung von Nesselsackzellen

Auf gewisse Reize — in einzelnen Fällen bei der Behandlung mit MS (siehe S. 533), Berührung der Kolben eines Exemplars, das eine Nacht im Kühlschrank bei 5° zugebracht hatte — reagieren Trinchiesien mit der Ausscheidung von Nesselsackzellen durch die Kolbenspitze. Abgesehen von diesen künstlich erzeugten Reaktionen kann man gelegentlich Tiere beobachten, die eben im Begriff sind, aus einzelnen Nesselsäcken weisse Kugeln auszustossen. Die weissen Kugeln sind die mit Nematocysten gefüllten Cnidocysten; der Vorgang stellt das natürliche Endstadium der Cnidoblasten- bzw. Cnidocysten-Entwicklung dar, die im histologischen Teil (S. 514) beschrieben wurde. In diesem Stadium ist an der Spitze des Nesselsacks eine Oeffnung sichtbar, aus der die Zellen einzeln austreten. Bevor die Ausscheidung beginnt, ist die Spitze oft deutlich orange gefärbt. Auch die zwischen den Cnidocysten gelegenen interstitiellen Zellen enthalten häufig besonders viel Orangepigment. Die Auflösung des Nesselsacks in die einzelnen Zellen und deren Ausscheidung geht vielfach — doch nicht immer — soweit, dass nach Beendigung des Prozesses vom Nesselsack nichts mehr zu sehen ist. In diesem Fall werden offenbar nicht bloss die fertig ausgebildeten Cnidocysten ausgestossen, sondern alle Zellen, die soweit differenziert sind, dass sie im lebenden Kolben als weisse Kugeln sichtbar sind. Nach ungefähr zwei Tagen ist an dem jetzt stumpfen Ende des Kolbens die kleine halbdurchsichtige Anlage eines neuen Nesselsacks zu erkennen.

Gewöhnlich geschieht die Ausscheidung von Nesselsackzellen nicht bei allen Kolben gleichzeitig, sondern nur bei einzelnen. Die kleinen seitlichen Kolben werden von diesen Veränderungen höchst selten betroffen.

Manchmal gehen mit der Entleerung des Nesselsacks allgemeine Auflösungserscheinungen an einzelnen Kolben parallel. Die Abschnürung ganzer Kolben an der Basis wurde mehrmals beobachtet. In einem bestimmten Fall trat schon am Tag nach der endgültigen Durchtrennung des Kolbens eine neue Anlage auf. Dieser Vorgang ist eine der Ursachen dafür, dass bei frisch gefangenen Tieren sehr oft einzelne mediane Kolben zu kurz, d.h. in Regeneration begriffen sind.

Besondere Veränderungen der Leber (Abb. 31)



ABB. 31.

Ausscheidung von Cnidocysten.

Veränderungen am Kolben IVa eines Exemplares innert 8 Tagen.

- 1) NS mit Oeffnung, Austreten der Cnidocysten, Leber schwarz.
- 2) NS-Auflösung in vollem Gang.
- 3) 12 Std. später als 1).
Spitze transparent, nur noch drei Cnidocysten.
- 4) 24 Std. später als Stadium 1).
Kein NS mehr, Musterteil stark zusammengeschrumpft.
- 5) 5 Tage später als Stadium 1).
Anlage eines neuen NS
- 6) 8 Tage später als Stadium 1).
Kolbenform und Leberfarbe wieder normal.

Ab hier weiteres Wachstum des NS und Ergänzung der Farbringe.

Als auffällige Begleiterscheinung der Ausstossung von Nessel-sackzellen sind manchmal krankhaft anmutende Veränderungen an der Leber zu beobachten. Die Leber ist so dicht mit dunklen Körnern vollgepackt, dass die Kolben schwarz aussehen und beinahe zu Kugelform anschwellen. Der basale Kolbenteil ist mächtig aufgetrieben, die distale Hälfte mit den drei Farbringen stark zusammengezogen, ja oft ist das Pigment kaum sichtbar.

Drei solche schwarze Exemplare konnten während vierzehn Tagen im Aquarium beobachtet werden. Zwei Tiere erholten sich,

nachdem sie während etwa einer Woche ohne zu fressen mit kontrahierten Rhinophoren und Kolben unbeweglich an der Glasfläche des Gefässes geklebt hatten, wieder vollständig, bildeten neue Nesselsäcke, neues Pigment und nahmen wieder Futter zu sich. Das dritte Tier, bei dem die Auflösungserscheinungen sich nicht

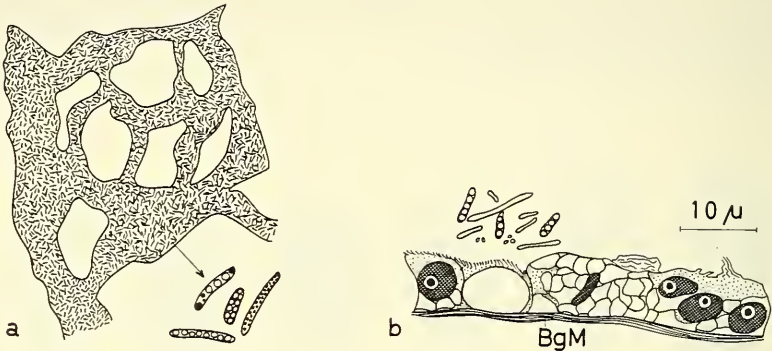


ABB. 32. „Häutung“

a) Abgestreifte Rückenhaut mit den Kolben entsprechenden Löchern.

Rechts unten einige Stäbchen stark vergrössert.

ABB. 32.

b) Schnitt durch die Epidermis des Rückens eines Exemplars, das unmittelbar nach einer Häutung fixiert wurde. Die Stäbchen (Hautreste) sind auch im histologischen Bild zu sehen. Cuticula fehlt!

auf die Nesselsäcke beschränkten, sondern mehrere Kolben ergriffen, ging nach drei Tagen ein. In Abbildung 31 sind die wichtigsten Veränderungen, die an den Kolben der ersten beiden Exemplare vor sich gingen, am Beispiel eines IVa-Kolbens dargestellt. Die sehr starke Füllung der Leber mit dunklen Körnern nahm im Lauf der Beobachtungsperiode allmählich ab. Die Tiere gaben Kot ab und begannen wieder zu fressen. Als sie wieder einigermaßen normales Aussehen erreicht hatten, streiften sie innerhalb von drei Tagen dreimal die äusserste Hautschicht ab.

„Häutung“ (Abb. 32).

Derartige „Häutungen“ kommen auch bei normalen Tieren ab und zu vor, bloss nicht in so kurzen Abständen. Wie die histologische Kontrolle zeigt, ist es der äussere Teil der Epidermiszellen distal vom Kern, der erneuert wird. In der abgestossenen Rücken- und Kopfhaut erkennt man den Kolben und Rhinophoren ent-

sprechende Löcher: offenbar werden die Kolben nicht oder jedenfalls nicht gleichzeitig gehäutet. Die Hautreste sehen schleimig aus und bestehen zur Hauptsache aus etwa 10μ langen durchsichtigen Stäbchen, die mit Vakuolen oder Körnchen gefüllt sind. Dieselben Stäbchen sind auch im Kot zu finden.

Als besondere Bildungen, die nicht allzu selten vorkommen, seien schliesslich auch Doppel- und Dreifachkolben erwähnt.

2. VERSUCHE

a) *Regeneration*

Versuchsbedingungen.

Die für die Regenerationsversuche günstigste Temperatur liegt zwischen 17 und 20° . Im Sommer, wenn die Wassertemperatur über 20° stieg, gingen alle Tiere, vor allem aber die operierten, rasch zugrunde. Im Kühlraum konnten dann die Schnecken zwar in gutem Zustand während längerer Zeit gehalten werden; die Regeneration setzte aber bei dieser tiefen Temperatur (14°) nicht ein.

Für schwierigere Operationen (Entfernung eines bestimmten Kolbenbezirks oder der sehr kleinen seitlichen Kolben) lähmte ich die Tiere, und zwar entweder in 7% $MgCl_2$ -Lösung oder durch Zugabe einiger Tropfen einer 1% -Lösung von MS 222 (Sandoz) zum Meerwasser. Im Gegensatz zu den meisten andern Aeolidier-Arten, an denen ich Regenerationsversuche durchführte, übersteht *Trinchesia coerulea* eine kurze Behandlung (10 Min.) mit diesen Chemikalien ohne Schaden. Dennoch zog ich es vor, die meisten einfachen Operationen am ungelähmten Tier durchzuführen. Die Schnecke krümmt und kontrahiert sich im Moment der Berührung mit der Schere, kriecht aber hierauf völlig normal weiter.

Zur Entfernung der Kolben verwendete ich eine feine Pinzetten-schere. Leider gelingt es bei *Trinchesia* nicht wie etwa bei *Coryphella* oder *Facelina*, die Kolben durch blosses Anfassen mit einer feinen Pinzette an der Basis abzuzwicken. Bei jenen Arten muss die Stelle des Kolbenansatzes so beschaffen sein, dass sich die Abrisstelle bei plötzlichem Verlust des Kolbens momentan verschliesst und keine Wunde entsteht. Bei *Trinchesia (coerulea* wie *foliata*) fehlt diese Einrichtung; wird ein Kolben abgeschnitten, so

bleibt die Schnittstelle zuerst offen, die Wunde schliesst sich aber meistens im Lauf eines halben Tages.

An *Trinchesia coerulea*, die sich für die Versuche weitaus am besten eignet, wurden folgende Operationen vorgenommen:

1. Vollständige Entfernung einzelner medianer Kolben.
2. Nur teilweise Entfernung einzelner oder sämtlicher Kolben.
3. Entfernung von Kolben bestimmter Körperbezirke, Vergleiche.
4. Vollständige Entfernung sämtlicher Kolben.

Für jeden Versuch verwendete ich mindestens zwei Exemplare. Soweit der Einfluss der Nahrung von Interesse schien, teilte ich die Versuchstiere in zwei Gruppen, von denen die einen regelmässig Futter erhielten, die andern nicht.

1. *Regeneration eines einzelnen medianen Kolbens (vgl. Abb. 34).*

In den ersten zwei bis drei Tagen nach der Operation findet man an Stelle des früheren Kolbens einen kleinen Höcker, der vom Rest des Lebergewebes ausgefüllt ist — bei einem „Futtertier“ also olivgrüne Farbe hat — und der allmählich etwas an Grösse zunimmt. Am 4. und 5. Tag ist eine deutliche Streckung des Höckers wahrzunehmen; damit nähert sich das Regenerat der Form des fertigen Kolbens. Jetzt ist auch meistens schon ein Nesselsack vorhanden, der allerdings zunächst noch sehr klein und ganz durchsichtig und deshalb schwer zu erkennen ist. Nach etwa zehn Tagen hat der regenerierende Kolben bereits die halbe Länge des ursprünglichen III- oder IVa-Kolbens erreicht. Zwischen dem 7. und 10. Tag setzt die Pigmentierung des bis dahin nur durch die Leber grün gefärbten Kolbens ein. Zuerst tritt stets der obere gelbe Ring auf in Form einzelner hellgelber Körnchen, die in der Haut über der Grenze Leber-Nesselsack abgelagert werden. Diese ersten gelben Körner sind heller als der goldgelbe Ring fertiger Kolben; dies mag in erster Linie davon herrühren, dass das diffuse Orangepigment, das dem Gelb überlagert ist, noch vollständig fehlt. Die Struktur der gelben Körner ist aber genau die gleiche, wie sie auf Seite 493 ff für einen ausgewachsenen Kolben beschrieben wurde. Als nächstes fällt in der Leber eine Konzentration dunkelgrünen bis schwarzen Materials proximal vom gelben Ring auf — also an der späteren Blaustelle. Gleichzeitig oder wenig später er-

kennt man über dieser dunklen Stelle einzelne blaue Punkte, die je nach Lichteinfall und Kolbenstellung aufleuchten. Der Kolben wächst jetzt nicht mehr so schnell wie in den ersten Tagen. Der obere gelbe und der blaue Ring werden bald deutlicher und intensiver, während der untere gelbe Ring nach 15 Tagen meist erst durch vereinzelte gelbe Punkte angedeutet ist. Als letztes — frühestens 14 Tage nach der Operation — erscheint die Orangekomponente der äussersten Hautschicht.

Bei einem Tier, dem vom Tag der Operation an (ev. schon vorher) kein Futter dargeboten wird, verläuft der Regenerationsvorgang grundsätzlich gleich, bloss wesentlich langsamer und ohne dass die neugebildete Leber die olivgrüne Farbe annehmen würde: sie ist vollkommen farblos und durchsichtig. Der neue Nesselsack wird erst am 6. oder 7. Tag angelegt, die Pigmentierung beginnt am 12.-14. Tag, wiederum mit dem obern gelben Ring. Auch Blauvakuolen werden nach längerer Zeit gebildet; da aber der sonst durch den Leberinhalt gelieferte dunkle Grund fehlt, kommt kaum ein Blaueffekt zustande: nur ganz helle, durchscheinende Blaupunkte sind bei geeigneter Kolbenstellung und Beleuchtung zu erkennen.

2. Nur Kolbenspitzen entfernt

Im Zusammenhang mit der Diskussion über die Herkunft der Nematocysten haben schon frühere Autoren alle Kolbenspitzen eines Aeolidiers entfernt um nachzuprüfen, ob die Nesselsäcke neu gebildet werden, und ob sie Nematocysten enthalten, auch wenn das Tier keine oder künstlich Nahrung erhält (z.B. CUÉNOT 1907). Diese Versuche haben gezeigt, dass die Regeneration des Nesselsacks tatsächlich unabhängig von der Nahrungsaufnahme erfolgt, dass aber nur dann Nesselzellen im Nesselsack zu finden sind, wenn der Schnecke Hydroiden — oder bei grösseren Arten Anemonen — zur Verfügung stehen. Damit war ein weiterer Beweis dafür erbracht, dass die Nematocysten aus der Nahrung stammen.

Diese Ergebnisse fand ich bei meinen Versuchen bestätigt; im übrigen richtete sich in diesem Fall das Interesse nicht in erster Linie auf die Nesselsäcke, sondern auf die Farbringe. Wird nach Entfernung der obern Hälfte des Kolbens das fehlende Stück einfach spitzwärts vom noch verbleibenden Stumpf angesetzt, oder wird der ganze Kolbenrest durch Streckung und entsprechende

Umorganisation des Musters in die Bildung des neuen Kolbens miteinbezogen? Mit andern Worten: ist es die Spitzenregion allein, welche die ganze Regeneration leistet — der Wundverschluss geschieht ja ohnehin dort — oder ist auch eine basale Wachstumszone daran beteiligt? Diese zweite Möglichkeit schien darum nicht ausgeschlossen, weil, wie im 1. Kapitel beschrieben wurde (S. 481), Messungen an medianen Kolben verschieden grosser Trinchiesien eine Streckung des Basalteils wahrscheinlich machen. Es zeigte sich aber bei diesen Versuchen, dass in jedem Fall — ob nur der obere gelbe Ring oder dieser und der blaue zusammen entfernt wurden — der Kolben ausschliesslich distal vom untern gelben Ring ergänzt wird: Zuerst — wie beim oben beschriebenen Fall am 4. oder 5. Tag — entsteht ein kleiner durchsichtiger Nessel sack; sobald Platz vorhanden ist, erscheint ein schmaler oberer gelber Ring und später das Blau. Nie aber ist es so, dass der ursprünglich untere gelbe Ring zum obern würde.

3. Kolben verschiedener Körperbezirke: Vergleiche (Abb. 33).

Der Vorgang der Kolbenbildung erfolgt prinzipiell gleich, ob es sich um die natürliche Anlage im Lauf des Wachstums oder um die Regeneration eines verlorenen oder operativ entfernten Anhangs handelt. Die Reihenfolge im Auftreten von Leber, Nesselsack und Pigmentringen und die histologische Differenzierung ist dieselbe. Unterschiede bestehen aber, wie im 1. Kapitel ausführlich dargelegt wurde, hinsichtlich der Wachstumsgeschwindigkeit und der relativen Grösse der einzelnen Teile. Die Versuche, die zu diesen Schlüssen geführt haben, sollen hier kurz beschrieben werden.

1. Die Grössenzunahme eines jungen Kolbens im Lauf von 3 Wochen wurde mit derjenigen bei regenerierenden medianen Kolben verglichen (Abb. 33). Ein Exemplar war mit in Regeneration begriffenen Kolben gefunden worden; beim zweiten Exemplar wurden am Tag des Versuchsbeginns die Kolben IIIa an der Basis abgeschnitten. Ein drittes, nicht operiertes Tier diente als Vergleich (junge Kolben). Alle drei Tiere erhielten Futter. Nach 20 Tagen hatten die regenerierenden medianen Kolben eine Länge von ca. 400μ erreicht, $\frac{3}{4}$ der normalen Länge, da es Tiere von 4-5 mm waren, und es waren alle drei Pigmentringe vorhanden. Der junge Kolben sah noch gleich aus.

2. Anstatt der langen medianen wurden die kleinen seitlichen und vordersten Kolben entfernt. Als Regenerat entstand ein

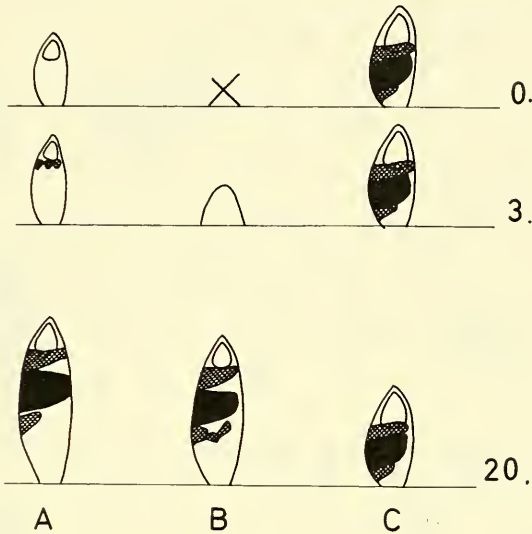


ABB. 33.

Vergleich der Wachstumsgeschwindigkeit von regenerierenden und jungen Kolben bei 3 Exemplaren gleicher Grösse.

- A In Regeneration gefundener Kolben IIIa.
- B Operativ entfernter Kolben IIIa.
- C Natürliche Anlage Ic.

Die Abb. zeigt das Aussehen der Kolben bei Versuchsbeginn, nach 3 und nach 20 Tagen.

Höcker mit einem im Verhältnis zu einem *a*-Kolben-Regenerat sehr grossen Nesselsack. Der Pigmentierungsvorgang war gegenüber den Dorsalkolben sehr stark verlangsamt. Im Lauf einer 14-tägigen Beobachtungszeit traten höchstens einzelne gelbe Punkte auf. Das Regenerat entwickelte sich in dieser Zeit nicht über das Stadium eines Zapfens mit grossem Nesselsack hinaus, womit ja die ursprünglichen Verhältnisse wiederhergestellt waren.

4. Regeneration sämtlicher Kolben (Abb. 34, 35).

Der oben für einen einzelnen Kolben geschilderte Vorgang der Neubildung läuft — abgesehen von zeitlichen Verschiebungen — genau gleich ab, ob einzelne Kolben eines Tiers, ganze Reihen oder alle Kolben überhaupt abgeschnitten werden. In Bezug auf den

	II	III	IV	V	VI	REGENERATE
0.		X				
1.			X			
2.				X		
3.	X					
4.		NS				
5.			NS		X	
6.						
7.	NS	■		NS		
8.						
9.						
10.		■			NS	
11.			■			
12.						
13.						
14.						
15.				■		
16.	■					
17.						
18.					■	

34

ABB. 34 und 35.

Regeneration sämtlicher Kolben.

34 Exemplar mit Futter.

35 „ ohne „

Links in der Abb.: Zeittabelle.

Versuchstage 0—18.

X = Entfernung einer Kolbenreihe.

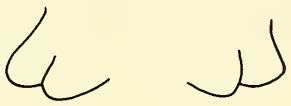


NS = erstes Auftreten des Nesselsacks (meist nur bei *a*-Kolben).

Schwarzes Rechteck = erstes Auftreten von Gelbkörnern.

Punktiertes Rechteck = erstes Auftreten von Blau.

Rechts in der Abb.: Regenerate der Reihe III bzw. eines IIIa-Kolbens.

4, 9, 15 Tage nach Versuchsbeginn.

	II	III	IV	V	VI	REGENERATE
0.		X				
1.			X			
2.				X		
3.	X					
4.						
5.		NS			X	
6.						
7.						
8.			NS			
9.						
10.						
11.						
12.						
13.		■				
14.						
15.	NS		■	NS		
16.						
17.		■				
18.						

Regenerationsprozess des Einzelkolbens geben also jene Versuche, bei denen ein Tier vollständig „entkolbt“ wurde, keine neuen Tatsachen. Dagegen geben sie Aufschluss über die Frage nach der Bedeutung der Rückenanhänge für das Tier: Eine *Trinchesia*, die innerhalb von zwei Tagen, ja selbst an einem einzigen Tag innerhalb einer Viertelstunde ihre gesamten Rückenanhänge eingebüsst hat, überlebt diesen Eingriff ohne weiteres, sofern sie in frischem Meerwasser gehalten wird und die Temperatur nicht

allzu hoch ist. Bei Exemplaren, die regelmässig Futter erhalten, entstehen schon am ersten und zweiten Tag nach der Operation kleine Höcker und am 4. oder 5. Tag die ersten Nesselsäcke. Die Leber ist von Anfang an olivgrün. Reihenfolge und relative Grösse der Anlagen sind, sofern alle Kolben auf einmal entfernt wurden, dieselben wie beim Jungtier. Wurde die Operation auf mehrere Tage verteilt, so sind es die zuerst abgeschnittenen Kolben, die als erste regenerieren (Abb. 34).

Ein Tier, das während der ganzen Versuchsdauer immer frisches Futter zur Verfügung hat, bildet im Lauf von drei Wochen Rückenanhänge, die etwa drei Viertel der normalen Länge haben, und von denen zumindest die mittleren annähernd die typische Färbung aufweisen. Allerdings ist auch hier der untere gelbe Ring erst angedeutet, und das orange Pigment meist nur spärlich vorhanden. Werden während der Beobachtungsperiode einzelne der Regenerate zur Kontrolle unter dem Mikroskop erneut entfernt, so erzeugt die Schnecke an der betreffenden Stelle wiederum einen neuen Kolben.

Erstaunlicherweise sind auch jene Exemplare, die spätestens vom Tag der Operation an kein Futter mehr erhalten, dazu befähigt, in beschränktem Masse Kolben neu zu bilden; Leber und Nesselsack dieser Bildungen, welche nie mehr als die halbe Kolben-Normallänge erreichen, sind jedoch vollständig durchsichtig. Es kommt so eine fast gänzlich weisse Variante von *Trinchesia coerulea* zustande. Auch die schmalen hellgelben Pigmentringe, die nach etwa zehn Tagen über dem Nesselsack erscheinen, und vereinzelt blaue Punkte sind sehr unauffällig, weil eben der dunkle Hintergrund und Kontrast der Leber fehlt (Abb. 35).

Die grosse Regenerationsfähigkeit der Aeolidier wird in der Literatur vielfach erwähnt. Versuche an *Amphorina* (= *Trinchesia*, species?) wurden von KOMORI (1930) durchgeführt. Dass die zeitlichen Angaben von den unsern abweichen, ist nicht weiter verwunderlich, da die Regenerationsgeschwindigkeit von den Versuchsbedingungen abhängt (z.B. Auftreten des Nesselsacks erst nach 10 Tagen, dafür nach 15 Tagen schon wieder normaler Kolben). Tiere, die kein Futter erhielten, gingen stets nach 5 Tagen ein, unabhängig davon, ob bloss die Kolbenspitzen oder die ganzen Anhänge entfernt wurden. Die Behauptung KOMORIS, dass, wenn alle mittleren Cerata abgetrennt werden, die seitlichen zu langen

Kolben auswachsen, konnte bei *Trinchesia coerulea* nicht bestätigt werden.

b) Fütterungsversuche

Frisch gefangene Exemplare aus den Algen der Felsenküste haben meistens eine satt olivgrüne Leber, die im Bereich des blauen Ringes durch dunkelgrüne Vakuolen fast schwarz ge-

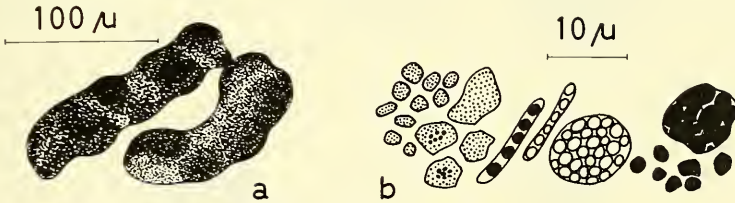


ABB. 36.

Kot von *Trinchesia coerulea*.

- a) Gesamtansicht (Ähnlichkeit mit schwarzen Schollen der Leber!).
 b) Einzelne Elemente des Kotes, verschiedene Brauntöne oder transparent — nicht dunkelgrün wie die Vakuolen an der Blaustelle!

färbt erscheint (Tafel). Bei regelmässiger Fütterung — alle paar Tage frische Hydroiden — behält die Leber ihre olivgrüne Farbe. Die Sertularien, die als Hauptnahrung der *Trinchesien* gelten müssen, haben, von blossem Auge betrachtet, eine hellgelbe Farbe, die zum Teil vom Periderm herrührt. Die Schnecken setzen sich auf den Zweigen fest, saugen sie aus und lassen das leere Gehäuse zurück. Der Inhalt der Futterhydroiden, der die Nahrung der Schnecke darstellt, besteht vorwiegend aus hellgrünen Körpern, ausserdem farblosen Vakuolen und braunen Klumpen. Bei täglicher Kontrolle der Schnecke stellt man etwa jeden zweiten bis dritten Tag Kotabgabe fest. Der Kot besteht aus lose zusammenhängenden schwarzbraunen Klumpen, die oft längere Zeit zwischen den Kolben hängen bleiben. Die Klumpen (Abb. 36) sind aus grünbraunen, gelbbraunen und dunkelbraunen teils strukturierten Körnern und Vakuolen zusammengesetzt und vermischt mit Zellfragmenten und denselben durchsichtigen Stäbchen, die in der abgestossenen Haut vorkommen. In einem Fall wurden im Kot ausgestossene Radulazähne gefunden. Die Ähnlichkeit der Kotballen mit den schwarzen Schollen in der Leber (Blaustelle) ist also

nur eine oberflächliche; die schwarze Farbe wird nicht durch dieselben Elemente hervorgerufen.

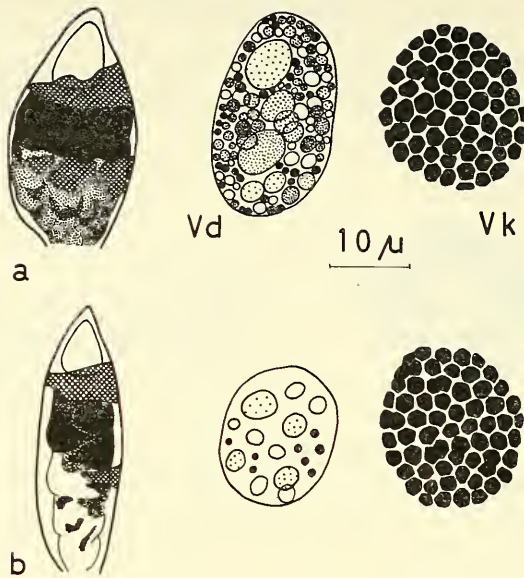


Abb. 37.

Ganze Kolben und einzelne Leberzellen.

- a) Unmittelbar nach der Nahrungsaufnahme.
b) Nach 14-tägiger Fastenzeit.

Die Verdauungszellen (Mitte) sind unmittelbar nach der Nahrungsaufnahme vollgestopft mit verschiedenartigen Einschlüssen, der Kolben erscheint dadurch aufgeschwollen und intensiv grün. Nach 14 Tagen ohne Futter ist der Kolben transparent, die Verdauungszellen enthalten nur noch wenige blasse Einschlüsse.

Die Vakuolenzellen (ganz rechts) bleiben unverändert — damit auch die schwarze Färbung des Kolbens.

Wie die meisten Aeolidier kann *Trinchesia* längere Zeit — d.h. mehrere Wochen, sogar Monate — ohne Futter im Aquarium gehalten werden. Zu Beginn der Fastenperiode geben die Schnecken noch Kot ab. Die Leber wird nun immer bleicher, bis sie schliesslich mit Ausnahme der dunklen Stelle unter dem blauen Ring ganz durchsichtig ist (Tafel). Die dunklen Vakuolen in den Zellen dieses Bezirks verschwanden bei Exemplaren, die fünf Wochen lang ohne Futter blieben. bis zuletzt nicht. An der Färbung der Haut ändert sich während einer fünfwöchigen Fastenperiode nicht das geringste (Abb. 37).

Da selbst so „ausgehungerte“ durchsichtige Exemplare in ihren Kolben immer noch Reserven zurückbehalten, wurde die Abhängigkeit der einzelnen Farbkomponenten von der Futteraufnahme durch Regenerationsversuche — mit und ohne Futter — geprüft.

In den Regeneraten jener Tiere, die ohne Futter alle Kolben neubilden mussten (Abb. 38a), entsteht ein Leberepithel, dessen Zellen gar nie mit zu verdauender Nahrung in Berührung gekommen sind. Bringt man ein solches Tier nach zwei- bis dreiwöchiger Versuchszeit erstmals auf Futterhydroiden, so lässt sich demnach mit Sicherheit der Anfang der Verdauungstätigkeit der Leberzellen feststellen. Man kann geradezu von einer Viertelstunde zur nächsten verfolgen, wie die grünliche Nahrungsflüssigkeit zuerst in den Magen, dann durch Muskelkontraktionen in die Leber gelangt und diese olivgrün färbt (Abb. 38b). Dasselbe geschieht, wenn man ein Versuchstier schon wenige Tage nach der Operation auf Futter setzt. Dann sind es die bis dahin durchsichtigen Höcker, die grün werden. Der Regenerationsvorgang wird dadurch merklich beschleunigt. Nach zwei Tagen sind beinahe in allen Kolben Nesselsäcke vorhanden.

Setzt man das Tier, das während ein bis zwei Tagen Futter bekommen hat, erneut einer Fastenperiode aus, so dauert es vom Zeitpunkt der letzten Mahlzeit an ungefähr sechs Tage, bis jede Spur von grün aus den Kolben verschwunden ist. Kotabgabe — und entsprechend braune Klumpen und Körner in der Leber — wurden zwei Tage nach der ersten Nahrungsaufnahme beobachtet. Bis die ersten dunkelgrünen Vakuolen auftreten, dauert es viel länger, nämlich etwa vierzehn Tage, vorausgesetzt dass das Tier während dieser Zeit immer Futter erhält (Abb. 38c). Die neugebildeten Vakuolen sind deutlich an der Blaustelle gehäuft. Wenn der dunkle Grund vorhanden ist, werden einzelne blaue Punkte sichtbar. Die Blauvakuolen können schon vorher angelegt worden sein, fallen aber über der transparenten oder hellgrünen Leber nicht auf.

Dass die grüne und auch die „schwarze“ Farbe der Leber in ihrem Auftreten an das Vorhandensein von Nahrung gebunden sind, war zu erwarten. Hingegen konnte nicht vorausgesehen werden, wie es mit den Pigmenten der Haut steht. Einige gelbe Körner und Blauvakuolen werden von der Schnecke offenbar aus

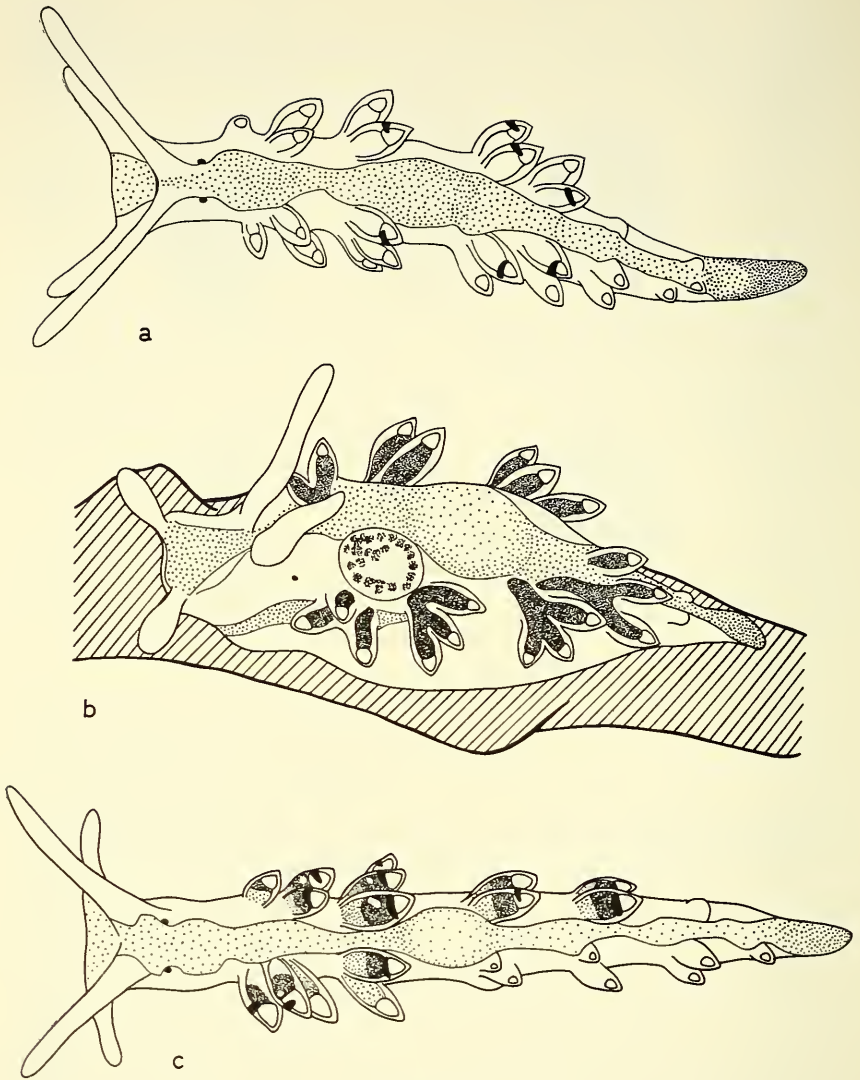


Abb. 38.

Regenerations- und Fütterungsversuch.

- a) Exemplar, das in drei Wochen alle Kolben ohne Futter neu gebildet hat.
 b) Dasselbe Tier zum ersten Mal auf Futter. Leber nach 3 Stunden Fressen intensiv olivgrün. Im Magen kreisen dunkelgrüne Nahrungsteilchen.
 c) Nach weiteren 14 Tagen mit Futter: gelbe Ringe, Leber an Blaustelle dunkel, vereinzelte Blaupunkte.

Die Kolben IV *a, b* und V *a, b* links waren zur Kontrolle entfernt worden; hier entstanden sekundäre Regenerate.

im Körper gespeicherten Reserven neu gebildet; das Orangepigment hingegen fehlt jenen Exemplaren, bei denen alle Kolben entfernt worden sind, auch nach drei Wochen noch gänzlich.¹ Die Löslichkeitseigenschaften des Orangepigmentes legen die Vermutung nahe, dass es sich um ein Carotinoid handelt, einen Farbstoff also, der letztlich immer von Pflanzen stammt und von allen Tieren aus der Nahrung bezogen wird. Der Versuch mit *Trinchesia* gelingt nur dann eindeutig, wenn restlos alle Kolben in kurzer Zeit (innert einem bis zwei Tagen) beseitigt werden. Lässt man z.B. die vordere Kolbengruppe stehen, so findet offenbar eine Verlagerung der Orangesubstanz von den übriggebliebenen in die neu gebildeten Kolben statt, und die Regenerate weisen einen schwachen Orange-Farbtön auf.

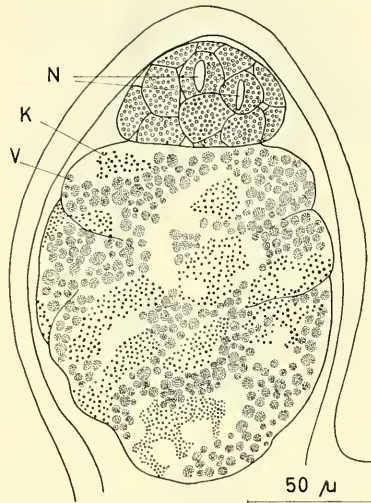


ABB. 39.

Kolben des in 38b abgebildeten Tiers.

Frischpräparat, vgl. Abb. 44.

K Sehr kleine dunkle Körnchen in den Vakuolenzellen.

V Verdauungszellen mit zahlreichen aus der Nahrung aufgenommenen grünen Kugeln.

N 2 Nematocysten im Nesselsack.

3. HISTOLOGIE

a) Zu den Regenerationsversuchen

Da die Differenzierung der Kolbengewebe abgesehen von den ersten Phasen beim natürlich angelegten und beim regenerierenden Kolben grundsätzlich gleich verläuft, wird hier die Histologie beider Vorgänge gemeinsam behandelt.

Die Entwicklung der Rückenanhänge wurde bereits 1893 bzw. 1902 von DAVENPORT und KREMBZOV beschrieben. Die Bildung eines neuen Kolbens beginnt nach KREMBZOV stets damit, dass sich

¹ Bei den Tieren der Vergleichsserie, die Futter erhalten, treten in der gleichen Zeit geringe Mengen Orangepigment auf.

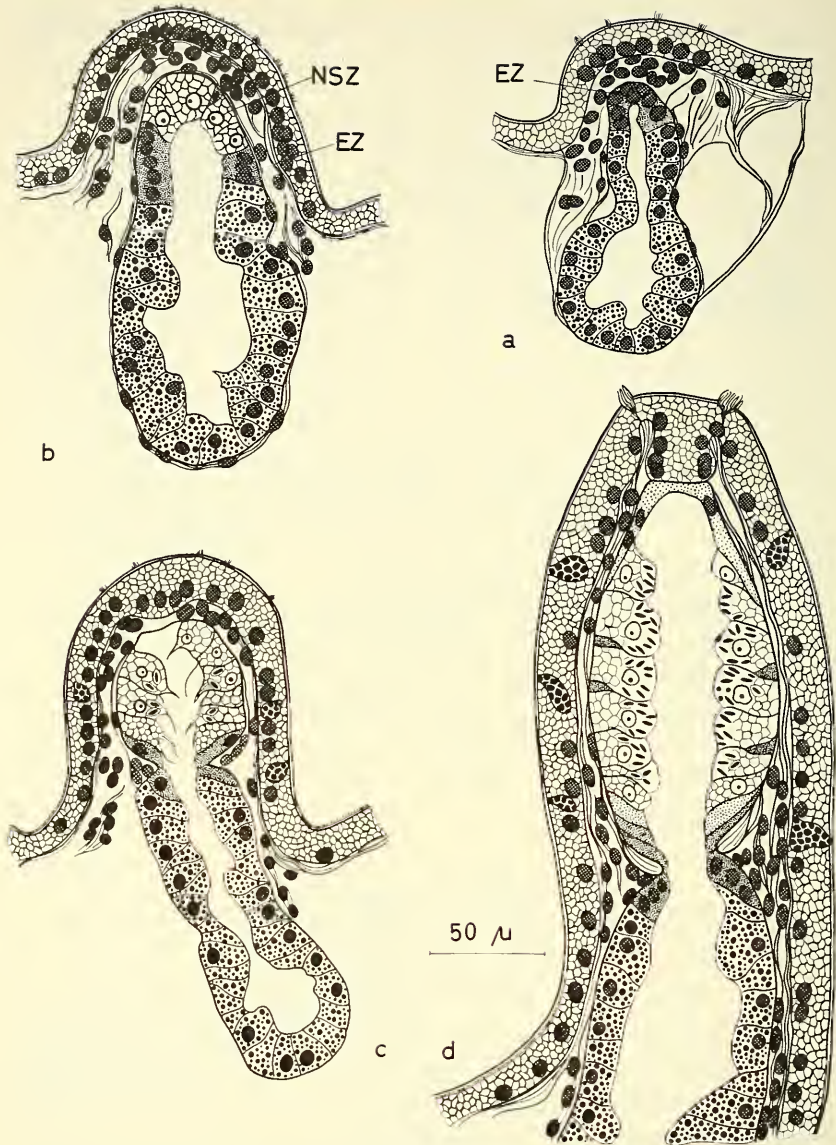


Abb. 40.

Entwicklung eines Kolbens.

- a) Ectoderm-Vorwölbung. Embryonale Zellen im Leberepithel, Anhäufung von Mesenchymzellen.
- b) Differenzierung der bei a) embryonalen Zellen zu vakuolisierten Nesselsackzellen. Späterer Nesselsack durch embryonale Zellen von Leber getrennt.
- c) Junger Nesselsack bereits in Funktion. Kurzes Stück differenziertes Lebergewebe im Kolben. Drüsen und Wimpern in der Epidermis. Epidermis an der Spitze verdickt, aber noch nicht im Kontakt mit dem NS.
- d) Fertig differenzierter Lateral-Kolben. Proportionen Leber-Nesselsack!

das Ectoderm des Rückens an der betreffenden Stelle — sei es im Winkel zwischen einem schon bestehenden Anhang und der Körperwand oder als Anfang einer neuen Kolben-Querreihe caudal von den vorhandenen — vorwölbt; also nicht, wie DAVENPORT behauptet hatte, mit einer Mesenchym-Anhäufung. KREMBZOV fand im Epithel der Lebergänge Zonen mit embryonalen Zellen zwischen den fertig differenzierten Drüsenzellen. Eine solche Stelle wird samt den zunächst anschliessenden Drüsenzellen in die Haut-Ausbuchtung vorgestülpt. Zwischen Ectoderm und Entoderm wandern einige Mesodermzellen ein, die sich an Ort und Stelle vermehren und zu Bindegewebe- und Muskelzellen differenzieren. Die apikal gelegenen embryonalen Zellen des Entoderms wandeln sich allmählich in Nesselsackzellen um und werden von der Leber bis auf den engen Verbindungskanal abgeschnürt; die Oeffnung nach aussen tritt — nach diesen beiden Autoren — erst später auf.

Einige Angaben über die histologische Differenzierung bei regenerierenden Kolben finden sich bei KOMORI (1930): Ectoderm und Leberepithel bilden gesondert je einen Wundverschluss. Im distalen Teil des Leberdiverticulums finden Zellteilungen statt; nach ungefähr 7 Tagen setzt die Differenzierung der neu entstandenen Zellen zu *Nematophagen* ein, nach 10 Tagen ist der regenerierte Nesselsack funktionstüchtig, nach 15 Tagen haben die Cerata ihre normale Grösse wieder erreicht. Zwischen Ectoderm und Entoderm befinden sich zu Beginn des Regenerationsprozesses viele vergrösserte Mesenchymzellen; aus diesen entsteht gleichzeitig mit der Nesselsack-Differenzierung wieder normales Bindegewebe.

Unsere Beobachtungen stimmen im wesentlichen mit denjenigen KREMBZOVs und KOMORIs überein, abgesehen davon, dass der Regenerationsprozess bei *Trinchesia coerulea* zeitlich etwas anders verlief: Schon nach 7 Tagen waren die Nesselsäcke soweit regeneriert, dass sie Nematocysten in ihren Zellen aufnehmen konnten; bis ein Kolben zu normaler Länge nachgewachsen war, dauerte es hingegen mehr als drei Wochen.

In Abbildung 40 sind einzelne Stadien der Kolbenentwicklung dargestellt. Die Beschreibungen aus der Literatur sind durch folgende Angaben zu ergänzen: Beim Nesselsack können einzelne Stufen der Zell-Differenzierung verfolgt werden (vgl. S. 514), bei der Leber dagegen ist der Uebergang von den embryonalen Zellen

des Verbindungskanals zu den fertig differenzierten Zellen sehr abrupt: das Leberepithel des jungen Kolbens hat von Anfang an die Struktur des fertigen Drüsengewebes. Es wird ja — nach den Angaben KREMBZOV'S — ein Stück des fertig differenzierten Leberschlauchs in den jungen Zapfen ausgestülpt. Einen Unterschied gegenüber ausgewachsenen Kolben erkennt man nur darin, dass das Leberepithel anfangs noch gestreckt ist, ferner darin, dass zwischen den fertig differenzierten Zellen häufiger als in einem ausgewachsenen Kolben schmale embryonale Zellen liegen. An den Körnerzellen junger und vor allem regenerierender Kolben fällt auf, dass die Körner oft sehr klein sind.

Die schon äusserlich beobachteten Unterschiede in den Proportionen von Leber und Nesselsack bei medianen und seitlichen Kolben sind auch auf dem histologischen Schnitt deutlich. Die kurzen lateralen Zapfen bestehen zur Hauptsache aus einem voll entwickelten Nesselsack. Dieser zählt auf der ganzen Höhe ca. 6 Zellen, im Gegensatz zu 12-14 bei einem medianen Kolben.

Die besondere Struktur an der Spitze des Nesselsacks — nicht eine permanente Oeffnung, wie von früheren Autoren behauptet wurde — tritt verhältnismässig spät auf. Tatsächlich ist an den lebenden Tieren viel seltener eine Entleerung seitlicher Kolben zu beobachten als der medianen langen Anhänge.

Die Differenzierung der Epidermis — Ausbildung der Drüsenzellen und Wimpern — geht parallel der Entwicklung der übrigen Gewebe. Leider sind die pigmentführenden Zellen gerade in diesen Anfangsstadien sehr selten und die histologische Konservierung der Pigmentkörner ungenügend, sodass die Entstehung der Interferenzkörner und Blauvakuolen nicht verfolgt werden konnte.

b) Histologie zu den Fütterungsversuchen.

Nachdem die Auswirkungen der Futterraufnahme und Verdauung auf das Aussehen der Leber der lebenden Schnecke beschrieben worden sind, soll nun die Histologie des fixierten Gewebes ausführlicher als im 1. Teil dargestellt und im Zusammenhang mit der Verdauungsfunktion betrachtet werden. Leider konnten wegen Schwierigkeiten der Materialbeschaffung (Schnecken und Futter!) die Versuche nicht so weit ausgebaut werden, als es wünschenswert gewesen wäre.

Literatur.

GRAHAM (1938) hat mit der Vorstellung der ältern Autoren¹, die in ihren Untersuchungen über die Molluskenleber drei, vier, ja fünf morphologisch und funktionell getrennte Zellsorten unterschieden haben, gründlich aufgeräumt. Er sagt, dass, abgesehen von gewissen Drüsenzellen, die in ihrer Funktion oft nicht eng mit dem Stoffwechsel verknüpft sind, überhaupt nur eine Art von Zellen vorkommt. Diese *Digestive Cells* sind es, die nacheinander alle vom Leberepithel bekannten Funktionen ausüben: Produktion und Sekretion von Fermenten, Absorption flüssiger und Phago-cytose fester Nahrungsbestandteile, intrazelluläre Verdauung, sowie schliesslich die Ausscheidung unverdaulicher Reste in Form von Vakuolen oder Körnern. Wenn auf einem Schnitt Zellen von verschiedenartigem Aussehen vorkommen, so bedeutet das also nicht, dass mehrere histologisch getrennte Typen von Zellen vorliegen, sondern verschiedene Funktionszustände ein und derselben Zellart. Die Reduktion der Zahl der Zellsorten im Leberepithel bringt nach GRAHAM die Verhältnisse bei Aeolidiern in weitgehende Uebereinstimmung mit dem, was von andern Mollusken bekannt ist.² Diesen Angaben stehen andere, zum Teil neuere Untersuchungen gegenüber.³ Nach den Beobachtungen dieser Autoren werden „Exkret“-Vakuolen in besondern Zellen gebildet, die sich von den Verdauungszellen sowohl durch ihre Form und Grösse (pyramidenförmig statt keulenförmig, z.B. 40 μ statt 75 μ) als auch durch ihren Funktionsrhythmus unterscheiden. Ob die Bezeichnung „Exkretionszellen“ zutreffend ist, hängt von der Definition des Begriffes ab. FORREST (1953) möchte den Ausdruck *Exkretion* für die Ausscheidung stickstoffhaltiger, dem Blut entnommener Substanzen durch ein Exkretionsorgan reserviert haben und schlägt für die Tätigkeit der Leber den Begriff *Egestion* vor.

Bei manchen Opisthobranchiern kommen aber zwei Prozesse vor, die beide die Abgabe von Stoffwechselendprodukten in irgendeiner Form zum Ziel haben, und die wohl auch begrifflich von-

¹ BARFURTH (1883/85), FRENZEL (1885), CUÉNOT (1892/1907), HECHT (1896), ENRIQUES (1902).

² DAKIN (Buccinum, 1912), CROFTS (Haliotis, 1929), GRAHAM (Patella, 1932), HOWELLS (Cymbulia, 1936), FRETTER (Chiton, 1937). Publikationsorte siehe GRAHAM.

³ ROUSSEAU (1936), HOWELLS (1936), MILLOTT (1937), FRETTER (1939, 1941), HOWELLS (1942), EVANS (1953), FORREST (1953).

einander zu trennen sind. Bei den von FRETTER (1939) untersuchten Tectibranchiern (*Haminaea*, *Scaphander*, *Philina*, *Actaeon*) zum Beispiel finden sich erstens in den Verdauungszellen Granula, die Abfälle des Verdauungsvorgangs darstellen und ins Darmlumen ausgestossen werden. Daneben gibt es eine oder sogar zwei Sorten besonderer *Exkretionszellen*, die nicht nur den benachbarten Verdauungszellen, sondern auch dem Blut Abbauprodukte entziehen, die daraus Vakuolen bilden und diese gleichfalls ins Darmlumen abgeben. Injektionsversuche, die ROUSSEAU (1936) an *Aeolidina glauca* durchführte, deuten darauf hin, dass seine *cellules vacuolaires* ebenfalls aus der Körperflüssigkeit Exkretstoffe aufnehmen. Mittels histochemischer Methoden hat er nachgewiesen, dass die Einschlüsse der Vakuolen hauptsächlich aus Lipoidsubstanzen bestehen. Die Bildung der Einschlüsse ist unabhängig vom übrigen Verdauungszyklus, und die Ausscheidung hört auch im Hungerzustand nicht auf. ROUSSEAU führt dies darauf zurück, dass diese Stoffe dem endogenen Stoffwechsel angehören. Von Abfallprodukten, die in den Verdauungszellen auftreten würden, ist hingegen bei ROUSSEAU nicht die Rede. GRAHAM andererseits, der die Arbeit ROUSSEAUS nicht kannte, bezeichnet die Körner in den Verdauungszellen als *faecal in nature* und bemerkt dazu, dass sie vielleicht *a certain amount of true excretory matter* enthalten. Er nennt aber keine den *cellules vacuolaires* entsprechenden Zellen, obwohl die von GRAHAM untersuchte *Aeolidina alderi* zur selben Gattung gehört wie ROUSSEAUS Objekt, *Aeolidiella* (oder *Aeolidina*) *glauca*.

Die Diskussion um die Ausscheidungsfunktion der Leber ist darum von besonderer Bedeutung, weil es gerade diese Exkretionsvakuolen oder Körner sind, welche die Leber vieler Aeolidierkolben leuchtend rot, gelb oder rotbraun färben, weil sie es auch sind, die bei *Trinchesia coerulea* den dunklen Grund für den Blaueffekt liefern.

Eigene Untersuchungen

Im Laufe meiner bisherigen Darstellung habe ich zwei Zelltypen unterschieden, Verdauungs- und Vakuolenzellen. Die beiden Zellsorten sollen zunächst getrennt besprochen werden. Am Schluss wird die Frage zu prüfen sein, ob *Verdauungszellen* und *Vakuolenzellen* in Wirklichkeit zwei Phasen ein und derselben Zelle darstellen (GRAHAM), oder ob es sich tatsächlich um zwei histologisch wie funktionell verschiedene Zellarten handelt (ROUSSEAU).

1. Verdauungszellen.

Die Verdauungszellen eines Tieres, das weder lange Zeit gefastet, noch unmittelbar vor der Fixierung gefressen hat, weisen im distalen Teil kleine Granula auf, die bei Prenant-Färbung grauschwarz erscheinen. Das umgebende Plasma hat eine grünliche Farbe, ähnlich der Flüssigkeit, die sich in den Lebergängen vor allem des Körpers und im Magen befindet. In Übereinstimmung mit GRAHAM und ROUSSEAU werden die kleinen Granula als Fermentkörner gedeutet. Die Fermente gelangen ins Lumen der Leber und durch die Kanäle in den Magen, indem der distale Zellteil abgeschnürt und der Inhalt der Granula wahrscheinlich verflüssigt wird (Abb. 41). Der Kern der Verdauungszellen liegt in

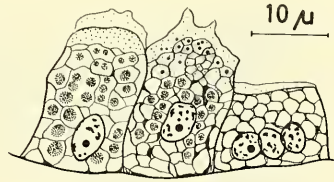


ABB. 41.

Ferment-Sekretion durch Verdauungszellen. Helly/Prenant.

In der mittleren Zelle im distalen Teil Fermentgranula, auf beiden Zellen links Belag von Flüssigkeit: Fermentabsonderung im Gange. Rechts Zellen, deren distaler Teil bereits abgestossen ist.

diesem Stadium häufig im Keulenteil der Zelle, wird aber bei der Abschnürung der Sekretionsprodukte nicht auch abgestossen. Zwei Drittel jeder Verdauungszelle — proximal von den Fermentkörnern — sind ausgefüllt von den schon erwähnten Kugeln verschiedener Grösse. Jede dieser Kugeln ist in einer Vakuole eingeschlossen, was allerdings nicht überall gleich deutlich ist.

Ausser diesen mit Hämalaun/Benzopurpurin rosa bis violett gefärbten Einschlüssen der Nahrungsvakuolen enthalten die Verdauungszellen bei einem „Futttertier“ oft auch von Hämalaun nicht angefärbte braune oder gelbbraune Körnchen von runder oder ovaler Form, die zu grossen Kugeln zusammengeballt oder einzeln vorhanden sein können (Abb. 42a). Körner und Klumpen dieser Art sind frei im Enddarm und im Kot zu finden. Es sind die von Graham beschriebenen *waste products*, die allerdings nie in so grosser Menge auftreten, dass sie, wie er sagt, die ganzen Zellen ausfüllen und andere histologische Einzelheiten verdecken würden. Dass der Hauptanteil des Kotes tatsächlich aus den Verdauungszellen stammt, und nicht etwa aus den Vakuolenzellen, beweisen Schnitte, die nach Carnoy-Fixierung mit Azan gefärbt wurden:

Die Körner der Vakuolenzellen haben ihre übliche gelbbraune Farbe, während sowohl die Körnchen und Klumpen der Verdauungszellen als auch jene im Enddarm in gleicher Weise stark rot gefärbt sind.

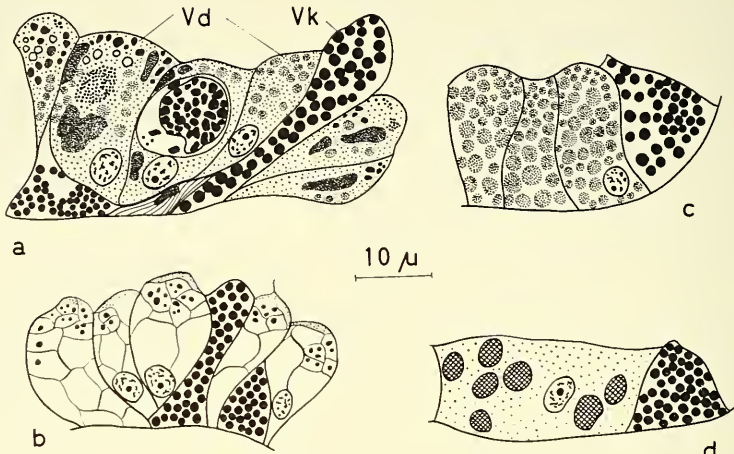


ABB. 42.

Verdauungszellen in 4 verschiedenen Phasen.

- Exemplar, das regelmässig Futter erhält: In den Verdauungszellen gleichzeitig aufgenommene Nahrungsteilchen und Abfallkörner, einzeln oder in Klumpen. Bouin/Hämalaun.
- Leberepithel desselben Tiers nach 5 Tagen Fasten: Die Verdauungszellen enthalten nur noch Abfallkörner. Bouin/Hämalaun.
- Anderes Exemplar in „vollgefressenem“ Zustand, d. h. unmittelbar nach Nahrungsaufnahme fixiert: die Verdauungszellen sind dicht gefüllt mit stark rosa gefärbten Nahrungskugeln. Bouin/PAS.
- Leberepithel nach 1-monatiger Fastenperiode: Verdauungszellen sehr niedrig, Plasma hell und ohne sichtbare Struktur, viele Kerne dunkelviolett gefärbt. Bouin/PAS.

Die Vakuolenzellen sehen in allen 4 Stadien gleich aus.

Da ein Tier, dem dauernd Futter zur Verfügung steht, mit der Nahrungsaufnahme nicht wartet, bis eine Mahlzeit verdaut und der Kot ausgestossen ist, erklärt es sich, dass in den Verdauungszellen gleichzeitig frisch absorbierte Nahrung und Abfallkörner vorkommen (Abb. 42a). Um möglichst vergleichbare Daten zu erhalten, fixierte ich jeweils nur einzelne Kolben der Versuchstiere, und zwar in Abständen von 5 Tagen von Exemplaren, die dauernd Futter erhielten, und von andern, die keines bekamen. Fünf Tage

nach der ersten Kontrolle sind die Kolben des „Futtertiers“ im Prinzip unverändert; diejenigen des „Hungertiers“ dagegen weisen nur noch wenige blass gefärbte Nahrungskugeln auf in den Verdauungszellen. Ein solches Tier ist ja auch äusserlich nicht mehr grün, sondern blass; die frischen Zellen enthalten wenige schwach grünliche oder farblose Vakuolen. Nach zehn Tagen schliesslich besteht das Plasma der Verdauungszellen beim Hungertier nur noch aus einem Netz von Vakuolen ohne Einschlüsse. Abfallkörner können allerdings nach fünf und auch noch nach zehn Tagen vorhanden sein (Abb. 42b).

In Abbildungen 42c und 42d sind zwei extreme Zustände des Leberepithels dargestellt: bei 42c sind die Zellen so sehr mit eben aufgenommenen Nahrungsteilchen vollgestopft, dass sie anstatt der typischen Keulenform fast zylindrisch geworden sind. Diese Nahrungsteilchen sind es, die dem lebenden Tier in „vollgefressenem“ Zustand die intensiv grüne Farbe verleihen. 42d ist ein Stück des Leberepithels eines Tiers, das während eines Monats nichts gefressen hat: die Zellen sind sehr niedrig, im Plasma ist keine Struktur mehr zu erkennen, viele Kerne sind dunkelviolettfärbt. Die Vakuolenzellen dagegen sind unverändert.

Die verschiedenen Aspekte, welche die Verdauungszellen bei verschieden behandelten Tieren bieten, stellen klar einzelne Phasen eines Funktionszyklus dar. Unter Berücksichtigung der am lebenden Tier gemachten Beobachtungen lässt sich daraus in groben Zügen der Ablauf des Verdauungsvorgangs ableiten. Nirgends in diesem Zyklus kommen aber die Vakuolenzellen vor.

2. *Vakuolenzellen.*

Es wurde schon gesagt, dass nach einer einmonatigen Hungerperiode die schwarze Färbung der Leber unter dem blauen Ring nicht verschwindet, auch wenn im übrigen die Leber vollkommen durchsichtig ist. Wie die Schnitte zeigen, durchlaufen auch die Vakuolenzellen verschiedene Phasen; diese sind jedoch nicht von der Nahrungsaufnahme abhängig, jedenfalls nicht direkt. Deshalb ist es viel schwieriger, ja mit unsern Methoden überhaupt unmöglich, einen Anfangspunkt des Zyklus und von diesem aus die Reihenfolge der einzelnen Stadien zu bestimmen. Die Beschreibung, die im ersten Teil von den Vakuolenzellen gegeben wurde, ist durch folgende Angaben zu ergänzen (Abb. 43):

Nicht alle Zellen reichen mit ihrer Spitze bis ins Lumen der Leber; ja es ist gerade eines ihrer Kennzeichen, dass sie als flache Dreiecke (im Schnitt) der äusseren Wand anliegen, ausserhalb der

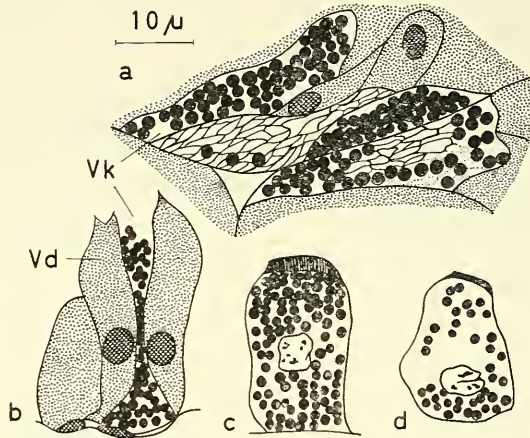


ABB. 43.

Vakuolenzellen (oder Körnerzellen) in verschiedenen Aspekten. Bouin/PAS.
a) Entlang den Leberfalten liegende flachgedrückte Zellen. Stellenweise wird ein grobes Plasmanetz sichtbar.
b) Ausscheidung der Körner ins Darmlumen.
c), d) Zellen mit hellem Kern von gelappter Form und Schleimschicht (?) auf der gegen das Lumen gerichteten Grenzfläche.

keulen- oder zylinderförmigen Zellen. Bei manchen Exemplaren finden sich ausserdem entlang den Falten des Leberepithels Vakuolenzellen, die so langgestreckt sind, dass nur gerade eine oder zwei Reihen von Vakuolen übereinander Platz haben; meist befindet sich dann an der Falten Spitze zwischen den Verdauungszellen eine keulenförmige mit Vakuolen dicht gefüllte Zelle (vgl. Abb. 29, S. 522).

Jene Vakuolenzellen, die mit der Innenfläche ans Lumen grenzen, tragen oft eine ca. $1,5\mu$ breite Schicht von Schleim (?), die sich mit Hämalaun/Benzopurpurin und PAS rosa färbt. Zellen dieser Art weisen meist im Zentrum leere Stellen auf, wo das Plasma-Netz und der gelappte Kern sichtbar werden (Abb. 43c, d).

Von prall mit gelbbraunen Körnern gefüllten bis zu beinahe entleerten Zellen gibt es alle Uebergänge. Flachgedrückte Zellen die sich an der Umbiegungsstelle zu einer Falte, entlang den Falten

und manchmal auch sehr schmal zwischen den Verdauungszellen finden, zeigen mit ihrem stark färbbaren, grob vakuolisierten Plasma und namentlich dem dunklen, strukturlosen Kern Anzeichen von Degeneration (Abb. 29). Ob sie als Ueberreste entleerter Vakuolenzellen anzusehen sind, kann nicht mit Sicherheit entschieden werden.

Die Grösse der Körner schwankt, wie schon gesagt wurde, zwischen 1 und 2μ . Daneben gibt es Zellen, die hinsichtlich Form, Plasmastruktur und Kern gleich gebaut sind wie die typischen Vakuolenzellen, die aber viel kleinere Körnchen von weniger als 1μ Durchmesser enthalten. Von beiden Zelltypen findet man Stadien, in denen die gegen das Lumen gerichtete Zellgrenze nicht vorhanden ist, von denen deshalb anzunehmen ist, dass sie eine Phase der Ausstossung von Körnern darstellen (Abb. 43b). Nie aber trifft man, wie dies bei den Abfallkörnern der Verdauungszellen der Fall ist, Haufen von solchen gelbbraunen Körnern im Kot. Es ist denkbar, dass immer nur aus einzelnen Zellen Körner frei werden und diese relativ wenigen gleichmässig geformten Körner in der Masse unregelmässiger Kotbestandteile nicht mehr auffallen.

Regenerations-Exemplare

Das Leberepithel im Kolben eines Tiers, das ohne Futter seine sämtlichen Rückenanhänge bis zu einem gewissen Grad neugebildet hat, stellt sozusagen den Anfangspunkt des Funktionszyklus sowohl der Verdauungs- wie der Vakuolenzellen dar. Schon in diesem freilich sehr „leer“ anmutenden Epithel sind zwei Sorten von Zellen zu unterscheiden (Abb. 44a, b): Die späteren *Verdauungszellen* besitzen ein vakuolisiertes Plasma ohne jegliche Einschlüsse; sie gleichen den Verdauungszellen eines Exemplars, das während mehrerer Wochen gefastet hat. Die *Vakuolenzellen* sind viel seltener, das Plasma bildet ebenfalls ein lockeres Netz von Vakuolen, in dessen Fächern sich aber kleine gelbe Körnchen ($DM < 1\mu$) befinden. Auch wenn bloss einzelne Kolben regeneriert werden und das Tier Futter erhält, sind die Einschlüsse der ersten Vakuolen immer sehr klein.

Lässt man ein Tier, das ohne Futter alle Kolben neugebildet hat, vor der Fixierung noch ausgiebig fressen, so sind die Verdauungszellen auf den Schnitten nicht mehr leer, sondern ge-

füllt mit den schon beschriebenen Kugeln (Abb. 39, 44c). An den *Körnerzellen* hingegen hat sich nach dieser kurzen Futter-Zeit (max. 1 Tag) noch nichts verändert; erst vierzehn Tage später, wenn auch am lebenden Tier die dunklen Stellen sichtbar sind,

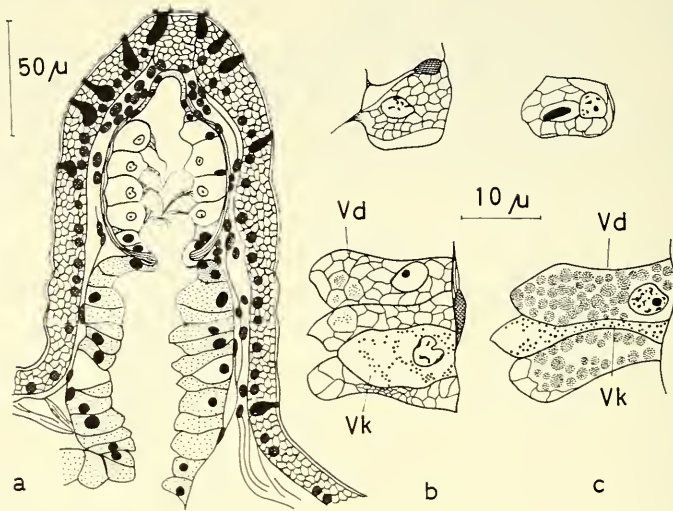


ABB. 44.

Struktur von Leber und Nesselsack bei Regeneration sämtlicher Kolben.

- a) Ohne Futter in drei Wochen regenerierter Kolben (entspricht 38a).
 b) Einzelne Zellen des Leberepithels und des Nesselsacks von a). In der Leber sind Vakuolenzellen (mit feinen Körnchen) und Verdauungszellen (mit leeren Vakuolen) zu unterscheiden.
 c) Zellen des Leberepithels und Nesselsacks nach dreistündiger Mahlzeit (entspricht 38b und 39).
 In den Verdauungszellen viele Nahrungskugeln.
 Vakuolenzellen unverändert.
 Im Nesselsack einige Nematocysten.

treten im Schnittbild die üblichen Vakuolenzellen mit grösseren Körnern auf.

3. Andere Zellen.

Bei der Leber ist die Bildung neuer Zellen nicht auf die Zone des Verbindungskanals zum Nesselsack beschränkt, sondern auch zwischen den voll funktionstüchtigen Verdauungszellen kommen gelegentlich Mitosestadien und sehr schmale Zellen vor, die keine besondere Differenzierung aufweisen (Abb. 29). Das Vorhanden-

sein dieser embryonalen Zellen mitten im fertig differenzierten Drüsenepithel wurde oft diskutiert und in Frage gestellt: bald werden sie tatsächlich als embryonal gebliebene *Ersatzzellen*, bald als Ruhestadien von fermentbildenden Zellen gedeutet.

4. Diskussion.

Soweit unsere Darstellung die Verdauungszellen betrifft, stimmt sie mit den Angaben GRAHAMs für *Cratena* (= *Trinchesia*) und *Aeolidina* überein, abgesehen von dem einen Punkt, dass die Ablagerung von Ausscheidungsprodukten in den Verdauungszellen nie das von ihm beschriebene Ausmass erreicht.

Neben den Verdauungszellen kommt aber im Leberepithel von *Trinchesia* eine zweite Art von Zellen vor, die nicht mit den Kalkzellen GRAHAMs identisch sein kann. Verschiedene Beobachtungen sprechen dafür, dass es sich bei den Verdauungs- bzw. Vakuolen- (oder Körner-) Zellen genannten Elementen tatsächlich um zwei zwar nicht morphologisch (d.h. Form und Verteilung), wohl aber histologisch und funktionell getrennte Bestandteile des Leberepithels handelt.

1. Durch Fütterungsversuche lässt sich für die Verdauungszellen ein Funktionszyklus nachweisen, der die folgenden Phasen umfasst: Fermentsekretion, Absorption, Verdauung bzw. Speicherung der Nahrung, Ansammlung und Ausscheidung von Abfallprodukten. Die Vakuolenzellen sind an diesem Zyklus nicht beteiligt.

2. Auch die Vakuolenzellen kommen in verschiedenen Funktionszuständen vor. Es wurden aber keine Stadien gefunden, die den Uebergang von einer Verdauungs- zu einer Vakuolenzelle bewiesen hätten.

3. Schon im eben erst differenzierten und noch nicht funktionierenden Leberepithel eines Regenerationskolbens (bei Regeneration ohne Futter) lassen sich histologisch die zwei Zellsorten unterscheiden.

4. Der genaue Vergleich der Einschlüsse der Vakuolenzellen, der Abfallkörner in den Verdauungszellen und der Elemente des Kotes beim lebenden wie beim fixierten Tier zeigt, dass die dunkelgrünen bzw. gelbbraunen Körner etwas anderes sind als die Körner

in den Verdauungszellen und sicher nicht den Hauptanteil des Kotes ausmachen.

Diese letzte Feststellung erklärt vielleicht, warum GRAHAM bei *Cratena* nur eine einzige Art von Zellen beschrieben hat: Das frische Lebergewebe wurde von ihm nicht untersucht; auf den Schnitten sehen aber bei den meisten Färbungen die Körner der Vakuolenzellen und jene der Verdauungszellen sehr ähnlich aus. Zudem kann die besondere Anordnung der beiden Zellarten (S. 523) den Eindruck erwecken, als ob eine Zelle im distalen Teil Ferment-Granula, in der Mitte Nahrungsteilchen und basal gelbbraune Körner enthalte. Erst wenn man die Zellgrenzen genau verfolgt, erkennt man, dass immer zwei verschiedene Zellen vorliegen. Bei der Abbildung GRAHAMs sind die Zellgrenzen nicht eingezeichnet.

Es liegt nahe, die Vakuolenzellen mit den *cellules vacuolaires* ROUSSEAU's, mit dem einen oder andern Typ von *Excretory Cells* bei *Tectibranchiern* (FRETTER 1939) gleichzusetzen. Eindeutige Beweise, dass die Vakuolenzellen tatsächlich eine Exkretionsfunktion ausüben, liegen aber in unserm Fall nicht vor. Eine Uebereinstimmung mit den Ergebnissen ROUSSEAU's besteht in folgenden Punkten:

1. Die Körner sind nach Fixierung mit Osmiumlösungen schwarz. Nach ROUSSEAU bestehen die Einschlüsse seiner Vakuolenzellen aus Lipoidsubstanzen. Die Schwärzung durch Osmium-Tetroxyd ist allerdings nicht eine sehr charakteristische Reaktion für Fette.

2. Der Körnergehalt der Zellen wird auch bei langen Fastenperioden nicht vermindert. Dies erklärt ROUSSEAU damit, dass die Bildung von Exkretvakuolen eine Angelegenheit des endogenen Stoffwechsels sei. In diesem Zusammenhang ist besonders darauf hinzuweisen, dass bei Exemplaren, die ohne Futter sämtliche Kolben regeneriert haben, vereinzelt Vakuolenzellen mit sehr kleinen Körnchen vorkommen.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Rückenanhänge der Aeolidier haben entsprechend ihrem Aufbau aus Leber-, Blut- und Hautgewebe gewisse physiologische Funktionen zu erfüllen — Atmung und Verdauung bzw. Aus-

scheidung. Zugleich sind sie die Träger der Färbung. Ueber die Beziehungen, die zwischen diesen beiden Rollen bestehen, können auf Grund der hier beschriebenen Beobachtungen folgende Aussagen gemacht werden:

1. Die Kolben sind, wie der Versuch der „Total-Amputation“ zeigte, nicht absolut lebensnotwendig für die Schnecke; ihre Bedeutung für die Atmung darf also nicht überschätzt werden.

2. Zur Erfüllung der physiologischen Aufgaben ist demnach die grosse Zahl von Rückenanhängen nicht unbedingt erforderlich. Vorgänge wie die Ausscheidung von Nesselsackzellen oder die Abschnürung von Kolben spielen sich nie an sämtlichen Kolben gleichzeitig ab; in dieser Beziehung sind die Cerata weitgehend unabhängig voneinander.

3. Es besteht eine ausgesprochen starke Tendenz, verlorene Kolben zu ersetzen. Bei der Regeneration werden nicht nur Leber und Nesselsack, sondern — nach Möglichkeit — auch das Farbmuster neu gebildet, und zwar in der für jeden Kolben typischen Art und Weise (Feldwirkung!) und in derselben Reihenfolge wie bei natürlichen Anlagen.

4. Die einzelnen Farbkomponenten sind in verschieden hohem Mass von der Nahrungsaufnahme abhängig. Gelbe Körner und Blauvakuolen können von der Schnecke erzeugt werden, selbst wenn sie kein Futter erhält (auch bei Entfernung aller Kolben). Das Orangepigment — oder eine Vorstufe desselben — wird aus der Nahrung bezogen und fehlt folglich den Tieren, die ohne Futter alle Kolben regenerieren. Ähnliches gilt für die Schwarzkomponente der Leber. Beide Farbstoffe verschwinden, wenn sie einmal vorhanden sind, auch während langer Fastenperioden nicht. Im Gegensatz dazu verändert sich der olivgrüne Anteil der Leber je nach dem Fütterungszustand.

5. Besonders eingehend wurde die — in der Literatur umstrittene — Frage geprüft, ob in der Leber zwei verschiedene Zellsorten vorkommen. Wir sind der Ansicht, dass *Verdauungszellen* und *Vakuolenzellen* zwei histologisch wie funktionell voneinander getrennte Zelltypen darstellen. Die physiologische Funktion der Verdauungszellen ist in groben Zügen bekannt; über die Funktion der Vakuolenzellen im Stoffwechsel kann dagegen nichts Sicheres ausgesagt werden. Gewiss ist aber, dass diese Zellen eine

Rolle spielen für die Färbung: sie liefern den dunklen Hintergrund für die Blaufärbung; ohne diesen Hintergrund erscheinen die Blauvakuolen nur als einzelne blassblaue Punkte. Dadurch dass der dunkle Hintergrund der Blaufärbung von Zellen gebildet wird, die vom unmittelbarsten Stoffwechselgeschehen abgetrennt sind, ist eine grössere Konstanz der Blaufärbung gesichert. In der Verteilung der Vakuolenzellen auf die Kolben-Ober- und Unterseite äussert sich eine Anpassung der Leberstruktur an die bilateral-symmetrische Organisation der Kolbenfärbung.

Diese Tatsache ist für eine morphologische Interpretation der Färbung von grosser Bedeutung: Zellen, die einem Organ angehören, das zunächst eine deutlich abgegrenzte physiologische Funktion hat, erlangen sekundär eine Rolle bei der Färbung, da sie sich an einer von aussen sichtbaren Körperstelle befinden. Die Frage dieser zwei Funktionen, der physiologischen und der morphologischen, denen wir bei den Nudibranchiern immer wieder begegnen, wird im Schlusskapitel (S. 573) ausführlicher erörtert werden.

II. VERGLEICH MIT ANDERN ARTEN

Erscheinungen, wie sie von *Trinchesia coerulea* beschrieben wurden, sind auch bei andern Nudibranchier- und Saccoglossen-Arten zu finden. Aus der grossen Zahl von Schneckenformen werden hier nur einige Beispiele herausgegriffen. Die Beschreibung beschränkt sich jetzt auf einzelne besonders interessant scheinende Punkte, die mit den Verhältnissen bei *Trinchesia coerulea* verglichen werden sollen.

1. TRINCHESIA FOLIATA

Trinchesia foliata wurde schon bei der Besprechung der Strukturfarben erwähnt. Der Vergleich zweier nahe verwandter Arten ist von besonderem Interesse, denn hier zeigt sich, wie stark zwei Formen, die ihrem Gesamtbauplan nach sehr ähnlich organisiert sind, gerade in der Färbung voneinander verschieden sein können. Die Elemente, aus denen das Farbmuster von *T. foliata* zusammengesetzt ist, sind weitgehend dieselben wie bei *T. coerulea*: Körner-

pigmente und fettlösliches Orangepigment in der Epidermis, Vakuolen — oder Körner — und Verdauungszellen in der Leber. Auch das Futter kann dasselbe sein, nämlich Sertularien.

Dennoch lassen sich die beiden *Trinchesia*-Arten schon von blossen Auge auf Grund der Kolbenanordnung unterscheiden: Bei *T. foliata* ist nur der hintere Körperbereich mit Kolben besetzt, die vordere Partie ist von Anhängen frei und trägt statt dessen eine weissgelb-orangefarbige Körperzeichnung (Abb. 12a auf S. 493).

Die Färbung der Kolben ist viel weniger konstant als bei *T. coerulea*. Körner vom Typus der Gelb- und Weiss-Elemente von *T. coerulea* bilden bald eine wenigstens vorn bis fast zur Basis reichende zusammenhängende Fläche, bald nur unregelmässige grössere und kleinere Flecken. Meistens ist die Kolben-Oberseite stärker pigmentiert als die Unterseite. Die Farbe dieses Hautpigmentes ist sehr variabel, der Metallglanz immer sehr ausgeprägt. Gleichmässige Verteilung von „Interferenzkörnern“ verschiedener Farben ergibt Weiss, das durch die darunterliegende dunkelbraune Leber einen cremefarbenen Ton erhält. Sind Körner einer bestimmten Sorte an einer Stelle gehäuft, so weist der Kolben dort z.B. rötliche, blaue oder gelbe Flecken auf. Bei einzelnen Exemplaren sind die Kolben fast einheitlich himmelblau gefärbt. Der gelbe Streifen im Weisspigment der Rückenzeichnung wurde bereits als besonders aufschlussreicher Fall einer Strukturfarbe angeführt (S. 497). Das Orangerot — ein diffus gelöstes, fettlösliches Pigment — umgibt den gelben Streifen in der Form eines Rhombus. Spuren davon kommen bei vielen Tieren ausserdem als mehr oder weniger vollständiger Ring an der Kolbenspitze vor, und zwar in einem vom Körnerpigment ausgesparten Raum. Nie aber sind Körner- und fettlösliches Pigment wie bei *Trinchesia coerulea* einander überlagert.

Der Nesselsack ist von aussen nicht sichtbar; er ist transparent, nicht gelblichweiss wie bei *T. coerulea*. Wie histologische Schnitte zeigen, fehlt den Nesselsackzellen die bei *T. coerulea* so charakteristische Vakuolenstruktur, die wahrscheinlich zum Teil für das opakweisse Aussehen verantwortlich ist.

Die Leber ist gewöhnlich heller oder dunkler braun, in einzelnen Fällen fast schwarz. Die dunkelbraunen Körner- oder Vakuolenzellen sind manchmal an der Kolbenbasis (die nicht von Pigment überdeckt ist) etwas zahlreicher als weiter oben, sind aber niemals

in so auffälliger Weise wie bei *T. coerulea* auf einen bestimmten Kolbenbezirk konzentriert.

T. foliata frisst offenbar, nach dem Inhalt des Nesselsacks und der Leber zu schliessen (in einem Fall symbiotische Algen!), ausser Sertularien auch andere Coelenteraten. Ein Exemplar, dessen Nesselsäcke andere als die von Sertularien bekannten Nematocysten enthielten, fiel durch die leuchtend orangerote Farbe seiner Leber auf.

2. CORYPHELLA, FACELINA, HERVIA¹

Hier werden Vertreter verschiedener Gattungen beschrieben, die sich zwar in ihrer systematischen Stellung nicht besonders nahestehen, die aber in Bezug auf das Muster ein gemeinsames Merkmal haben. Bei allen hier genannten Formen macht die Leber einen wichtigen Teil der Färbung aus; sie hat stets einen rötlichen Ton, und die Farbe, d.h. die sie erzeugende Drüsenstruktur des Leberepithels ist fast ausschliesslich auf die Kolben beschränkt (Ausnahme z.B. die Lebergänge im Schwanz von *Coryphella*). Alle diese Arten fressen *Eudendrium*², rötliche Polypen, deren Entodermzellen in Vakuolen gelöst ein orangerotes Pigment enthalten. Die Pigmente in der Leber der Aeolidier sind in runden bis polygonalen Vakuolen einheitlicher Grösse (einige μ Durchmesser) lokalisiert. Diese Vakuolen sind immer heller gefärbt als diejenigen von *Eudendrium*, beide Pigmente besitzen aber dieselben Löslichkeitseigenschaften; in Wasser und verdünnten Säuren unlöslich, in Aceton, Petroläther, Alkohol etc. löslich.

Die Leber in den Kolben der beiden *Coryphella*-Arten, *C. pedata* und *C. lineata*, ist einheitlich orangerot; die Farbvakuolen sind hier gleichmässig auf die ganze Höhe des Kolbens verteilt und überall ungefähr gleich stark gefärbt. Dasselbe gilt für *Facelina punctata*; hier hat die Leber einen goldbraunen Ton.

Die Haut ist bei allen drei Formen wenig pigmentiert. Die Epidermis von *C. pedata* enthält rosafarbene Körper in lockerer Verteilung, die dem ganzen Tier eine intensiv leuchtende und doch transparente Färbung verleihen, welche die rote Leber durch-

¹ Es handelt sich um *Hervia costai* (n. nom.) HAEFELFINGER 1961.

² Für *Hervia* konnte dies nicht nachgewiesen werden, da nur ein einziges Tier vorlag und kein Futter.

scheinen lässt. Aus kleinen Plättchen zusammengesetzte teils irisierende Körner von der Art der Gelb- und Weiss-Elemente von *Trinchesia* bilden bei *C. pedata* einen weissen Ring an der Kolben-

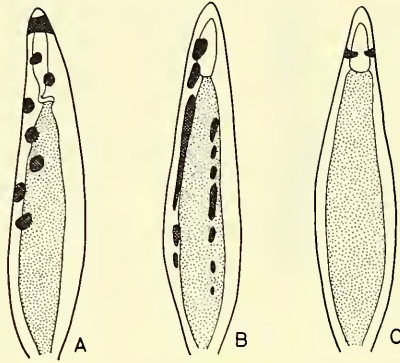


ABB. 45.

Kolben von

- A *Facelina punctata*
 B *Coryphella lineata*
 C *Coryphella pedata*
 in Seitenansicht.

spitze, bei *C. lineata* eine oder zwei weisse Längslinien — was selten ist als Zeichnung bei Aeolidier-Kolben — bei *F. punctata* gelbe Tupfen. In der Anordnung der weissen Streifen und der gelben Tupfen auf den Kolben zeigt sich dieselbe Bevorzugung der Vorderseite, wie sie schon bei *T. coerulea* festzustellen war. Die weissen Ringe von *C. pedata* dagegen sind meist nicht ganz geschlossen und beliebig orientiert, also nicht vorne breiter und deutlicher als hinten (Abb. 45).

Eine Besonderheit der Kolbenverteilung der *Coryphella*-Arten verdient erwähnt zu werden: die jüngsten caudalen Anlagen entstehen median und nicht seitlich, die Leberverzweigung dieser Kolben also als direkte Fortsetzung des unpaaren hinteren Leberastes. Erst später rücken diese Anlagen auf die eine oder andere Seite; diese Entstehungsweise hat eine versetzte Anordnung der Kolben in der Schwanzregion zur Folge.

Von *Facelina rubrovittata* wurden Exemplare zweier Grössenstufen gefunden, die in der Färbung auffällig verschieden waren. Kleine Exemplare, bis zu 8 mm, meistens aber weniger, leben in

den Algen der Uferzone. Ihre Haut ist hell, an den Kolben ist sie überhaupt transparent und lässt die rote Leber durchschimmern.

Auf dem Körper verlaufen einige rote Linien, die den Namen *rubrovittata* erklären. In den Posidonien waren in den Monaten Juni und Juli grosse Exemplare (1-2 cm) von rauchgrauer Gesamtfarbe sehr zahlreich. Die Leber dieser Exemplare ist nicht leuchtend rot, sondern dunkler rötlich- oder gelb-braun und zum Teil überdeckt von in der Haut abgelagertem dunkelbraunem Pigment und zerstreuten Weisskörnern, die aussehen wie feiner Staub. Die Kolben tragen bei dieser Art keine besondere Zeichnung, statt dessen ist der Körper durch die roten Längsstriche und durch weisse Flecken verziert, die bei den grossen Exemplaren zahlreicher sind und sich gegen den dunklen Grund besser abheben als bei den jungen hellen Tieren.

Facelina drummondi, *Hervia costai* und *Dondice banuylensis*¹ sind Beispiele dafür, dass die mit der Nahrung aufgenommenen Farbstoffe nicht immer gleichmässig in der Leber verteilt werden.

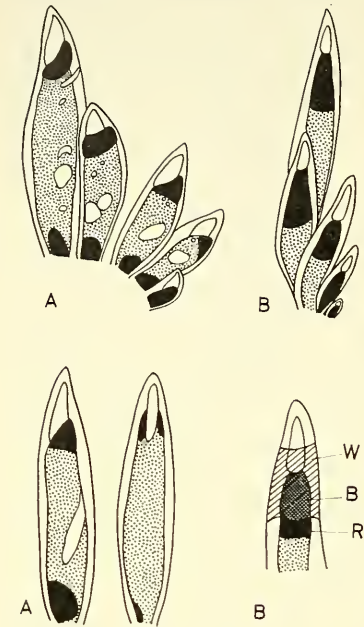


ABB. 46.

Oben: Kolbengruppe von
A *Facelina drummondi*.
B *Hervia costai*.

Unten: A *Facelina drummondi*, Kolben in Dorsal- und Ventralansicht.
B *Hervia costai*, Kolbenspitze: Blau-Weiss-Effekt (vgl. Text).
W Weiss - B. Blau - R Rot.

Bei den langen medianen Kolben dieser Arten sind die Spitze und zum Teil auch die Basis intensiv rot gefärbt, wogegen der mittlere Bereich einen mehr bräunlichen, helleren Farbton hat. Die stark rote Färbung kommt dadurch zustande, dass die Zellen im distalen bzw. proximalen Kolbenteil rote, jene im mittleren Teil dagegen gelbgrüne oder ockergelbe Vakuolen enthalten. Es ist möglich, dass

¹ PORTMANN und SANDMEIER 1960.

der Unterschied allein auf der verschieden hohen Konzentration desselben Farbstoffs beruht.

Die rote Färbung hat bei sämtlichen Kolben einer Querreihe ungefähr denselben Umfang: die kleinsten seitlichen Kolben sind folglich ganz rot gefärbt, es fehlt ein helleres Zwischenstück (Abb. 46). Bei *F. drummondi* sind die roten Vakuolenzellen auf die Dorsal-seite der Kolben beschränkt. Hier begegnen wir also denselben Erscheinungen wie bei *Trinchesia coerulea*: unterschiedliche Ausbildung der medianen und seitlichen Kolben und Differenzierung der Leber in eine Dorsal- und Ventralseite. Messungen an den einzelnen Kolben, welche die Unterschiede in den Kolbenproportionen ähnlich wie bei *T. coerulea* verdeutlicht hätten, konnten wegen der grossen Beweglichkeit und Dehnbarkeit der lebenden Kolben und der starken Kontraktion bei Lähmung mit $MgCl_2$ nicht durchgeführt werden.

F. drummondi und *H. costai* gleichen sich nicht bloss in der Färbung der Leber, sondern der Kolben überhaupt: bei beiden Arten trägt die Vorderseite der grösseren Kolben einen hellblau schimmernden Fleck (bei *F. drummondi* auch mehrere), der mit der roten Leber einen starken Kontrast bildet. In beiden Fällen handelt es sich um Strukturblau. Bei *F. drummondi* treten distal vom mittleren Kolbenteil, der die Blaufärbung trägt, vereinzelte hellgelbe und weisse Punkte auf. Die Blaelemente von *Hervia* befinden sich in der Haut über der dunkelroten Spitze der Leber. Die Notwendigkeit des dunklen Hintergrundes für die Blauwirkung ist hier besonders deutlich: nur jene Stelle des gesamten Flecks erscheint jeweils blau, die gerade vor der dunklen Leber gesehen wird, während die seitlichen Randzonen weiss aussehen (Abb. 46).

Da alle hier aufgeführten Arten seltener und empfindlicher sind als *T. coerulea* stösst man bei der Durchführung von Versuchen auf erhebliche Schwierigkeiten. Einige Versuche an *Coryphella pedata* führten immerhin zu folgenden Ergebnissen:

1. Bei einem Tier, das während längerer Zeit kein Futter erhielt, wurde die Leber zusehens bleicher, bis schliesslich nach drei Wochen fast alle Orangevakuolen aus diesem Organ verschwunden waren. Die Zellen enthielten nur noch farblose und blass grünliche Vakuolen. Das Ausbleichen geht aber viel langsamer als bei *T. coerulea*.

2. Es wurden sämtliche Kolben eines Tiers entfernt, allerdings nicht auf einmal, sondern im Lauf von vier Tagen. Das Tier wurde ohne Futter gehalten. 13 Tage nach der ersten Operation wiesen die vordere und mittlere Körperhälfte kleine Regenerate auf, die vollkommen durchsichtig waren. Bei den grösseren Kolben war bereits ein Nesselsack gebildet worden. Der Schwanz, der normalerweise bei *C. pedata* sehr lang ist, war kontrahiert; hier hatte keine Regeneration stattgefunden. Nachdem das Tier während eines Tages gefressen hatte, waren in der Leber orangefarbene Punkte zu sehen. Das Pigment lag nicht in Form regelmässiger Vakuolen vor, sondern in unregelmässigen Klumpen, die dunkler rot als die Vakuolen waren; möglicherweise war das Pigment in dieser kurzen Zeit noch nicht verarbeitet worden. Verglichen mit der olivgrünen Komponente der Leber von *T. coerulea* gehen also bei *Coryphella* alle Veränderungen der Leberfarbe langsamer vor sich: die rote Farbe bleibt bei einer Fastenperiode länger bestehen, es braucht aber auch länger, bis sie bei der ersten Fütterung nach „Hunger-Regeneration“ in ihrer normalen Form in den Kolben auftritt.

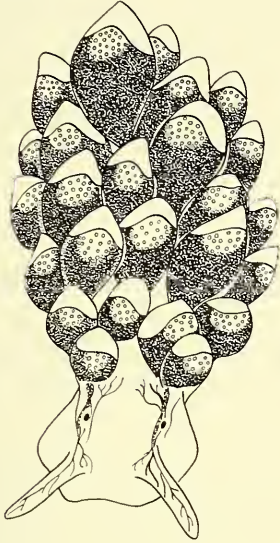
Wegen Futtermangel musste der Versuch leider abgebrochen werden. Bei *Coryphella* ist die Sterblichkeit der Tiere bei derartigen Versuchen grösser als bei *Trinchesia coerulea*.

3. ERCOLANIA COSTAI¹ (Abb. 47 und 48)

E. costai ist ein Vertreter der *Saccoglossa* mit hoch differenzierten Rückenanhängen. Der ganze Rücken ist bei normaler Stellung bedeckt von beinahe kugelförmig aussehenden Kolben, die in Längsreihen angeordnet und blau, gelb und grünbraun gefärbt sind. Besondere Zellen des Zwischengewebes geben den ballonartig aufgeblasenen Gebilden die nötige Turgeszenz. An der Basis ist der Kolben sehr stark eingeschnürt; die Ansatzstelle ist so beschaffen, dass keine Wunde entsteht, wenn die Kolben plötzlich abgeworfen werden: vom Lebergang im Körper zu den baumartigen Verzweigungen der Leber im Kolben führt ein ganz enger Kanal, der von einem System von Ring- und Längsmuskeln umgeben ist. Die Haut des Kolbens wie des Körpers ist reich an einzelligen Drüsen. Dies ist ein allgemeines Merkmal der Saccoglossen; im Gegensatz

¹ Bei PRUVOT 1951 erstmals beschrieben.

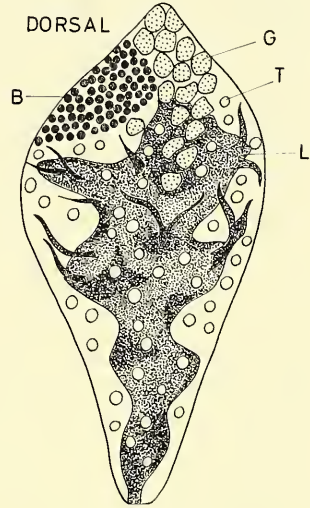
zu den Aeolidiern — wo ja auch Drüsenzellen vorkommen — ist das Sekret häufig nicht farblos und transparent, sondern in auffälliger Weise gefärbt. Bei *E. costai* sind solche Drüsenzellen an der Fussohle,



47

ABB. 47.

Ercolania costai, ganzes Tier in lebendem Zustand.



48

ABB. 48.

Ercolania costai, einzelner Kolben, Seitenansicht.

B Blaue Drüsenzellen.

G Gelbe Drüsenzellen.

T Transparente, farblose Drüsenzellen.

L Leber.

auf dem Kopf und den Rhinophoren und auf den Kolben als hellgelbe, hellrote und hellgrüne Punkte sichtbar. Besonders grosse gelbliche Drüsenzellen sind auf die Kolbenspitze beschränkt. Proximal von der Spitze auf der etwas stärker gewölbten Vorderseite weist der Kolben eine hellblaue Färbung auf, die von einzelnen blauen Tupfen — wiederum Drüsenzellen — hervorgerufen wird. Derartige blaue Drüsenzellen kommen nur gerade an dieser Stelle vor. Bei Betrachtung im durchfallenden Licht lassen sich die blauen Zellen nicht von den andersfarbigen Drüsenzellen derselben Grösse unterscheiden: alle haben einen heller oder dunkler gelblichen

Farbton, und bei der Fixierung geht der Unterschied gänzlich verloren. Das Blau ist nichtirisierend und etwas heller als bei *T. coerulea* (ev. Tyndall-Blau?); wie dort ist aber für die volle Wirkung ein dunkler Hintergrund erforderlich. Bei einem frisch gefangenen, gut ernährten Tier hat die Leber eine dunkel olivgrüne Farbe, welche die blaue Farbe der Drüsenzellen gut zur Geltung bringt. Leider konnte ich trotz mancher Bemühungen nicht herausfinden, welche Algen von *E. costai* gefressen werden, sodass die im Aquarium gehaltenen Tiere immer fasten mussten. Der grüne Inhalt der Leber verschwand rasch; nach wenigen Tagen waren die Leberverzweigungen im Kolben so hell geworden, dass die Drüsenzellen kaum mehr blau aussahen. Die Farbe erschien aber sofort wieder, wenn man das betreffende Hautstück von einem Kolben freipräparierte und auf einen dunklen Hintergrund brachte (am besten einen Tuschetropfen, der in einem Hohlschliffobjektträger mit Deckglas eingeschlossen ist), ja sie war hier sogar noch intensiver als am lebenden Tier.

Leider hält sich *E. costai*, die bei weitem nicht so häufig ist wie *Trinchesia coerulea*, schlecht im Aquarium; sie hat, wie viele Saccoglossen, die üble Gewohnheit, an der Gefässwand empor aus dem Wasser zu kriechen, sodass gelegentlich Exemplare über Nacht vertrocknen, sie werfen nicht selten alle grösseren Kolben ab, und sie waren nicht zum Fressen zu bringen. So konnten keine Fütterungs- oder Regenerationsversuche durchgeführt werden. Beobachtungen an einem Exemplar, das alle Kolben der mittleren Längsreihen abgeworfen hatte und nachher noch längere Zeit im Aquarium gehalten werden konnte, liessen vermuten, dass bei diesen Tieren nicht wie bei den Aeolidiern an der Stelle verlorener Kolben neue gebildet werden, sondern dass neue Anlagen immer ventralwärts von den schon bestehenden jüngsten auftreten und durch das Wachstum dieser neuen Anlagen die älteren Kolben allmählich gegen die Mediane an die Stelle der abgeworfenen Anhänge rücken.

Unter den kolbentragenden Saccoglossen ist *E. costai* die einzige mir bekannte Art, deren Kolben Blaufärbung aufweisen — einen Farbeffekt also, der von Haut und Leber gemeinsam erzeugt wird. Ihre Kolben sind, verglichen mit denen anderer Saccoglossen (*Placida*, *Hermaea*, *Hermaeopsis*, *E. trinchesi* und *viridis*) als hoch differenziert zu bezeichnen, sowohl in Bezug auf die innere Struktur als auf ihre Färbung. Es sind meines Wissens die einzigen Sacco-

glossen-Kolben, bei denen eine eindeutige Dorsoventralsymmetrie der Färbung vorkommt. Gegenüber dem Blau von *T. coerulea* stellt aber die Blaufärbung von *E. costai* dennoch eine einfachere Stufe dar, denn der dunkle Hintergrund wird hier nicht von speziell unter den Blauvakuolen bzw. Drüsenzellen liegenden Zellen gebildet, sondern vom im ganzen Kolben gleichmässig verteilten dunklen Leberinhalt. Demgemäss verschwindet auch die Blaufärbung, sobald die Nahrung ausbleibt. Bleiche Exemplare, die seit einigen Tagen nichts gefressen haben, sind in der Natur hie und da zu finden; es ist also nicht so, dass unter natürlichen Umständen die Leber ohnehin immer dunkel und folglich die Drüsenzellen blau wären.

4. GLOSSODORIS (Abb. 49)

Die Doridier gehören zwar nicht zu den kolbentragenden Nudibranchiern, manche unter ihnen besitzen aber nichtsdestoweniger eine auffällige Zeichnung und Färbung. Die Ontogenese des Musters einzelner *Glossodoris*-Arten wird gegenwärtig von anderer Seite untersucht (HAEFELFINGER 1959) und steht hier nicht zur Diskussion. Uns interessiert bloss der Aufbau der Musterelemente zweier blau-gelb gefärbter Arten. *Glossodoris gracilis* hat bei einer Länge von 1,5 bis etwa 6 cm eine grünlichblaue, die meist kleinere *G. tricolor* eine tief marinblaue Grundfarbe. Bei beiden ist das Notum von einem gelben Rand eingerahmt; im übrigen besteht die Zeichnung auf Rücken, Kopf und Seiten bei *G. gracilis* aus vielen dünnen gelben Längslinien und einzelnen irisierenden weissen und hellblauen länglich-ovalen Flecken, bei *G. tricolor* ist es ein einziger dicker weisser Streifen, der in der Mediane längs des Rückens verläuft.

Die blaue Grundfarbe beider Arten ist keine Strukturfarbe, sondern ein Pigment, das im Unterhautgewebe liegt. Es ist wasserlöslich: bei der Sektion einer *Glossodoris* entstehen blauschwarze Wolken. Beim fixierten Präparat finden sich im Bindegewebe unter der Epidermis kleine schwarze Körnchen. Bei rascher Präparation sind auch im Hautgewebe blaue Körper verschiedener Form und Grösse zu sehen; wegen der grossen Löslichkeit des Pigments im Wasser lässt sich aber über die Form, in der es vorliegt, nichts Endgültiges sagen.

Die gelben Streifen sind nach dem gleichen Prinzip aufgebaut wie die gelben Ringe bei *T. coerulea*, bloss sind sie eine Stufe heller.

Im durchfallenden Licht schmutzigbraune, im auffallenden Licht weisse Körner sind überlagert von diffus gelöstem fettlöslichem gelbem Pigment. In den stark irisierenden hellblauen und weissen Stellen erkennt man Körner, die ähnlich denen von *Trinchesia*

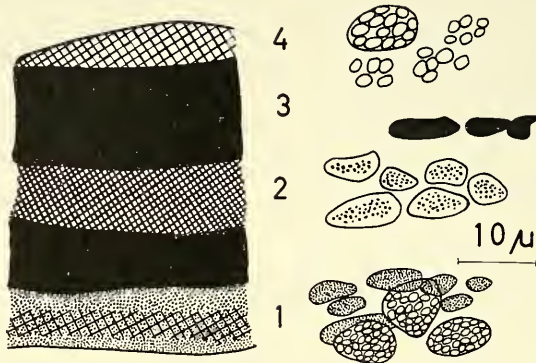


ABB. 49.

Glossodoris gracilis.

Randzone des Notums. Links sind die einzelnen Streifen dargestellt, wie sie mit schwacher Vergrösserung gesehen werden, rechts die Farbelemente, aus welchen sich die Streifen zusammensetzen.

- 1 Gelber Rand: Weisskörner, gelbe Tropfen.
- 2 Hellblauer Fleck: im durchfallenden Licht rötliche, fein granulierte Elemente.
- 3 Blauer Grund: wasserlösliches Pigment.
- 4 Weiss-irisierender Fleck: Weisskörner mit grossen Teilchen.

foliata aus relativ grossen Plättchen (DM etwa 2μ) zusammengesetzt sind. Oft sind die Plättchen nicht zu Körnern zusammengefügt, sondern sie liegen einzeln in der Haut nebeneinander. Die blauen Punkte sind im durchfallenden Licht gelb oder rötlich und sind ähnlich strukturiert wie die Blaelemente bei *T. foliata*. Die Blauwirkung wird verstärkt durch die blaugrüne bzw. violettblaue, stellenweise fast schwarze Färbung des Unterhautgewebes. Nicht nur dieses, sondern auch das „Peritoneum“, d.h. die Haut, welche die innern Organe überzieht, enthält (auf den Schnitten) kleine schwarze Körnchen.

Auch bei diesen doch stark von den Aeolidiern verschiedenen Nudibranchier-Arten sind also dieselben Färbungsprinzipien zu finden: Kombination von Körnerpigment und diffus gelöstem Körnerpigment zu einer Zeichnung — wobei die eigentliche Zeichnung vom Körnerpigment gebildet und der Farbanteil hauptsächlich

vom diffus gelösten Pigment geliefert wird — ferner irisierende Blauwirkung, die durch die besondere Struktur von „Interferenzkörnern“ und eines darunterliegenden dunkel gefärbten Gewebes — hier der Unterhaut und des Peritoneums — zustandekommt. Das wasserlösliche blaue Pigment dagegen, das die Grundfarbe bildet, ist einzigartig bei diesen Formen und kommt meines Wissens bei Aeolidiern nicht vor.

ABSCHLIESSENDE BEMERKUNGEN

In unserer Einleitung ist eine Reihe von Fragen skizziert worden, die sich bei der morphologischen Untersuchung der äussern Erscheinung der Nudibranchier stellen würden. Einem dieser Probleme wollen wir hier noch besonders nachgehen: den Beziehungen, die zwischen den physiologischen Funktionen der Kolben und ihrer Rolle als Träger des Farbmusters bestehen (vgl. Zusammenfassung S. 574).

Unsere Analyse hat gezeigt, dass an der Ausbildung des Farbmusters zweierlei Faktorengruppen beteiligt sind. Zu einer ersten Gruppe gehören äussere Umstände und physiologische Vorgänge, welche die allgemeinen Voraussetzungen bilden, unter denen ein Muster zu entstehen hat. Sie sind jeweils für mehrere Vertreter einer Tiergruppe gleich. Viele der an der Färbung der Nudibranchier beobachteten Erscheinungen lassen sich auf Faktoren dieser ersten Gruppe zurückführen, vor allem allgemeine Merkmale wie etwa das Vorhandensein bzw. Fehlen einer Farbkomponente auf die Verfügbarkeit und Beschaffenheit der Nahrung. Die Anordnung dieser Farbstoffe zu einem Muster ist aber weder durch die äussern Bedingungen noch durch den Ablauf der Stoffwechselprozesse im einzelnen bestimmt, sondern für die Entstehung dieser artspezifischen Merkmale muss eine zweite Gruppe von Faktoren verantwortlich sein. Die Natur dieser Faktoren ist — im Gegensatz zu den erstgenannten, welche der experimentellen Erforschung zugänglich sind — noch unbekannt.

Diese zwei Aspekte sollen an Hand einiger Beispiele deutlich gemacht werden:

1. Alle Tiere, die *Eudendrium* fressen, nehmen mit dieser Nahrung rote Farbstoffe auf, die sie in der Leber verdauen müssen.

Ob die Verarbeitung zu einer einheitlich orangeroten, zu einer gelbbraunen oder rotbraunen Leber führt, ob der Farbstoff im Kolbenteil der Leber gleichmässig verteilt oder an der Spitze und Basis besonders konzentriert ist, spielt für den Verdauungsvorgang selbst offenbar keine Rolle, denn alle diese Möglichkeiten sind ja nebeneinander bei einer oder mehreren Arten verwirklicht.

2. Säurelösliche „Körnerpigmente“ wurden bei vielen Aeolidiern, ja auch bei einigen Doridiern gefunden. Die mikroskopische Analyse zeigte, dass zwischen Weiss, Gelb, Blau erzeugenden, irisierenden und nicht glänzenden Körnern nur geringfügige Strukturunterschiede bestehen. Es ist möglich, dass alle diese Substanzen derselben Stoffklasse angehören, dass die Bildung solcher Körner bei den verschiedenen Formen einen analogen physiologischen Vorgang darstellt. Die Einzelheiten der Struktur und Verteilung der Körner — die eben Farbe und Muster ausmachen — sind jedoch wiederum von Art zu Art verschieden und durch die allgemeinen Stoffwechselbedingungen nicht bestimmt.

3. Die Blaufärbung von *Trinchesia coerulea* wurde schon mehrmals als kombinierter Effekt von Hautvakuolen und gewissen Leberzellen hervorgehoben. Vakuolen- oder Körnerzellen kommen nicht nur bei *T. coerulea* vor, sondern es sind Elemente des Leber-epithels, die in vielen Fällen neben den Verdauungszellen auftreten, z. B. auch bei der nahe verwandten *T. foliata*. Bei *T. foliata* sind die Vakuolenzellen gleichmässig im Kolben verteilt, bei *T. coerulea* sind dieselben Zellen in auffälliger Weise an der Blaustelle — und zwar hauptsächlich auf der Dorsalseite des Kolbens — gehäuft. Ihre physiologische Funktion wird meist in einer Exkretionstätigkeit gesehen. Welches auch ihre Rolle im Stoffwechsel sein mag, so steht jedenfalls fest, dass die Konzentration auf die Blaustelle bei *T. coerulea* nicht einem physiologischen Zweck dient, sondern den Sinn hat, die intensive Blaufärbung zu ermöglichen und konstant zu halten.

Diese Beispiele zeigen, dass für die Bildung des Musters nicht allein physiologische Notwendigkeiten — wie die Verarbeitung eines mit der Nahrung aufgenommenen Farbstoffs — massgebend sind, sondern dass zusätzliche Organisatoren vorhanden sein müssen, welche die Entstehung eines artspezifischen Musters bestimmen.

Die Existenz solcher Organisatoren wird zwar kaum ernstlich bestritten. Sobald es aber darum geht, eine Färbung nicht bloss zu beschreiben, sondern ihre Bedeutung zu diskutieren, so werden allein jene Faktoren in Betracht gezogen, die wir eingangs als „äussere Umstände und physiologische Vorgänge“ umschrieben. Mit einer andern Seite des Problems befasst sich die Verhaltensforschung: jetzt ist es nicht die Entstehungsweise eines Farbmusters, die den Forscher interessiert, sondern seine Wirkung auf die Umwelt. Sowohl die Physiologie und Biochemie wie auch die Verhaltensforschung suchen in den speziellen Lebensformen der einzelnen Tierarten nach allgemeinen Gesetzen. Artunterschiede können bei dieser Betrachtungsweise erst in zweiter Linie berücksichtigt werden („In a wider sense, the animal biochemistry is complicated by species differences“¹). Gerade diese Eigenheiten jeder Art stellen aber für die morphologische Forschungsrichtung das Problem dar.

Im Falle der Nudibranchier wurde eine Erklärung für die Bildung eines hochdifferenzierten Musters entweder in der Theorie der Schutz- und Warnfärbung gesucht, oder indem man die charakteristische Färbung der Schnecken auf die Farbstoffe zurückführte, die sie mit der Nahrung aufnehmen (vgl. Einleitung, S. 464). Der eine wie der andere Erklärungsversuch schliesst Richtiges in sich, trifft aber nur allgemeine Eigenschaften der Färbung, etwa dass sie optisch wirkt — tarnend oder auffällig — oder dass sie oft weitgehend mit der Farbe des Futters übereinstimmt. Über die Einzelheiten eines Musters, die das charakteristische Aussehen jeder Art erst ausmachen, ist damit jedoch gar nichts gesagt.

Vergleichende Untersuchungen an mehreren Nudibranchiern haben gezeigt, dass die Färbung etwa einer *Trinchesia coerulea* — der von uns am ausführlichsten bearbeiteten Art — ein organisiertes Ganzes darstellt. Sie ist wohl abhängig von äussern Umständen und lässt sich durch Veränderung der Lebensbedingungen beeinflussen, wird aber selbst unter erschwerten Voraussetzungen immer wieder in ihrer typischen Form erzeugt. Die wichtigsten Punkte, die einen Aufbau nach eigenen Gesetzmässigkeiten vertragen, seien nochmals stichwortartig zusammengefasst:

¹ MORTON R. A. und ROSEN G. D. 1949, in der Einleitung zu einer Arbeit über: Carotenoids, Vitamin A and 7-Dehydrosteroid in the Frog (*Rana temporaria*). Biochem. J. 45: 612.

Dorsoventralsymmetrie der Kolben, Feldwirkung, Strukturfarben Gelb/Weiss, Blaufärbung als kombinierter Haut-Leber-Effekt, scharfe Grenzen der beiden Kontrastfarben Gelb/Blau.

Die Gesamtheit der soeben aufgezählten Merkmale wird von PORTMANN als der *morphologische Eigenwert* des Musters bezeichnet¹. Dieser Begriff bildet den Ausgangspunkt seiner Forschungen über die allgemeine Bedeutung der Musterbildungen, über die Interpretation der Organismen und ihrer Lebensäusserungen überhaupt — also über Fragen, die das Gebiet der Philosophie streifen. Wir wollen dieses nicht betreten, geht es uns doch in dieser Betrachtung einfach darum, die beiden eingangs erwähnten Aspekte, unter denen ein Muster betrachtet werden kann, den physiologischen und den morphologischen, einander gegenüberzustellen.

Da bei der Erforschung der tierischen Färbung heute Fragen physiologischer, biochemischer und genetischer Richtung so ausgesprochen im Vordergrund stehen, lag uns daran, in dieser morphologischen Studie vor allem jene Erscheinungen hervorzuheben, für welche die heutigen Einsichten in Stoffwechselforgänge keine Erklärung zu geben vermögen. Für eine Darstellung der morphologischen Selbständigkeit eines Musters bilden die Nudibranchier mit ihrer aussergewöhnlich reichen — und durch die Leber zugleich so eng mit der Nahrungsaufnahme und Verdauung verbundenen — Färbung besonders eindruckliche Beispiele.

ZUSAMMENFASSUNG

Das Stichwort für die vorliegenden Untersuchungen war *Färbung der Aeolidier*. Die Rückenanhänge als die wichtigsten Träger werden allgemein histologisch beschrieben und soweit als möglich in ihren physiologischen Funktionen untersucht. Im besondern wird dann gezeigt, was für Farbstoffe und Strukturen die Gesamtfärbung erzeugen, in welcher Reihenfolge sie auftreten, und in welcher Beziehung sie zu den physiologischen Funktionen der Kolben, vor allem zur Ernährungsfunktion stehen. Eine Art, *Trinchesia coerulea*, wird ausführlich behandelt; zum Vergleich mit

¹ z. B. PORTMANN A. 1960.

dieser Art werden einige andere Vertreter der Nudibranchier und Saccoglossen angeführt. Die Ergebnisse der Untersuchungen an *Trinchesia coerulea* wurden auf S. 526 u. 558 schon zusammengefasst und werden hier nicht nochmals wiederholt. Hier seien einige Punkte von allgemeiner Bedeutung, die sich aus dem Vergleich mit andern Arten ergeben, zusammengestellt.

1. Ein allgemeines Merkmal der Aeolidier und vieler Saccoglossen ist die symmetrische Anordnung der Kolben auf dem Rücken; in den Einzelheiten stellt aber gerade die Verteilung der Kolben in Reihen und Gruppen ein typisches Gattungs- und Art-Merkmal dar. Die äussere Symmetrie steht im Gegensatz zur Asymmetrie des Baus und der Lage der innern Organe.

2. Es besteht eine Beziehung zwischen der Färbung des Rückens und der Verteilung der Kolben: bei Doridiern, die keine Anhänge aufweisen, trägt das Notum die Zeichnung, bei Formen, deren Rücken ganz mit Kolben bedeckt ist, bleibt dieser ungefärbt; zwischen diesen Extremen steht z. B. *Trinchesia foliata*, bei der die vordere Körperregion frei von Kolben und gemustert, der kolbentragende hintere Körperteil dagegen nicht pigmentiert ist.

3. Die Färbung der Kolben selber ist so angelegt, dass alle zusammen eine einheitliche Gesamtwirkung erzeugen. Es kommt zwar in keinem Fall eine Totalzeichnung im Sinne SÜFFERTS zustande; die runden, leicht beweglichen Anhänge könnten sich auch kaum zu einer glatten zusammenhängenden Fläche zusammenschliessen wie etwa die Flügel eines Schmetterlings oder die einzelnen Federn eines Vogelflügels. Ansätze zur Bildung einer übergeordneten Musterorganisation sind aber deutlich festzustellen:

- 1) Soweit die Färbung durch Hautstrukturen hervorgerufen wird, weist fast immer die sichtbare Ober- bzw. Aussenseite des Kolbens mehr Pigment, die vollständigere Zeichnung auf als die unsichtbare Unter- bzw. Innenseite; die Kolben sind also in Bezug auf die Färbung in vielen Fällen bilateralsymmetrisch gebaut. Gelegentlich ist auch die Leber in eine Dorsal- und Ventralseite differenziert.
- 2) Viele Zeichnungselemente haben schon bei den kleinen seitlichen Kolben beinahe dieselben Dimensionen wie die langen medianen. Auch die Nesselsäcke werden von Anfang an fast so gross

angelegt wie sie bei den medianen Kolben sind, und zwar unabhängig davon, ob sie durchsichtig sind oder weiss-opak.

4. An der Färbung des Kolbens sind die Epidermis und die Leber beteiligt. Die Epidermis ist zwar ein einschichtiges Epithel, gliedert sich aber in eine äussere und eine innere Zone, die oft verschiedene Farbstoffe enthalten. Somit kann das Muster aus drei Schichten zusammengesetzt sein, die in ihrer Färbung aufeinander abgestimmt sind:

- 1) Nebeneinander auftretende Pigmente erzeugen Kontrastwirkungen; vor allem Gelb/Blau, Weiss/Blau, auch Rot/Blau. Die Grenzen sind bei Pigmenten, die sich in der gleichen Hautschicht befinden, oft auffallend scharf.
- 2) Übereinanderliegende Farbelemente ergänzen oder verstärken sich. „Körnerpigmente“ — im basalen Teil der Epidermiszellen — bilden eine scharf umrissene Zeichnung, darüber liegen — im distalen Zellteil — diffus verteilte Pigmente, welche die Farbe intensivieren. Strukturblau ist immer eine kombinierte Wirkung, bestehend aus einem Haut- und einem Leber- bzw. Unterhaut-Anteil.
- 3) Dort wo innere Organe auffällig gefärbt sind — z. B. die Leber in den Kolben, bei andern hier nicht berücksichtigten Arten auch das Gehirn (*Facelinopsis marioni*, *Ercolania trinchesi*) — ist die Haut transparent; an stark pigmentierten Hautstellen sind die darunterliegenden innern Organe indifferent gefärbt.

5. Pigmente und Farbstrukturen der Haut:

- 1) Bei einer grossen Zahl der untersuchten Formen — *Aeolidier* und *Glossodoris* — wurden Farbelemente gefunden, die in Form von Körnern vorliegen, und sich bei den *Aeolidiern* im basalen Teil der Epidermiszellen, bei *Glossodoris* unmittelbar unter der Epidermis befinden. Sie sind säurelöslich, nicht aber fett- oder wasserlöslich. Sie sind aus kleinen flachen Plättchen zusammengesetzt, die Interferenzerscheinungen erzeugen können. Je nach der Grösse der Teilchen und ihrer Anordnung entstehen verschiedene Farbeffekte: Opakes, nicht glänzendes Weiss (= Streuung, nicht Interferenz), irisierendes Weiss, das sich bei starker Vergrösserung in einzelne Farbpunkte auflöst, Hellgelb (matt oder mit Metallglanz), Blau. Leider war es nicht

möglich, alle Farbeffekte physikalisch zu begründen; es muss aber betont werden, dass diese Farben — und das Weiss ja auf jeden Fall — zu den Strukturfarben zu rechnen sind, da die Teilchen, welche die Körner zusammensetzen, selbst nicht gefärbt sind.

- 2) Als eigentliche Pigmente sind teils fettlösliche, teils schwer lösliche Farbstoffe zu nennen, die in ihrer Verteilung weniger scharf abgegrenzt sind, und die bald mit „Körnerfarben“ kombiniert auftreten, bald der ganzen Haut eine halbtransparente Färbung geben.
- 3) Die andersartigen Färbungselemente der Saccoglossen wurden bloss am Beispiel von *Ercolania costai* erwähnt: gefärbte Drüsenzellen spielen bei dieser Gruppe eine grosse Rolle als Farbstoffträger.
- 4) Besondere Aufmerksamkeit verdienen die verschiedenen Möglichkeiten der Blauerzeugung:

Blaues Pigment kommt bei beiden *Glossodoris*-Arten, *G. gracilis* und *G. tricolor* vor. Es ist wasserlöslich. In allen andern hier beschriebenen Fällen ist die Blaufärbung ein Struktureffekt. Die Wirkung wird auf verschiedenen Wegen erreicht: Interferenzkörner, Vakuolen oder Drüsenzellen. Bedingung für eine intensiv blaue Farbe ist ein dunkler Hintergrund (Leber bei Aeolidiern und Saccoglossen, Bindegewebe bei *Glossodoris*).

6. Als Leberfarben sind gelbe, rote und bräunliche Töne bei den Aeolidiern am häufigsten, grüne und rote (Rotalgen!) bei Saccoglossen. Die Farbe der Leber steht naturgemäss in einem mehr oder weniger engen Zusammenhang mit ihrer Stoffwechselfunktion. Die unmittelbarste Abhängigkeit von der Nahrung und zugleich die grösste Übereinstimmung im Farbton mit der Futteralge ist bei Saccoglossen zu finden. Auch die Aeolidier beziehen das „Rohmaterial“ für ihre Leberfarbstoffe aus der Nahrung und werden nach einiger Zeit bleich, wenn sie kein Futter mehr erhalten. In keinem der untersuchten Fälle ist es aber so, dass die Pigmentkörper der Futterhydroiden unverändert in den Leberzellen gespeichert würden¹. Vielmehr erzeugt jede Art aus demselben

¹ Etwas anderes sind die symbiontischen Algen (Zooxanthellen): Diese werden mit der Coelenteraten-Nahrung aufgenommen und unverdaut in den Leberzellen gespeichert: *Spurilla*, *Aeolidina*, *Limnandra* u. a.

Eudendrium- oder Sertularien-Futter ihre eigene, innerhalb gewisser Grenzen schwankende Leberfarbe. Diese Farbstoffe befinden sich in Vakuolen, die im lebenden Zustand den dunklen Vakuolen von *Trinchesia* ähnlich sehen, deren Inhalt aber im Gegensatz zu den „Körnern“ der *Trinchesia*-Schnitte bei der Fixierung vollständig herausgelöst wird.

7. In der abschliessenden Diskussion wird darauf hingewiesen, dass sich zwar viele der an der Nudibranchier-Färbung beobachteten Erscheinungen aus dem Ablauf von Stoffwechselfvorgängen oder mit den Begriffen „Schutz-“ und „Warnfärbung“ erklären lassen, dass aber bei solchen Interpretationen die charakteristischen Merkmale jeder einzelnen Art unberücksichtigt bleiben müssen. Die Bedeutung dieses Anteils der Musterbildungen, ihren morphologischen Eigenwert hervorzuheben, war der Sinn dieser Arbeit.

Trinchesia coerulea Montagu.

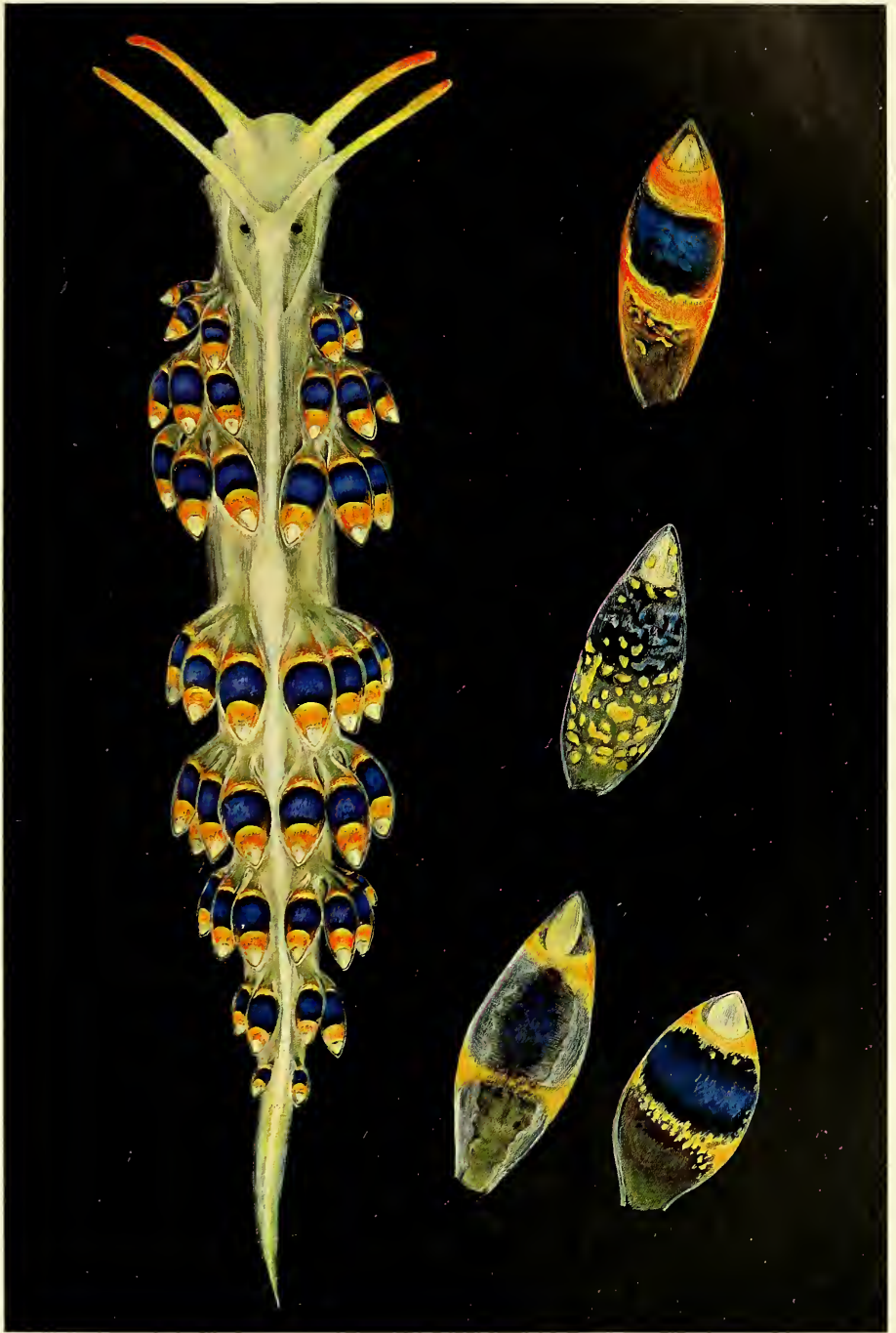
Links:

Ganzes Tier, normale Färbung eines Posidonien-Exemplars (vgl. p. 488).

Rechts:

Verschiedene Farbvarianten, dargestellt an einzelnen Kolben (vgl. p. 529).
 Oben: intensiv orangerote Form. - Mitte: gelb-grüne Form, Orangepigment fehlt. - Unten: Normalfärbung, links Kolben nach längerer Fastenperiode; rechts unmittelbar nach Futteraufnahme; (vgl. p. 542 und Abb. 37).

Aquarell von Esther Sandmeier, Basel.



LISTE DER ABKÜRZUNGEN ZU DEN ABBILDUNGEN

BV	Blauvakuolen
Bg	Bindegewebe
BgK	Kerne freier Bindegewebezellen
BgM	Bindegewebe und Muskulatur
C	Cuticula
D	Dunkle Körner bzw. Vakuolen in der Leber
Dr	Drüsenzelle
E	Epidermis
EZ	Embryonale Zellen
G	Gelbkörner
HE	Helle Elemente in der Leber
IZ	Interstitielle Zellen, Orangepigment enthaltend
K	Zellkerne
L	Leber
LM	Längsmuskulatur
M	Muskelschicht
M-H	Muskelschicht der Haut
M-NS	Muskelschicht des Nesselsacks
NS	Nesselsack
NSZ	Nesselsackzellen (= Cnidoblasten und Cnidocysten)
O	Orangepigment
RM	Ringmuskulatur
SpD	Speicheldrüse
SpNS	röhrenartige Spitze des Nesselsacks
V	Epidermisvakuolen, z. T. mit Mittellinie
Vd	Verdauungszellen (leicht punktiert) ev. mit stärker färbbaren Kugeln
Vk	Vakuolenzellen mit dunklen bzw. gelbbraunen Körnern (diese in der Abb. schwarz)
W	Wimpern
WV	Vakuolen, welche Weisskörner enthielten

LITERATUR

- ABELOOS, M. & R. 1932. *Sur les pigments hépatiques de Doris tuberculata (Cuv.) et leurs relations avec les pigments de l'éponge Halichondria panicea (Pall.)*. C. R. Soc. Biol. Paris 109: 1238-1240.
- COCKERELL, T. D. A. 1901. *Pigments of Nudibranchiate Mollusca*. Nature 65: 79-80.
- CROSSLAND, C. 1911. *Warning Coloration in a Nudibranch Mollusc and in a Chamaeleon*. Proc. zool. Soc. London.
- CROZIER, W. J. 1916. *On the immunity coloration of some Nudibranchs*. Proc. Nat. Acad. Sci. Washington 2: 672-675.
- CUÉNOT, L. 1906. *Les Eolidiens empruntent leurs nématocystes aux Coelentérés dont ils se nourrissent*. C. R. Soc. Biol. Paris 58: 541-543.
- 1907. *L'origine des nématocystes des Eolidiens*. Arch. zool. exp. gén. 6: 73-102.
- 1927. *Recherches sur la valeur protective de l'homochromie chez quelques animaux aquatiques*. Ann. Sci. Nat. Zool. 10: 123-148.
- DAVENPORT, C. B. 1893. *On the development of the cerata in Aeolis*. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. 24: 141-148.
- EVANS, T. J. 1953. *The alimentary and vascular systems of Alderia modesta (Lovén) in relation to its ecology*. Proc. malac. Soc. London 29: 249-258.
- FISHER, L. R., S. K. KON and S. Y. THOMPSON. 1956. *Vitamin A and Carotenoids in certain invertebrates: IV Mollusca*. Jour. Mar. Biol. Ass. U.K. 35: 41-61.
- FORREST, J. E. 1953. *On the feeding habits and the morphology and mode of functioning of the alimentary canal in some littoral Dorid Nudibranchiate Mollusca*. Proc. Linn. Soc. London 164: 225-235.
- FOX, D. L. 1953. *Animal biochromes and structural colours*. Cambridge, University Press.
- FRETTER, V. 1939. *The structure and function of the alimentary canal of some Tectibranch Molluscs, with a note on excretion*. Proc. Roy. Soc. Edinburgh 59: 599-646.
- 1941. *On the structure of the gut of the Ascoglossan Nudibranchs*. Proc. zool. Soc. London 110: 185-198.
- GLASER, O. C. 1903. *The nematocysts of Nudibranch Molluscs*. John Hopkins Univ. Circ. 22: 22.
- 1910. *The nematocysts of Eolids*. J. exp. Zool. 9: 117-142.
- GRAHAM, A. 1938. *The structure and function of the alimentary canal of Aeolid Molluscs, with a discussion on their nematocysts*. Proc. Roy. Soc. Edinburgh 59: 267-307.

- GROSVENOR, G. H. 1903. *On the nematocysts of Aeolids*. Proc. Roy. Soc. London 72: 462-486.
- HAEFELFINGER, H. R. 1959. *Remarques sur le développement du dessin de quelques Glossodoridiens (Mollusques opisthobranches)*. Rev. Suisse Zool. 66: 309-315.
- 1961. *Hervia costai (n. nom.), ein wieder entdeckter Opisthobranchier des Mittelmeeres*. Rev. Suisse Zool. 68: im Druck.
- HECHT, E. 1896. *Contribution à l'étude des Nudibranches*. Mém. Soc. zool. de France 8 und Thèse, Paris.
- HENNEGUY, L. F. 1925. *Contribution à l'histologie des Nudibranches*. Arch. anat. micr. Paris 21: 400-468.
- HERDMAN, W. A. 1890. *On the structure and function of the cerata or dorsal papillae in some Nudibranchiate Mollusca*. Quart. Jour. Micr. Sci. 31: 41-63.
- HOFFMANN, H. 1932-39. *Opisthobranchia*, Teil I. In Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Band 3: Mollusca, Abteilung 2: Gasteropoda, Buch 3: Opisthobranchiata. Leipzig.
- HOWELLS, H. H. 1936. *The anatomy and histology of the gut of Cymbulia peronii (Blainv.)*. Proc. malac. Soc. London 22: 62-72.
- 1942. *The structure and function of the alimentary canal of Aplysia punctata (Cuv.)*. Quart. Jour. Micr. Sci. N. S. 83: 357-397.
- KENNEDY, G. Y. & H. G. VEVEVS. 1954. *The occurrence of porphyrins in certain marine invertebrates*. Jour. Mar. Biol. Ass. U. K. 33: 663-676.
- KEPNER, W. A. 1943. *The manipulation of the nematocysts of Pennaria tiarella by Aeolis pilata*. Jour. Morph. Philadelphia 73: 297-311.
- KOMORI, S. 1930. *Origin of the Eolidian nematocysts from the standpoint of regeneration*. Annot. Zool. Jap. 13: 391-397.
- KREMBZOW, E. 1902. *Ueber den Bau und die Entwicklung der Rückenanhänge der Aeolidier*. Arch. mikr. Anat. 59: 181-210.
- LÖNNBERG, E. 1931. *Untersuchungen über das Vorkommen carotinoider Stoffe bei marinen Evertibraten*. I Ark. Zool. 22A: 1-49.
- 1933. II Ark. Zool. 25A: 1-17.
- MACINTOSH, W. C. 1901. *The coloration of marine animals*. Ann. mag. nat. Hist. (7) 7: 221.
- MARCUS, E. & E. 1956. *On two Saccoglossan slugs from Brazil*. Amer. Mus. Novitates No. 1796.
- MASON, C. W. 1926/27. *Structural colors in insects*.
- I. J. Phys. Chem 30: 383-395.
- II. " " 31: 321-354.
- III. " " 31: 1856-1872.
- MILLOTT, N. 1937. *On the structure and function of the wandering cells in the wall of the alimentary canal of Nudibranchiate Mollusca*. J. Exp. Biol. 14: 405-412.

- MILLOTT, N. 1938. *On the morphology of the alimentary canal, process of feeding and physiology of digestion of the Nudibranch Mollusc Jorunna tomentosa (Cuv.)*. Phil. Trans. Roy. Soc. B. 228: 173-217.
- PORTMANN, A. 1960. *Neue Wege der Biologie*. Piper, München.
- PORTMANN, A. & SANDMEIER, E. 1960. *Dondice banyulensis sp. nov., un Eolidien nouveau de la Méditerranée*. Rev. suisse 67: 159-168.
- PRUVOT-FOL, A. 1951. *Etudes des Nudibranches de la Méditerranée*. Arch. zool. exp. gén. 88.
- 1954. *Mollusques Opisthobranches*. Faune de France 58.
- ROUSSEAU, C. 1927. *Les nématocystes des Eolidiens*. Bull. Soc. Sci. Nat. Ouest France Nantes (4) 7.
- 1936. *Histophysiologie du foie des Eolidiens*. Thèse, Paris.
- RUSSELL, L. 1929. *The comparative morphology of the elysiid and aeolidiid types of the molluscan nervous systems, and its bearing on the relationships of the Ascoglossan Nudibranchs*. Proc. zool. Soc. London No. 14: 197-233.
- SCHREIBER, G. 1932. *Ricerche sui pigmenti delle Aplysiae*. Pubbl. Sta. Zool. Napoli 12: 291-324.
- STRAIN, H. 1949. *Hopkinsiaxanthin, a xanthophyll of the sea slug Hopkinsia rosacea*. Biol. Bull. Lancaster 97: 206-209.
- THOMPSON, T. E. 1960. *Defensive Acid-secretion in marine Gastropods*. Jour. Mar. Biol. Ass. 39: 115-122.
- 1960. *Defensive Adaptations in Opisthobranchs*. Ibid. 123-134.
- WRIGHT, T. S. 1858-61. *On the cnidae or thread-cells of the Eolidae*. Proc. R. Phys. Soc. Edinb. Sessions 1858/59, 1859/60, 1860/61.
- YONGE, C. M. 1944. *Analysis of association between invertebrates and unicellular algae*. Biol. Rev. 19: 79.
-

Untersuchungen über freie Aminosäuren während der Adultentwicklung von *Culex pipiens* und *Culex fatigans* und deren Einfluss auf die Eireifung

von

Hans Rudolf GEIGER

aus Ermatingen, Frauenfeld und Zürich

Mit 14 Textabbildungen

INHALT

	Seite
I. Einleitung und Problemstellung	583
II. Die ninhydrinpositiven Stoffe während der Adultentwicklung von <i>Culex pipiens</i> und <i>Culex fatigans</i>	585
III. Fütterungsversuche	597
IV. Histologische Untersuchungen der Ovarien	605
V. Relation Ovarentwicklung - Methioninsulfoxyd	609
VI. Zusammenfassung	619
VII. Literatur	622

I. EINLEITUNG UND PROBLEMSTELLUNG¹

Bei der überwiegenden Zahl von Stechmücken sind die Weibchen zur Eiablage unbedingt auf Blut angewiesen (Anautogenie). Es sind aber verschiedene Formen bekannt, bei denen die Weibchen das erste Eipaket ohne Blutnahrung bilden können (Autogenie).

¹ Herzlichen Dank spreche ich meinen verehrten Lehrern, Herrn Prof. Dr. P. S. CHEN, für die Überlassung des Themas und für die verständnisvolle Leitung und Förderung dieser Arbeit, und Herrn Prof. Dr. E. HADORN, für das stete Interesse meinen Untersuchungen gegenüber, aus. Herrn Prof. Dr. A. KÄLIN danke ich für die Ratschläge bei der statistischen Auswertung der Resultate.

Das Problem dieser anautogenen und autogenen Eibildung wurde durch viele Forscher von den verschiedensten Seiten angegangen.

Während ROUBAUD (1929) von Rassen spricht, MARSHALL and STALEY (1937) die autogene Population als eigene Art betrachten, so bezeichnet sie LAVEN (in MATTINGLY et al., 1951) als Mutante der autogenen. Populationen, zur morphologisch definierten Spezies *Culex pipiens* gehörend, lassen sich nicht unbegrenzt miteinander kreuzen (LAVEN, 1957). Die Systematik des *Culex pipiens*-Komplexes harrt also noch der Abklärung, weshalb die Verwendung des unbestimmten Ausdrucks « Form » (MATTINGLY, 1952) angebracht scheint.

Der Ernährung wurde eine wichtige Rolle zugeordnet, da die Eier der autogenen Form offensichtlich aus larvalen Reservestoffen aufgebaut werden (BOISSEZON, 1933; ROUBAUD, 1933). Die autogenen Larven bilden unter gleichen Zuchtbedingungen einen größeren Fettkörper als die anautogenen aus (ROUBAUD and TOUMANOFF, 1930; ROUBAUD, 1933; MÖLLRING, 1956). Die gleiche Beobachtung machten MÖLLRING (1956) und TWOHY and ROZEBOOM (1957) bei den frischgeschlüpften Weibchen. Wenn CLEMENTS (1956) auf der einen Seite herausfand, dass die anautogene larvale Reserve durchaus zur Bildung einiger Eier ausreichen würde, andererseits aber die Weibchen einer autogenen Hungerlarven-Zucht autogen bleiben (BUCK, 1935; MÖLLRING, 1956), so kann man daraus den Schluss ziehen, dass die Ernährung auf die *Auslösung* der Eientwicklung keinen Einfluss hat und höchstens die Eizahl der autogenen Form beeinflussen kann (GASCHEN, 1932; HECHT, 1933).

WIGGLESWORTH (1936) hat an *Rhodnius* die Abhängigkeit der Ovarentwicklung vom Corpus allatum-Hormon festgestellt. Entsprechende Untersuchungen an Mücken begannen BODENSTEIN (1945), DETINOVA (1945) und MEDNIKOWA (1952). Die Schnürungs-experimente von CLEMENTS (1956) an *Culex pipiens*, *Aedes aegypti* und *Anopheles* deuteten auf Beeinflussung der Ovarien durch ein Hormon hin, was er aber bei Transplantationen von Gehirn, Corpora allata und Corpora cardiaca nicht bestätigt fand. Bluttransfusionen an *Aedes aegypti* erbrachten den Nachweis, dass die Entwicklung des Ovars unter der Kontrolle eines im Kopf gebildeten Hormons steht (GILLET, 1958).

Auf Grund seiner Ovartransplantationsergebnisse an *Culex pipiens* und *Culex fatigans* schloss LARSEN (1958) auf ein gonado-

tropes Hormon der Corpora allata, was LARSEN and BODENSTEIN (1959) durch entsprechende Transplantationen dieser Organe später beweisen konnten. Offenbar wird in autogenen Weibchen durch die Corpora allata ein gonadotropes Hormon ausgeschieden, das bei der anautogenen Form ohne Blutnahrung nicht gebildet wird.

Für Wachstum und Fortpflanzung ist der Proteinstoffwechsel von besonderer Wichtigkeit. So baut sich beispielsweise der Dotter zum grössten Teil aus Eiweissreserven auf. YOELY and MER (1938), GREENBERG (1951) und HOSOI (1954) machen einen unbekanntem chemischen Faktor für die anautogene Eiproduktion verantwortlich. Es besteht die Möglichkeit, dass eine chemische Substanz indirekt, d. h. durch Anregung des Hormonsystems, oder direkt, d. h. durch Beeinflussung des Ovars selbst, die Ovarentwicklung auslösen, bzw. hemmen könnte. So hat CHEN (1958 *a* und *b*, 1959) die Veränderungen im Aminosäurestoffwechsel bei Larven, Puppen und Adulttieren von *Culex pipiens* festgehalten. Er stellte dabei fest, dass Methioninsulfoxyd in adulten Weibchen, β -Alanin in adulten Männchen angereichert sind. Dieselbe Beobachtung machten KAPLAN et al. (1958) mit Methionin bei *Drosophila melanogaster*.

Die vorliegende Arbeit stellt sich folgende Ziele:

1. Das Stoffinventar an freien Aminosäuren, während der Adultentwicklung von *Culex fatigans*, zu bestimmen und mit demjenigen von *Culex pipiens* zu vergleichen;
2. Einen Beitrag zur Abklärung der Bedeutung von Methioninsulfoxyd in der Fortpflanzung bei beiden *Culex*-Formen zu leisten.

II. DIE NINHYDRINPOSITIVEN STOFFE WÄHREND DER ADULTENTWICKLUNG VON *CULEX PIPIENS* UND *CULEX FATIGANS*.

1. MATERIAL UND METHODE.

Die beiden *Culex* Formen, ursprünglich am Max-Planckinstitut für Biologie in Tübingen gezüchtet, werden über Generationen an unserem Institut gehalten.

Die täglich aus den Kulturschalen gesammelten Puppen wurden in mit Gaze bedeckte, 100 ml Wasser enthaltende 300 ml Gläser gegeben und zur Zeit des Schlüpfens alle vier Stunden beobachtet. Sämtliche, innerhalb dieser Zeitspanne geschlüpfte Tiere, galten als gleichaltrig und standen, während 10 Tagen bei 25° in getrennten Gläsern gehalten, jederzeit für Extrakte zur Verfügung. Die Mücken erhielten bis zur Verarbeitung keinerlei Nahrung.

Das Pipettieren der Puppen aus den Zuchtgläsern ist eine langwierige Arbeit. Bei der leisesten Berührung der Wasseroberfläche tauchen die Puppen unter und schwirren unruhig herum, was den Fang natürlich sehr erschwert. Eine interessante Beobachtung liess eine neue Fangtechnik erproben, die sich bestens bewährte. Puppen in frisches, kaltes Wasser gegeben, bleiben bewegungslos an der Oberfläche. Die Larven hingegen suchen beim Wasserwechsel den Boden der Schalen auf. So lassen sich die Puppen während kurzer Zeit bequem mit einem Sieb einsammeln.

In Vorversuchen nach der eindimensionalen Methode erwiesen sich die Extrakte von 12 Tieren als optimale Menge für zweidimensionale Chromatogramme, um auch die schwächeren Flecken deutlich sichtbar zu machen. Je 12 gleichaltrige, gleichgeschlechtliche Tiere wurden in einem kleinen Glastubus mit einem Glasstab fein zerrieben, in 0,2 ccm 80%-igem Methylalkohol extrahiert und anschliessend zentrifugiert. Der Extrakt wurde auf Filterpapier Whatman No. 1 (24×46 cm) aufgetragen, aufsteigend in 70% n-Propanol und darauf absteigend in wassergesättigtem Phenol chromatographiert. Warmluft (ca. 45°) während vier Stunden entfernt das Phenol vollständig aus dem Papier.

Die qualitative Bestimmung der Aminosäuren geschah nach HADORN und STUMM-ZOLLINGER (1953), CHEN und HADORN (1954) während die quantitative Auswertung nach der leicht abgeänderten Methode von FISCHER und DÖRFEL (1953) erfolgte: Photometrierung der Kupfersalze von Ninhydrinfärbungen in Lösung. Zur Erzeugung der Farbreaktion wurde das Papier dreimal beidseitig mit 0,5%-iger Ninhydrinlösung besprüht und während 20 Minuten bei 80° C entwickelt. Die Behandlung der Flecken mit einer Mischung aus 2 ccm gesättigter, wässriger Kupfernitratlösung, 0,2 ccm 10%-iger Salpetersäure und 100 ccm 96%-igem Aethanol, führt zur Bildung des Kupfersalzes. Der Kupferkomplex ist stabil, so dass die Chromatogramme längere Zeit haltbar sind. Die Flecken

wurden nun planimetriert, ausgeschnitten und in je 5 ccm Methanol eluiert. Darauf liessen sich, nach maximal zwei Stunden, die Extinktionswerte des Eluates im Beckman-Photospektrometer (Modell DU) bei einer Wellenlänge von 510 m μ bestimmen. Die Werte waren noch um die Papierwerte zu korrigieren (s. BENZ 1957, FAULHABER 1959).

Die genaue Untersuchungsanordnung für jede Versuchsserie wird im folgenden noch eingehend beschrieben.

2. ERGEBNISSE.

Im Laufe der Adultentwicklung konnten bei *Culex pipiens* und bei *Culex fatigans*, sowohl bei den Weibchen als auch bei den Männchen, folgende freien Aminosäuren und Peptide identifiziert werden: α -Alanin, β -Alanin, Arginin, Asparaginsäure, Cystin, Glu-

TABELLE 1.

Durchschnittliches Frischgewicht bei Weibchen und Männchen von Culex pipiens und Culex fatigans, vom ersten bis zum fünften Tag nach dem Schlüpfen, in mg pro Tier bei 22° C.

(n = Anzahl der Bestimmungen, M = Mittelwerte, S = Streuung.)

	n	<i>Cules pipiens</i>		n	<i>Culex fatigans</i>	
		♀	♂		♀	♂
		M \pm S	M \pm S		M \pm S	M \pm S
1. Tag . .	20	4,383 \pm 0,0725	2,274 \pm 0,0573	13	2,479 \pm 0,0735	1,606 \pm 0,0506
2. Tag . .	20	4,652 \pm 0,0685	2,058 \pm 0,0628	13	2,272 \pm 0,0702	1,590 \pm 0,0610
3. Tag . .	19	4,248 \pm 0,0753	1,914 \pm 0,0592	12	2,240 \pm 0,0810	1,391 \pm 0,0733
4. Tag . .	19	4,266 \pm 0,0664	1,812 \pm 0,0607	11	2,005 \pm 0,0695	1,244 \pm 0,0621
5. Tag . .	19	3,894 \pm 0,0683	1,667 \pm 0,0633	10	1,892 \pm 0,0633	1,194 \pm 0,0522

tamin, Glutaminsäure, Glycin, Histidin, Leucin/Isoleucin, Lysin, Methioninsulfoxyd, Prolin, Serin, Taurin, Threonin, Tyrosin, Valin-Methionin, Peptid 1, 2, 3. Es bestehen keine qualitativen Unterschiede an ninhydrinpositiven Substanzen zwischen den beiden Formen. Dagegen zeigen die quantitativen Ergebnisse, dass die Gesamtmenge an ninhydrinpositiven Stoffen grösser ist, einerseits bei Weibchen gegenüber Männchen und andererseits bei *Culex pipiens*

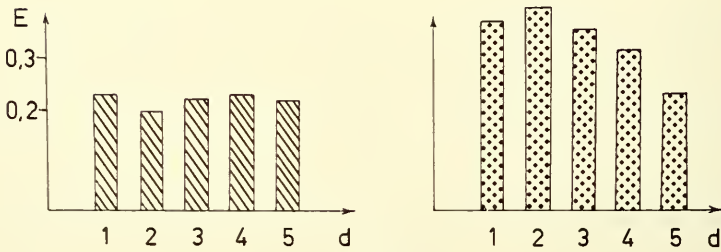
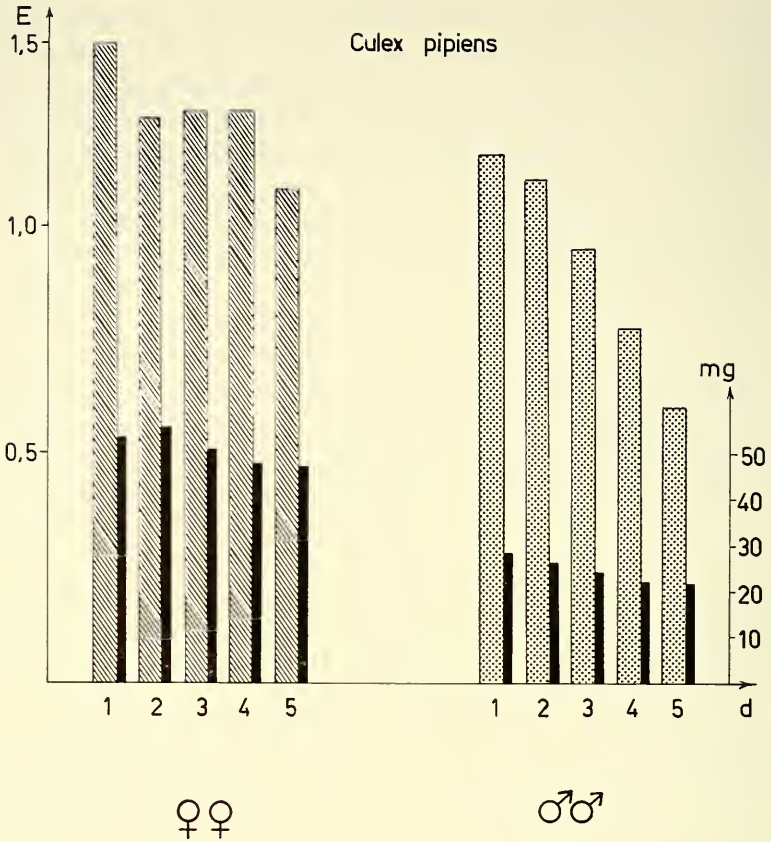


ABB. 1 a.

Oben: Gesamtmenge der ninhydrinpositiven Substanzen (in Extinktionseinheiten des Beckmanphotospektrometers) und Frischgewicht (in mg) pro 12 Tiere während der Adultentwicklung von *Culex pipiens*.

Unten: Verhältnis der Extinktion zum Gewicht (E/mg).

Es handelt sich um Durchschnittswerte von 12-20 Messungen, bei einer durchschnittlichen Temperatur von 22° C gemacht. (E = Extinktion).

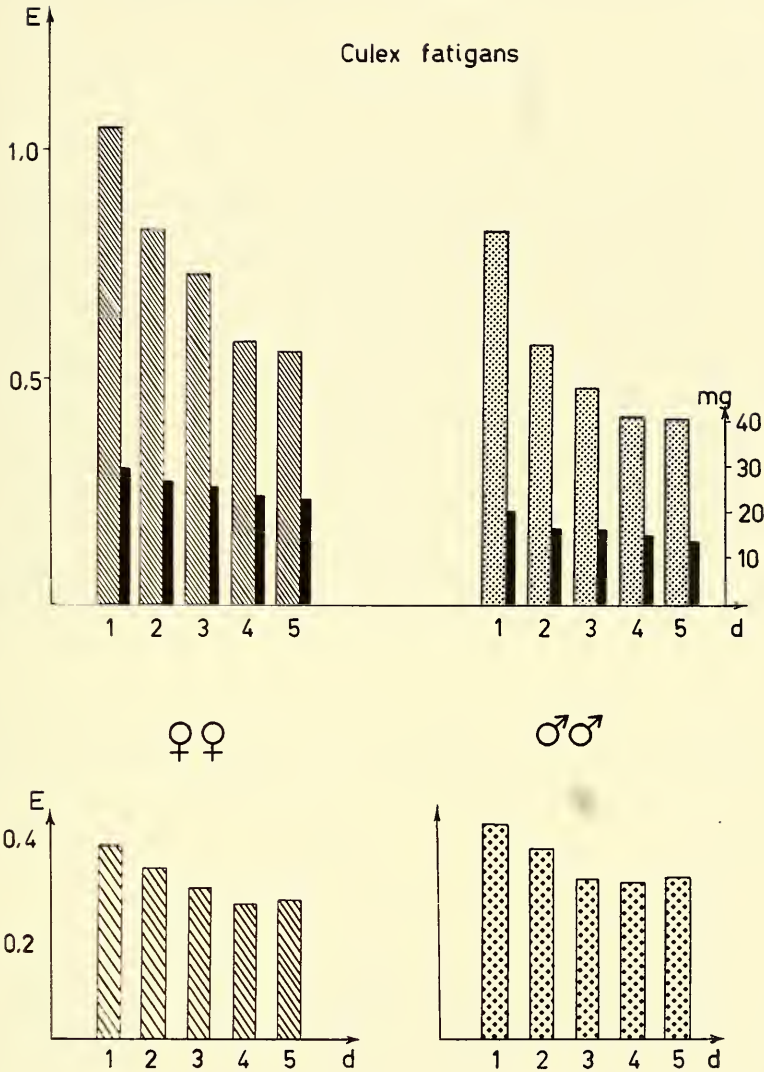


ABB. 1 b.

Oben: Gesamtmenge der ninhydrinpositiven Substanzen (in Extinctionseinheiten des Beckmanphotospektrometers) und Frischgewicht (in mg) pro 12 Tiere während der Adultentwicklung von *Culex fatigans*.

Unten: Verhältnis der Extinktion zum Gewicht (E/mg).

Es handelt sich um Durchschnittswerte von 12-20 Messungen, bei einer durchschnittlichen Temperatur von 22° C gemacht. (E = Extinktion).

Die freien Aminosäuren und Peptide (in Extinktionseinheiten des Beckmanphotosp

(n = Anzahl d

<i>Culex pipiens</i>	1. Tag			2. Tag			n
	n	♀	♂	n	♀	♂	
α-Alanin	7	0,287 ± 0,011	0,233 ± 0,013	7	0,314 ± 0,012	0,028 ± 0,011	8
β-Alanin	7	0,041 ± 0,010	0,034 ± 0,012	7	0,033 ± 0,009	0,112 ± 0,020	7
Arginin	8	0,084 ± 0,018	0,073 ± 0,011	7	0,070 ± 0,016	0,073 ± 0,012	7
Asparaginsäure . .	7	0,021 ± 0,006	0,017 ± 0,005	8	0,018 ± 0,007	0,012 ± 0,003	7
Cystin	8	0,019 ± 0,006	0,016 ± 0,006	7	0,010 ± 0,004	0,005 ± 0,007	7
Glutamin	8	0,101 ± 0,013	0,113 ± 0,012	7	0,065 ± 0,014	0,096 ± 0,011	8
Glutaminsäure . .	8	0,145 ± 0,006	0,104 ± 0,010	7	0,125 ± 0,006	0,067 ± 0,004	7
Glycin	7	0,020 ± 0,007	0,022 ± 0,004	8	0,021 ± 0,008	0,014 ± 0,004	8
Histidin	8	0,103 ± 0,010	0,131 ± 0,011	8	0,075 ± 0,011	0,134 ± 0,010	8
Leucin/Isoleucin .	7	0,060 ± 0,008	0,042 ± 0,004	7	0,023 ± 0,009	0,029 ± 0,004	7
Lysin	7	0,027 ± 0,005	0,022 ± 0,004	8	0,015 ± 0,005	0,013 ± 0,006	8
Methioninsulfoxyd	7	0,219 ± 0,010	0,096 ± 0,009	7	0,266 ± 0,012	0,097 ± 0,008	8
Prolin	8	0,032 ± 0,012	0,024 ± 0,013	7	0,028 ± 0,012	0,017 ± 0,010	8
Serin	8	0,050 ± 0,005	0,063 ± 0,004	8	0,030 ± 0,005	0,067 ± 0,004	6
Taurin	8	0,015 ± 0,010	0,016 ± 0,011	8	0,010 ± 0,005	0,015 ± 0,005	8
Threonin	7	0,024 ± 0,003	0,030 ± 0,004	6	0,021 ± 0,004	0,019 ± 0,006	7
Tyrosin	8	0,055 ± 0,010	0,028 ± 0,011	7	0,049 ± 0,010	—	7
Valin/Methionin .	7	0,103 ± 0,012	0,056 ± 0,012	7	0,046 ± 0,009	0,050 ± 0,010	8
Peptid 1	7	—	0,020 ± 0,011	8	0,014 ± 0,010	0,004 ± 0,005	8

Die freien Aminosäuren und Peptide (in Extinktionseinheiten des Beckmanphotosp

(n = Anzahl d

<i>Culex fatigans</i>	1. Tag			2. Tag			n
	n	♀	♂	n	♀	♂	
α-Alanin	6	0,304 ± 0,010	0,278 ± 0,011	7	0,062 ± 0,009	0,170 ± 0,010	7
β-Alanin	7	0,036 ± 0,007	0,040 ± 0,006	8	0,028 ± 0,007	0,073 ± 0,007	8
Arginin	7	0,058 ± 0,010	0,033 ± 0,009	8	0,037 ± 0,012	0,026 ± 0,008	6
Asparaginsäure . .	8	0,024 ± 0,005	0,017 ± 0,003	8	0,019 ± 0,008	0,012 ± 0,005	7
Cystin	7	0,018 ± 0,003	0,004 ± 0,003	7	0,005 ± 0,003	0,004 ± 0,003	7
Glutamin	8	0,044 ± 0,010	0,049 ± 0,012	8	0,039 ± 0,012	0,032 ± 0,012	8
Glutaminsäure . .	8	0,123 ± 0,008	0,095 ± 0,005	7	0,099 ± 0,008	0,074 ± 0,004	8
Glycin	6	0,016 ± 0,003	0,015 ± 0,008	7	0,014 ± 0,005	0,016 ± 0,007	8
Histidin	7	0,034 ± 0,005	0,032 ± 0,005	7	0,015 ± 0,006	0,002 ± 0,005	7
Leucin/Isoleucin .	7	0,033 ± 0,010	0,034 ± 0,011	8	—	—	7
Lysin	8	0,013 ± 0,009	0,007 ± 0,005	7	—	—	7
Methioninsulfoxyd	8	0,221 ± 0,008	0,127 ± 0,007	7	0,232 ± 0,008	0,075 ± 0,008	8
Prolin	8	0,021 ± 0,010	0,011 ± 0,011	8	0,012 ± 0,009	0,010 ± 0,010	6
Serin	7	0,032 ± 0,012	0,029 ± 0,013	8	0,027 ± 0,011	0,026 ± 0,013	7
Taurin	8	0,017 ± 0,005	0,012 ± 0,004	7	0,007 ± 0,005	0,009 ± 0,003	7
Threonin	7	0,018 ± 0,006	0,017 ± 0,006	7	0,016 ± 0,005	0,010 ± 0,005	7
Tyrosin	7	0,018 ± 0,012	0,008 ± 0,010	7	—	—	8
Valin/Methionin .	8	0,013 ± 0,009	—	8	—	—	8
Peptid 1	8	0,011 ± 0,008	0,017 ± 0,007	7	0,005 ± 0,005	0,017 ± 0,004	8

2 a.

(mmeters) während der Adultentwicklung von *Culex pipiens* pro 12 Tiere bei 22° C.
(Bestimmungen.)

3. Tag		4. Tag			5. Tag		
♀	♂	n	♀	♂	n	♀	♂
± 0,014	0,278 ± 0,010	8	0,406 ± 0,014	0,250 ± 0,010	7	0,360 ± 0,015	0,108 ± 0,010
± 0,010	0,132 ± 0,009	7	0,042 ± 0,008	0,134 ± 0,010	7	0,027 ± 0,011	0,125 ± 0,010
± 0,015	0,073 ± 0,011	7	0,075 ± 0,015	0,046 ± 0,010	8	0,058 ± 0,016	0,019 ± 0,010
± 0,008	0,012 ± 0,004	7	0,016 ± 0,008	0,008 ± 0,005	7	0,008 ± 0,007	0,011 ± 0,004
± 0,006	0,008 ± 0,005	7	0,004 ± 0,004	0,007 ± 0,007	8	0,008 ± 0,008	0,007 ± 0,004
± 0,012	0,055 ± 0,011	8	0,013 ± 0,012	0,025 ± 0,010	8	0,038 ± 0,013	0,027 ± 0,011
± 0,007	0,046 ± 0,005	7	0,089 ± 0,007	0,039 ± 0,005	7	0,082 ± 0,008	0,066 ± 0,005
± 0,008	0,014 ± 0,005	8	0,019 ± 0,009	0,006 ± 0,005	7	0,010 ± 0,008	0,011 ± 0,004
± 0,012	0,138 ± 0,010	8	0,032 ± 0,011	0,101 ± 0,010	8	0,013 ± 0,010	0,056 ± 0,011
± 0,010	—	7	0,019 ± 0,010	—	8	0,005 ± 0,009	—
± 0,008	0,006 ± 0,005	7	0,016 ± 0,008	0,002 ± 0,002	7	0,002 ± 0,002	—
± 0,010	0,097 ± 0,009	8	0,369 ± 0,012	0,088 ± 0,008	8	0,386 ± 0,010	0,078 ± 0,008
± 0,011	0,019 ± 0,009	8	0,013 ± 0,010	0,005 ± 0,004	7	0,013 ± 0,012	0,013 ± 0,008
± 0,006	0,027 ± 0,004	7	0,042 ± 0,005	0,013 ± 0,004	7	0,017 ± 0,005	0,007 ± 0,004
± 0,006	0,014 ± 0,005	8	0,015 ± 0,005	0,012 ± 0,005	7	0,015 ± 0,006	0,011 ± 0,004
± 0,010	0,014 ± 0,004	7	0,010 ± 0,005	0,006 ± 0,004	7	0,007 ± 0,006	0,003 ± 0,003
± 0,010	0,013 ± 0,011	7	0,018 ± 0,009	0,006 ± 0,004	8	0,017 ± 0,009	0,006 ± 0,005
± 0,012	0,016 ± 0,013	8	0,026 ± 0,010	0,002 ± 0,002	7	0,002 ± 0,002	—
± 0,007	0,003 ± 0,003	8	0,008 ± 0,005	0,006 ± 0,002	7	0,013 ± 0,004	0,004 ± 0,002

2 b.

(mmeters) während der Adultentwicklung von *Culex fatigans* pro 12 Tiere bei 22° C.
(Bestimmungen.)

3. Tag		4. Tag			5. Tag		
♀	♂	n	♀	♂	n	♀	♂
± 0,012	0,125 ± 0,009	8	0,154 ± 0,009	0,128 ± 0,010	7	0,138 ± 0,010	0,096 ± 0,009
± 0,074	0,074 ± 0,006	7	0,019 ± 0,007	0,108 ± 0,006	7	0,021 ± 0,006	0,110 ± 0,006
± 0,008	0,025 ± 0,009	8	0,025 ± 0,012	0,024 ± 0,010	7	0,022 ± 0,009	0,026 ± 0,011
± 0,005	0,012 ± 0,004	8	0,011 ± 0,008	0,008 ± 0,007	8	0,012 ± 0,008	0,011 ± 0,008
± 0,005	0,001 ± 0,001	8	0,006 ± 0,005	—	8	0,003 ± 0,002	—
± 0,010	0,018 ± 0,012	7	0,028 ± 0,009	0,021 ± 0,010	7	0,025 ± 0,010	0,020 ± 0,011
± 0,009	0,065 ± 0,004	7	0,053 ± 0,008	0,057 ± 0,005	8	0,050 ± 0,008	0,058 ± 0,005
± 0,010	0,006 ± 0,006	8	0,008 ± 0,003	—	7	0,006 ± 0,006	0,008 ± 0,008
± 0,008	0,020 ± 0,007	7	0,002 ± 0,002	0,009 ± 0,005	7	0,008 ± 0,004	0,012 ± 0,006
—	—	6	—	—	8	—	—
—	—	8	—	—	8	—	—
± 0,010	0,073 ± 0,009	8	0,230 ± 0,010	0,046 ± 0,009	8	0,225 ± 0,008	0,042 ± 0,008
± 0,011	0,012 ± 0,010	7	0,004 ± 0,003	—	7	0,005 ± 0,008	0,013 ± 0,010
± 0,009	0,018 ± 0,011	8	0,019 ± 0,012	0,001 ± 0,001	7	0,017 ± 0,012	0,005 ± 0,003
± 0,003	0,011 ± 0,006	7	0,002 ± 0,002	0,009 ± 0,004	8	0,002 ± 0,002	0,007 ± 0,006
± 0,006	0,012 ± 0,006	7	0,015 ± 0,004	0,001 ± 0,001	7	0,016 ± 0,004	0,002 ± 0,002
± 0,005	—	8	—	0,008 ± 0,007	8	0,004 ± 0,004	0,003 ± 0,002
—	—	8	—	—	7	—	—
± 0,008	0,012 ± 0,010	8	0,005 ± 0,005	—	7	0,007 ± 0,006	0,010 ± 0,005

TABELLE 2 a.

Die freien Aminosäuren und Peptide (in Extinktionseinheiten des Beckmanphotospektrometers) während der Adultentwicklung von *Culex pipiens* pro 12 Tiere bei 22° C.
(n = Anzahl der Bestimmungen.)

<i>Culex pipiens</i>	1. Tag			2. Tag			3. Tag			4. Tag			5. Tag		
	n	♀	♂	n	♀	♂	n	♀	♂	n	♀	♂	n	♀	♂
α-Alanin	7	0,287 ± 0,011	0,233 ± 0,013	7	0,314 ± 0,012	0,028 ± 0,011	8	0,346 ± 0,014	0,278 ± 0,010	8	0,405 ± 0,014	0,250 ± 0,010	7	0,360 ± 0,015	0,108 ± 0,010
β-Alanin	7	0,041 ± 0,010	0,034 ± 0,012	7	0,033 ± 0,009	0,112 ± 0,020	7	0,034 ± 0,010	0,132 ± 0,009	7	0,042 ± 0,008	0,134 ± 0,010	7	0,027 ± 0,011	0,125 ± 0,010
Arginin	8	0,084 ± 0,018	0,073 ± 0,011	7	0,070 ± 0,016	0,073 ± 0,012	7	0,070 ± 0,015	0,073 ± 0,011	7	0,075 ± 0,015	0,046 ± 0,010	8	0,058 ± 0,016	0,019 ± 0,010
Asparaginsäure	7	0,021 ± 0,006	0,017 ± 0,005	8	0,018 ± 0,007	0,012 ± 0,003	7	0,015 ± 0,008	0,012 ± 0,004	7	0,016 ± 0,008	0,008 ± 0,005	7	0,008 ± 0,007	0,011 ± 0,004
Cystin	8	0,019 ± 0,006	0,016 ± 0,006	7	0,010 ± 0,004	0,005 ± 0,007	7	0,011 ± 0,006	0,008 ± 0,005	7	0,004 ± 0,004	0,007 ± 0,007	8	0,008 ± 0,008	0,007 ± 0,004
Glutamin	8	0,101 ± 0,013	0,113 ± 0,012	7	0,065 ± 0,014	0,096 ± 0,011	8	0,049 ± 0,012	0,055 ± 0,011	8	0,013 ± 0,012	0,025 ± 0,010	8	0,038 ± 0,013	0,027 ± 0,011
Glutaminsäure	8	0,145 ± 0,006	0,104 ± 0,010	7	0,125 ± 0,006	0,067 ± 0,004	7	0,125 ± 0,007	0,045 ± 0,005	7	0,089 ± 0,007	0,039 ± 0,005	7	0,082 ± 0,008	0,066 ± 0,005
Glycin	7	0,020 ± 0,007	0,022 ± 0,004	8	0,021 ± 0,008	0,014 ± 0,004	8	0,023 ± 0,008	0,014 ± 0,005	8	0,019 ± 0,009	0,006 ± 0,005	7	0,010 ± 0,008	0,011 ± 0,004
Histidin	8	0,103 ± 0,010	0,131 ± 0,011	8	0,075 ± 0,011	0,134 ± 0,010	8	0,051 ± 0,012	0,138 ± 0,010	8	0,032 ± 0,011	0,101 ± 0,010	8	0,013 ± 0,010	0,056 ± 0,011
Leucin/Isoleucin	7	0,060 ± 0,008	0,042 ± 0,004	7	0,023 ± 0,009	0,029 ± 0,004	7	0,015 ± 0,010	—	7	0,019 ± 0,010	—	8	0,005 ± 0,009	—
Lysin	7	0,027 ± 0,005	0,022 ± 0,004	8	0,015 ± 0,005	0,013 ± 0,006	8	0,015 ± 0,008	0,006 ± 0,005	7	0,016 ± 0,008	0,002 ± 0,002	7	0,002 ± 0,002	—
Methioninsulfoxyd	7	0,219 ± 0,010	0,096 ± 0,009	7	0,266 ± 0,012	0,097 ± 0,008	8	0,349 ± 0,010	0,097 ± 0,009	8	0,369 ± 0,012	0,088 ± 0,008	8	0,386 ± 0,010	0,078 ± 0,008
Prolin	8	0,032 ± 0,012	0,024 ± 0,013	7	0,028 ± 0,012	0,017 ± 0,010	8	0,016 ± 0,011	0,019 ± 0,009	8	0,013 ± 0,010	0,005 ± 0,004	7	0,013 ± 0,012	0,013 ± 0,008
Serin	8	0,050 ± 0,005	0,063 ± 0,004	8	0,030 ± 0,005	0,067 ± 0,004	6	0,030 ± 0,006	0,027 ± 0,004	7	0,042 ± 0,005	0,013 ± 0,004	7	0,017 ± 0,005	0,007 ± 0,004
Taurin	8	0,015 ± 0,010	0,016 ± 0,011	8	0,010 ± 0,005	0,015 ± 0,005	8	0,012 ± 0,006	0,014 ± 0,005	8	0,015 ± 0,005	0,012 ± 0,005	7	0,015 ± 0,006	0,011 ± 0,004
Threonin	7	0,024 ± 0,003	0,030 ± 0,004	6	0,021 ± 0,004	0,019 ± 0,006	7	0,022 ± 0,010	0,014 ± 0,004	7	0,010 ± 0,005	0,006 ± 0,004	7	0,007 ± 0,006	0,003 ± 0,003
Tyrosin	8	0,055 ± 0,010	0,028 ± 0,011	7	0,049 ± 0,010	—	7	0,036 ± 0,010	0,013 ± 0,011	7	0,018 ± 0,009	0,006 ± 0,004	8	0,017 ± 0,009	0,006 ± 0,005
Valin/Methionin	7	0,103 ± 0,012	0,056 ± 0,012	7	0,046 ± 0,009	0,050 ± 0,010	8	0,028 ± 0,012	0,016 ± 0,013	8	0,026 ± 0,010	0,002 ± 0,002	7	0,002 ± 0,002	—
Peptid 1	7	—	0,020 ± 0,011	8	0,014 ± 0,010	0,004 ± 0,005	8	0,099 ± 0,007	0,003 ± 0,003	8	0,008 ± 0,005	0,006 ± 0,002	7	0,013 ± 0,004	0,004 ± 0,002

TABELLE 2 b.

Die freien Aminosäuren und Peptide (in Extinktionseinheiten des Beckmanphotospektrometers) während der Adultentwicklung von *Culex fatigans* pro 12 Tiere bei 22° C.
(n = Anzahl der Bestimmungen.)

<i>Culex fatigans</i>	1. Tag			2. Tag			3. Tag			4. Tag			5. Tag		
	n	♀	♂	n	♀	♂	n	♀	♂	n	♀	♂	n	♀	♂
α-Alanin	6	0,304 ± 0,010	0,278 ± 0,011	7	0,062 ± 0,009	0,170 ± 0,010	7	0,164 ± 0,012	0,125 ± 0,009	8	0,154 ± 0,009	0,128 ± 0,010	7	0,138 ± 0,010	0,096 ± 0,009
β-Alanin	7	0,036 ± 0,007	0,040 ± 0,006	8	0,028 ± 0,007	0,073 ± 0,007	8	0,021 ± 0,074	0,074 ± 0,006	7	0,019 ± 0,007	0,108 ± 0,006	7	0,021 ± 0,006	0,110 ± 0,006
Arginin	7	0,058 ± 0,010	0,033 ± 0,009	8	0,037 ± 0,012	0,026 ± 0,008	6	0,034 ± 0,008	0,025 ± 0,009	8	0,025 ± 0,012	0,024 ± 0,010	7	0,022 ± 0,009	0,026 ± 0,011
Asparaginsäure	8	0,024 ± 0,005	0,017 ± 0,003	8	0,019 ± 0,008	0,012 ± 0,005	7	0,019 ± 0,005	0,012 ± 0,004	8	0,011 ± 0,008	0,008 ± 0,007	8	0,012 ± 0,008	0,011 ± 0,008
Cystin	7	0,018 ± 0,003	0,004 ± 0,003	7	0,005 ± 0,003	0,004 ± 0,003	7	0,008 ± 0,005	0,001 ± 0,001	8	0,006 ± 0,005	—	8	0,003 ± 0,002	—
Glutamin	8	0,044 ± 0,010	0,049 ± 0,012	8	0,039 ± 0,012	0,032 ± 0,012	8	0,055 ± 0,010	0,018 ± 0,012	7	0,028 ± 0,009	0,021 ± 0,010	7	0,025 ± 0,010	0,020 ± 0,011
Glutaminsäure	8	0,123 ± 0,008	0,095 ± 0,005	7	0,099 ± 0,008	0,074 ± 0,004	8	0,069 ± 0,009	0,065 ± 0,004	7	0,053 ± 0,008	0,057 ± 0,005	8	0,050 ± 0,008	0,058 ± 0,005
Glycin	6	0,016 ± 0,003	0,015 ± 0,008	7	0,014 ± 0,005	0,016 ± 0,007	8	0,018 ± 0,010	0,006 ± 0,006	8	0,008 ± 0,003	—	7	0,006 ± 0,006	0,008 ± 0,008
Histidin	7	0,034 ± 0,005	0,032 ± 0,005	7	0,015 ± 0,006	0,002 ± 0,005	7	0,012 ± 0,008	0,020 ± 0,007	7	0,002 ± 0,002	0,009 ± 0,005	7	0,008 ± 0,004	0,012 ± 0,006
Leucin/Isoleucin	7	0,033 ± 0,010	0,034 ± 0,011	8	—	—	7	—	—	6	—	—	8	—	—
Lysin	8	0,013 ± 0,009	0,007 ± 0,005	7	—	—	7	—	—	8	—	—	8	—	—
Methioninsulfoxyd	8	0,221 ± 0,008	0,127 ± 0,007	7	0,232 ± 0,008	0,075 ± 0,008	8	0,233 ± 0,010	0,073 ± 0,009	8	0,230 ± 0,010	0,046 ± 0,009	8	0,225 ± 0,008	0,042 ± 0,008
Prolin	8	0,021 ± 0,010	0,011 ± 0,011	8	0,012 ± 0,009	0,010 ± 0,010	6	0,019 ± 0,011	0,012 ± 0,010	7	0,004 ± 0,003	—	7	0,005 ± 0,008	0,013 ± 0,010
Serin	7	0,032 ± 0,012	0,029 ± 0,013	8	0,027 ± 0,011	0,026 ± 0,013	7	0,029 ± 0,009	0,018 ± 0,011	8	0,019 ± 0,012	—	7	0,017 ± 0,012	0,005 ± 0,003
Taurin	8	0,017 ± 0,005	0,012 ± 0,004	7	0,007 ± 0,005	0,009 ± 0,003	7	0,007 ± 0,003	0,011 ± 0,006	7	0,002 ± 0,002	0,009 ± 0,004	8	0,002 ± 0,002	0,007 ± 0,006
Threonin	7	0,018 ± 0,006	0,017 ± 0,006	7	0,016 ± 0,005	0,010 ± 0,005	7	0,019 ± 0,006	0,012 ± 0,006	7	0,015 ± 0,004	0,001 ± 0,001	7	0,016 ± 0,004	0,002 ± 0,002
Tyrosin	7	0,018 ± 0,012	0,008 ± 0,010	7	—	—	8	0,006 ± 0,005	—	8	—	0,008 ± 0,007	8	0,004 ± 0,004	0,003 ± 0,002
Valin/Methionin	8	0,013 ± 0,009	—	8	—	—	8	—	—	8	—	—	7	—	—
Peptid 1	8	0,011 ± 0,008	0,017 ± 0,007	7	0,005 ± 0,005	0,017 ± 0,004	8	0,018 ± 0,008	0,012 ± 0,010	8	0,005 ± 0,005	—	7	0,007 ± 0,006	0,010 ± 0,005

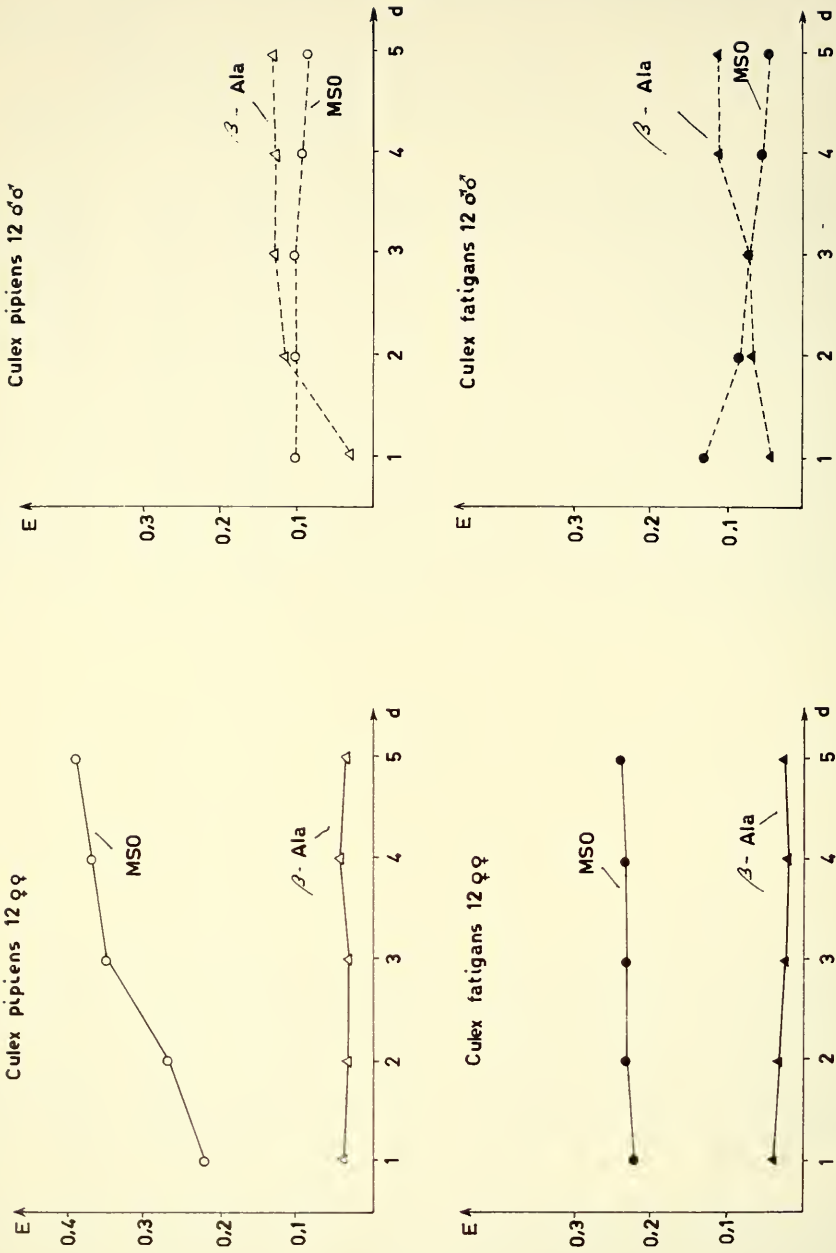


ABB. 2.

Methioninsulfoxyd (○ ●) und β-Alanin (△ ▲) pro 12 Weibchen (—) und 12 Männchen (---) von *Culex pipiens* (○ △) und *Culex fatigans* (● ▲) während der Adultentwicklung. (E = Extinktionseinheiten des Beckman-photospektrometers, d = Tage).

gegenüber *Culex fatigans* (Abb. 1a u. 1b). Während des adulten Lebens nehmen sowohl das Frischgewicht (Tab. 1) wie die Gesamtmenge an ninhydrinpositiven Substanzen bei beiden Formen, in beiden Geschlechtern, vom ersten bis zum fünften Tag ab. Es besteht aber keine Korrelation zwischen Körpergewicht und Stoffmenge (siehe Abb. 1a u. b unten). Auch die meisten Aminosäuren nehmen mit zunehmendem Alter der Mücken an Quantität ab (Tab. 2a u. b). Valin, Leucin und Lysin werden so weit abgebaut, dass sie zur Zeit der Eiablage nur noch in Spuren oder gar nicht mehr nachweisbar sind. Peptide 2 und 3 sind von Anfang an nur spurweise vorhanden, sodass sich eine quantitative Auswertung nicht lohnt. Eine Ausnahme bilden Methioninsulfoxyd und β -Alanin (Abb. 2). Die 4-5 tägigen Weibchen von *Culex pipiens* und *Culex fatigans* haben ungefähr fünfmal soviel Methioninsulfoxyd wie die gleichaltrigen Männchen. Bei *pipiens*-Weibchen reichert sich diese Aminosäure vom ersten bis zum fünften Tag stark an, während bei *fatigans*-Weibchen die Menge annähernd gleich bleibt. Umgekehrt verhält sich β -Alanin, das bei den Männchen in weit grösseren Mengen als bei den Weibchen vorkommt.

3. DISKUSSION.

Die freien Aminosäuren und Peptide wurden bei den verschiedensten Insekten vorwiegend im Larven- oder Puppenstadium untersucht. So zeigten DRILHON (1952) an *Macrothylacea rubi*, SARLET et al. (1952) und AMANIEU et al. (1956) an *Bombyx mori*, HADORN and MITCHELL (1951), HADORN und STUMM-ZOLLINGER (1953), STUMM-ZOLLINGER (1954), CHEN und HADORN (1955), BENZ (1957) und FAULHABER (1959) an *Drosophila melanogaster*, CHEN und HADORN (1954) an *Corethra pulmicornis*, HACKMAN (1956) an *Calliphora augur*, und schliesslich CHEN und KÜHN (1956) an *Ephestia kühniella*, wie der Gehalt an freien Aminosäuren und Peptiden von Art zu Art verschieden sein kann. Die Ergebnisse von AUCLAIR und DUBREUIL (1952) an *Galleria mellonella* sind für uns besonders interessant, weil sie von Adulttieren kommen, ebenso die Resultate von LAVEN und CHEN (1956) und CHEN (1958a), die von Mückenlarven oder Mückenpuppen, oder gar von adulten Mücken stammen (CLARK and BALL 1951, 1952; BALL and CLARK 1953; MICKS and ELLIS 1951, 1952; MICKS 1954; CHEN 1958a). Die Stoffinventare weisen bei diesen Autoren nur geringe Unterschiede

TABELLE 3.

Zusammenstellung der Ergebnisse über freie Aminosäuren bei Mücken
(Larven, Puppen, Imagines) oder bei andern adulten Insekten.

	AUGLAIR + DUBREUIL (1952) <i>Galleria mellonella</i>	CLARK + BALL (1951) <i>Culex tarsalis</i> <i>Culex stigmatosoma</i> <i>Aedes varipalpus</i>	LAVEN + CHEN (1956) <i>Culex pipiens</i>	CHEN (1958) <i>Culex pipiens</i>	GEIGER (1961) <i>Culex pipiens</i> <i>Culex fatigans</i>	MICKS + ELLIS (1951) <i>Culex pipiens</i> <i>Culex salinarius</i> <i>Culex quinquefasciatus</i> <i>Aedes aegypti</i> <i>Aedes sollicitans</i>	CHEN (1958) <i>Culex pipiens</i>	
	Larven oder Puppen				Imagines			
α -Alanin	+	+	+	+	+	+	+	+
β -Alanin	+	+	+	+	+	+	+	+
α -Aminobuttersäure	—	+	+	—	—	+	+	+
γ -Aminobuttersäure	—	—	—	—	—	—	—	—
Arginin	+	+	+	+	+	+	+	+
Asparaginsäure	+	+	+	+	+	+	+	+
Cystin	+	+	+	+	+	—	—	—
Glutamin	+	+	+	+	+	—	—	—
Glutaminsäure	+	+	+	+	+	+	+	+
Glycin	+	+	+	+	+	+	+	+
Histidin	+	+	+	+	+	+	+	+
Leucin/Isoleucin	+	+	+	+	+	+	+	+
Lysin	+	+	+	+	+	+	+	+
Methioninsulfoxyd	—	—	—	—	+	—	—	—
Prolin	+	+	+	+	+	+	+	+
Serin	+	+	+	+	+	+	+	+
Taurin	+	+	+	—	+	+	+	+
Threonin	+	+	+	+	+	+	+	+
Tryptophan	+	+	+	—	—	+	+	+
Tyrosin	+	+	+	+	+	+	+	+
Valin/Methionin	+	+	+	+	+	+	+	+
Peptid 1	—	—	—	+	+	—	—	—
Peptid 2	—	—	—	+	+	—	—	—
Peptid 3	—	—	—	+	+	—	—	—

auf (Tab. 3). So fanden MICKS and ELLIS (1952) kein Cystin, wohl aber Taurin, das bekanntlich aus Cystein, einem Reduktionsprodukt von Cystin, gebildet wird. Tryptophan konnten wir bei vorliegender Untersuchungsbedingung nicht nachweisen. Den, anfänglich mit γ -aminobuttersäure bezeichneten Fleck, konnte CHEN (1958a) mit einem spezifischen Test als Methioninsulfoxyd identifizieren. Ueber die bei meiner Arbeit auftretenden Peptide, sprechen sich die übrigen Autoren nicht aus. Ob die divergierenden

Ergebnisse am Objekt selbst, oder an der Methode liegen, bleibe dahingestellt. Ein einwandfreier Vergleich zwischen Stoffinventaren ist nur möglich, wenn bei einer standardisierten Technik gleichaltrige Tiere verwendet werden. Sonst können die Unterschiede durch die Methoden, das Alter oder durch die Art bedingt sein. Das larvale Leben ist bei *Drosophila melanogaster* durch eine Abnahme der Totalkonzentration an ninhydrinpositiven Stoffen charakterisiert (HADORN und STUMM-ZOLLINGER 1953; CHEN und HADORN 1955), wogegen bei *Ephestia*-Larven keine Verminderung zu bemerken ist (CHEN und KÜHN 1956). Nach CHEN (1958a, 1959) bleibt sie bei *Culex pipiens* und *Culex fatigans* während der Larvenentwicklung konstant, um während der Metamorphose wieder abzunehmen. Nach MICKS und ELLIS (1951) besitzen die Larven die grösste Konzentration an freien Aminosäuren, dann folgen die Imagines, und die geringste weist das Puppenstadium auf. Sie stellten weiter fest, dass bei Adulttieren von *Culex quinquefasciatus* und *Aedes aegypti* die Konzentration der meisten Aminosäuren, einzeln und gesamthaft, grösser ist als bei *Aedes quadrimaculatus*. Ich machte dieselbe Feststellung bei *Culex pipiens* gegenüber *Culex fatigans* und fand ausserdem, dass bei Männchen und Weibchen beider Formen die Gesamtmenge an ninhydrinpositiven Stoffen mit zunehmendem Alter abnimmt.

Wie oben angeführt, zeichnen sich die Mückenweibchen durch eine Akkumulation von Methioninsulfoxyd, die Mückenmännchen hingegen durch eine Speicherung von β -Alanin, aus. KAPLAN et al. (1958) fanden, dass die Weibchen von *Drosophila melanogaster* zweimal so viel Methionin enthalten wie die Männchen. FOX (1956a, 1956b) beschrieb bei *Drosophila melanogaster* ein Peptid, das immer in Männchen, niemals in Weibchen, auftritt. Er nennt es männliches «Sexpeptid». FOX zerdrückte Fliegen direkt auf dem Filterpapier und liess die Chromatogramme zweidimensional absteigend laufen (Butanol: Eisessig: Wasser/Phenol). Bis zur Bestätigung dieser Befunde durch FOX et al. (1959) auch nach der Methode von CHEN (1958b), schienen die abweichenden Resultate dieser Autoren auf methodischen Unterschieden zu beruhen. FOX et al. (1959) bestätigten diese Befunde auch mit der Methode von CHEN (1958b). Diese Autoren stellten ferner auch fest, dass das Sexpeptid ebenfalls bei adulten Mückenmännchen vorkommt. Die neueren Untersuchungen in unserem Institut ergaben, dass der von

Fox beschriebene Stoff aus den Paragonien der männlichen *Drosophila*-Imagines stammt (CHEN und DIEM 1964). Hingegen konnte, selbst nach der Methode von Fox und Mitarbeitern, diese Substanz bei Mückenmännchen nicht nachgewiesen werden (DIEM, unveröffentlicht). Auch in meinen Untersuchungen trat das männliche «Sexeptid» nie auf.

In den Männchen sind pro Gewichtseinheit mehr ninhydrin-positive Substanzen vorhanden. Dieser Quotient ist auch bei *fatigans*-Weibchen grösser als bei *pipiens*-Weibchen, während sich die Kurven bei *fatigans*- und *pipiens*-Männchen annähernd entsprechen (Abb. 1 a u. b). Die in der Larvenzeit für die Dotterbildung angereicherten Stoffe machen beim adulten Weibchen den grössten Teil des Gewichtes aus. Bei diesen Reserven im Fettkörper, der bei den *pipiens*-Weibchen weit mächtiger ausgebildet ist, handelt es sich, nach TWOHY und ROZBOOM (1957) vorwiegend um Kohlehydrate, Fette und Eiweisse, deren Anreicherung bei Männchen allgemein geringer ist. Bei den Larven beider Formen scheint nach CHEN (1959) ein Ausgleich in Bezug auf freie Aminosäuren und Blutproteine zu herrschen, da die autogene gegenüber der anautogenen Form grössere Mengen freier Aminosäuren pro Gewicht, aber weniger Proteine pro Volumen Hämolymphe, enthält. BALDWIN (1957) zählt Valin, Leucin und Lysin, die nach meinen Ergebnissen und übereinstimmend mit CHEN (1958b) bis zur Eiablage sehr stark abgebaut werden, zu den essentiellen Aminosäuren, was offenbar auch auf die beiden *Culex*-Formen übertragen werden darf. Nicht essentiell aber ist Methioninsulfoxyd, auf dessen geschlechtsspezifisches Verhalten CHEN (1958b) schon hingewiesen hat. Meine Untersuchungen bestätigen dies auch für die Form *Culex fatigans*. Es ist bekannt, dass Methionin als methylierendes Agens dient und leicht zu Methioninsulfoxyd oxydiert. STEKOL (1955) hat mit der Tracermethode gezeigt, dass es möglich ist, Methionin durch Methioninsulfoxyd zu ersetzen. Es ist anzunehmen, dass auch in vivo der eine Stoff in den andern verwandelt werden kann.

Wie aus Abbildung 2 ersichtlich ist, steigt die Gesamtmenge des Methioninsulfoxyds beim Weibchen von *Culex pipiens* (autogene Form) stark an, während sie beim Weibchen von *Culex fatigans* (anautogene Form) annähernd konstant bleibt. Dieses Verhalten lässt vermuten, dass diese Aminosäure zur Eireifung unbedingt

notwendig wäre. Unter dieser Annahme lassen sich die Methioninsulfoxyd-Kurven folgendermassen interpretieren: Die, unmittelbar nach dem Schlüpfen vorhandene Menge an Methioninsulfoxyd, reicht nicht aus, um die Eier zur Reife zu entwickeln. Der Stoff muss zusätzlich aufgebaut werden, was nur der Form *Culex pipiens* gelingt. Verfütterung von Methioninsulfoxyd sollte in dieser Frage Klarheit schaffen. Daher wählte ich Methioninsulfoxyd als Ausgangspunkt meiner weiteren Untersuchungen.

III. FÜTTERUNGSVERSUCHE.

1. AN ADULTTIEREN.

a) *Problem und Technik.*

Verschiedene Autoren sagen aus, dass Aminosäuren, dem Futter beigegeben, die Eientwicklung beeinflussen können. GREENBERG (1951) berichtet, dass die Eiproduktion bei *Aedes aegypti* durch Isoleucin, nicht aber durch ein Gemisch von Methionin, Valin, Phenylalanin, Tryptophan, Threonin, Leucin, Arginin, Histidin und Lysin, angeregt wird. DIMOND et al. (1956) fanden, dass, ebenfalls bei *Aedes aegypti*, die Anzahl der Eier pro Paket kleiner wird, wenn Methionin in der Diät fehlt. Sie bezeichnen ferner Arginin, Isoleucin, Leucin, Lysin, Phenylalanin, Threonin, Tryptophan und Valin, als für die Entwicklung der Eier unbedingt notwendige Aminosäuren. Die Fütterungsversuche sollten also vorerst den Einfluss von Methioninsulfoxyd auf die Eientwicklung untersuchen, ausserdem zeigen, ob die, bei DIMOND et al. (1956) angeführten Aminosäuren ohne Zusätze auch für die beiden *Culex*-Formen essentiell sind, und schliesslich noch aufzuklären versuchen, was β -Alanin, Leucin/Valin und Histidin, deren Kurvenverlauf noch besonders interessierte, bewirken. In Laboratorien pflegt man den Mücken Zuckerlösung oder Früchte als Nahrung anzubieten. Es bleibt abzuklären, ob dadurch die Eiproduktion beeinflusst werde.

Die beiden Zuchten waren getrennt in Thermostaträumen bei $25^{\circ} \pm 1^{\circ} \text{C}$, unter möglichst gleichen Bedingungen, gehalten. Die Eipakete, während des ganzen Tages und der Nacht, aber mit deutlicher Häufung am frühen Morgen und gegen Abend abgelegt, wurden, unmittelbar nach der Ablage, in Halbrundschaalen ge-

- b) Methylenblau + Rohrzuckerlösung
 10 Tr. 1% 10%
- c) Methylenblau + Asparaginsäure
 20 Tr. 1% 0,5%

Die Versuche *a*) und *b*) waren erfolgreich, die Abdomen der Tiere blau angefärbt. Die Tiere der Versuchsanordnung *a*) wurden ausserdem chromatographisch mit ungefütterten verglichen. Asparaginsäure, absichtlich gewählt, weil sie in den Kontrollen immer nur in Spuren vorkommt, war im Testchromatogramm viel konzentrierter. Im Versuch *c*) aber blieben die Mücken, trotz stärkerer Methylenblaukonzentration, ungefärbt. Die Versuche wurden mit Methioninsulfoxyd, β -Alanin und einem Gemisch von Valin/Leucin wiederholt und zeitigten dieselben Ergebnisse. Die Farbe scheint hier für die Anlockung keine Bedeutung zu haben, waren doch in allen Versuchen die Lösungen blau gefärbt. Vielmehr scheint der Rohrzucker den stark ausgeprägten Geruchsinn der Mücken anzuregen. Verschiedene Autoren machten ähnliche Beobachtungen. So gaben LEA et al. (1956) den verfütterten Proteinlösungen immer Zucker bei. KNIERIM et al. (1955) fütterten, im Eisschrank konserviertes Citratblut, wo es haemolysierte. Dem aufgetauten Blut musste eine 10%ige Honiglösung beigemischt werden, um die Mücken anzuziehen. Methioninsulfoxyd, β -Alanin und Valin/Leucin allein, werden nicht aufgenommen; hingegen sollen nach RUDOLFS (1922) verschiedene andere Aminosäuren die Mücken zum Saugen veranlassen. Nach diesen Vorversuchen waren die Voraussetzungen für die eigentlichen Fütterungsversuche erfüllt.

Gazekäfige ($25 \times 25 \times 25$ cm), darin eine Schale mit täglich erneuertem Brunnenwasser für die Eiablage, schufen, bei $25^\circ \pm 1^\circ$ C gehalten, für alle Versuche gleiche Bedingungen. Verschieden war nur die dargebotene Nahrung. Je 12, vier Stunden alte Weibchen und Männchen, bevölkerten jeweilen die Käfige. Die Tiere mussten möglichst jung sein, damit sich die aufgenommenen Substanzen frühzeitig auswirken konnten. Die Gelege wurden zweimal täglich eingesammelt und die Eier sogleich unter dem Binokular gezählt.

b) *Ergebnisse.*

Die Kontrollgelege enthielten durchschnittlich 106 Eier, während die entsprechenden Zählungen bei MÖLLRING (1956) für die

autogene Form 60-80 Eier ergaben (Tab. 4). Das Auszählen nach Rohrzuckerfütterung lieferte durchschnittlich 89 Eier pro Gelege, eine Zahl, die etwas unter der Kontrolle liegt. Der Unterschied ist statistisch nicht gesichert. Auch zu Vergleichszwecken verabreichter Glukose-Zucker und Apfelnahrung führten zu denselben Ergebnissen. Nach Verfütterung von β -Alanin, Histidin, Valin/Leucin, dem, bei DIMOND et al. (1956) erwähnten Gemisch und sämtlichen, in den Mücken festgestellten Aminosäuren, entspricht die durchschnittliche Eizahl pro Gelege den Kontrollen. Einzig bei Methioninsulfoxyd ist die Zahl 83 etwas tiefer, liegt aber noch im Streuungsbereich. Bei *Culex fatigans* verliefen alle Fütterungsversuche resultatlos. In keinem Fall kam es zur Eiablage. Mit der später zu beschreibenden Transplantationstechnik wiederholte ich die Fütterungsversuche durch Injektion der Aminosäuren und erhielt dieselben Resultate (Tab. 4).

TABELLE 4.

Eizahlen pro Gelege von Culex pipiens nach Verfütterung von Zucker und verschiedenen Aminosäuren und nach deren Injektion an Adulten.

ohne Nahrung	Zuckerwasser	Alanin	Methioninsulfoxyd	Histidin	Valin/Leucin	8 Aminosäuren (nach DIMOND et al. 1956)	alle Aminosäuren (nach Stoffinventar)
<i>Culex pipiens</i> — Eiablage in % aller Weibchen							
81 %	84 %	85 %	83 %	80 %	82 %	84 %	92 %
Eier / Paket = Eier / Weibchen							
106	89	100	83	107	105	92	109
Injektion							
105		94	85	88	105		

c) *Diskussion.*

Es ist bekannt, dass mit Verschlechterung der Ernährungsbedingungen bei autogenen Mücken nicht alle Weibchen Eier legen

(WEYER 1935). MÖLLRING (1956) schliesst aus seinen Versuchen, dass bei autogenen *Culex*-Weibchen, gleichgültig unter welcher Bedingung sie aufwachsen, die autogene Eibildung regelmässig einsetzt. Die Art der Larvenernährung entscheidet dann, ob das Gelege im Ovar fertig entwickelt wird und auch, wie gross dieses Gelege ist. Nach meinen Beobachtungen kommt es auch in gut gedeihenden Kulturen selten zu hundertprozentigen Eiablagen. Immer gibt es eine kleine Anzahl Weibchen, die kein Gelege absetzen, was die Prozentzahlen in Tabelle 4 ausdrücken. Wenn es sich um schlechte Ernährungsbedingungen handeln würde, müsste dies auch in der Gelegegrösse zum Ausdruck kommen. Die durchschnittliche Eizahl pro Gelege, die MÖLLRING in seiner Arbeit (1956) für die autogene Form angibt, liegt aber erheblich unter meinem errechneten Durchschnitt. Es scheint nicht nur auf die Ernährung anzukommen, ob autogene Mückenweibchen ihre Eier ablegen, oder nicht. Die erwähnten Unterschiede in der durchschnittlichen Gelegegrösse können durch verschiedene Faktoren bedingt sein: Die Untersuchungen sind nicht am gleichen *Culex pipiens*-Stamm durchgeführt worden. Die beiden Stämme variieren möglicherweise spezifisch in der Eizahl. Trotz aller Sorgfalt waren vorübergehende Aufzuchtsschwierigkeiten nicht zu vermeiden.

Meine Fütterungsversuche fielen in eine Zeit bester Zuchtverhältnisse. Für die Aufzucht wählte ich immer nur die frühesten, grössten Gelege aus, die erfahrungsgemäss die kräftigsten und gesündesten Tiere lieferten. Es mag sein, dass damit eine gewisse Selektion erfolgte, die sich auch auf die Eizahl günstig auswirkte.

Die Fütterung mit Zuckern und Früchten brachte ein etwas unerwartetes Resultat. Man hätte, gegenüber den Kontrollen, eine grössere Eizahl pro Gelege vermutet. Zucker scheinen aber die Eientwicklung nicht zu beeinflussen. Dieser Ansicht sind auch LEA et al. (1956). Zucker und Früchte dienen in Laboratorien nur als Energiequelle für den Erhaltungsstoffwechsel. Nachdem es LEA et al. (1956) gelungen war, mit Magermilch und Honig bei den anautogenen Arten *Aedes aegypti* und *Anopheles quadrimaculatus* reife Eier zu erhalten, stellten sie entsprechende Experimente mit Aminosäuren an. Ihre Versuche waren erfolgreich. Sie erwirkten Eiablagen auf einem Medium von Dextrose, Lävulose, Salzen und bestimmten Aminosäuregemischen. Durch Weglassen einzelner Aminosäuren aus dieser Diät kamen DIMOND et al. (1956), mit

LEA zusammen eine Forschergruppe bildend, auf die bereits früher erwähnten, essentiellen Aminosäuren und betonen, dass ausserdem Mineralsalze und Vitamine zur Eibildung unbedingt notwendig seien. Meine Versuche gingen darauf aus, den Einfluss von Aminosäuren ohne Zusätze (mit Ausnahme von Zucker als Attraktionsmittel), auf die Eireifung, zu untersuchen. Die beiden reinen Aminosäuregemische in den verwendeten Konzentrationen bringen die Eier von *Culex fatigans* nicht zur Reife. DIMOND und Mitarbeiter (1956) machten ihre Feststellungen immer an Aminosäuregemischen. Nie haben sie Aminosäuren einzeln verfüttert. Nach diesen Autoren ist die Zahl der abgelegten Eier beim Fehlen von Methionin und Histidin in der Diät stark reduziert. Die Verabreichung von Methioninsulfoxyd und Histidin einzeln, lässt die Zahl der Eier pro Gelege bei *Culex pipiens* nicht ansteigen, wie man vermuten könnte. *Culex fatigans* legt keine Eier. Es hat den Anschein, als ob bestimmte Aminosäuren nur im Aminosäurengemisch, oder gar in einem Gemisch, das gleichzeitig noch diverse Zucker und Salze enthält, die Eiproduktion beeinflussen können.

2. AN LARVEN.

a) *Problem und Technik.*

Es drängte sich die Frage auf, ob unter Umständen die verschiedenen Aminosäuren zu spät verabreicht worden waren, um die Eiproduktion entscheidend beeinflussen zu können. *Culex fatigans* braucht zur Eiablage Blut und kann es sich leisten, larval weniger Fett, Proteine und Glykogen anzureichern. Ein Ueberangebot an Aminosäuren, während der Larvenzeit, könnte z. B. das Verhältnis der Reservestoffe untereinander verschieben, was wiederum die Eientwicklung positiv beeinflussen könnte. Dieselbe Behandlung würde bei *Culex pipiens* eine grössere Eiproduktion bewirken.

Auf Grund der bisherigen Resultate hatte sich eine Theorie geformt: Bei *Culex pipiens* und *Culex fatigans* ist ein bestimmter Stoff, direkt oder indirekt, für die Eireifung verantwortlich. Bei *Culex pipiens* ist dieser Stoff in der larvalen Reserve in grösseren Mengen vorhanden, wird dann abgebaut und ist nach der Eiablage unter einen bestimmten Schwellenwert gesunken. Zur Ausreifung

eines weitem Geleges reicht er nicht mehr aus. Durch die Nahrung muss dieser Stoff selbst, oder Substanzen, woraus er synthetisiert werden kann, den Weibchen zugeführt werden. Blut erfüllt diese Voraussetzungen, während die freien Aminosäuren, wie meine Untersuchungen gezeigt haben, versagen. Bei *Culex fatigans* liegt der Fall etwas anders. Selbst das erste Gelege wird erst nach Blutaufnahme abgesetzt. Der betreffende Stoff ist anfänglich überhaupt nicht, oder nur in Mengen unter dem Schwellenwert, vorhanden. Die Ausgangssituation der anautogenen Form würde bei der autogenen dem Stadium nach der ersten Eiablage entsprechen. Wenn nun den Larven zur Nahrung Blut angeboten wird, sollten sie daraus einerseits die, für die Dottersynthese notwendigen Substanzen speichern und andererseits jenen, für die Auslösung der Eireifung wichtigen Stoff, anreichern. Es wäre deshalb eine grössere durchschnittliche Eizahl und, unter Umständen wiederholte Eiablage bei *Culex pipiens*, zu erwarten. Bei der anautogenen Form würde diese Ernährung eine « autogene » Eiablage bewirken. Die Aufzucht der Larven geschah auf die früher beschriebene Art. Nur die tägliche Nahrung unterschied sich durch einen Zusatz von Methioninsulfoxyd, oder β -Alanin, oder einem der beiden, schon bei der Adultfütterung verabreichten Aminosäuregemischen. Fein zerriebener Hundekuchen wurde in 0,2%ige Lösungen dieser Aminosäuren, die zu Markierungszwecken mit Methylenblau angefärbt waren, gegeben und stehen gelassen, bis er vollständig durchtränkt war. Die Kontrollen hingegen bekamen gewöhnlichen Hundekuchen vorgesetzt. Stichproben unter dem Binokular ergaben leichte Blautönung der Versuchstiere, gegenüber der Normalfärbung der Kontrollen. Blut wurde wie die Aminosäuren verfüttert, wobei auf die Zugabe von Methylenblau verzichtet werden konnte. Die Farbe des Blutes genügte völlig als Markierung. Die Blut-Zuchten gediehen recht gut, wenn das Wasser täglich zweimal gewechselt wurde, um ein Faulen zu verhindern. Zur Erhaltung der *fatigans*-Zuchten wird in unserem Institut Hühnerblut verwendet. Für diese Versuche wurde menschliches Blut vorgezogen.

b) *Ergebnisse.*

Die larvale Entwicklung beider Formen dauerte, nach Fütterung mit Aminosäuren, ebensolang wie die der Kontrollen. Auch der

Zeitpunkt der Eiablage bei *Culex pipiens* blieb sich gleich. Die Eier wurden in der Regel am fünften Adulttag abgelegt. Die Eizahl pro Gelege entsprach etwa den Kontrollen (Tab. 5). Eine statistische Ueberprüfung der leicht erhöhten Zahlen für Methionin-sulfoxyd und β -Alanin ergab, dass sie nicht gesichert sind. Bei *Culex fatigans* traten die erhofften anautogenen Gelege nicht auf. Die Resultate der Larvenfütterung mit Citratblut erfüllten die Erwartungen nicht (Tab. 5). Die Versuchstiere unterschieden sich in der Eizahl nicht von den Kontrollen. Zu mehr als einer einzigen Eiablage pro Weibchen kam es nie. *Culex fatigans* legte auch jetzt keine Eier.

TABELLE 5.

Eizahlen pro Gelege nach Fütterung der Larven von Culex pipiens mit Aminosäuren und Blut.

<i>Culex pipiens</i>					
Kontrolle	β -Alanin	Methionin-sulfoxyd	8 Aminosäuren (nach <small>DIMOND</small> et al. 1956)	Alle Amino-säuren (nach Stoffinventar)	Citratblut
106	121	124	105	100	97

c) *Diskussion.*

GOLDBERG and DE MEILLON (1947) und LEA et al. (1956) zogen *Aedes*-Larven auf synthetischen, chemisch definierten Medien, um den Einfluss verschiedener Stoffe auf das Wachstum, zu untersuchen. Die Autoren äussern sich weder zur Speicherung dieser Stoffe im Fettkörper, noch über deren Einfluss auf die Eiablage. Der Diät sind 17 Aminosäuren beigemischt. Nach GOLDBERG and DE MEILLON (1947) sind Glycin, Leucin, Isoleucin, Histidin, Arginin, Lysin, Tryptophan, Threonin, Phenylalanin und Methionin, für das gute Gedeihen der Larven unbedingt notwendig. Bei Fehlen bestimmter Aminosäuren (Phenylalanin, Tyrosin) entwickeln sich die Larven schlecht und stellen schliesslich das Wachstum ein. Die Eiweisse in der Hundekuchen-Nahrung unserer Zuchten genügen offensichtlich für ein gutes Wachstum und somit für eine entsprechende Eiablage. Zusätzliche Aminosäuren ändern nichts daran.

Aus schon erwähnten Gründen führte ich die Versuche mit menschlichem Blut durch, obschon WOKE (1937) an *Aedes aegypti* und vor allem ROUBAUD und METZGER (1943) Erhöhung der Eizahlen bei Mücken, nach Tierfütterung, festgestellt hatten. Wenn bei *Aedes* nach Fütterung der Adulten mit menschlichem Citratblut (TATE and VINCENT 1936) und bei unseren *Culex fatigans*, nach Verabreichung von menschlichem Citratblut an die Larven, nie eine Eiablage erreicht werden konnte, so besteht die Möglichkeit, dass der Citratzusatz im menschlichen Blut zu diesem Misserfolg geführt hat. Ein Versuch sollte diesen Punkt abklären: *fatigans*-Weibchen und auch *pipiens*-Weibchen, die ihr autogenes Gelege bereits abgesetzt hatten, wurden auf Watte, welche mit menschlichem Citratblut getränkt war, gesetzt. Nach kürzester Zeit hatten sich die Tiere vollgesogen; der Mitteldarm war prall gefüllt. Bis zum fünften Tag war in den meisten Fällen alles Blut verdaut und die Ovarien beider Formen lieferten reife Eier. Dieser Befund besagt zweierlei: Es ist möglich, bei *Culex pipiens* und *Culex fatigans* mit menschlichem Citratblut Eiablagen zu erzielen, was TATE und VINCENT (1936) nicht erreicht hatten. Es ist nicht die Zugabe von Citrat zum Blut, die eine Eireifung nicht zulässt.

Alle erwähnten Fütterungsversuche liessen immerhin die Frage offen, ob die Ovarien der Versuchstiere durch die Aminosäuren histologisch verändert werden.

IV. HISTOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN DER OVARIEN.

1. PROBLEM UND TECHNIK.

Die Beantwortung dieser Frage erforderte das Studium der normalen Ovarentwicklung und, anschliessend, deren Vergleich mit Eierstöcken von aminosäuregefütterten Tieren. MÖLLRING (1956) suchte im Ovar nach einem Unterscheidungsmerkmal zwischen *Culex pipiens* und *Culex fatigans*, für die Aufklärung systematischer Streitfragen. Das Studium der normalen Ovarentwicklung erfolgte in beiden Fällen offensichtlich mit ganz verschiedenen Zielen. MÖLLRING's Untersuchungen umfassten entsprechend auch den Eikern und die Kerne der Nährzellen. Ich hingegen richtete das Augenmerk hauptsächlich auf die Gesamtheit

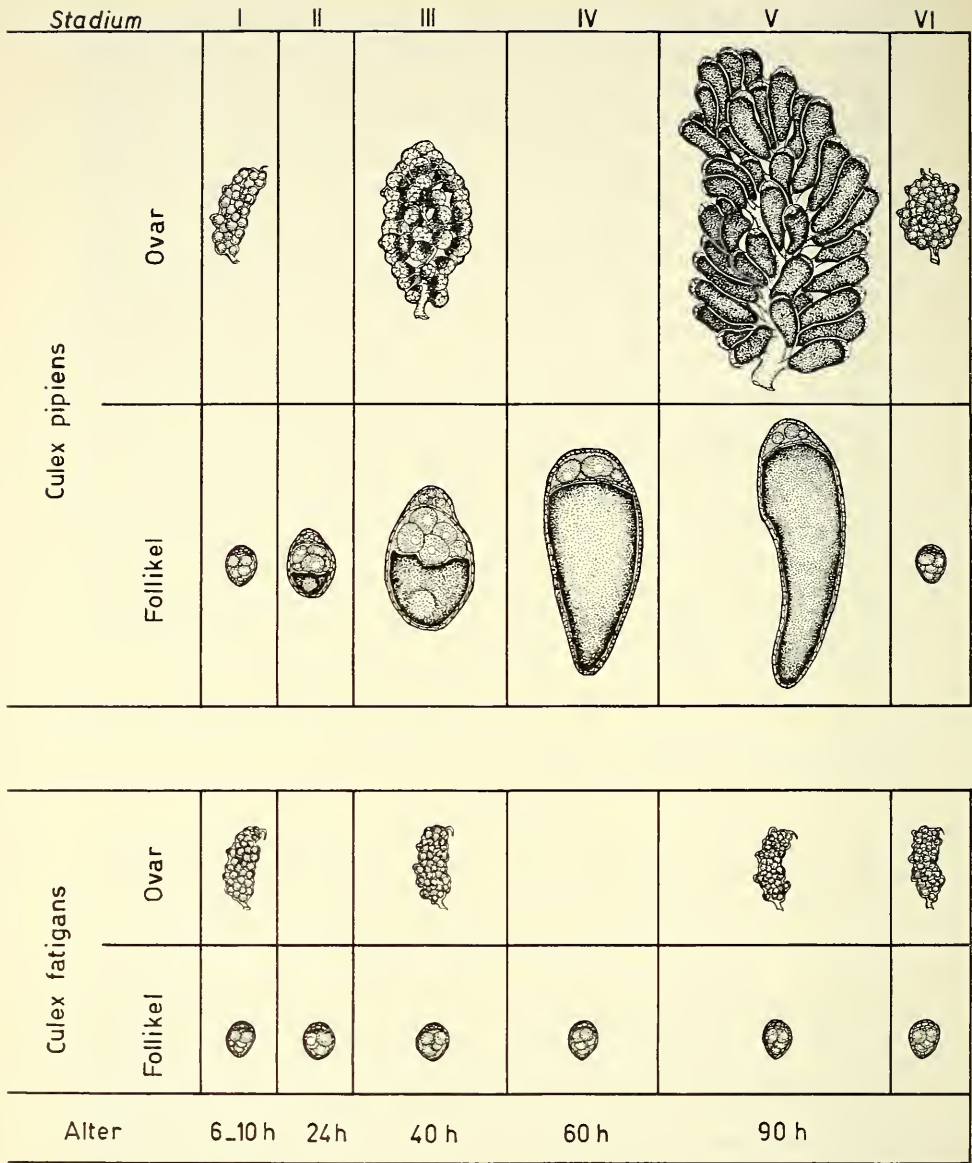


ABB. 3.

Entwicklung von Ovar und Follikel bei frischgeschlüpften adulten *Culex pipiens*-Weibchen bis kurz nach der autogenen Eiablage und bei *Culex fatigans*-Weibchen bis zum entsprechenden Alter, bei 22° C. Die Stadien I-VI sind charakteristische Altersstufen.

des Ovars und die einzelnen Follikel, aus der Ueberlegung, dass Aminosäuren kaum Veränderungen im Kern bewirken, sich hingegen in der Dotterbildung auswirken könnten.

Normalerweise ist der histologische Schnitt die genaueste Untersuchungsmethode. Diese Technik war aber für MÖLLRING'S Zwecke unbefriedigend, da sie in allen Altersstufen Schnittserien einer grössern Zahl von Tieren erforderte. Die Totalpräparation war anschaulicher, ermöglichte die direkte Untersuchung des Ovars und liess in kurzer Zeit weit mehr Material verarbeiten. Er bediente sich des Phasenkontrastverfahrens. Seine guten Erfahrungen und die Vergleichbarkeit unserer Resultate bewogen mich, dieselbe Technik anzuwenden.

Die Präparation der paarigen Ovarien, bei 35-facher Binokularvergrößerung, in steriler Holtfreterlösung, bot keine Schwierigkeiten. Nach Betäuben der Mücken mit Aether, wurde der Chitinpanzer mit je einer Uhrmacherpinzette, beim Uebergang Thorax-Abdomen und dem letzten Abdominalsegment, gefasst und auseinandergezogen. Die Weichteile quollen heraus und lagen offen da. Die Ovarien, augenfällig durch gute Tracheenversorgung, wurden mit 6-10 μ dicken Wolframnadeln freipräpariert. Für gelegentliche, momentane Kernfärbungen, genügte ein Tropfen Orcein-Essigsäure.

2. ERGEBNISSE.

Aus Abbildung 3 sind die Entwicklung von Ovarien und Ovariolen, bei *Culex pipiens*, bis nach der autogenen Eiablage und die entsprechenden Stadien, bei *Culex fatigans*, ersichtlich. Die anfänglich kugelförmigen Ovariolen sind von sieben Nährzellen und einer, basal zum Eistiel gelegenen Eizelle, angefüllt. Dem ältesten Follikel sitzen höchstens drei jüngere auf. Bis zum Alter von 12 Stunden ist keinerlei Dotterbildung festzustellen. Sie setzt etwas später in starkem Masse ein. Hand in Hand mit der Zunahme der Dottermassen, geht das Wachsen der Follikel, die nach ca. 40 Stunden das Fünffache der ursprünglichen Grösse, wovon der Dotter $\frac{2}{3}$ ausmacht, einnehmen. Die Ovariolen nehmen mehr und mehr die endgültige Form der Eier an. Die zusammengeschrumpften Nährzellen sind durch den Dotter zum distalen Ende gedrängt. Diese starke Anreicherung von Dottermaterial lässt auch das Anwachsen des zuerst sehr kleinen Ovars, auf das 20-fache, gut

verstehen. Allerdings verläuft die Eientwicklung im Ovar nicht gleichmässig. Man findet neben Follikeln mit geringer Dotterablagerung auch solche, die fast bis zur Hälfte mit Dotter gefüllt sind. Die Stadien in Abbildung 3 stellen Durchschnittsfollikel dar. Nach der autogenen Eiablage (Stadium VI) sind Ovar und Ovariolen wieder im Stadium I, und ihre Entwicklung steht still. Erst nach einer Blutmahlzeit wiederholt sich die beschriebene Eireifung. Stadium VI lässt sich vom Stadium I nur dann mit Sicherheit unterscheiden, wenn in Ovar oder Ovidukt vereinzelt Eier stecken geblieben sind. Hingegen handelt es sich bestimmt um Stadium I, wenn auf dem alten, drei jüngere Follikel festzustellen sind. Sonst sind sich die beiden Stadien gleich. Ovar und Ovariolen des zwölf Stunden alten, anautogenen Weibchens, entsprechen denen der autogenen Form, zum selben Zeitpunkt. Ueber dieses Ruhe- und Wartestadium hinaus, geht aber seine Follikelentwicklung nicht. Erst eine Blutmahlzeit unterbricht den Entwicklungsstillstand und lässt Ovar und Ovariolen entsprechend der autogenen Form anwachsen. Trotz genauester Untersuchungen konnten nach Verfütterung von β -Alanin, Methioninsulfoxyd, Valin und Leucin, gegenüber den Kontrollen, keinerlei Veränderungen in Ovar und Ovariolen festgestellt werden.

3. DISKUSSION.

WEYER (1935) führte für die Diagnose « autogen-nichtautogen » einen Ovarialunterschied, schon in der Puppe, an. Er fand das Ovar der autogenen *Culex*-Form « im ganzen weiter entwickelt ». Bei MÖLLRING (1956) hingegen besteht in diesem Stadium noch kein Unterschied zwischen den Follikeln autogener und anautogener Mückenweibchen. Die Unterscheidung beginnt bei ihm erst nach dem Schlüpfen der Imago. Meine Untersuchungen an frischgeschlüpfen Tieren, die sich auf Vergrösserung, Formveränderung und Dotterbildung in Ovar, bzw. Follikel beschränkten, ergaben etwas grössere Follikel in den autogenen Ovarien. Die Diagnose wird mit fortschreitendem Alter der Mücken leichter und eindeutiger. An den anautogenen Follikeln ist keine Veränderung ersichtlich. Ihre Grösse bleibt sich gleich, und Dotterbildung tritt niemals ein. Ihre Entwicklung steht still. Die autogenen Follikel aber wachsen durch Dottereinlagerung in fünf Tagen zum reifen Ei

aus. Die in Abbildung 3 aufgeführten Entwicklungsstadien entsprechen denjenigen von LARSEN and BODENSTEIN (1959) und sind unabhängig davon bestimmt worden. MÖLLRING (1956), der zu denselben Resultaten gelangt war, beschrieb auf Grund seiner Studien an den Follikelkernen einen weitem Unterschied. In der frischgeschlüpften, nichtautogenen Imago, haben Nährzellen noch kompakte Nukleoli. Innerhalb von 48 Stunden gliedern sich diese auf, womit ein Ruhe- und Wartestadium erreicht ist. Dieses Stadium entspricht dem nach erfolgter Eiablage. Denselben Zustand trifft man auch in den Ovarien von nichtautogenen *Culex pipiens*, die aus der Ueberwinterung gefangen werden. Bei der autogenen Form finden sich zum vornherein aufgeliederte Nukleoli in den Nährzellkernen des Ovars frischgeschlüpfter Weibchen vor, zumindest in einigen Follikeln. Hier handelt es sich jedoch nicht um ein Ruhestadium. Innerhalb von sechs Tagen werden aus den, im Körper vorhandenen Reserven, die Eier gebildet. Nach der Ablage tritt wieder das Ausgangsstadium ein, das jetzt auch ein Ruhestadium geworden ist. Die beiden Formen lassen sich nun anhand der Follikel nicht mehr unterscheiden.

V. RELATION

OVARENTWICKLUNG - METHIONINSULFOXYD

1. PROBLEM UND METHODEN.

Ein Vergleich der Methioninsulfoxyd-Kurven (Abb. 2) mit der Ovarentwicklung (Abb. 3) lässt folgende, in Abbildung 4 zusammengefasste, Ueberlegung anstellen. Bei *Culex fatigans* bleibt das Ovar, ohne Blutnahrung, auf einem bestimmten Anfangsstadium stehen, und auch die Methioninsulfoxyd-Menge bleibt sich während des Entwicklungsstillstandes gleich. *Culex pipiens* hingegen, liefert nach fünf Tagen reife Eier, und die Methioninsulfoxyd-Kurve steigt unterdessen stark an. Es hat den Anschein, als ob der zusätzliche Aufbau von Methioninsulfoxyd nur durch ein, sich entwickelndes Ovar, angeregt würde. Demnach wäre Methioninsulfoxyd als Stoffwechsel-Nebenprodukt, während der Synthese der Dotter-eiweisse, aufzufassen. Der letzte Teil meiner Arbeit soll der Bestä-

tigung dieser Annahme gewidmet sein. Der Nachweis kann auf zwei verschiedene Arten erbracht werden.

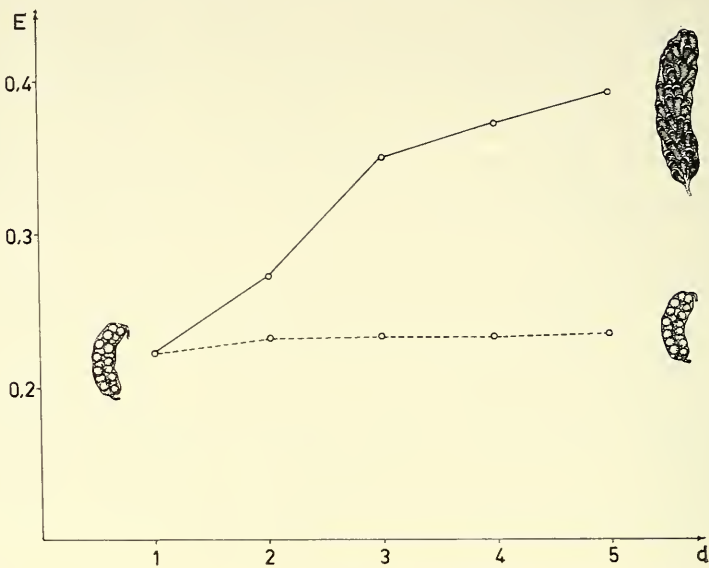


ABB. 4.

Veränderung der Konzentration von Methioninsulfoxyd und Veränderung der Ovarien während der Adultentwicklung bei *Culex pipiens*- und *Culex fatigans*-Weibchen. (E = Extinktion in Einheiten des Beckmanphotometers, d = Tage). o — o *Culex pipiens*, o --- o *Culex fatigans*.

a) *Rein chromatographischer Nachweis.*

α) *Problem und Technik.*

Zuerst war das Verhalten von Methioninsulfoxyd bei *pipiens*-Weibchen, nach der autogenen Eiablage, chromatographisch zu überprüfen. Ovar und Ovarien befinden sich in einem Entwicklungsstillstand, der erst durch eine Blutmahlzeit aufgehoben wird. Gemäss meiner Annahme müsste sich die Methioninsulfoxyd-Menge gleichbleiben und die Kurve entsprechend horizontal verlaufen. Andererseits würde nach Blutnahrung, welche ja die Eireifung einleitet, die Menge an Methioninsulfoxyd sowohl bei *fatigans*-Weibchen jeden Alters, als auch bei *pipiens*-Weibchen nach der ersten Eiablage, gegenüber den Kontrollen ansteigen.

Die chromatographische Technik war genau dieselbe, wie eingangs, bei der Stoffinventaraufnahme, beschrieben. Für die Me-

thioninsulfoxyd-Bestimmungen vom fünften bis zum achten Adulttag bei *Culex pipiens*, wurden jeweils 12 Weibchen verarbeitet. Im zweiten Versuch wurde die Methioninsulfoxyd-Menge vier Tage nach der Blutmahlzeit, d. h. unmittelbar vor der Eiablage, bestimmt. Aus zwei Gründen fanden hier 8-tägige *pipiens*-Weibchen Verwendung. Erfahrungsgemäss werden die Eier vom fünften bis siebten Tag nach dem Schlüpfen, abgelegt. Ab achtem Tag trifft man meist Ovarien im Wartestadium an. Die Mortalität der Mücken nimmt mit zunehmendem Alter stark zu. Durchschnittlich hat ein *pipiens*-Weibchen ohne Nahrung aufzunehmen, etwa vierzehn Tage zu leben. Wenn also am achten Tag mit der Fütterung begonnen wird, bleibt der grösste Prozentsatz der Tiere bis zum zwölften Tag noch in gutem Zustand.

β) Ergebnisse.

Wie aus Tabelle 6 ersichtlich ist, bleiben sich die Methioninsulfoxyd-Mengen bei *pipiens*-Weibchen vor, und einige Tage nach der Eiablage, nahezu gleich. Wie bereits erwähnt, befinden sich die Ovarien während dieser Periode in einem Entwicklungsstillstand. Andererseits bewirkt eine Blutmahlzeit, an *Culex pipiens*-Weibchen nach der autogenen Eiablage, und an Weibchen von *Culex fatigans*, verabreicht, in beiden Fällen eine Erhöhung des Gehalts an Methioninsulfoxyd gegenüber den Kontrollen (Tab. 7). Die Werte sind gesichert. Dies deutet darauf hin, dass die Zunahme des Methioninsulfoxyds auf das Wachstum des Ovars zurückzuführen ist.

TABELLE 6.

Verhalten von Methioninsulfoxyd (in Extinktionseinheiten des Beckmanphotospektrometers) um die Zeit der Eiablage (0) bei Culex pipiens pro 12 Weibchen bei 22° C.

(n = Anzahl der Bestimmungen, M = Mittelwerte, S = Streuung.)

<i>Culex pipiens</i>							
n	5. Tag	n	6. Tag	n	7. Tag	n	8. Tag
7	0,386 ± 0,010	8	0,365 ± 0,013	7	0,406 ± 0,012	7	0,385 ± 0,010

TABELLE 7.

Verhalten von Methioninsulfoxyd (in Extinktionseinheiten des Beckman-photospektrometers). Kontrolle: 12 Weibchen Culex pipiens (8 Tage alt) und 12 Weibchen Culex fatigans (4 Tage alt). Versuch: 4 Tage nach Verabreichung einer Blutmahlzeit bei 22° C.

(n = Anzahl der Bestimmungen, M = Mittelwerte, S = Streuungen.)

<i>Culex pipiens</i>			<i>Culex fatigans</i>		
n	Kontrolle	Versuch	n	Kontrolle	Versuch
7	0,380 ± 0,011	0,464 ± 0,007	7	0,230 ± 0,006	0,295 ± 0,006

b) *Transplantationen und deren chromatographische Auswertung.*

α) *Problem und Technik.*

Durch homo- und heteroplastische Transplantationen sollte das Verhalten der Ovarien in den verschiedenen Milieus festgestellt werden. Es war abzuklären, ob sich Ovarien, die in einem Milieu keine Eier hervorbringen, in anderer Umgebung entwickeln können, und umgekehrt. Diese Resultate hatten in erster Linie als Grundlage für chromatographische Auswertung, zur Erhärtung meiner Theorie, zu dienen. Zugleich aber liess sich die Kardinalfrage abklären, ob bei Nichtentwicklung eines Ovars die Schuld am Ovar selbst, oder am Milieu liegt; mit andern Worten, ob Autogenie und Anautogenie auf Organ- oder Artspezifität beruhen.

Die freipräparierten Ovarien wurden, nach der von EPHRUSSI and BEADLE (1936) eingeführten Technik, in die Leibeshöhle der adulten Weibchen implantiert. Diese, mit Aether narkotisierten Tiere, wurden, Bauchseite nach oben, auf ein Wachsbett gelegt. Um die Mikropipette rasch und ruhig einführen zu können, hielt eine Nadel die Mücken in der gewünschten Lage fest. Nach der Operation kamen die Tiere in ein kleines Zuchtglas, das mit stark feuchter Watte ausgekleidet war. Die anfänglich hohe Sterberate ging zur Hauptsache auf zwei Faktoren zurück. Einmal war auf peinlichste Sterilität sämtlicher Instrumente zu achten. Die Ovarien der jungen Stadien sind, relativ zur Körpermasse, sehr gross. Die Kapillaren müssen entsprechend dick ausgezogen werden, was beim Einstich eine grössere Wunde hinterlässt. Die Infektionsgefahr wird

dadurch erhöht. Ferner ist das Verbringen der operierten Tiere, in eine stark feuchte Umgebung, von eminenter Wichtigkeit. Bei sämtlichen Transplantationen verblieben die implantierten weiblichen Gonaden während vier Tagen im Wirt.

Die Mückenweibchen, die ein zusätzliches Ovar erhalten hatten, wurden chromatographisch nach der, eingangs bei der Stoffinventarbestimmung beschriebenen Methode, untersucht.

3) Ergebnisse.

Für die erklärenden Schemata gelten die in Abbildung 5 angegebenen Signaturen:

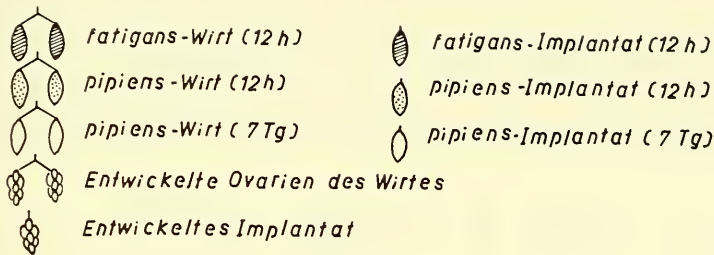


ABB. 5.

Signaturen zu den Schemata.

Homoplastische Transplantationen:

1. Der erste Versuch bestätigte meine Vermutung, dass auch ein zusätzliches *fatigans*-Ovar, sich ohne Blutmahlzeit nicht entwickelt, oder die Wirtsgonade zur Entwicklung anregt (Abb. 6).

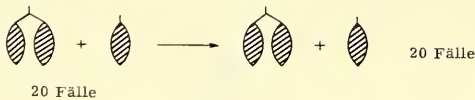


ABB. 6.

Fatigans-Ovar in *fatigans*-Wirt.

2. Der entsprechende Versuch wurde auch bei *Culex pipiens* durchgeführt. Ich implantierte in Weibchen, nach der ersten Eiablage, ein gleichaltriges Ovar (Abb. 7). Das erwartete Resultat war: keine Entwicklung bei Wirts- und Spenderovar. Die hohen Verluste sind leicht zu verstehen. *Pipiens*-Weibchen leben ungefüttert durchschnittlich 14 Tage. Bei der Transplantation war das

Wirtswelbchen bereits 7 Tage alt. Bei der Feststellung der Ergebnisse dieser Transplantationen, d. h. am vierten Tag nach der

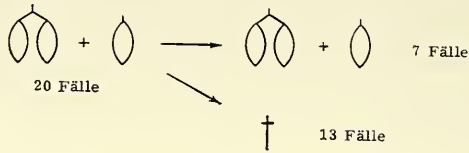


ABB. 7.

Pipiens-Ovar (7 Tg) in *pipiens*-Wirt (7 Tg).

Operation, war die Vitalität des Tieres, wie aus der Lebensdauer zu erwarten ist, stark herabgesetzt. Ausserdem sind die Tiere in diesem Alter, gegenüber operativen Eingriffen, längst nicht mehr so widerstandsfähig, wie kurz nach dem Schlüpfen.

3. Im dritten Versuch erhielten die 12 Stunden alten *pipiens*-Weibchen ein gleichaltriges Ovar als Implantat (Abb. 8). Das im-



ABB. 8.

Pipiens-Ovar (12 h) in *pipiens*-Wirt (12 h).

plantierte Ovar entwickelt sich im Wirtsmilieu zur Reife. Die Entwicklungsstufe ist nicht überall dieselbe.

4. In diesem Versuch implantierte ich *pipiens*-Ovarien nach der autogenen Eiablage, in 12 Stunden alte Weibchen (Abb. 9). Aus der vorliegenden Versuchsserie ist ersichtlich, dass 9 der 20 im-

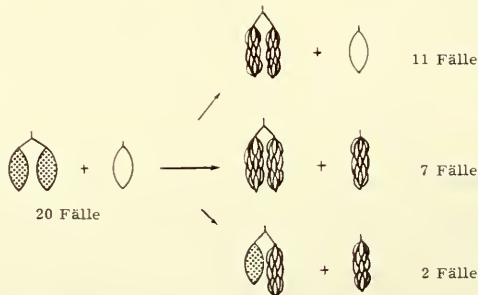


ABB. 9.

Pipiens-Ovar (7 Tg) in *pipiens*-Wirt (12 h).

plantierten Diapause-Ovarien, eindeutig durch den Wirt zur Entwicklung, die dann zu reifen Eiern führte, angeregt wurden. Zwei Weibchen hatten nur eines ihrer beiden Ovarien entwickelt, während das andere im ursprünglichen Zustand verharrte; im implantierten Ovar hingegen, waren ebenfalls reife Eier ausgebildet. Es ist kaum anzunehmen, dass das Implantat die Entwicklung des einen Wirtsovars unterdrückt hat. Diese Abnormität war auch, wenn auch sehr selten, ebenfalls bei unbehandelten Tieren festzustellen. Es dürfte sich eher um eine Störung im betreffenden Ovar selbst handeln. Diese Erklärung trifft wahrscheinlich auch auf die wenigen Fälle der nichtentwickelten Implantate zu.

Heteroplastische Transplantationen:

5. Nach den bisherigen Resultaten drängte sich der Versuch auf, 12 Stunden alte *pipiens*-Ovarien in *fatigans*-Weibchen zu transplantieren (Abb. 10). Die Implantate entwickeln sich auch in

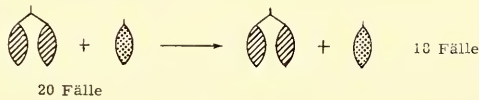


ABB. 10.

Pipiens-Ovar (12 h) in *fatigans*-Wirt (12 h).

anauto gener Umgebung nicht. Sie bleiben in einem unentwickelten Zustand wie die wirtseigenen Ovarien. Zwei Fälle sind verloren gegangen.

6. Von ganz besonderem Interesse war das letzte Experiment, in welchem *fatigans*-Ovarien in 12 Stunden alte *pipiens*-Weibchen implantiert wurden (Abb. 11). Die Spenderovarien entwickeln sich in diesem Wirt zu 75%.

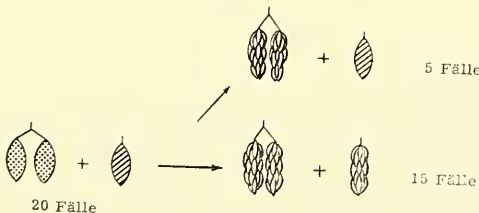


ABB. 11.

Fatigans-Ovar (12 h) in *pipiens*-Wirt (12 h).

Von den verschiedenen Transplantationsexperimenten wählte ich zwei für die chromatographische Auswertung aus. Die Wahl fiel auf Experiment 1: *fatigans*-Ovar in *fatigans*-Weibchen, als Beispiel für die Nichtentwicklung der Implantate und auf Experiment 3: 12 Stunden altes *pipiens*-Ovar in gleichaltrige *pipiens*-Weibchen, als Gegenbeispiel. In diesen beiden Fällen nämlich war das Verhalten der Implantate je 100%ig einheitlich, während in den übrigen Transplantationen stets ein grösserer Prozentsatz unentwickelt blieb, was den Tieren äusserlich nicht anzusehen war. Diese Versuchsserien eigneten sich für exakte chromatographische Bestimmungen natürlich weit weniger. Tabelle 8 zeigt die Unterschiede im Gehalt an Methioninsulfoxyd zwischen Kontrollen und Versuchen. Die Substanz unterscheidet sich in den *fatigans*-Versuchen quantitativ kaum von den Kontrollen, während sie in den *pipiens*-Experimenten in bedeutend grössern Mengen vorhanden ist. Die Unterschiede sind statistisch gesichert.

TABELLE 8.

Verhalten von Methioninsulfoxyd (in Extinktionseinheiten des Beckman-photospektrometers) nach Implantation eines arteigenen, gleichaltrigen Ovars in je 12 Culex fatigans- und Culex pipiens-Weibchen, vier Tage später bei 22° C.

<i>Culex fatigans</i>			<i>Culex pipiens</i>		
n	Kontrolle	Versuch	n	Kontrolle	Versuch
7	0,223 ± 0,009	0,237 ± 0,007	7	0,385 ± 0,008	0,443 ± 0,006

2. DISKUSSION.

Das *fatigans*-Milieu, ohne Blutmahlzeit, ist nicht in der Lage, weder die eigenen (A_1), noch die jungen (A_2) oder alten (A_3) *pipiens*-Ovarien, zur Entwicklung anzuregen (Abb. 12). Hingegen zeichnet sich der *pipiens*-Wirt als geeignetes Milieu für die Entwicklung aller drei Ovarientypen, aus. Die anautogenen *fatigans*-Ovarien sind in autogenen Mückenweibchen durchaus entwicklungsfähig (B_1). Gleichfalls bringt das *pipiens*-Milieu die eigenen jungen (B_2) und

alten (B_3) Ovarien zur Entwicklung. Diese Ergebnisse stimmen in jeder Hinsicht mit jenen von LARSEN and BODENSTEIN (1959)

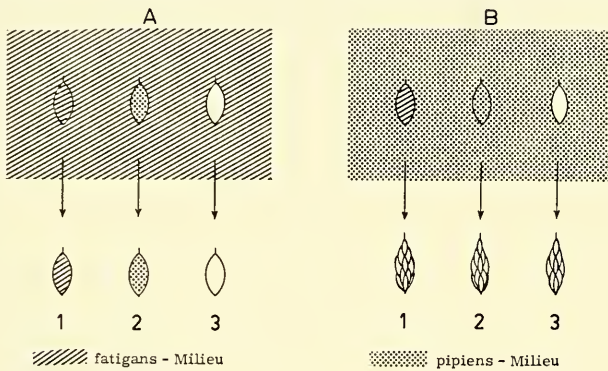


ABB. 12.

Zusammenstellung der Ovartransplantationen bei *Culex pipiens* und *Culex fatigans*-Weibchen.

überein, die ihre Versuche an *Culex molestus* (autogen), *Culex pipiens* (anautogen) und *Aedes aegypti* (anautogen) durchgeführt haben. Angeregt durch frühere Arbeiten BODENSTEINS (1945, 1947), suchten die beiden Autoren in erster Linie nach dem, die Ovarentwicklung auslösenden Faktor. Nach überzeugenden Experimenten kamen sie zu den folgenden, in Abbildung 13 dargestellten Ergebnissen:

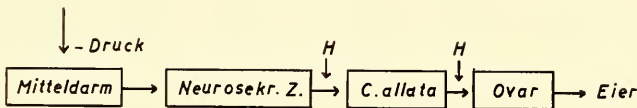


ABB. 13.

Hormonale Wirkung (H) auf die Eireifung.

Die Auslösung ist ähnlich wie bei *Rhodnius* (WIGGLESWORTH 1936). Der Druck verdauten Blutes auf den Mitteldarm, während ca. 30 Minuten, wirkt auf die neurosekretorischen Zellen im Gehirn. Diese scheiden ein Hormon aus, das die Corpora allata aktiviert, die ihrerseits ein Hormon ausschütten. Nach den ersten 60 Minuten wird die Stimulation durch die neurosekretorischen Zellen über-

flüssig; die Corpora allata produzieren nun unabhängig ihr Hormon. Der Titer an Corpora allata-Hormon ist nach 180 Minuten so gross, dass keine weitere Hormonproduktion mehr nötig ist. Damit sich das Ovar bis zur Reife entwickelt, muss es 50 Stunden in diesem

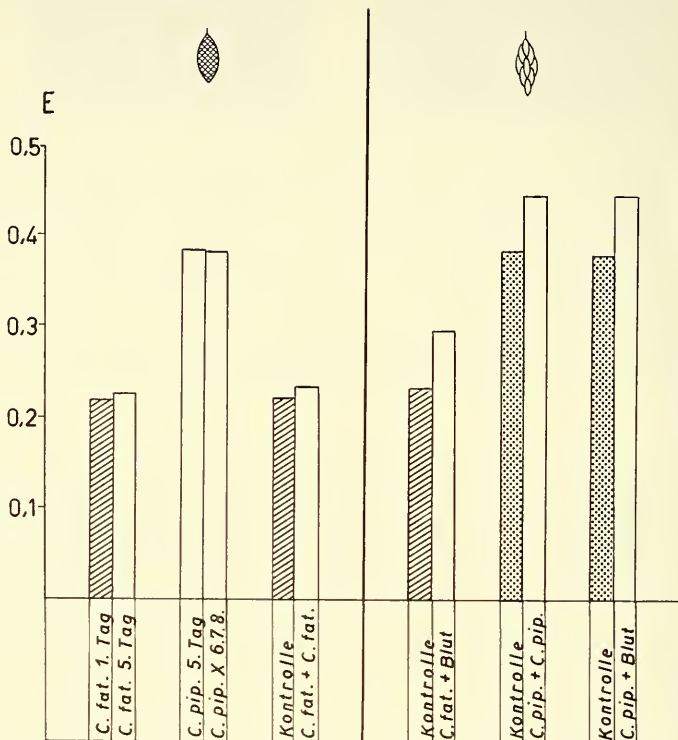


ABB. 14.

Beziehung zwischen Ovarentwicklung und Methioninsulfoxyd-Menge (in Extinktionseinheiten des Beckmanphotospektrometers E).

||||| *C. fatigans* ···· *C. pipiens*

Hormon-Milieu bleiben. Frühere Arbeiten von DETINOVA (1945), CLEMENTS (1956) und GILLET (1958) deuten ebenfalls darauf hin, dass die Reifung der Eier in Mücken-Ovarien, durch das gonadotrope Hormon in den Corpora allata, angeregt wird.

Die chromatographischen Ergebnisse über das Ovar-Methioninsulfoxyd-Problem ergeben folgendes Bild (Abb. 14): In der linken Hälfte der Darstellung sind Kontrollen und zugehörige Versuche

quantitativ gleichwertig. In allen diesen Fällen zeigt eine Sektion die Ovarien unentwickelt. Die rechte Hälfte, hingegen, weist gesicherte Unterschiede zwischen Kontrollen und Versuch auf. Die Ovarien sind entwickelt. Es besteht eine Korrelation zwischen Ovarentwicklung und Methioninsulfoxyd-Menge. Ein sich entwickelndes Ovar ruft eine Anreicherung an Methioninsulfoxyd hervor, was zu beweisen war. Das Methioninsulfoxyd wird nicht im Ovar selbst angereichert. In 24 Ovarien, die aus 4-tägigen *pipiens*-Weibchen herauspräpariert wurden, konnten Asparaginsäure, Glutaminsäure und α -Alanin in bedeutenden Mengen nachgewiesen werden. Diese Aminosäuren stammen also aus den Eiern. Hingegen war Methioninsulfoxyd nicht nachweisbar. CHEN (1957) hat ausserdem gezeigt, dass in der Kopf-Thorax-Region grössere Mengen an Methioninsulfoxyd zu finden sind, als im Abdomen, dem Sitz der Fortpflanzungsorgane. Es hat den Anschein, als ob das Ovar während der Entwicklung allgemein den Stoffwechsel der schwefelhaltigen Aminosäuren aktiviert, wobei als Endprodukt Methioninsulfoxyd gebildet wird. Nach FRUTON and SIMMOND (1953) kann Methioninsulfoxyd als solches Endprodukt vorkommen.

VI. ZUSAMMENFASSUNG.

1. Das Stoffinventar an freien Aminosäuren und Peptiden in der Adultentwicklung von *Culex fatigans* entspricht demjenigen von *Culex pipiens*. Es wurden folgende ninhydrinpositive Substanzen identifiziert: α -Alanin, β -Alanin, Arginin, Asparaginsäure, Cystin, Glutamin, Glutaminsäure, Glycin, Histidin, Leucin/Isoleucin, Lysin, Methioninsulfoxyd, Prolin, Serin, Taurin, Threonin, Tyrosin, Valin/Methionin und drei Peptide.

2. Quantitativ bildet Methioninsulfoxyd eine Ausnahme. Bei *pipiens*-Weibchen reichert sich diese Substanz vom ersten bis zum fünften Tag stark an, während bei *fatigans*-Weibchen die Konzentration annähernd gleich bleibt. β -Alanin ist auch bei *Culex fatigans* in den Männchen in weit grössern Mengen vorhanden, als bei den Weibchen, was CHEN (1958 a) schon bei *Culex pipiens* festgestellt hat.

3. Es wurden β -Alanin, Methioninsulfoxyd, Histidin und Valin-Leucin einzeln, sowie Gemische aus Arginin, Isoleucin, Leucin,

Lysin, Phenylalanin, Threonin, Tryptophan, Valin, resp. allen, in den Mückenweibchen gefundenen Aminosäuren (siehe Stoffinventar oben), an Larven und Adulttiere verfüttert. Unter den vorliegenden Versuchsbedingungen zeigen diese Aminosäuren keinen Einfluss auf die Ovarentwicklung. Die Eireifung wird auch nicht durch Fütterung der Larven mit Blut beeinflusst. Nach Verabreichung von Aminosäuren waren keine histologischen Veränderungen in Ovarien der Adulttiere festzustellen.

4. Durch homo- und heteroplastische Transplantationen der Ovarien in adulte Mückenweibchen ergaben sich folgende Ergebnisse:

a) Die Unfähigkeit, ohne Blutnahrung reife Eier zu bilden, liegt bei *fatigans*-Weibchen nicht am Ovar, sondern am Milieu. Die anautogenen *fatigans*-Ovarien, nach Transplantation in ein junges, autogenes Weibchen, liefern reife Eier, was umgekehrt nicht zutrifft. Dieses Ergebnis stimmt mit den bisherigen Befunden anderer Autoren überein, wonach die Eireifung bei der autogenen Form durch die hormonale Tätigkeit der Corpora allata, angeregt wird.

b) Es besteht eine Relation zwischen Ovarentwicklung und Methioninsulfoxyd. Ein sich entwickelndes Ovar bedingt eine Anreicherung an Methioninsulfoxyd, das als Endprodukt des Stoffwechsels von schwefelhaltigen Aminosäuren aufgefasst werden muss.

RÉSUMÉ.

1. Les acides aminés libres et les peptides décelés au moment de l'éclosion des adultes de *Culex fatigans* correspondent à ceux de *Culex pipiens*. L'auteur énumère les substances ninhydrine-positives identifiées.

2. Chez les femelles de *pipiens* la teneur en méthionine-sulfoxyde s'enrichit fortement du premier au cinquième jour de l'éclosion, tandis que chez les femelles *fatigans* la concentration se maintient sensiblement stable. La β -alanine chez les mâles de *Culex fatigans* est beaucoup plus abondante que chez les femelles, ce que CHEN (1958 a) a déjà observé chez *Culex pipiens*.

3. Les expériences d'alimentation avec les substances énumérées ont montré que dans les conditions observées ces acides aminés

n'ont aucune influence sur le développement ovarien. La maturation des œufs n'est pas influencée non plus par l'alimentation des larves au sang. L'administration d'acides aminés ne provoque aucune modification histologique décelable dans les ovaires de l'adulte.

4. Les greffes d'ovaires homoplastiques et hétéroplastiques chez les femelles adultes ont montré:

a) que l'incapacité des femelles *fatigans* de mûrir leurs œufs sans absorber du sang ne réside pas dans l'ovaire mais dans le milieu. Les ovaires anautogènes de *fatigans* transplantés chez les jeunes femelles autogènes *pipiens*, produisent des œufs mûrs, ce qui n'est pas le cas dans les greffes contraires. Ce résultat confirme que la maturation des œufs chez les formes autogènes est stimulée par l'activité hormonale des Corpora allata.

b) qu'il existe une relation entre le développement et le méthionine-sulfoxyde. L'ovaire en se développant produit une augmentation de la teneur de cette substance qui doit être considérée comme un produit final du métabolisme des acides aminés sulfurés.

SUMMARY.

1. Using paper chromatography it was found that during adult development the pattern of free amino acids and peptides in *Culex fatigans* corresponds to that in *Culex pipiens*. The following ninhydrin-positive substances have been identified: α -alanine, β -alanine, arginine, aspartic acid, cystine, glutamine, glutamic acid, glycine, histidine, leucine/isoleucine, lysine, methionine sulphoxide, proline, serine, taurine, threonine, tyrosine, valine/methionine and three peptides.

2. From the quantitative point of view methionine sulphoxide is an exception. In *pipiens* females the concentration of this substance increases rapidly from the first to the fifth day after hatching, whereas in *fatigans* females its content remains more or less the same during the same period. In agreement with the previous work of CHEN (1958 a) on *Culex pipiens* β -alanine occurs also in a distinctly higher quantity in *fatigans* males as in females.

3. Larvae and adults were fed with either β -alanine, methionine sulphoxide, histidine and valine/leucine individually, or mixtures

of arginine, isoleucine, leucine, lysine, phenylalanine, threonine, tryptophan and valine, or all the amino acids listed above. Under the present experimental conditions these substances showed no influence on the development of the ovary. The ripening of the eggs was not affected by feeding the larvae with blood. Also no histological changes could be observed after giving these amino acids.

4. By homo- and heteroplastic transplantations of ovaries in adult female mosquitoes the following results have been found:

a) The failure of forming mature eggs in *fatigans* females without blood meals is not due to the ovary, but the internal medium. The anautogenous *fatigans* ovaries, after being transplanted into a young autogenous *pipiens* female, produced ripe eggs. The opposite however was not true. This result is in agreement with the findings of previous authors, according to which the egg maturation in the autogenous form is stimulated by the hormone activity of corpora allata.

b) There is a positive correlation between the development of ovary and the content of methionine sulphoxide. The ovarian development leads to a gradual accumulation of methionine sulphoxide which must be considered as a metabolic end product of the sulfur-containing amino acids.

VII. LITERATUR

- AMANIEU, M., G. DUCHATEAU, M. FLORKIN und C. JEUNIAUX. 1956. *Systèmes d'acides aminés non protéiques du plasma de l'hémolymphe au cours de la vie larvaire et nymphale de Bombyx mori*. Arch. int. Physiol. 64: 518-519.
- AUCLAIR, J. C. and R. DUBREUIL. 1952. *A simple ultramicromethod for the quantitative estimation of aminoacids by paper partition chromatography*. Canad. J. Zool. 30: 109-113.
- BALDWIN, E. 1957. *Biochemie. Einführung in ihre Dynamik*. Verlag Chemie. Weinheim. S. 167.
- BALL, G. H. and E. W. CLARK. 1953. *Species differences in aminoacids of Culex mosquitoes*. System. Zool. 2: 138-141.
- BENZ, G. 1957. *Untersuchungen über die Wirkung der Letalfaktoren letal-bluter (lbl) und letal-polymorph (lpm) von Drosophila melanogaster*. Z. indukt. Abstamm.- und VererbLehre 88: 78-114.

- BODENSTEIN, D. 1945. *The Corpora allata of mosquitoes*. Bull. Conn. agric. Exp. Sta. 488: 396-405.
- 1947. *Investigations on the reproductive system of Drosophila*. J. Exp. Zool. 104: 101-152.
- BOISSEZON, P. DE. 1933. *De l'utilisation des protéines et du fer d'origine végétale dans la maturation des œufs chez Culex pipiens*. L.C.R. Soc. Biol., Paris. 114: 487-489.
- BUCK, A. DE. 1935. *Beitrag zur Rassenfrage bei Culex pipiens*. Z. angew. Ent. 22: 242-252.
- CHEN, P. S. 1958 a. *Studies on the protein metabolism of Culex pipiens L. I. Metabolic changes of free amino acids during larval and pupal development*. J. Ins. Physiol. 2: 38-51.
- 1958 b. *Studies on the protein metabolism of Culex pipiens L. II. Quantitative differences in free amino-acids between male and female adult mosquitoes*. J. Ins. Physiol. 2: 128-136.
- 1959. *Studies on the protein metabolism of Culex pipiens L. III. A comparative analysis of the protein contents in the larval haemolymph of autogenous and anaautogenous forms*. J. Ins. Physiol. 3: 335-344.
- und E. HADORN. 1954. *Vergleichende Untersuchungen über die freien Aminosäuren in der larvalen Haemolymph von Drosophila, Ephestia und Corethra*. Rev. suisse Zool. 61: 437-451.
- — 1955. *Zur Stoffwechselfysiologie der Mutante letal meander (lme) von Drosophila melanogaster*. Rev. suisse Zool. 62: 338-347.
- und A. KÜHN. 1956. *Vergleichende Untersuchung der freien Aminosäuren und Peptide während der Raupen- und Puppenentwicklung verschiedener Genotypen von Ephestia kühniella*. Z. Naturf. 11 b: 305-314.
- und C. DIEM. 1961. *Ninhydrin-positive substance found in the paragonia of adult males of Drosophila melanogaster*. D.I.S. No. 35, 1961.
- CLARK, E. W. 1952. *The free amino acids in the whole bodies of culicid mosquitoes*. Exper. Parasit. 1: 339-346.
- and G. W. BALL. 1951. *The free amino acids in the whole bodies of culicid mosquitoes*. J. Parasit. 37: 29.
- CLEMENTS, A. N. 1956. *Hormonal control of ovary development in mosquitoes*. J. exp. Biol. 33: 211-233.
- DETINOVA, T. S. 1945. *On the influence of glands of internal secretion upon the ripening of the gonads and the imaginal diapause of Anopheles maculipennis*. Zool. Zh. 34: 291-298.
- DIEM, C. 1961. *Papierchromatographische Untersuchungen über den Paragonienstoff der männlichen Imagines von Drosophila melanogaster*. (Unveröffentlicht).

- DIMOND, J. B., A. O. LEA, W. F. HAHNERT und D. M. DELONG. 1956. *The amino acids required for egg production in Aedes aegypti*. Canad. Ent. 88: 57-62.
- DRILHON, A. 1952. *Etude du milieu intérieur de Macrothylacea rubi L. au cours de la diapause*. C. R. Acad. Sci. Paris. 234:1913-1915.
- EPHRUSSI, B. and G. W. BEADLE. 1936. *A technique of transplantation for Drosophila*. Amer. Naturalist. 70: 218-225.
- FAULHABER, I. 1959. *Biochemische Untersuchungen zum Eiweiss-Stoffwechsel der Letalmutante Lethal Giant Larvae (lgl) von Drosophila melanogaster*. Z. VererbLehre. 90: 299-334.
- FISCHER, F. G. und H. DÖRFEL. 1953. *Zur quantitativen Auswertung der Papierchromatogramme von Eiweiss-Hydrolysaten*. Bioch. Zeitschr. 324: 544-566.
- FOX, A. S. 1956 a. *Chromatographic differences between males and females in Drosophila melanogaster and role of x and y chromosomes*. Physiol. Zoölogy. 24: 288-298.
- 1956 b. *Paper chromatographic studies of the effects of the lozenge pseudoalleles on free amino acids and peptides in Drosophila melanogaster*. Z. indukt. Abstamm.- und VererbLehre. 87: 554-566.
- C. G. MEAD and I. L. MUNYON. 1959. *Sex Peptide of Drosophila melanogaster*. Science. 129: 1489-1490.
- FRUTON, J. S. and S. SIMMONDS. 1953. *General Biochemistry*. John Wiley and Sons, Inc. New York. 795.
- GASCHEN, H. 1932. *Influence de la température et de la nutrition larvaire sur le développement de Culex pipiens (race autogène)*. Bull. Soc. Pat. exot. 25: 577-581.
- GILLETT, J. D. 1958. *Variation in the time of release of the ovarian development hormone in Aedes aegypti*. Nature. London. 180: 656-657.
- GOLDBERG, L. and B. DE MEILLON. 1947. *Further observations on the nutritional requirements of the larvae of Aedes aegypti L.* Nature. 160: 582-583.
- GREENBERG, J. 1951. *Some nutritional requirements of adult mosquitoes (Aedes aegypti) for oviposition*. J. Nutr. 43: 27-35.
- HACKMAN, R. H. 1956. *Changes in free amino acids of the blood of blowfly larvae at metamorphosis*. Aust. J. Sci. Res. B 9: 400-405.
- HADORN, E. and H. K. MITCHELL. 1951. *Properties of mutants of Drosophila melanogaster and changes during development as revealed by paper chromatography*. Proc. nat. Acad. Sci. Wash. 37: 650-665.
- und E. STUMM-ZOLLINGER. 1953. *Untersuchungen zur biochemischen Auswirkung der Mutante «letaltranslucida» (ltr) von Drosophila melanogaster*. Rev. suisse Zool. 60: 506-516.

- HECHT, O. 1933. *Die Blutnahrung, die Erzeugung der Eier und die Ueberwinterung der Stechmückenweibchen*. Arch. Schiffs- u. Tropenhyg. 37: 125-211.
- HOSOI, T. 1954. *Egg production in Culex pipiens pallens coquillett*. III. *Growth and degeneration of ovarian follicles*. Jap. J. med. Sci. Biol. 7: 111-127.
- KAPLAN, W. D., B. HOCHMAN and J. T. HOLDEN. 1958. *Occurrence of equal amounts of free Methionine in male and female Drosophila melanogaster*. Science. 127: 471-472.
- KNIERIM, J. A. et al. 1955. *Feeding adult mosquitoes on preserved blood to maintain egg production*. Mosquito News. 15: 176-179.
- LARSEN, J. R. 1958. *Hormone-induced ovarian development in mosquitoes*. Science. 127: 587-588.
- and D. BODENSTEIN. 1959. *The humoral control of egg maturation in mosquitoes*. J. Exp. Zool. 140: 343-382.
- LAVEN, H. 1957. *Vererbung durch Kerngene und das Problem der ausserkaryotischen Vererbung bei Culex pipiens*. I. *Kernvererbung*. Z. indukt. Abstamm.- und VererbLehre. 88: 443-477.
- und P. S. CHEN. 1956. *Genetische und papier-chromatographische Untersuchungen an einer letalen Mutante von Culex pipiens*. Z. Naturf. 11 b: 273-276.
- LEA, A. O. et al. 1956. *Role of diet in egg development by mosquitoes (Aedes aegypti)*. Science (Lancaster, Pa.). 123: 890-891.
- MARSHALL, J. F. and J. STALEY. 1937. *Some notes regarding the morphological and biological differentiation of Culex pipiens and Culex molestus*. Proc. Roy. Ent. Soc. London. 12: 17-26.
- MATTINGLY, P. F. 1952. *The problem of biological races in the Culex pipiens complex*. Proc. Linnean Soc. London. 163: 53-57.
- et al. 1951. *The Culex pipiens complex*. Trans. Roy. Ent. Soc. 102: 331-382.
- MEDNIKOWA, M. V. 1952. *The endocrine organs Corpora allata and Corpora cardiaca of mosquitoes (Fam. Culicidae)*. Zool. Zh. 31: 676-685. In Russian.
- MICKS, D. W. 1954. *Paper chromatography as a tool for mosquito. Taxonomy: The Culex pipiens complex*. Nature. 174: 217-218.
- and J. P. ELLIS. 1951. *Free amino acids in adult mosquitoes*. Proc. Soc. Exp. Biol. and Med. 78: 69-72.
- 1952. *Amino acids in the developmental stages of the mosquito*. Proc. Soc. Exp. Biol. and Med. 79: 191-193.
- MÖLLRING, F. K. 1956. *Autogene und anautogene Eibildung bei Culex L. Zugleich ein Beitrag zur Frage der Unterscheidung autogener und anautogener Weibchen an Hand von Eiröhrenzahl und Flügellänge*. Tropenmed. und Parasit. 7: 15-48.
- OELHAFEN, F. 1961. *Zur Embryogenese von Culex pipiens: Markierungen und Extirpationen mit UV-Strahlenstich*. Wilhelm Roux' Arch. Entwickl.-Mech. Org.

- ROUBAUD, E. 1929. *Cycle antigène d'attente et générations hivernales sur-actives inapparentes chez le moustique commun, Culex pipiens*. L. C. r. Acad. Sci. Paris. 188: 735-738.
- 1933. *Essai synthétique sur la vie du moustique commun (Culex pipiens). L'évolution humaine et les adaptations biologiques du moustique*. Ann. Sci. nat. (Zool.). 16: 5-168.
- and C. TOUMANOFF. 1930. *Sur une race physiologique suractive du moustique commun, Culex pipiens L.* Bull. Soc. Pat. exot. 23: 196-201.
- et MEZGER. 1934. *Influence du sang d'oiseau sur la fécondité du moustique commun, Culex pipiens L.* Bull. Soc. Path. exot. 27: 666-668.
- RUDOLFS, W. 1922. *Chemotropism of mosquitoes*. New Jersey agric. expt. Sta. Bull. 367: pp. 23.
- SARLET, H., G. DUCHATEAU und M. FLORKIN. 1952. *Les acides aminés du milieu intérieur du Ver à soie au cours du filage*. Arch. int. Physiol. 60: 126-127.
- SCHMID, W. 1949. *Analyse der letalen Wirkung des Faktors lme (letal meander) von Drosophila melanogaster*. Z. induct. Abstamm.- und VererbLehre. 83: 220-253.
- STEKOL, J. A. 1955. *Synthetic pathways of methionine, cystine and threonine*. In a Symposium on Amino Acid Metabolism, pp. 509-557, edited by W. D. McElroy and H. B. Glass, The John Hopkins Press, Baltimore.
- STUMM-ZOLLINGER, E. 1954. *Vergleichende Analyse der Aminosäuren und Peptide in der Haemolymphe des Wildtypes und der Mutante «letal-translucida» (ltr) von Drosophila melanogaster*. Z. induct. Abstamm.- und VererbLehre. 86: 126-133.
- TATE, P. and M. VINCENT. 1936. *The biology of autogenous and anaautogenous races of Culex pipiens L.* Parasitology. 28: 115-145.
- TWOHY, D. W. and L. E. ROZEBOOM. 1957. *A comparison of food reserves in autogenous and anaautogenous Culex pipiens populations*. Am. J. of Hyg. 65: 316-324.
- WEYER, F. 1935. *Die Rassenfrage bei Culex pipiens in Deutschland*. Z. Parasitenkde. 8: 104-115.
- WIGGLESWORTH, V. B. 1936. *The function of the Corpus allatum in the growth and reproduction of Rhodnius prolixus (Hemiptera)*. Quarterly J. of Microsc. Sci. 79: 95-132.
- YOELY, M. and G. G. MER. 1938. *The relation of blood feeds to the maturation of ova in Anopheles elutus*. Trans. Roy. Soc. trop. Med. Hyg. 31: 437-444.
-

Variation, Sexualdimorphismus, Wachstum und Taxionomie

von *Vipera ursinii* (Bonaparte, 1835)
und *Vipera kaznakovi* Nikolskij, 1909.

von

Eugen Kramer

Kollbrunn (Zürich)

Mit 9 Textabbildungen und 3 Tafeln.

INHALTSVERZEICHNIS

	Seite
1. Einleitung	628
2. Institute, Museen	632
3. Methoden, Bezeichnungen	633
Messungen	633
Berechnungen	633
Beschreibung	633
Definitionen, Abkürzungen	634
Darstellung der Resultate	637
4. Bestimmungsschlüssel	638
5. Vergleich von Tieflandsform (<i>V. u. rakosiensis</i>) mit Bergform (<i>V. u. ursinii</i>)	639
5.1. Material	639
5.2. Biotop	646
5.3. Verhalten, Temperament	653
5.4. Nahrung, Feinde	656
5.5. Zeichnung	658
5.6. Färbung	665

	Seite
5.7. Beschuppung	670
5.8. Fortpflanzung, Geschlechtsreife, Wachstumsgrenze .	686
5.9. Allometrisches Wachstum	688
6. Populationen östlich der Donau	697
6.1. Material	699
6.2. Variationsbreite	700
6.2.1. Nordwestliche Steppenform	700
6.2.2. Südöstliche und südwestliche Steppenform	700
6.2.3. Subalpine Form	701
7. <i>Vipera kaznakovi</i>	703
7.1. Material	704
7.2. Variationsbreite	704
8. <i>Vipera tigrina</i>	705
8.1. Originalbeschreibung (Uebersetzung aus dem Rus-	
sischen)	705
8.2. Material	708
9. Phylogenetische Deutung und Ausbreitungsgeschichte . . .	708
10. Taxionomische Ergebnisse, Synonymliste	712
11. Résumé, Summary	717
12. Zitierte Literatur	718

1. EINLEITUNG

In den Jahren 1955 bis 1959 führten mich verschiedene Reisen nach Südostfrankreich und Mittelitalien, auf welchen ich nebst vielen andern Arten auch Spitzkopffottern fing. Als ich einmal Säcke mit lebenden Tieren heimbrachte, geriet der Inhalt zweier Beutel versehentlich durcheinander. Als ich nun im Terrarium die *ursinii* französischer und italienischer Herkunft wieder trennen wollte, stellte ich plötzlich fest, dass ein eindeutiges Unterscheidungsmerkmal offenbar nicht vorhanden war. Damit begann mein Studium des *ursinii*-Problems.

Etwas später traf ich mit Herrn Dr. FORCART (Basel) zusammen, der sich sehr für dieses Problem interessierte und auch bereits verschiedenes Material untersucht hatte. Er war zum vorläufigen Schluss gelangt, dass verschiedene Populationen auf Grund mangel-

hafter Analysen zu geografischen Rassen erhoben worden waren. Obwohl ich selbst französische und italienische Tiere nicht mit Sicherheit auseinanderhalten konnte, glaubte ich anfänglich, dass sich bei genauerem Studium bestimmte Unterschiede finden lassen müssten, lagen doch die beiden erwähnten Fundorte geografisch weit auseinander; ferner vermutete ich, dass die Populationen längst auch genetisch voneinander isoliert wären.

Herr Dr. FORCART überliess mir grosszügig die gesamte Bearbeitung des Problems, war mir bei der Beschaffung von Material und Literatur behilflich und stand mir jederzeit mit Rat und Tat bei. Ihm möchte ich an dieser Stelle in erster Linie meinen herzlichen Dank aussprechen.

Es schien mir wichtig, neben der *ursinii*-Gruppe auch diejenigen Tiere zu untersuchen, die dieser Art nahestehen, speziell *Vipera kaznakovi* und *Vipera berus*, letztere dort, wo ihr Verbreitungsgebiet an dasjenige von *ursinii* anstösst. Besonders wünschenswert wäre es gewesen, aus dem Gebiet des Kaukasus, dem nordwestlichen Persien, aus Turkestan und dem Altai eine grössere Anzahl Tiere mit genauen geografischen und ökologischen Unterlagen untersuchen zu können. Leider war mir dies bis heute noch nicht möglich; einerseits scheinen aus grossen Gebieten tatsächlich nur Einzelstücke ohne genaue Angaben vorzuliegen, andererseits war es nicht möglich, das Material aus der USSR zu bekommen. Gründlichere herpetologische Studien der erwähnten Gebiete würden wohl nicht nur weitere Rassen erkennen lassen, sondern auch verschiedene Probleme der verwandtschaftlichen Beziehungen und der Ausbreitungsgeschichte dieser Gruppe klären. Die europäischen Fundorte wurden, wie gesagt, zu verschiedenen Malen bereist, wobei ich auch feststellen wollte, ob in der Zwischenzone (italienisch-französische Grenze und nördlicher Appennin) keine *ursinii* mehr anzutreffen seien. Obschon das Gebiet faunistisch als gut erforscht gilt, kann man immer wieder Ueberraschungen erleben, da viele Funde dem Zufall und nicht systematischem Sammeln zu verdanken sind. Das Resultat fiel allerdings negativ aus: ich konnte nur *Vipera aspis* finden, was meines Erachtens mit grosser Wahrscheinlichkeit *Vipera ursinii* ausschliesst (vergl. 5.2). Nachzuweisen, dass eine Art in einem bestimmten Gebiet nicht auftritt, erfordert allerdings ein sehr eingehendes Studium dieser Zone.

Den Hauptteil des untersuchten Material bildete die grosse

Sammlung des Wiener Museums. Sie ermöglichte es, an einer homogenen Stichprobe statistische Untersuchungen zu machen, die Variationsbreite und Streuung verschiedener Merkmale festzustellen und damit die übrigen, wesentlich kleineren Stichproben zu vergleichen.

Zu Beginn der Untersuchung verfügte ich nur über 77 *ursinii* verschiedenster Herkunft meiner persönlichen Sammlung. An jedem Individuum dieses Materials wurden über 30 Schädelmessungen vorgenommen, um die von MÉHELY (1911: 217, 218) angeführten Merkmale nachzuprüfen. Schon an diesen relativ wenigen Exemplaren erwiesen sich verschiedene dieser Charakteristika innerhalb geografischer Einheiten als derart variabel, dass es nicht sinnvoll schien, diese Messungen im Grossen durchzuführen. Nachdem aus verschiedenen Museen das Material auf 120 Exemplare aus dem gesamten Verbreitungsgebiet ergänzt worden war, wurde neuerdings eine Analyse vorgenommen. Dies ist der Grund, weshalb nicht bei allen Messungen dieselben Individuenzahlen angegeben sind. Von der Wiener Sammlung wurde dann zum Schluss etwa die Hälfte des niederösterreichischen Materials in die Untersuchungen einbezogen. Es ist nicht anzunehmen, dass der Einbezug der andern Hälfte wesentlich neue Informationen ergeben hätte. Wo dies der Fall sein könnte, habe ich es jedesmal speziell erwähnt. Natürlich wäre eine Vergrösserung der Variationsbreite zu erwarten und liessen sich genauere statistische Aussagen machen. Die nötige Zeit für weitere solche Arbeiten stand mir einfach nicht zur Verfügung. Ein grosses Hindernis für einen raschen Ablauf der Messungen war der teilweise sehr schlechte Konservierungszustand der Tiere. Sie wurden meist nicht für wissenschaftliche Untersuchungen gefangen, sondern auf dem Areal des Schlosses Laxenburg totgeschlagen, damit der kaiserliche Hofstaat unbesorgt von ihrer Giftigkeit lustwandeln konnte. So gelangten sie oft verstümmelt und auch bereits in leichtem Fäulniszustand zur Konservierung. Aus diesen technischen Gründen konnten nicht alle Messungen an jedem Individuum ausgeführt werden, was eine Diskriminanzanalyse, wie sie am Anfang der Untersuchung geplant war, sehr erschwerte. Schliesslich musste ich, wiederum aus Zeitgründen, darauf verzichten. Ich hoffe aber, auch ohne diese genügend brauchbare Resultate angeben zu können; Statistik ist ja nur ein Hilfsmittel für zoologische Untersuchungen, und man muss sich hüten, davon allzu extensiven Gebrauch zu machen.

Für die Leihgabe von Material habe ich zu danken: den Herren J. C. BATTERSBY (British Museum), Dr. J. E. BÖHLKE (Philadelphia), Dr. J. S. DAREVSKIJ (Erevan), Prof. Dr. J. GUIBÉ (Paris), Dr. W. HELLMICH (München), Prof. Dr. R. MERTENS (Frankfurt), T. MUSHELISVILI (Tbilisi), Dr. S. A. ČERNOV (Leningrad) und Dr. H. WERMUTH (Berlin).

Für die Ueberlassung eines Arbeitsplatzes danke ich Frau Dr. L. ROSSI (Turin) und ganz speziell den liebenswürdigen Wiener Herren Dr. J. EISELT und Prof. Dr. O. WETTSTEIN. Leider war es unmöglich, vom letzten Revisor der *ursinii*-Gruppe, Herrn E. SOCHUREK (Wien) detaillierte Angaben, Auskünfte und zusätzliches lebendes Material zu erhalten. Als gewandter Tierfänger und guter Kenner der Biotope hätte er sicher wertvolle Ergänzungen geben können; auf meine Anfragen hin erhielt ich nur kommentarlos einige Separata zugestellt. Es ist dies deshalb erwähnenswert, weil ich seine Rassentrennung nicht übernehmen kann und mich so in Gegensatz zur systematischen Gliederung in der neuesten Liste der Amphibien und Reptilien Europas von MERTENS & WERMUTH (1960) stelle.

Für die Bestimmung der Orthopterenlarven danke ich Herrn Dr. A. HUBER (Basel), für diejenige der Mollusken Herrn Dr. L. FORCART (Basel). Die Pflanzenbestimmungen verdanke ich Herrn Prof. Dr. J. BRAUN-BLANQUET (Montpellier).

Den Herren Dr. A. BENAC (Sarajevo), Dr. J. E. BÖHLKE (Philadelphia), Dr. J. EISELT (Wien), Dr. M. JANISCH (Budapest) und Frl. Dr. A. GRANDISON (London) danke ich für Auskünfte über spezielle Belegexemplare.

Herr Dr. J. E. FUHN (Bucarest) hat mir wertvolle Angaben über die rumänischen Populationen gemacht und war mir bei der Literaturbeschaffung behilflich. Im Austausch habe ich von Herrn Sr. VANCEA (Jași) aus der Moldau und dem Donaudelta, von Herrn Dr. M. JANISCH (Budapest) aus der ungarischen Tiefebene eine Anzahl lebender Tiere erhalten.

Die Stadtbibliothek Winterthur besorgte mir alle notwendigen Bücher; zum Teil mussten sie durch Vermittlung der Schweizerischen Landesbibliothek aus Russland und Italien beschafft werden. Für die grosse Arbeit, welche meine Wünsche ihnen stets verursachen, spreche ich hier Fräulein E. HAEMMERLI und Herrn J. SCHELLENBAUM meinen besten Dank aus. Besonderen

Dank schulde ich auch Herrn Dr. E. DEJUNG (Winterthur), der meine Anliegen immer wohlwollend prüft und mir das Literaturstudium ganz wesentlich erleichtert.

Frau RITTER (Sarajevo) und Herr MIHAILINOVIĆ (Sarajevo) haben mir bei der mühsamen Arbeit, die jugoslawischen Fundorte zu präzisieren, geholfen. Zum Teil sind die Namen auf den Etiketten und in der Literatur veraltet, zum Teil falsch verstanden und ungenau geschrieben worden.

Herr Prof. H. R. SCHINZ (Zürich) hatte die Freundlichkeit, mir in seinem Laboratorium Röntgenaufnahmen von 33 *ursinii* machen zu lassen, wofür ich ihm an dieser Stelle nochmals meinen Dank ausspreche.

Dem Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung verdanke ich den Beitrag für die Anschaffung einer fotografischen Ausrüstung und einer Stativlupe.

Für Berichtigungen und wertvolle Anregungen bei der Durchsicht des Manuskriptes danke ich den Herren Dr. J. EISELT (Wien), Dr. L. FORCART (Basel), Prof. Dr. W. JENNI (Zürich), Prof. Dr. K. KAUFMANN (Winterthur), Dr. J. A. PETERS (Northridge) und Prof. Dr. O. WETTSTEIN (Wien).

Die Textfiguren 1 und 4 stammen von Herrn GARRAUX (Basel), dem ich für die sorgfältige Ausführung bestens danke.

Herr H. SCHNURRENBERGER (Zollikon, Schweiz) hat das Manuskript abgeschrieben und verschiedene Verbesserungsvorschläge gemacht, wofür ich ihm herzlich danke.

2. INSTITUTE. MUSEEN

Academy of Natural Sciences of Philadelphia	ANSP
British Museum (Natural History)	BM
Georgisches Staatsmuseum, Zool. Abt. Tbilisi (= Tiflis)	ZMT
Istituto e Museo di Zoologia, Torino	IMZT
Muséum national d'Histoire naturelle, Paris	MHNP
Naturhistorisches Museum Wien	MW
Sammlung Kramer	SK
Senckenberg Museum Frankfurt	SMF
Zoologisches Institut Erevan (Armenien)	ZIE
Zoologisches Museum Berlin	ZMB

Zoologisches Museum (Academy of Sciences) Leningrad	ZML
Zoologische Sammlung des Bayerischen Staates München	ZSBM

3. METHODEN, BEZEICHNUNGEN

MESSUNGEN

Sämtliche Messungen wurden an fixiertem Material vollzogen. Die äusserst flexible Mechanik des Schädels erschwert eine exakte Fixpunktbestimmung für Kopfmessungen. Die unter den « Definitionen » festgelegten Bezeichnungen geben zu verschiedenen Einwänden Anlass. Grundsätzlich standen bei der Wahl der Abstände folgende Gesichtspunkte im Vordergrund:

1. Möglichst rasche Durchführung der Messungen,
2. Messungen, die von aussen her durchführbar sind,
3. Messungen, die möglichst unabhängig von der Deformation des fixierten Schädels sind.

Die Kopfmessungen wurden bei 10-facher Vergrösserung mit einer Stativlupe gemacht, ein Skalenteil entspricht dabei 0,14 mm.

Schwanz- und Gesamtlänge werden in mm, alles Uebrige in Skalenteilen der Lupe ausgedrückt.

BERECHNUNGEN

Den statistischen Berechnungen liegt eine Irrtumswahrscheinlichkeit von 5% zugrunde, was zu beachten ist, wenn aus Beobachtungen an einer Stichprobe Aussagen über die Grundgesamtheit gemacht werden. Häufigkeiten in Prozentzahlen beziehen sich auf die Stichprobe, wenn eine einzelne Zahl angegeben ist. Bei Aussagen über die Grundgesamtheit werden die untere und die obere Mutungsgrenze angegeben. In der Darstellung des Säulendiagramms (Fig. 2) wurde das Verfahren der gleitenden Durchschnitte (mit dreigliedriger Ausgleichung) verwendet.

BESCHREIBUNG

Bei der Auszählung der Schuppen beginne ich an der kopfnächsten Partie.

Die Schuppenreduktionen von Rumpf- und Schwanzoberseite werden nach den Formeln von DOWLING (1951 *a*) dargestellt, unter Berücksichtigung der von DUELLMAN (1958: 9) vorgeschlagenen Vereinfachung.

Den Farbbeschreibungen liegt die Terminologie von PACLT (1958) zugrunde. Die Farbangaben beziehen sich auf lebende, nicht direkt vor der Häutung stehende Tiere.

DEFINITIONEN, ABKÜRZUNGEN FÜR KOPFBEZEICHNUNGEN
(vgl. Fig. 1).

Wenn möglich habe ich Begriffe verwendet, die in der Literatur gebräuchlich sind; so erscheint z. B. der Ausdruck « Intercanthalia » bereits in KLAUBER (1956: 95), wobei allerdings gelegentlich eine Einschränkung für den hier vorliegenden Fall notwendig wurde. Die Termini « normal », « gewöhnlich » sind zum ersten Mal von OLIVER (1948: 166) genau umschrieben worden. Ich brauche diese Ausdrücke für Aussagen über die Stichprobe und über die Grundgesamtheit und habe die Definitionen entsprechend erweitert.

« apical »: in Richtung der Schnauzenspitze gelegen.

« Augendurchmesser »: siehe « Horizontaler Augendurchmesser » resp. « Vertikaler Augendurchmesser ».

« breit »: bezieht sich auf eine Ausdehnung senkrecht zur Körperachse.

« caudad »: schwanzwärts.

« caudal »: in Richtung der Schwanzspitze gelegen.

« Costales »: Schuppen der Rumpfoberseite (= squamae costales).

« cranial »: in Richtung des Kopfes gelegen.

« Ex. »: Exemplar[e].

« Frenalstück » = F: Abstand vom vordersten Augpunkt zum vordersten Punkt des Nasale.

« gelegentlich »: *a*) *Stichprobe*: in 25 bis 75% der Fälle beobachtet.

b) *Grundgesamtheit*: Mutungsgrenzen liegen zwischen 25 und 75%.

« Gesamtlänge » = L: Schnauzenspitze bis Schwanzspitze.

« gewöhnlich »: *a*) *Stichprobe*: in mehr als 75% der Fälle beobachtet.

Diese Aussage ist als Arbeitshypothese oder Deutungsversuch einer Aussage über die Grundgesamtheit zu werten.

b) *Grundgesamtheit*: Mutungsgrenzen zwischen 75 und 100%.

« häufig » = « gewöhnlich ».

- « hoch »: bezieht sich auf eine Ausdehnung senkrecht zur Körperachse.
- « Horizontaler Augendurchmesser » = HA: Abstand der die Augen begrenzenden Schuppenränder, auf halber Augenhöhe gemessen.
- « Indices »: $i_1 = 100 K : L$ $i_2 = 100 S : L$ $i_3 = 100 B : K$
 $i_4 = 100 HA : VA$ $i_5 = 100 VA : OL$ $i_6 = 100 HA : F$
- « Intercanthalia »: Schuppen auf der Schnauzenoberseite, eingefasst rostral durch das Apicale (oder die Apicalia), lateral durch die Canthalia und caudal durch eine Gerade, welche die Vorderränder der Supraocularia berührt.
- « Interocufrontalia »: Schuppen oder Schilder zwischen den Supraocularia und dem Frontale.
- « Kopfbreite » = B: Abstand der äussersten Punkte der Augäpfel, von oben betrachtet.
- « Kopflänge » = K: Vorderrand des Apicale zum Hinterrand des Parietale. Gemessen wurde dieser Wert nur bei Individuen, bei denen die Sincipitalschilder caudal nicht in Schuppen aufgelöst waren.
- « lang »: bezieht sich auf eine Ausdehnung parallel zur Körperachse.
- « Maxillaria »: die den Labialia aufliegenden Schuppen. Meist in einer kontinuierlichen Reihe, in der jede Schuppe ihren Nachfolger berührt.
- « normal » = « gewöhnlich ».
- « Oberlippenhöhe » = OL: Abstand vom tiefsten Augenpunkt zum Lippenrand.
- « rostrad »: in Richtung der Schnauzenspitze.
- « rostral » = « apical ».
- « Schwanzlänge » = S: Hinterrand des Anale zur Schwanzspitze.
- « selten »: a) *Stichprobe*: in weniger als 25% beobachtet. b) *Grundgesamtheit*: Mutungsgrenzen zwischen 0 und 25%.
- « Sincipitalschilder »: Frontale und Parietale.
- « Subcaudalia » = Sc: paarige Schuppen der Schwanzunterseite, ohne den unpaarigen Schwanzdorn an der Spitze.
- « Ventralia » = Ve: unpaarige Bauchschuppen. Als erstes Ventrals zählte ich eine Bauchschuppe, die mehr als 1/3 mal so breit ist wie diejenigen Bauchschuppen, die zwei Kopflängen caudal liegen. Die Methode liefert dieselben Resultate wie diejenige KLAUBERS (1956: 99). Leider bin ich zu spät auf die Definition

DOWLINGS (1951 *b*) aufmerksam geworden. Immerhin dürften die verschiedenen Auszählungen nur unwesentliche Aenderungen ergeben und sich jedenfalls statistisch nicht auswirken.

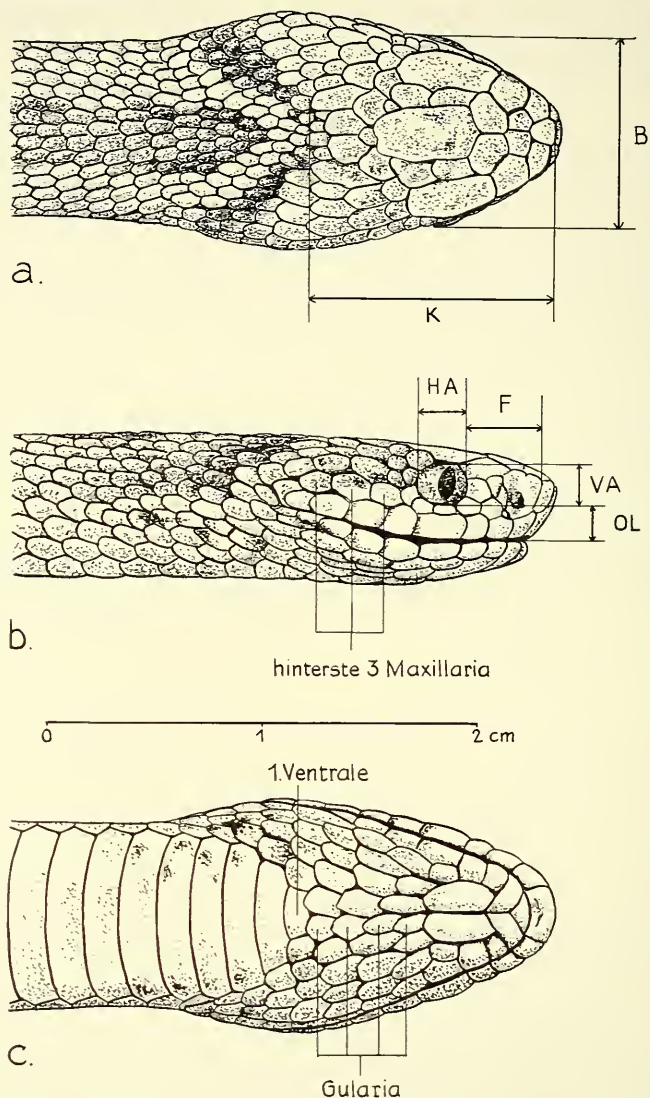


FIG. 1 (a, b, c).

Kopfschilder und -masse von *Pelias ursinii* Bonaparte, 1835.

Lectotypus ANSP 6915.

B	=	Kopfbreite	K	=	Kopflänge
F	=	Frenalstück	OL	=	Oberlippenhöhe
Gu	=	Gularia	1.Ve	=	erstes Ventrale
HA	=	Horizontaler Augendurchmesser	VA	=	Vertikaler Augendurchmesser

Die Definition der Farbausdrücke wurde in das Kapitel 6.6 eingeschoben, wo diese Termini anschliessend verwendet werden.

Bei der Wahl der deutschen Namen habe ich mich nicht an die Liste von MERTENS & WERMUTH (1960) gehalten, sondern an die von den amerikanischen Herpetologen (Copeia (1956): 172) formulierten Grundsätze.

Der Transkription slawischer Namen und Titel habe ich die « Instruktionen für die Alphabetischen Kataloge der Preussischen Bibliotheken ». 2. Ausgabe 1908, Berlin 1915, zugrunde gelegt. Seit-her sind Bestrebungen im Gang, die Transkription oder besser Transliteration auf internationaler Basis zu vereinheitlichen. Die modernen Vorschläge (GILAREVSKIJ (1955), KENT (1956)) bringen nur unwesentliche Abweichungen von den genannten Preussischen Instruktionen; sie betreffen in meinem Fall nur den russischen Buchstaben x, der je nachdem mit h, ch oder kh umschrieben wird. Ich habe mich an den Vorschlag der Organisation Mondiale gehalten und x mit h wiedergegeben.

Eine ausführliche Darstellung des Problems findet man im *Bull. Bibl. France* 6 (6) 1961: 283-292, in einem aus dem Russischen ins Französische übersetzten Artikel von R. S. GILAREVSKIJ & N. V. KRYLOVA mit dem Titel: « Translittération en caractères latins des notices bibliographiques rédigées dans les langues des peuples de l'URSS ».

DARSTELLUNG DER RESULTATE

Ich beginne mit der Besprechung des westeuropäischen Materials, für das die Analyse als abgeschlossen betrachtet werden darf. Dann folgt die Beschreibung des osteuropäischen und asiatischen Materials, wo immer noch viele Fragen unbeantwortet bleiben, was — wie bereits erwähnt — auf sehr lückenhafte Angaben und die kleine Individuenzahl aus einem vergleichsweise sehr grossen Verbreitungsgebiet zurückzuführen ist.

Bei den westeuropäischen Formen wurde eine erste Trennung in die folgenden geografischen Einheiten vorgenommen:

1. Niederösterreich,
2. Ungarn,
3. Jugoslawien,
4. Mittelitalien,
5. Südostfrankreich.

Innerhalb dieser Gruppen wurde getrennt nach Geschlechtern. Es zeigte sich aber, dass der geografischen Gruppierung keine systematische Unterteilung entspricht. So habe ich die beiden ersten und die drei letzten Gruppen zu einer neuen Einheit zusammengefasst und teilweise auch die Trennung nach Geschlechtern aufgehoben. Nur dort wo Unterschiede, Gradienten oder Sexualdimorphismen zu erkennen waren, wurde die ursprüngliche Einteilung beibehalten.

Die systematischen Resultate wurden zu einem Bestimmungsschlüssel zusammengefasst, der aber mit Vorsicht zu handhaben ist. Ohne Kenntnis des Fundortes (und speziell der Höhe) ist eine genaue Zuordnung des Einzelindividuums nur in 75% der Fälle zu erwarten. Eine Messung der im Text verwendeten Indices und der Vergleich mit den dort angegebenen Resultaten wird diese Quote so vergrössern, dass sich in höchstens 10% der Fälle Ueberlappungen einer Rasse A mit höchstens 10% der Fälle einer Rasse B ergeben.

4. BESTIMMUNGSSCHLÜSSEL FÜR DIE GEOGRAFISCHEN RASSEN VON *Vipera ursinii* (Spitzkopftotter)

(vergl. dazu die Karte über das Verbreitungsgebiet).

- 1.1. Costales zwischen dem 30. und 40. Ventrals in 21 Reihen, Canthus leicht erhöht, selten flach, meist 9 Labialia

Vipera ursinii renardi Steppenotter

Vom Altai und Semirječens-Gebiet westwärts durch Turkestan, die Kirgisensteppe und das südliche Russland (Armenien, Kaukasus) bis Bessarabien und bis und mit Donaudelta.

- 1.2. Costales zwischen dem 30. und 40. Ventrals in 19 Reihen, Canthus flach, gelegentlich leicht erhöht, meist 8 Labialia: 2

- 2.1. Rumpfunterseite weiss bis grau mit schwarzen Flecken; Postocularstreifen bedeckt das drittletzte Maxillare höchstens zur Hälfte; 19 Costales beim 7. Ventrals; Sincipitalschilder gelegentlich (♂♂) bis häufig (♀♀) unregelmässig; 3-4 Gularia; Maximallänge 480 mm

Vipera ursinii ursinii Karstotter

Frankreich: Basses Alpes. Italien: Abruzzen Mittelitaliens. Balkanhalbinsel: Bosnien, Herzegowina, Montenegro, Albanien, Makedonien, Nordwestbulgarien, Insel Krk (= Veglia). Bergform, über 1000 m. (Ausnahme: Krk).

- 2.2. Rumpfunterseite grau bis schwarz mit weissen Flecken; Postocularstreifen bedeckt des drittletzte Maxillare mehr als zur Hälfte; 21 Costales beim 7. Ventrale; Sincipitalschilder gewöhnlich vollständig; 4-5 Gularia; Maximallänge 550 mm

Vipera ursinii rakosiensis Wiesenotter

Donaubecken, von Wien an südwärts bis 45° 30' N.B., in Transsylvanien (Umgebung von Cluj) und vereinzelt östlich des Eisernen Tores in der Moldau, westlich des Pruth. [Im Donaudelta selber lebt *V. u. renardi*]. Šumen (Bulgarien) ? Tieflandform, unter 250 m.

5. VERGLEICH VON TIEFLANDSFORM (*V. u. rakosiensis*) MIT BERGFÖRM (*V. u. ursinii*)

5.1. MATERIAL

Vipera ursinii rakosiensis aus Niederösterreich.

Untersucht, aber in der Statistik nicht verwendet:

MW: Laxenburg (564 Ex. + 3 Köpfe: 16263, 16264, 16267, 16270, 16271, 16272); weitere Ex. von Traiskirchen, Guntramsdorf, Aachau bei Laxenburg, Münchendorf, Traiskirchen-Münchendorf, Kaiser-Ebersdorf, Mariental, Ebergassing, Schwechat, Wienerherberg, Bruck a. d. Leitha, zwischen Parndorf und Neusiedl, zwischen Weiden und Podersdorf. Die meisten dieser Fundorte sind in SCHWARZ (1936: 185) zitiert; ich habe sie alle überprüft, da sich in jener Arbeit verschiedene Ungenauigkeiten befinden.

Untersucht und in der Statistik verwendet:

Laxenburg (BM 36 Ex.: 92.4.4, 92.9.13, 93.2.10, 93.6.14, 94.1.22, 97.7.31; MHNP 2 Ex., 95-120; MW 475 ausgewählte Ex. aus 13198, 16265, 16266, 16268, 16269, 16273, 16349); Moosbrunn (BM 10 Ex., 93.10.31, 98.4.11); südöstlich Grammatneusiedl (SK

9 Ex., 942-944, 1466-1471); Fischamend (MW 1 Ex., 7000); Bruck a. d. Leitha (BM 5 Ex., 1900.3.29); Parndorf (BM 6 Ex., 95.3.1); « Niederösterreich » (MW 1 ♀ mit 10 Jungen 16353, MHNP 1 Ex. 98-334); « Wien » (ZMB 4 Ex., 14016, 14259); « Leitha » (BM 3 Ex., 97.7.22); ferner 63 Embryonen aus Glas 16357 MW.

Literaturzitate:

SCHWARZ (1936: 185), Melk (Museum des Stiftes Melk).

Geografisch ist es möglich, dass die Wiesenotter nördlich bis Melk vorgestossen ist, doch fehlt sie hier heute. Dasselbe gilt für die von F. WERNER (1913: 480) angegebenen Stellen: nach Kirchroth gegen Westen bis zu den Abhängen der Anninger Höhe, südwärts bis Traiskirchen und Tribuswinkel, Mittendorf, Ebreichsdorf a. d. Leitha.

Vipera ursinii rakosiensis aus Ungarn, Rumänien und Bulgarien.

Untersucht und in der Statistik verwendet:

Rakos, Budapest, Ungarn (BM 1 Ex., 94.1.22).

BOULENGER und MÉHELY standen in den Jahren 1893/94 im Briefwechsel über das *ursinii*-Problem. Zu dieser Zeit schickte MÉHELY offenbar im Tausch gegen ein Laxenburger Exemplar das unter No. 94.1.22 im BM deponierte Stück an BOULENGER. Es ist anzunehmen, dass das Tier bei der Abfassung der Originalbeschreibung (1894: 190) vorlag, obschon BOULENGER keinen diesbezüglichen Vermerk im Katalog (1896: 474 Exemplar m) gemacht hat. Es liegen im Britischen Museum über diese Erwerbung überhaupt keine Angaben vor. Die in Ungarn deponierten Ex. von MÉHELY sind alle in den Wirren von 1956 vernichtet worden. Ich halte es für angezeigt, das Ex. zum Lectotypus zu designieren und gebe nachstehend eine knappe Beschreibung:

♀, Gesamtlänge 490 mm, Schwanz 45 mm, 1 Apicale, 4 Interanthalia, 2/2 Interocufrontalia, Sincipitalschilder regelmässig, 138 Ventralia, Anale ungeteilt, 23/23+1 Subcaudalia, 8 Labialia, 10/9 Sublabialia, von denen die ersten 4 die Inframaxillaria berühren, 4 Gularia zum 1. Ventrals.

Schuppenformeln:

$$\text{Rumpf: } 23 \frac{4+5 (6)}{4+5 (8)} \quad 21 \frac{-4 (53)}{-4 (89)} \quad 19 \frac{8+9 (97)}{8+9 (94)} \quad 17$$

$$\text{Schwanz: } 10 \frac{3+4}{3+4} \begin{matrix} (9) \\ (7) \end{matrix} 8 \frac{-3}{-3} \begin{matrix} (15) \\ (15) \end{matrix} 6$$

Wiesen der Gemeinde Dabas, Komitat Pest, Ungarn (SK 21 Ex. 99, 128, 129, 133, 358-361, 364-366, 376, 993-995, 2214-2217, 2413, 2414); Kumpezér, Komitat Pest, Ungarn (SK 2 Ex. 2218, 2219, 5 lebende Ex.). Valea lui David, Jași, Rumänien (ZSBM 1 Ex. 35/59, SK 2 Ex. 2000, 2001).

Die ungarischen Tiere gehören eindeutig zur *rakosiensis*-Rasse, ebenso die Population um Cluj, welche bereits von MÉHELY (1895) erwähnt wird. Nach den neuesten Ergebnissen von STUGREN (1955: 59) scheint aber hier nur das Vorkommen um Szenafüvek bei Koloszvár bestätigt zu sein, während in Bükk bereits *V. b. berus* allein auftritt. DELY & JANISCU (1959: 30, 31) deuten allerdings an, dass ein Zusammenleben der beiden Formen möglich ist. Ich habe mich dem Problem der sympatrischen Vorkommen angenommen (5.2) ohne je ein Gebiet gefunden zu haben, wo sich die geäußerte Vermutung bestätigt hätte.

Ich vermute, dass das bei STUGREN (1955: 61) mit No. 2 bezeichnete Ex. trotz der Kopfbeschuppung eine *V. berus* ist. Da nicht für jedes Ex. der genaue Fundort mit der Biotopangabe versehen ist und ich die Belegstücke auch nicht zur Einsicht erhalten konnte, habe ich darauf verzichtet, die Messresultate in meiner Statistik zu verwenden oder sie überhaupt mit meinen Messungen zu vergleichen.

Die Exemplare aus Jași stammen aus einem Gebiet, in dem Zwischenformen von *renardi* und *rakosiensis* auftreten (VANCEA & IONESCU 1954: 245, Karte). Wendet man den Bestimmungsschlüssel auf diese Exemplare an, so fallen ZSBM 35/59 und SK 2000 unter *rakosiensis*, SK 2001 unter *renardi*.

Literaturzitate:

MÉHELY gibt an, dass *Vipera ursinii* (er meint damit *rakosiensis*) in Slawonien vorkommt. Nach BOLKAY & ČURČIĆ (1920: 183) bezieht sich diese Bemerkung auf ein adultes ♀ im Museum von Budapest, das leider verschollen ist. Der Fundort ist von vielen Autoren übernommen worden, u. a. KARAMAN (1921, 1939 a); MERTENS & MÜLLER (1928); MERTENS & WERMUTH (1960). Es scheint mir wahrscheinlich, dass das Ex. in der Nähe der ungarisch-jugoslawischen Grenze zwischen Donau und Drau gefangen wurde.

Die nächst gelegenen genau bekannten Fundpunkte befinden sich dann ca. 150 km weiter im Norden, bei Kekskemét (Tázarpuszta und Pusztaszentmihály). Ich habe dieser Angabe in der Verbreitung so Rechnung getragen, dass ich die südliche Grenze in der österreichisch-ungarischen Tiefebene bei 45° 30' ansetzte.

Schwierig ist die Beurteilung der bulgarischen Tiere, da ich diese nur aus der Literatur kenne (BUREŠ & ZONKOV, 1934). Die Stücke aus Nordwestbulgarien gehören geografisch zur Bergform, hingegen erinnert der Verlauf des Postocularstreifens und des Keulenflecks an die Tieflandsform (vergl. 5.5). Möglicherweise haben wir hier die Stücke einer Uebergangsform zwischen den beiden Rassen *V. u. ursinii* und *V. u. rakosiensis* vor uns. Die Tiere aus Šumen dürften hingegen zu *rakosiensis* gehören, wie es offenbar auch MERTENS & WERMUTH (1960: 203) vermuten.

Herr Dr. J. E. FUHN (Bucarest) beurteilt die in Rumänien auftretenden Populationen wie folgt (ex littera):

1. Umgebung von Cluj: *V. u. rakosiensis*.
2. Umgebung von Jași und im Süden der Moldau: *V. u. rakosiensis* \approx *V. u. renardi*.
3. Küstendünen und alluviale Aufschüttungen im Gebiet des Donaudeltas: *V. u. renardi*.

Die bei BĂCESCU (1936: 30) beschriebene und später (1938: 8) abgebildete Viper ist eine *Vipera berus*. In BĂCESCU (1941: 63) wird neben Jași noch das Ufer der Bârlad zwischen Zorleni und Tecuci als Fundort erwähnt und auf die Uebergänge mit *renardi* (64) aufmerksam gemacht.

Ich möchte ferner auf die gleitenden Uebergänge von den im Gebirge lebenden *Vipera berus* zu den Bergformen von *V. ursinii*, sowie von den im Tiefland lebenden *V. berus* zu *V. u. renardi* hinweisen.

Vipera ursinii ursinii.

Untersucht und in der Statistik verwendet:

S ü d o s t f r a n k r e i c h : Montagne de Lure MW 8 Ex. 14990, 14991: 1 bis 6; SMF 3 Ex. 47208, 50987, 50988; ZMB 4 Ex. 37574, 37593 *a, b, c*; MHNP 4 Ex. 54-13; ZBSM 1 Ex. 47.21; SK 14 Ex. 22, 23, 25, 38, 186-188, 755-760, 828.

Mont Serein (Mont Ventoux) MHNP 1 Ex. 8205.

Basses Alpes BM 1 Ex. 93.8.22.

Mittelitalien : Gran Sasso d'Italia IMZT 2 Ex. C.G.533, C.C.466; SMF 6 Ex. 50989-50994; MW 1 Ex. 14989.

Colli alti e bassi, Monti Sibillini SK 22 Ex. 319, 320, 370, 382, 501-507, 510 = SMF 50995, 766-773, 926, 933.

Monte Velino SK 761-765.

Terra typica von *Pelias ursinii* Bonaparte (aus der Sammlung BONAPARTE's) ANSP 2 Ex. 6905, 6915.

Jugoslawien, Albanien : Insel Krk (= Veglia) ZMB 1 Ex. 23614. Es handelt sich um das von F. WERNER (1895: 237) beschriebene Ex., das aus Castelmuschio stammt und von den Zöglingen der Marine-Akademie Fiume gefangen wurde. Ferner hat L. KNOEPFLER 2 Ex. am Süßwassersee auf Krk gefangen (ex littera); leider sah ich die Belegexemplare nicht.

« Monte Santo (1700 m) ». Damit ist wahrscheinlich der Sveto Brdo im Velebit oder einer der Gipfel der Dinara Planina gemeint. Leider fehlt eine genauere Angabe. MW 1 Ex. 16330.

Gipfel der Dinara Planina, 20 km östlich Knin. MW 1 Ex. 14908: 19.

Pečenci bei Bosnisch Grahovo, nordöstlich Knin, MW 1 Ex. 16337.

Hrbljina, Gebirge östlich Glamoč und nördlich Livno. BM 1 Ex. 97.10.26.

« Vrlika », an der Strasse Knin-Sinj. Ich habe diesen Ort 1955 besucht. Das Ex. ist entweder von den Bergen ins Tal verschleppt oder am Kozjak gefangen worden. MW 1 Ex. 14908: 13.

Čvrstica, Gebirge südwestlich Jablanica (1900 m). SMF 1 Ex. 32780.

Brestica. Es gibt 3 Weiler von 3 bis 10 Häusern dieses Namens, die zu den Gemeinden Čapljina, Ljubinje und Bileća in der südlichen Herzegowina gehören. Vermutlich handelt es sich um den Ort westlich von Bileća südlich der Viduša Planina. MW 1 Ex. 14908: 18.

« Bosnien ». SMF 2 Ex. 20871, 20872.

Lebršnik, Gebirge nördlich Gacko. MW 2 Ex. 7029, 7030.

Bjelašnica (gelegentlich Bjelasica), Gebirge westlich Gacko. BM 1 Ex. 97.10.26; MW (1600 m) 1 Ex. 16336.

« Duga Pässe ». Bezeichnung eines alten Überganges vom Ga-

tacko Polje nach Nikšić, nördlich des Njegoš. Die Etikette im Glas gibt den Vardar an, was an sich beides möglich ist. MW 1 Ex. 16334.

« Bilek », heute Bileća. Das Ex. wurde natürlich auf einem der umliegenden Berge gefangen. MW 1 Ex. 14908: 14.

Baba Planina, 10 km südlich Gacko. MW 14 Ex. 7002, 7005 bis 7007, 7008: 1, 3, 7010, 7013: 1, 2, 3, 7014, 7041, 14908: 11, 12.

Korita (oder Korito), zwischen Gacko und Bileća. BM 1 Ex. 1933.3.2; SMF 2 Ex. 32781, 32782; MW 32 Ex. 7001, 7003, 7004, 7008: 2, 7012, 7015 bis 7022, 7023: 1, 2, 7024 bis 7027, 7028: 1, 2, 3, 7031, 7032, 14908: 4 bis 10, 16331.

Ein Teil dieser Koritanerserie wird bereits in der Arbeit von MÉHELY (1911) erwähnt, von denen ich das ♂ No. 7001 (Taf. 1, Fig. 1) zum Lectotypus von *Vipera macrops* Méhely, 1911 bezeichne.

Troglav bei Korita. MW 1 Ex. 7009.

« Durmitor », Gebirge in Montenegro. MW 1 Ex. 16332.

Botun (1850 m), Berg am Durmitor, Nähe der Škrčka Jezera. SK 1 Ex. 1097.

Skakala (1520 m), Ort am Durmitor. SK 1098.

Ćireva Pećina (1900 m), Ort am Durmitor. MW 1 Ex. 16335.

Škrčka Jezera, Bergseen am Durmitor. MW 1 Ex. 16333.

« Vranovina. Novi Pazar ». Vranovina ist ein Dorf nordöstlich des Durmitor am Nordhang des Obzir in der Herzegowina, während Novi Pazar am Ljuduskafloss in Serbien liegt. Ob ein Gebirgsdorf in der unmittelbaren Umgebung von Novi Pazar mit dem Namen Vranovina existiert, entzieht sich meiner Kenntnis. Es ist anzunehmen, dass es sich um das erst genannte Dorf in der Herzegowina handelt. MW 6 Ex. 16338: 1 bis 6 ZMB 1 Ex. 30588.

Westseite des Korab. Grenzgebirge Jugoslavien - Albanien (2000 m). MW 1 Ex. 16348.

« Korab ». SMF 1 Ex. 34269.

Paštrik, westlich Prizren (1500-1700 m). MW 7 Ex. 13209: 1, 2, 3, 14908: 1, 15 bis 17.

Nicht untersucht, aber auf Grund der Beschreibung oder Zeichnung in der Statistik verwendet:

Italien: (ex Lanza 1958) Colli alti e bassi, Museo Civico di Storia Naturale di Verona. 1 Ex.

« Monti Sibillini », Museo Civico di Storia Naturale di Milano, 1 Ex.

Val d'Asina (Cartore, S. Anatolia, Prov. di Rieti, gruppo dei Monti Ducchessa-Velino). Sammlung Prof. Dr. B. LANZA.

Jugoslawien: Kobilizi, Šar Planina, ex KARAMAN (1939 b: 165) 1 Ex.

Literaturzitate, sofern neue, gesicherte Fundpunkte auftreten:

Frankreich: SALGUES (1937): Venterol, Gicors, Bella-faire, Turriers (La Cassine), Curban. Es sind dies die nördlichsten, heute bekannten Fundpunkte. Ich habe das Gebiet auf zwei Reisen besichtigt ohne Tiere zu finden. Nach SALGUES ist anzunehmen, dass die Fundpunkte unterhalb 1000 m liegen. Da er betont, dass die Viper selten ist, dürften die eigentlichen Kolonien auch hier oberhalb 1000 m liegen. ANGEL (1946: 159) gibt als Vertikalverbreitung 900-2400 m. Ich vermute, dass sich die untere Angabe auf die eben zitierten Orte bezieht. Mit Ausnahme der Insel Krk, liegen alle mir bekannten Fundorte über 1000 m. Wie die Angabe « Digne » (BOULENGER, 1893) zu interpretieren ist, weiss ich leider nicht. Ich habe ebenfalls auf der Durchreise das Gebiet gesehen und halte es für möglich, dass die Schlange in den unmittelbar an die Talsohle anstossenden Bergen vorkommt.

Italien: BONAPARTE schreibt zum Fundort seiner *Pelias ursinii*: « prati sassosi dei monti dell'Abruzzo, prossimi alla provincia d'Ascoli ». « Proximi » wird von verschiedenen Autoren mit « in » wiedergegeben, so z. B. von MÉHELY (1911: 201), von SCHWARZ (1936: 185) und von MERTENS & WERMUTH (1960: 202), während LANZA (1958) dazu schreibt, dass sich diese Zeilen auf die Monti Sibillini, auf die Monti della Laga oder — allerdings weniger wahrscheinlich — auf den Gran Sasso beziehen könnten.

LEPRI (1923: 77) gibt an: Monte Cagno (2000 m) und Monte Rotondo (2100 m), beides in den Monte Vestini, Abruzzen der Provinz Aquila.

Jugoslawien: BOLKAY (1924): Glamoča (bei Kalinovik).

MÉHELY (1911: 203) gibt an, dass sich im Museum Sarajevo noch Exemplare aus der Šator Planina, Ljubusa Planina, vom Volujak und vom Veliki (Velez Planina) befinden.

Alle Exemplare über 1000 m Höhe gefangen, wie mir die Direktion des Museums Sarajevo freundlicherweise mitteilte. Angaben wie « Bilek » oder « Nikšić » sind an dieser Stelle absichtlich wegge-

lassen worden, da diese tief gelegenen Orte keine zuverlässigen Informationen über die wirkliche Lage des Fundpunktes darstellen.

5.2. BIOTOP

V. u. rakosiensis.

Niederösterreich: Als Fundorte sind auf den Gläsern, in Katalogen und in der Literatur ausschliesslich Ortsnamen angegeben. Der Biotop der Fundpunkte ist eine feuchte Grassteppe, bekannt unter dem Namen «Tauwiesen», in unmittelbarer Nähe eines Gewässers (Fischa, Schwechat, Leitha, Neusiedlersee u. a.). Es handelt sich um flaches bis leicht hügeliges Gelände in der Höhe von 120 bis 240 Metern. Nirgends wird die Talsohle verlassen. Noch vor 60 Jahren war die Wiesenotter im ganzen Verbreitungsgebiet äusserst zahlreich vertreten, während sie heute nördlich und nordwestlich des Neusiedlersees nur noch an einigen eng umgrenzten Stellen als Seltenheit vorkommt; höchstens auf der Ostseite des Sees gegen die ungarische Grenze hin ist sie noch mit Sicherheit anzutreffen. SOCHUREK (1956: 182) und (1957: 164). Vermutlich dürfte die Wiesenotter auch in den erwähnten Gebieten nicht mehr lange vorkommen. SOCHUREK (1958: 150) schreibt dazu: «Das Verbreitungsgebiet dieser Art hat sich in den letzten 20 Jahren stark verändert. Durch Entwässerung und Urbarmachung wurden viele einst recht gute Fundorte zerstört.» Bekanntlich ist die Wiesenotter geschützt. Solange sich aber dieser Schutz nicht auch gleichzeitig auf den Biotop bezieht, ist er praktisch wertlos. Ich konnte mich anlässlich eines Besuchs selbst überzeugen, in welchem Tempo die Urbarmachung vorangetrieben wird. Die einstigen Fundorte sind fast durchwegs zu Acker-, Wies- oder Bauland umgewandelt. Wie mir Herr Prof. WETTSTEIN mitteilte, ist nun seit 1940 noch ein witterungsbedingter Rückgang festzustellen: Im Frühjahr 1941 folgte auf ein Tauwetter eine Ueberschwemmung und darauf ein Kältesturz mit Temperaturen von minus 15 Grad Celsius, wobei offenbar fast der ganze Bestand in den tieferen Lagen erfror.

Ungarn, Rumänien, Bulgarien: Aus den Angaben von MÉHELY (1894, 1895 *a, b*) und JANISCH (ex litteris) ist zu entnehmen, dass die Wiesenotter in Ungarn im selben Biotop vorkommt wie in Oesterreich. Hingegen zeigen die Biotope in Rumänien bereits grosse Aehnlichkeit mit demjenigen der Steppen-

otter: Dr. J. E. FUHN (Bucarest) schreibt mir dazu: « toutes ces vipères habitent des régions de steppe ou de dunes ». Sie stehen also nicht nur hinsichtlich der Pholidose (vergl. VANCEA (1954) und BĂCESCU (1937)), sondern auch bezüglich des Biotopes in der Nähe von *V. u. renardi*. Ueber den Biotop in Bulgarien bin ich nicht orientiert.

V. u. ursinii.

Als Ortsangaben treten hier, im Gegensatz zu den Exemplaren aus Niederösterreich, vorwiegend Berge oder Landschaftsbezeichnungen und weniger Ortsnamen auf. Dieser Biotop ist durch seine Höhenlage über 1000 m (mit Ausnahme der Insel Krk), durch seine Vegetation, die man als montane Grassteppe bezeichnen möchte und durch sein rauhes Klima mit langem Winter und durch Kalkboden bedingter Trockenheit im Sommer charakterisiert. Der speziell für die jugoslawische Population geschaffene Name Karstotter passt aber auf alle montanen Stücke. MOURGUE (1909), vor allem aber DREUX & SAINT GIRONS (1951) haben ausführlich die geografischen, klimatischen, botanischen und zoologischen Aspekte am Mont Ventoux beschrieben, TOMASINI (1894), GUGLER (1903), VEITH in MÉHELY (1911), KOPSTEIN (1914) und BOLKAY (1924, 1931) haben unter anderem über die Fundorte in Jugoslawien berichtet. Ich beschränke mich deshalb hier auf diejenigen Gebiete, die weniger bekannt sind: auf die Montagne de Lure (Frankreich), die Colli alti e bassi (Italien) und das Gebiet des Monte Velino (Italien).

Montagne de Lure: Von Saint-Etienne les Orgues führt eine gut ausgebaute Strasse zum Schutzhaus der Montagne de Lure auf 1570 m, von wo aus ein Spazierweg gegen den Aussichtspunkt auf 1827 m Höhe führt. (Diese Graskuppe ist der höchste Punkt im ganzen Massiv; für die irreführende Höhenangabe von 1700-2000 m in MERTENS & WERMUTH (1960: 203) sind KNOEPFFLER & SOCHUREK (1955: 187) verantwortlich.) Das Gebiet ist seit dem Ausbau der Strasse ein häufig besuchtes Ausflugsziel, und seither ist offenbar auch ein merklicher Rückgang der Populationsdichte der Viper zu verzeichnen. Ich liess mir von Bauern erzählen, dass vor dem Ausbau der Strasse die Vipern noch in unmittelbarer Nähe des Schutzhauses öfters anzutreffen waren, besonders zahlreich aber in den nordöstlich dahinterliegenden,

gegen Süden und Südosten geneigten Wieshalden, die mit zahllosen Juniperusstauden durchsetzt sind.

Wir befinden uns am oberen Rand des Baumgürtels von *Pinus halepensis*, *Pinus silvestris*, *Quercus ilex* und *Fagus sylvatica*. Die Grassteppe enthält unter anderem die folgenden Blütenpflanzen: *Achillea odorata*, *Antennaria dioeca*, *Arctostaphylos Uva-ursi*, *Chrysanthemum vulgare*, *Eryngium spina allea*, *Linum salsoides*, *Lotus hispidus*, *Prunella grandiflora*, *Sedum anopetalum*, *Statice montanum*, *Thymus serpyllum*. An Gramineen ist *Sesleria coerulea* vertreten und, vom botanischen Standpunkt als Ubiquist weniger interessant, das Nadelholz *Juniperus communis* var. *montana*. Wenn wir versuchen, die Fundorte von *V. ursinii* einer bestimmten systematischen Pflanzengesellschaft anzuordnen, so dürfte dies am ehesten die Ordnung *Sesleritalia coeruleae* sein.

An Orthopteren wurde gefunden: *Oedipoda coerulescens*, *Podisma alpina*, *Stenobothrus* sp., *Calliptamus italicus*, *Tylopsis thymifolia*.

Lacerta muralis wurde erst weiter talwärts festgestellt, hingegen war der Fund einer *Coronella austriaca* von besonderem Interesse, da diese eine halbwüchsige, eben verschlungene *V. ursinii* nach dem Fang auswürgte. Die aufgeführten Orthopteren, die natürlich nur eine ganz beschränkte Zahl der effektiv auftretenden Arten darstellen, sind deshalb von Interesse, weil sie im wesentlichen die Nahrung der Viper darstellen. Wenigstens fand ich in keinem Fall im Mageninhalt etwas anderes als Insekten, eine Beobachtung, die sich mit der von DREUX & SAINT GIRONS (1951) deckt.

Das Gebiet ist im April noch schneebedeckt, die Tiere kommen im Mai aus ihren Verstecken (Aussage der Einheimischen). Ich habe die Fundorte in den Monaten Mai-August besucht. Die Tiere waren im Hochsommer am Morgen bei Sonnenaufgang bei Temperaturen von 12° Celsius bereits im Freien anzutreffen. Immerhin ist der Unterschied zwischen der Lufttemperatur (1.5 m über dem Boden) und der Bodentemperatur (unmittelbar über dem Boden) sehr beachtlich, was die folgenden zwei Messungen, die sich auf Zeit und Lokalität wo Vipern gefangen wurden beziehen, gut illustrieren:

Datum	13.7.1959	Zeit	0830	Lufttemp.	14°	Bodentemp.	27°
»	13.7.1959	»	1530	»	21°	»	29°

Das Mikroklima, das eine wesentliche Existenzbedingung der Art darstellt, weist auch in bezug auf die Luftfeuchtigkeit und den Wind grosse Abweichungen vom Makroklima auf. Interessante dies-

bezügliche Hinweise finden wir wieder in der Arbeit von DREUX & SAINT GIRONS (1951). Die Tiere liegen gerne im Gestrüpp der Juniperusstauden, in Grasbüscheln oder in der Nähe von Felspalten, selten (in einem Fall von 23) in losem Gestein. Ich kann bestätigen, was DREUX & SAINT GIRONS (1951: 45) schreiben: « elle vit, en principe, dans la forêt de *Pinus austriaca*, au dessus de la limite supérieure des derniers hêtres, mais pratiquement la plus grande partie de son habitat est formée d'un pâturage défriché, parsemé de genévriers nains et de jeunes pins qui repoussent. »

Monti Sibillini: Dieses Gebirge wird meines Wissens zum erstenmal von LUGARO (1957: 36) als Fundort erwähnt. Von Visso, am nordwestlichen Fuss der Monti Sibillini, führt eine Bergstrasse zu dem Dörfchen Castelluccio in 1450 Meter Höhe. Dieses liegt am Rande einer Hochebene (Piano Grande) wie eine mittelalterliche Festung auf einem Felshöcker. Die Ebene wird zur Hauptsache mit Getreide und einer Linsenart (*Lens esculenta*) bepflanzt. An den Hängen weiden Schafe. Das ganze Hochplateau und die von ihm aufsteigenden Gebirge sind baumlos. Gegen Nordosten, beim Aufstieg zum Monte Vettore, liegt eine grasige Hügellandschaft, die Colli alti e bassi, wo auf etwa 1600 Metern eine Vipernkolonie lebt. Wie erwähnt (KRAMER 1958) sind die Tiere hier häufig und nach Angaben der Einheimischen offenbar weit verbreitet. Die Karstotter lebt in grösseren Kolonien am Monte Rotondo im Norden, am Monte Patino im Westen und ist längs der ganzen Gebirgskette über die Monti della Laga bis zum Gran Sasso anzutreffen.

Die Gebiete liegen alle oberhalb der Laubholzgrenze. An Nadelhölzern findet man wieder *Juniperus communis*, an Gramineen *Sesleria* sp. An Blütenpflanzen habe ich an den Fundpunkten bei den Monti Sibillini folgende Arten gesammelt: *Agrostemma githago*, *Anthemis tinctoria*, *Astragalus aristatus*, *Brassica rapa*, *Campanula rapunculus*, *Carduus* sp., *Centaurea cyanus*, *Centaurea dissecta*, *Cerastium tomentosum*, *Dianthus deltoides*, *Digitalis lutea*, *Eryngium* sp., *Euphorbia cyparissias*, *Galium cruciata*, *Galium verum*, *Knautia arvensis*, *Globularia cardifolia*, *Lens esculenta* (verwildert), *Lotus corniculatus*, *Omphalodes* sp., *Papaver rhoeas*, *Pisum arvense*, *Plantago media*, *Potentilla argentea*, *Sedum acre*, *Silene cucubalus*, *Specularia speculum*, *Stachys italica*, *Thymus serpyllum*, *Trifolium campestre*, *Trifolium ochroleucum*, *Vicia altissima*.

Ich kann leider nicht beurteilen, ob auch hier als Pflanzengesellschaft *Sesleritalia coerulea* vorliegt, da das betreffende Gras nicht eindeutig bestimmt werden konnte. Jedenfalls handelt es sich um humusreichen, trockenen, subalpinen, kalkhaltigen Boden oberhalb der Baumgrenze, was als Ganzes für die betreffende pflanzensoziologische Ordnung zutrifft. Ich mache wieder speziell auf das Vorkommen des Wachholders aufmerksam, denn auch in Jugoslawien gehört dieser zur Begleitfauna und stellt einen beliebten Aufenthaltsort dar. BOLKAY 1931: 160 Fig. 7

Im Nahrungsspektrum liessen sich durch Kotuntersuchungen die folgenden Orthopteren feststellen: *Decticus verrucivorus*, *Thamnotrizon* sp., *Stenobothrus* sp.

An Schlangen erwähne ich *Coronella austriaca* (LUGARO 1957: 34, leider ohne Angabe einer Höhenquote oder genauen Ortsbezeichnung) sowie *Natrix natrix helvetica*. Ich habe die Ringelnatter am Rande eines Tümpels dieser sonst trockenen Kalklandschaft im Süden des Piano Grande auf etwa 1400 m Höhe gefangen, wo sich als Reste einstiger Karseen sumpfige Wiesen und kleine Tümpel befinden. Diese Wasseransammlungen, von denen oberirdische Zu- und Abflüsse fehlen, trocknen auch im Hochsommer nicht aus und beherbergen neben der Ringelnatter auch eine grosse Zahl von Wasserfröschen (*Rana esculenta*).

Das Makroklima ist rauh, Schnee liegt meterhoch vom Oktober bis Mai nach Angaben der Einheimischen. Im Hochsommer fiel mir der starke Morgentau auf; auch die Niederschlagsmenge ist relativ gross. Trotzdem macht die Landschaft einen wasserarmen Eindruck, was auf den durchlässigen Kalkboden zurückzuführen ist.

Monte Velino: Diesen Fundort habe ich einem Apotheker und Jäger aus Magliano zu verdanken, der mich mit einem Hirten bekannt machte, welcher über eine erstaunliche Kenntnis der Flora und Fauna seiner Weideplätze verfügte. Unter seiner Führung gelangte ich auf die Costa Stellada, einen Höhenkamm östlich des Monte Velino und von diesem durch ein tiefes Tal getrennt. An den obersten, nach Südwesten und Westen orientierten Flanken auf etwa 2000 m Höhe befindet sich eine ausgedehnte Vipernkolonie. Der Hang, der mit alpinen Gräsern und Blütenpflanzen bestanden ist, fällt steil gegen die spärlich bewachsene, meist völlig ausgeörrte Talsohle ab. Andere Vertreter der Kriechtierfauna fehlen,

weiter unten sollen Echsen vorkommen. Die Viper soll im ganzen Kalkmassiv, allerdings nur an örtlich eng umgrenzten Stellen von 1700 m bis 2400 m Höhe anzutreffen sein. Auch am Südwestabhang des Monte Velino selber befindet sich eine Grasweide, in der *V. ursinii* heimisch ist. Nach LEPRI (1923: 76, 77) reicht das Verbreitungsgebiet im Osten zum Monte Cagno und Monte Rotondo. Alle Gewährsmänner betonen, dass die Fundpunkte hoch liegen.

An Orthopteren (Futter) wurde identifiziert: *Polysarcus denticauda*, *Stenobothrus rufipes*, Larven von *Thamnotrizon*, *Oedipoda* und *Stenobothrus* sp.

An Blütenpflanzen fand ich: *Aethionema saxatile*, *Allium sphaerocephalum*, *Arctostaphylos Uva-ursi*, *Centaurea axillaris*, *Euphorbia cyparissias*, *Globularia cardifolia*, *Lilium bulbiferum croceum*, *Polygala pedemontana*, *Sedum rupestre*, *Teucrium montanum*.

Wie sich am Schluss dieses Abschnittes zeigen wird, lassen sich keine morphologischen Differenzen finden, die ein Abtrennen von geografischen Rassen innerhalb der Bergform rechtfertigen. Auch in ökologischer Hinsicht fällt jedem Besucher der drei Zonen: Frankreich, Italien und Jugoslawien in erster Linie das Gemeinsame auf. VEITH in MÉHELY (1911: 214) schreibt dazu: « Diese Fundorte (um das Gatackopolje) haben tatsächlich eine grosse äussere Aehnlichkeit mit den Hängen der Abruzzen, die ich von meiner Schlachtfelder-Expedition genau kenne ».

Das Trennende tritt in den Hintergrund und besteht eigentlich nur in der Tatsache, dass heute diese Gebiete geografisch voneinander isoliert sind.

Die Angaben von SALGUES (1937) über den Biotop der von ihm gesammelten Ex. passt weniger gut in das geschilderte Milieu, sondern zeigt Anklänge an den Aufenthaltsort der Wiesenotter. SALGUES schreibt, dass die Tiere im Gebiet von Turriers (nördlich Digne, Südostfrankreich) auf Wiesenflächen, in Tälern mit reichlich Gras und Klee, vor allem in der Nähe von Sümpfen, Quellen, Sicker- und Viehtränkestellen zu finden seien. Da er aber ausdrücklich erwähnt, dass die Schlangen hier nur vereinzelt auftreten, ist es wohl möglich, dass diese Fundpunkte an den Randzonen des eigentlichen Biotops liegen.

Die Charakteristika, welche den Vorzugsbiotop der Karstotter gegenüber demjenigen der Aspiviper und der Sandotter auszeichnen, sind die folgenden:

1. Offene, niedrige Grasweide; Fehlen der Busch- und Baumdecke;
2. Erde oder fester Fels als Untergrund; Fehlen von lose aufliegendem Steinschutt.

Diese ökologischen Gegebenheiten erklären zum Teil das Verhalten: die Wahl der Schlupfwinkel (5.3), die Nahrung (5.4), den Zwergwuchs (5.8) und die Fluchtreaktion (5.3).

Ich habe bei meinen zahlreichen Exkursionen keinen Fundpunkt angetroffen, an dem *V. ursinii* mit anderen Viperiden zusammen vorkommt. Wohl stossen die Wohnareale von *V. aspis* und *V. ursinii* in Südfrankreich und Italien gelegentlich aneinander (oder sollen sich nach LANZA (1958: 310) sogar überschneiden), aber die respektiven Biotopansprüche sind voneinander verschieden, sodass eher zufällig eine Begegnung an den Grenzen eintreten kann.

Das Kalkmassiv der Duchessa (ital. Abruzzen) durchziehen tiefeingeschnittene Wildbachtäler, an deren mit Geröll und Macchie überdeckten Hängen auf 700-1200 m Höhe dicht besiedelte Kolonien von *V. aspis* leben. Einzelne Exemplare wandern bergwärts und stossen so bis zu Höhen über 2000 m vor. Sie bilden allerdings in dieser Lage keine eigentliche Kolonien, sondern fristen ihr Leben als Solitäre. Die Frage des Nebeneinanderlebens der beiden Vipernarten hat mich interessiert, und ich suchte an der Duchessa vergeblich diesem Problem näher zu kommen. Interessanterweise fing mein Begleiter, H. SCHNURRENBERGER, auf 1900 m Höhe, in der Nähe des Lago Duchessa auf einer Schafweide, eine *Aspisviper*. Die Hochebene ist von Kalkkarren durchfurcht, baumlos und grösstenteils mit magerem Gras bestanden. Die Hirten hatten an verschiedenen Stellen die losen Steine zusammengetragen und zu Haufen geschichtet. In einem solchen Steinhaufen wurde die *aspis* gefangen. Bemerkenswert war die grosse Zahl von Mauslöchern und der dichte Pflanzenwuchs (vor allem Brennessel und Sauerampfer) als Folge des angesäuerten Bodens. Am Rande dieser Hochebene und an den Berghängen schien es uns jedenfalls möglich, dass *V. ursinii* vorkommen könnte. Das Val d'Asina, das ich unter 5.1 aufgeführt habe, und in dem *V. aspis* und *V. ursinii* sympatrisch auftreten sollen (fide LANZA), liegt vom Fundort der *aspis* etwa 3 km nordöstlich. Es war mir leider nicht möglich, diesen Ort selber aufzusuchen.

Auch in Jugoslawien versuchte ich vergeblich eine Stelle auffindig zu machen, an der die Karstotter neben einer anderen Viper auftritt. Es gibt aber auch hier Stellen, wo sich die Wohnareale von zwei Viperiden treffen oder vielleicht überschneiden. Um das Gatackopolje, welches von TOMASINI (1894) und von VEITH (ex litteris in MÉHELY 1911: 214) als Fundort von *V. ursinii* zitiert wird, soll diese oberhalb 1000 m vorkommen. H. SCHNURRENBERGER hat auf 1000 m Höhe, ich selber habe auf 950 m Höhe *V. ammodytes* gefangen, die nach Aussage der Bevölkerung im ganzen Gebiet häufig sein soll. Wir haben das Gebiet um 1000 m abgesucht, aber leider keine Karstotter gefunden. Immerhin ist dem dortigen Spitalarzt bekannt, dass neben der Sandotter noch eine zweite Giftschlange vorkommt; er nannte dafür allerdings den Vulgärnamen « šarka » (auch « šarkas »), der sich auf *V. b. bosniensis* bezieht. Es ist aber völlig ausgeschlossen, dass die Kreuzotter im trockenen Karst des Gatackopoljes lebt.

Immerhin unterscheiden sich die Biotopansprüche von Kreuz- und Karstotter weniger voneinander als diejenigen der Karstotter von denen der Aspiviper und der Sandotter. Die oben angegebene Biotopdiagnose schliesst, jedenfalls im Hochgebirge, das Vorkommen der Kreuzotter keineswegs aus. Dagegen scheint die Luftfeuchtigkeit ausschlaggebend zu sein: die Karstotter lebt bei grösserer Hitze und Trockenheit von Luft und Untergrund als die Kreuzotter.

Es ist bekannt, dass verschiedene Autoren *bosniensis* und *ursinii* nicht auseinanderhalten konnten, weniger bekannt dürfte es sein, dass auch SCHWARZ die beiden verwechselte. Er gibt (1936: 209) an, dass er *bosniensis* von Čirova Pečina und von der Škrčko Jezera aus dem Wiener Museum untersucht habe. Tatsächlich befindet sich dort von beiden Fundpunkten (man vergleiche 5.1) je ein Exemplar einer Karstotter, aber keine Kreuzotter. Auch hier ist es wenig wahrscheinlich, dass sich die Wohnareale dieser beiden Arten überschneiden; diese Frage liesse sich z. B. an der Čvrstica überprüfen, von wo beide Arten — leider ohne genaue Ortsangaben — gemeldet wurden.

5.3. VERHALTEN, TEMPERAMENT

Vipera ursinii rakosiensis.

Es ist bekannt, dass auch bei den Schlangen grosse individuelle Unterschiede im Verhalten auftreten. So gibt es Tiere derselben

Art, die sich unter den gleichen Bedingungen leicht ans Gefangenleben gewöhnen, im Käfig ihre anfängliche Scheu bald verlieren, schnell ans Futter gehen, die Fluchtversuche einstellen und zum trägen Phlegma werden, während bei anderen das Gegenteil der Fall ist. Aussagen, die sich auf ein Einzelstück oder wenig Material beziehen, dürfen deshalb nie verallgemeinert werden. Gute oder schlechte Eingewöhnung sind auch mitbedingt durch die Art der Haltung, so dass Aussagen über das Verhalten sich weniger auf die Tiere als auf die Pflege oder den Pfleger beziehen.

Von den Wesenszügen, die der Pfleger erfasst und einordnen kann und die in Freiheit ebenfalls eine Rolle spielen, ist das Verhalten vor dem Feind (im Käfig dem Menschen gegenüber) an erster Stelle zu nennen. Die Qualifikation « gutmütig » ist in der Literatur sehr verbreitet und trifft wohl auf die Mehrzahl der niederösterreichischen Individuen zu. Bissfälle sind zwar bekannt, aber weniger häufig als bei den übrigen Arten der Gattung *Vipera*. SOCHUREK (1954: 164) schreibt hierzu: « Ausserdem ist diese Art absolut nicht bissig ».

Die Fluchtdistanz ist wie bei den übrigen Viperiden relativ klein; sie variiert je nach Witterung zwischen 1 bis 4 Metern. Bei kühler Witterung, speziell im Frühjahr und Herbst, stellt man gelegentlich fest, dass die Tiere bis zur Annäherung auf Schrittnähe nicht flüchten, und entweder erst durch die unmittelbare Bodenerschütterung oder gar durch das Gefasstwerden aus ihrer Lethargie erwachen. Wo dies irgendwie möglich ist, suchen sich die Tiere im Gefilz der Grasknäuel oder in Löchern der Sicht zu entziehen. Wenn sich ein Mausloch in der Umgebung (bis etwa einen Meter vom Ruheplatz der Otter entfernt) befindet, so kennt das Tier die Fluchtroute recht gut und strebt zielsicher dem Unterschlupf zu. Diese Beobachtung wurde an drei im Freiland gefangenen Exemplaren gemacht.

Ueber die Kommentkämpfe werden durch Herrn Dr. E. THOMAS, Mainz, seit 1954 eingehende Untersuchungen angestellt.

Vipera ursinii ursinii.

Wie DREUX & SAINT GIRONS bemerken, sind die Tiere, die sie am Mont Ventoux beobachtet haben (im Gegensatz zu den österreichischen Exemplaren) wild und ungebärdig nach dem Fang. Sie schreiben (1951: 54) « Les vipères d'Orsini ont un caractère difficile

et, bien que dénuées d'agressivité dans la nature, ne s'apprivoisent guère en cage, sifflent et se jettent, crocs érigés, sur les pinces et les gants.» Es ist mir immer wieder aufgefallen, dass speziell die Tiere französischer und italienischer Herkunft ein sehr lebhaftes Temperament zeigten. Wurde ihnen der Fluchtweg abgeschnitten, so rollten sich die Tiere zusammen, hoben das Köpfchen schräg nach oben und stiessen wütend zu, wenn ich mich ihnen mit der Hand näherte. Besonders auffällig war dies, wenn die Fluchtdistanz unterschritten wurde und ich ganz unvermittelt über den Tieren auftauchte. Näherte ich mich hingegen von der Seite, so suchten die Schlangen sich im Gras oder in Erdlöchern zu verkriechen, und das Einrollen in die Verteidigungsstellung unterblieb. VEITH gibt in MÉHELY (1911: 216) für die jugoslawischen (genauer koritanischen) Exemplare an: «Das Benehmen beim Fang erinnert am ehesten an das alter Ringelnattern. Sie rollt sich zusammen, bläst sich ganz glatt auf, zischt grimmig und schnappt mit geschlossenem Maule». Ich kann diese Beobachtung leider weder bestätigen noch widerlegen, da ich selber in diesem Gebiet keine Karstottern gefunden habe. F. WERNER (1913: 481) schreibt: «GUGLER wurde freilich auf der Baba Planina von einer Karstotter gebissen, doch hatte der Biss nach sofortiger Behandlung der Wunde keinerlei böse Folgen, während G. VEITH die Wirkung eines solchen Bisses immerhin viel bedenklicher fand als er erwartet hatte; im Freien erwiesen sich die herzegowinischen Karstottern als sehr bissig» (vergl. GUGLER (1903)).

Wenn man den Versuch unternimmt, eine Aussage über das Verhalten gegenüber dem Feind zu machen, sollte man unbedingt die äusseren Umstände präzisieren, auf die sich die Beobachtungen beziehen. Natürlich ist jede Schlange bei Wärme lebhafter als bei Kälte, zeigt sie während der Paarungszeit ein anderes Verhalten, und Jungtiere benehmen sich anders als Erwachsene. Ich habe mir selber so gut als möglich die näheren Umstände notiert, aber mein Material ist natürlich viel zu klein, um wirklich Stichhaltiges zu belegen. Trotzdem habe ich den Eindruck bekommen, dass die Karstotter unter gleichen Bedingungen wehrhafter und aggressiver ist als die Wiesenotter.

5.4. NAHRUNG, FEINDE

Vipera ursinii rakosiensis.

Nur eine sorgfältige Analyse anhand eines grösseren Materials, wie es z. B. KRASSAWZEFF (1943) an *Vipera ursinii renardi* durchführte, gibt Aufschlüsse über die tatsächlichen Verhältnisse in der Natur. Meine Beobachtungen an Mageninhalten (31 Exemplare untersucht, wovon 12 mit Inhalt) bestätigen, was aus Terrarienstudien bereits bekannt ist, dass offenbar die Zauneidechse und Heuschrecken die Vorzugsnahrung darstellen, dass daneben aber auch Mäuse nicht verschmäht werden. T. REUSS (1930: 72, 72) zählt für Steppen- und Wiesenotter zusammen dazu noch Frösche, Schlangen (arteigene und fremde, allerdings nur selten), Vögel und Vogeleier als Beutetiere auf und erweitert damit die von KOPSTEIN (1913) gegebene Liste. Nach seinen Angaben versuchen diese Schlangen das Futter beim Biss festzuhalten oder Jungvögel, Heuschrecken und nestjunge Säuger ohne Giftgebrauch lebend hinunterzuwürgen. Ich habe — jedenfalls im Terrarium — beobachtet, dass ausgewachsene *Lacerta a. agilis* und Mäuse stets zuerst gebissen und nach einiger Zeit wieder losgelassen wurden. Nach dem Biss wurde, wie üblich, das Maul wie zum Gähnen weit geöffnet und Zähne, Knochen und Muskeln wieder in ihre Normallage gebracht. Selbst an grossen Heuschrecken (*Locusta viridissima*) machte ich die Beobachtung, dass sie nicht immer lebend verschlungen wurden.

Es ist bekannt, dass die von SCHREIBER (1912: 629) gegebene Darstellung für die Karst- und Wiesenotter kein richtiges Bild vermittelt, was insofern auch hier hervorgehoben werden soll, weil SCHREIBER'S Herpetologia, abgesehen davon, dass der systematische Teil veraltet ist, immer noch das beste Nachschlagewerk über europäische Schlangen bildet.

Vipera ursinii ursinii.

Bis heute sind über die montanen *V. ursinii* keine Beobachtungen aus dem Freileben bekannt, die von anderer Nahrung als von Insekten berichten. Die Schnecken *Helicella jonica* (Mousson) und *Jaminia quadridens* (Müller), die im Kot italienischer *ursinii* gefunden wurden, sind vermutlich rein zufällig in den Darmtrakt gelangt. In einem bereits erwähnten Aufsatz (KRAMER 1958: 145)

ist leider neben verschiedenen anderen ein sinnstörender Druckfehler stehen geblieben. Es heisst dort: «Terrarienbeobachtungen ergaben, dass kleinere Schnecken sofort nach dem Zupacken verschlungen werden, während die grösseren zuerst mit den Giftzähnen getötet und nachträglich gefressen werden». Anstatt Schnecken sollte es natürlich Schrecken heissen! Von diesen werden gelegentlich grosse Mengen verschlungen; so berichtet VEITH von einer Schlange, die im Käfig ihren Mageninhalt ausspie, wobei eine dichtgepresste Menge von mindestens 100 Heuschrecken zutage trat.

SALGUES (1937) schliesst vom relativ feuchten Biotop der von ihm gefangenen Tiere in der Umgebung von Turriers (Südostfrankreich) auf Frosehnahrung; ich glaube nicht, dass diese Angabe auf eigener Beobachtung beruht (möglicherweise ex KOPSTEIN 1913: 236).

KOPSTEIN (1914: 594, 595) schreibt, dass gefangene Karstottern Mäuse fressen, selbst in Streifen geschnittenes Kalbs-, Rinds- und Schweinefleisch wurde angenommen, sofern man es vorher in Rattenblut tauchte oder mit einem Stück Mäusehaut bekleidete. KOPSTEIN nimmt an, dass die Schlange auch in der Natur nicht nur Orthopteren verzehrt, sondern Wirbeltiere frisst, sofern sich Gelegenheit bietet. Eine Karstotter aus der Montagne de Lure frisst mir im Terrarium *Lacerta muralis* und Jungmäuse von der Pinzette, trotzdem glaube ich, dass es sich in allen Fällen um Ausnahmen handelt, da die Magenuntersuchungen von VEITH an über 100 frisch gefangenen Karstottern nur Heupferde zeigten.

Zum Fressakt selber schreibt KOPSTEIN: «Kleine Heuschrecken werden zwar ergriffen und verschlungen; nicht so aber grössere, 3-5 cm lange Orthopteren. Diese wurden stets nach dem Ergreifen zirka eine halbe Minute lang festgehalten, wobei ich deutlich die in das Insekt eingehakten Giftzähne sehen konnte, dann niedergelegt, neuerlich beim Kopf erfasst und verschlungen. Stets war der Geradflügler, wenn die Viper ihn aus ihrem Rachen auf das Moos legte, bereits tot. Ebenso unzweifelhaft konnte ich das Mitwirken der Giftzähne beim Verschlingen der Beute konstatieren».

Der schlimmste Feind, welcher in allen drei Ländern den Vipernbestand verkleinert, ist der Mensch. Die Einheimischen, welche in der Nähe von Vipernkolonien leben, schlagen rücksichtslos alle tot, die sie antreffen. Im Gegensatz zu den übrigen Viperiden, welche

durch das sie umgebende Gelände einen natürlichen Schutz haben, werden die *ursinii* leicht gesehen, sodass es nur erstaunlich ist, dass sie nicht überhaupt schon ganz ausgerottet sind. Der Tatsache, dass die Biotope bis heute dem Touristenstrom mehr oder weniger fern liegen und dass die Gebiete dünn besiedelt sind, ist es offenbar zu verdanken, dass die Tiere an geeigneten Plätzen heute noch ihr Leben fristen können.

An den europäischen Giftschlangen sind in den letzten Jahrzehnten eine grosse Zahl von Untersuchungen über die Zusammensetzung und Wirkung der Gifte gemacht worden. Dabei hat sich gezeigt, dass innerhalb von Populationen derselben Art grosse Unterschiede auftreten. T. REUSS hat bei seinen systematischen Bewertungen auf diese Differenzen das Hauptgewicht verlegt und so z. B. die Gattung *Vipera* in 11 neue: *Acridophaga*, *Daboia*, *Latastea*, *Latasteopara*, *Macrovipera*, *Mesocoronis*, *Mesovipera*, *Pelias*, *Rhinaspis*, *Teleovipera* und *Tsarevskya*, die Kreuzotter aber in eine Unmenge von Arten aufgespalten. Obschon dieser Teil seiner Arbeiten kaum je von einem Herpetologen ernst genommen wurde, bleibt ihm das Verdienst, darauf hingewiesen zu haben, dass erhebliche Unterschiede bei den Giften der europäischen Viperiden bestehen, dass insbesondere die Balkankreuzotter ein Gift mit vorwiegend neurotoxischer Komponente besitzt. Es wäre äusserst aufschlussreich, die verschiedenen Populationen innerhalb des Verbreitungsgebietes einer Art mit denselben Methoden zu untersuchen und einander gegenüberzustellen. Es ist mir keine Arbeit bekannt, in der die jugoslawischen, französischen und italienischen Populationen von *V. ursinii* diesbezüglich verglichen werden.

5.5. ZEICHNUNG

Die im folgenden dargestellte Musterung bezieht sich auf die Rumpfmittle; gegen den Schwanz hin wird die Zeichnung immer schwächer und ist manchmal nur noch angedeutet. ♂♂ sind kräftiger pigmentiert als ♀♀, sodass die Zeichnung als Ganzes kontrastreicher erscheint. Jungtiere sind heller als Ausgewachsene und ebenfalls schärfer konturiert als im Alter.

Als Ganzes betrachtet ist die Ausbildung der Zeichnung bei den montanen Populationen einer grösseren Variation unterworfen als bei den niederösterreichischen Tieren. Es fällt deshalb schwer, beide

in einem einheitlichen Bildschema unterzubringen. Ich versuchte, den Grundplan des Zeichnungsmusters herauszuschälen, der als Idealfall natürlich bei keinem Individuum auftritt. Dabei zeigte es sich, dass zwar bei der Tieflands- und bei der montanen Form dieselben Elemente beteiligt sind, aber dass die zweite in der Anordnung dieser Elemente gelegentlich eine grössere Aehnlichkeit mit *V. berus* zeigt als die erstere.

RUMPF- UND SCHWANZOBERSEITE

V. u. rakosiensis

V. u. ursinii

Z o n e a

Eine Schuppenzeichnung auf der 1. Costalreihe

Diese ist gewöhnlich als schwarzes Strichelchen medial auf jeder Schuppenspitze vorhanden, kann aber auch zu einem Längsband zusammenlaufen, nur jede zweite Schuppenspitze betreffen oder fehlen.

Die Schuppenspitzen sind verdunkelt, ohne dass ein Längsband gebildet wird. Südjugoslawische Exemplare weisen diese Zeichnung in mehr als 60% der Fälle auf, nordjugoslawische und italienische in etwa 50%, französische Tiere in weniger als 25% der Fälle.

Z o n e b

Eine ventrolaterale Fleckenreihe der dorsalen Hälfte der 2., der ganzen 3. und der ventralen Hälfte der 4. Costalreihe. Die Flecken sind eine halbe bis zwei Schuppen lang, meistens höher als lang, und durch zwei bis drei Schuppen breite Zwischenräume voneinander getrennt.

Eine ventrolaterale Fleckenreihe auf der 3. Costalreihe angedeutet, die in mehr als 50% der Fälle mit der Fleckenreihe der Zone *c* zusammenfliesst. Diese Reihe ist im allgemeinen un- deutlich, da die Pigmentierung nur die Schuppenbasis erfasst und so die Konturen der Makeln verwischt sind. Ich stelle fest, dass bei den französischen Exemplaren diese Reihe am schwächsten ausgebildet ist.

Z o n e c

Eine laterale Fleckenreihe auf der dorsalen Hälfte der 5. und der ventralen Hälfte der 6. Costalreihe.

Die Flecken sind etwas länger als hoch, gelegentlich zu einem

Die Einzelflecken sind etwa eine Schuppe lang und durch

kontinuierlichen Band verschmolzen oder stossen dorsal an die Ausbuchtungen der Rückenbinde von der Lateralreihe durch ein schmales, helles Band getrennt, das etwa auf der 7. Costalreihe und in den Einbuchtungen der Rückenbinde verläuft. Dieser helle Streifen stellt aber kein Zeichnungselement dar, sondern entsteht durch die hier schwach pigmentierte Grundfarbe. Zwischen der Zone *b* und *c* sind Verschmelzungen und Verschiebungen verschiedenster Art möglich, immerhin ist stets neben der Rückenbinde noch ein Lateralmuster vorhanden.

2 Schuppen getrennt. Die Flecken alternieren mit den Ausbuchtungen der dorsalen Bandes. Die Reihe ist in mehr als 50% der Fälle unselbständig und entweder mit den Flecken der Zone *b* oder dem Dorsalband vereinigt. Wahrscheinlich behaupten deswegen sowohl MÉHELY als auch SCHREIBER, dieses Element fehlen den jugoslawischen Stücken ganz. Ich zitiere SCHREIBER (1912: 631): „in der Verlängerung der Temporalstreifen zieht sich dann beiderseits noch eine Reihe dunkelbrauner, verschieden geformter Flecken hin, während die Körperseiten zwischen dieser und dem Rückenband stets ungefleckt sind.“

Zone *d*

Eine dorsale Fleckenreihe — oder nach ihrer Ausbildung auch als Rückenbinde zu bezeichnen — mit abgerundeten Seitenkonturen, in Länge und Breite äusserst variabel.

Sie hat im Mittel

51

50

Ausbuchtungen pro Körperseite von Nacken zur Schwanzwurzel (für *rakiosensis* vergl. man das Säulendiagramm Fig. 2).

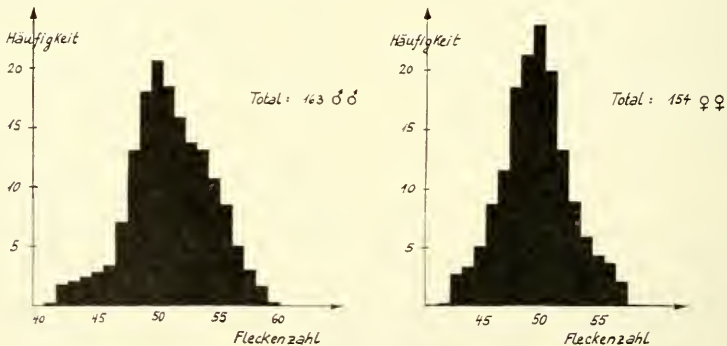


FIG. 2.

Säulendiagramm der dorsalen Flecken von *V. u. rakiosensis*. Die Zahl der Flecken wurde vom Nacken zur Schwanzwurzel auf beiden Körperseiten gezählt und der Mittelwert genommen. In der Darstellung wurde das Verfahren der gleitenden Durchschnitte mit dreigliedriger Ausgleichung verwendet.

Die Ausbuchtungen koinzidieren meist mit den Flecken der Zone *b* und alternieren mit denen der Zone *c*.

Die gegenseitige Lage der Ausbuchtungen auf beiden Körperseiten ist variabel und ergibt im Umriss Querbalken, schiefe Ovale oder rhombische Flecken. Diese Rückenmakeln können isoliert stehen oder nur durch schmale Verbindungsbrücken miteinander verbunden sein, sodass der Eindruck des geperlten Bandes entsteht, dies besonders bei den ♂♂. Die Flecken können aber auch auf der Rückenmitte breit zusammenfließen, indem die vertebrale und die anstossende Costalregion von einem einzigen Längsband bedeckt sind, das die oben erwähnten Ausbuchtungen nur noch undeutlich erkennen lässt. Es entsteht dann der Eindruck einer Wellenbinde, was sich besonders bei den ♀♀ beobachten lässt. (Fig. 3 a.)

Kopf.

Von den Supraocularia zieht sich ein gelegentlich unterbrochener Streifen zur Parietalnaht und biegt dann lateral nach aussen um, wodurch eine kreuzförmige Makel entsteht. Im Alter bleibt gewöhnlich bloss der caudale Teil als Keulenfleck übrig, dessen Schenkel selten unter stumpfem, meist unter spitzem Winkel nach aussen gebogen sind. Dieser Fleck bildet als ein cranial gerichteter Pfeil den Abschluss der vertebralen Rückenzeichnung und umschliesst ihr craniales Ende. Oft besteht dieses Ende der Rückenbinde ebenfalls aus einem vorn zugespitzten Fleck, dessen Lateralränder zu den medialen Rändern des Keulenflecks parallel verlaufen. Der Postocularstreifen vom Auge zum Maulwinkel ist gelegentlich mit den Keulenflecken der Kopfoberseite verbunden; caudal läuft er in die Fleckenreihe der Zone *b* aus. Der Innenrand der Canthalia, der Hinterrand der Labialia, sowie in einzelnen Fällen

Die Flecken sind gelegentlich in Einzelstücke aufgelöst, besonders auf dem Vorderrumpf und bei den ♂♂ (Band geperlt).

Gelegentlich bedeckt die dorsale Binde 7 Schuppenreihen, da offenbar die äussersten Zacken durch Vereinigung mit den Flecken der Zone *c* zustandekommen, wie es beim Zickzackband der Kreuzotter üblich ist. Die Seitenkonturen bleiben allerdings rundlich, im Gegensatz zum spitzzackigen Aussenrand bei der Kreuzotter (vergl. WETTSTEIN 1929). Diese Ausweitung zur Wellenbinde finden wir zur Hauptsache bei Tieren aus Südwestjugoslawien und Italien, während die nordjugoslawischen und französischen schmälere Binden aufweisen. (Fig. 3 b.)

die Sublabialia und sogar die Gularia weisen dunkle Pigmentstellen auf; die Fleckenreihe der Zone *a* läuft cranial in die erwähnte Pigmentierung der Sublabialia aus.

Zeichnungselemente und Zoneneinteilung *a* bis *d*, der Rumpfoberseite. Obere Figuren: linke Hälften mit allgemeinem Grundplan. Untere Figuren: individuelle Ausbildungen. Schematische Darstellung.

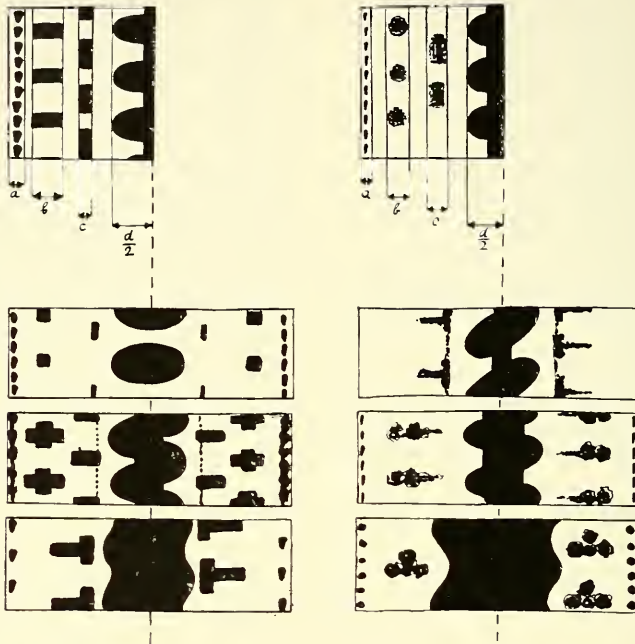


Fig. 3 a: *V. u. rakosiensis*

FIG. 3.

Fig. 3 b: *V. u. ursinii*.

Postocularstreifen.

Lage, Breite und Intensität des Postocularstreifens bilden zusammen ein Merkmal, das sich zur Trennung der Rassen eignet. Es ist allerdings nicht ganz leicht, den Verlauf am Einzelexemplar zu beschreiben, da in der betreffenden Gegend die Beschuppung Abnormitäten aufweisen kann, so dass höchstens der Abstand vom Lippenrand als eindeutige Bezugsgröße verwendet werden könnte. Weil aber der Verlauf nicht geradlinig ist, so taucht noch eine weitere Schwierigkeit auf, wo man diesen Abstand messen soll; mehrere Bezugspunkte gestalten die Ausmessung zeitraubend. Das nachstehend beschriebene Verfahren hat den Nachteil, dass es nur statistisch verwendbar ist und am Einzelindividuum gelegentlich

versagt, dafür aber rasch und wirksam das Wesentliche angibt. Ich untersuchte die drei Schuppen am caudalen Ende der Maxillarreihe; der Postocularstreifen bedeckt mehr oder weniger vollständig mit seinem ventralen Teil diese Schuppen. Nun wurde eine Schätzung des Hell-Dunkel-Wertes für jedes der drei Schilder nach folgender Skala gemacht:

Alle drei Maxillaria völlig schwarz	Schwarzwert: total	13
völlig schwarz bis 1/4 hell . . .	» pro Schuppe	4
1/4 hell bis 1/2 hell	» » »	3
1/2 hell bis 3/4 hell	» » »	2
3/4 hell bis völlig hell	» » »	1

In Zweifelsfällen wurde das eine Mal auf-, das andere Mal abgerundet. Bei Schuppenanomalien wurde diejenige Seite in Betracht gezogen, die dem normalen Status näher stand; waren beide Seiten anormal, wurde das Exemplar in der Messreihe nicht verwendet. Sonst wurde von beiden Kopfseiten stets der Mittelwert notiert. Theoretisch ergibt sich ein Minimalwert von 3 (Postocularstreifen verläuft ganz oberhalb der Maxillaria), was allerdings in keinem Fall beobachtet wurde. Es hat sich gezeigt, dass bei südwestrussischen *renardi* diese Schwarzwerte bei 13, gelegentlich darunter liegen, während die *ursinii*-Populationen der subalpinen Zone die kleinsten Werte aufweisen, d. h. dass bei südwestrussischen *renardi* der Postocularstreifen den Oberrand der Labialia erreicht und in seinem cranialen Verlauf nur wenig nach oben abbiegt, während die mediterranen Populationen dadurch gekennzeichnet sind, dass der Streifen leicht oberhalb des Lippenrandes verläuft und cranial nach oben biegt. Als Ganzes gesehen ist der Streifen breiter und intensiver bei südwestrussischen *renardi* als bei *ursinii*, während *rakosiensis* etwa in der Mitte steht. Ein Sexualdimorphismus bezüglich dieses Merkmals konnte nicht festgestellt werden.

In der folgenden Tabelle sind 548 Messungen an niederösterreichischen *rakosiensis* 83 Messungen an der Nominatrasse aus dem ganzen Verbreitungsgebiet gegenübergestellt:

Schwarzwerte . . .	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Häufigkeit in %												
bei <i>rakosiensis</i> . . .							4	6	13	27	40	10
bei <i>ursinii</i> . . .	1	1	5	8	12	18	18	14	10	8	5	

Wir finden bei der Nominatrasse dieselben Zeichnungselemente wie bei der Population aus Niederösterreich, wollen aber auf zwei Abweichungen hinweisen:

1. Der Keulenfleck verläuft bei der Nominatrasse gelegentlich unter stumpfem Winkel nach hinten und ist meistens vom Postocularstreifen isoliert. Die Rückenbinde stösst weiter cranial nach vorn vor.

2. Der Postocularstreifen verläuft bei der Nominatrasse als Ganzes weiter dorsal als bei *rakosiensis* und lässt den untersten Teil der Maxillaria frei. Ebenso biegt er cranial stärker nach oben.

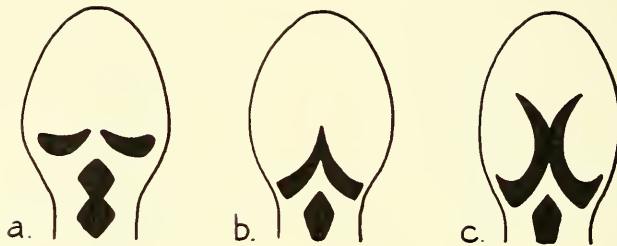


FIG. 4.

Keulenfleck und Kopfform bei a. *V. u. ursinii* aus Südostfrankreich
 b. *V. u. ursinii* aus Mittelitalien
 c. *V. u. rakosiensis* aus Niederösterreich.

Beim ersten Merkmal scheint ein Gradient von Südosten nach Nordwesten vorzuliegen, indem die Tiere aus Südostjugoslawien sich diesbezüglich nur wenig von *rakosiensis* unterscheiden (vergl. die Bemerkungen unter 5.1 bezüglich der bulgarischen Tiere), während bei französischen Stücken der Winkel am weitesten geöffnet ist. Allerdings sind die Ueberschneidungen zu gross, als dass sich ein Zusammenhang mit den drei geografischen Einheiten: Frankreich, Italien und Jugoslawien konstruieren liesse. Hingegen ist aus der letzten Tabelle ersichtlich, dass die zweite Eigenschaft als subspezifisches Abgrenzungsmerkmal der Nominatrasse gegenüber der *rakosiensis*-Rasse geeignet ist. Ich habe diesbezüglich alle mir zur Verfügung stehenden Exemplare überprüft und das Merkmal im Bestimmungsschlüssel verwendet.

Ich möchte bei dieser Gelegenheit noch auf ein Phänomen aufmerksam machen, das mit der Kopfzeichnung und der Kopfform zusammenhängt. Die Figuren 4 *a*) und 4 *b*) stellen schematisch die Kopfzeichnung je einer Karstotter, die Figur 4 *c*) einer niederösterreichischen Wiesenotter dar. Bei *a*) und *b*) wurde der äussere Umriss gleich gezeichnet, bei *c*) der Kopf bei gleicher Gesamtbreite etwas länger. Vergleicht man nun die Figur *a*) (ein willkürlich ausgewähltes südfranzösisches Stück) mit der Figur *b*) (ein italienisches Exemplar), so hat man den Eindruck, *a*) sei kürzer und breiter als *b*). Im Gegensatz dazu erscheint *c*) schmaler als *a*) und *b*). Es handelt sich hier aber um optische Täuschungen, und ich vermute, dass verschiedene, einander widersprechende Urteile über die Kopfform dieser Tiere darauf zurückzuführen sind. Wir lesen nämlich:

SOCHUREK (1956: 182) « die uns vorliegenden zwei erwachsenen ♀♀ (aus dem Gran Sasso) haben einen auffallend langen, schmalen Kopf ».

LANZA (1958: 308). Der Autor enthält sich vorsichtig jeder Äusserung über die Kopfform. Hingegen gibt er eine Foto der Kopfpattie des ♀ aus den Monti Sibillini. Ein Vergleich zeigt, dass die Kopfzeichnung dieses Exemplars dem Schema *a*) entspricht, wodurch der Eindruck eines kurz-breit-köpfigen Stücks suggeriert wird.

MÉHELY (1911: 204) (bei der Beschreibung jugoslawischer Stücke): « Kopf von oben betrachtet kurz eiförmig, ziemlich klein und gedrungen, kürzer, aber in der Temporalgegend breiter als bei gleich langen Stücken von *V. ursinii* (= *V. u. rakosiensis*), ohne Rücksicht auf das Geschlecht 1,4 bis 1,6 mal länger als breit ».

Ich kann diese Feststellung von MÉHELY bestätigen, muss aber beifügen, dass der breit-kurze Kopf nicht nur bei jugoslawischen Stücken, sondern ganz allgemein bei der Bergform vorwiegt.

Rumpf- und Schwanzunterseite sind ohne ein eigentliches Zeichnungsmuster. Ich werde beide im nächsten Abschnitt besprechen.

5.6. FÄRBUNG

Anstelle einer Farbskala gebe ich einen Ausschnitt aus Tafel V in PACLT (1958: 38) und setze anstelle der Farbfelder dort, wo es für die Beschreibung in Frage kommt, die gebräuchlichen deutschen Farbbezeichnungen ein.

		FARBGRUPPEN			
HELLIGKEITSSTUFEN	0	0-aurantiacus	0-flavus	0-chlorinus	0-iridis
	1	lachsfarbig	hellzitronengelb	blassgelbgrünlich	blassgrünlich
	2				
	3	safrangelb			
	4		dottergelb		
	5		honiggelb	graulichgelbgrün	
	6	rostfarbig	olivifarbig	olivengrün	
	7	siena	dunkelolivifarbig	dunkelolivengrün	mattgrünlichgrau
	8	kastanienbraun	olivengrau	dunkelgrünlich	grünlichgrau
	9	sepiabraun	russfarbig	eisengrau	grünlichschwarz
10	10-aurantiacus	10-flavus	10-chlorinus	10-iridis	

Das Ganze stellt eine Dezimalskala dar, in der zuoberst weiss (identisch mit den Bezeichnungen 0-aurantiacus, etc.), zuunterst schwarz (identisch mit 10-aurantiacus, etc.) auftritt. Die dazwischenliegenden Helligkeitsstufen werden durch die Ziffern 1 bis 9 ausgedrückt, welche vor den in der obersten Zeile stehenden Terminus der Farbgruppe gesetzt und mit diesem durch einen Bindestrich verbunden werden (z. B. 8-chlorinus = dunkelgrünlich).

Die Kombination der Termini «hell, dunkel» für die Helligkeitsstufen mit «stark, schwach» für den Sättigungsgrad ergibt nach PACLT (1958: 33) die folgenden vier universalen Bestimmungsworte: hell + stark = lebhaft; hell + schwach = blass; dunkel + stark = tief; dunkel + schwach = düster.

Für die Ausfärbung gebe ich die beobachteten Grenzwerte innerhalb der betreffenden Zonen an, in die ich die Körperoberseite eingeteilt habe. Innerhalb der Helligkeitsstufen und zwischen den Farbgruppen sind die verschiedensten Zwischenwerte beobachtet worden, wobei ich aber auf eine statistische Darstellung verzichtet habe. Es wurde nämlich kein nennenswerter Farbunterschied innerhalb des gesamten europäischen *ursinii*-Materials festgestellt, einzig dass die Bergform lebhaftere und tiefere Farben aufweist als die Tieflandsform. Die folgende Beschreibung bezieht sich auf die Rumpfmittle, gegen die Schwanzspitze wird die Farbe allmählich etwas düster.

Oberseite:

Vipera u. ursinii und *Vipera u. rakosiensis*.

G r u n d f a r b e :

Zone a: 8-chlorinus, 6-chlorinus, 7-flavus, 6-flavus, 8-iridis.

Zone *b*: Farbgruppe wie unter *a*, beim Einzelexemplar und bei den Stichproben eine leichte Verschiebung der Farbgruppe nach rechts und etwas dunkler.

Zone *c*: Farbgruppe verschiebt sich nach links, Töne werden heller, Grenzwerte bei 5-flavus und 5-chlorinus.

Zone *d*: gewöhnlich ein Sprung in der Farbgruppe nach links und eine sprunghafte Verschiebung der Helligkeitsstufe nach oben. Jungtiere 1-aurantiacus, 1-flavus, 1-chlorinus, 1-viridis.

Z e i c h n u n g :

9-flavus, 9-chlorinus, 9-viridis mit Tönungen gegen 10. Bei einer Wellenbinde (vorwiegend ♀♀) treten auch 6-aurantiacus Töne auf. Bei der Wiesenotter ist der Aussenrand des dorsalen Bandes gewöhnlich dunkel eingefasst, während diese Einrahmung der Karstotter gewöhnlich fehlt.

Kopf:

Oberseite wie die Zone *c* oder *d*, Oberlippe stark aufgeheilt. Die Kehle der Karstotter ist weiss, die Ränder der mittleren und hinteren Sublabialia sind speziell bei den Jungtieren schwarz bedudert. Bei der Wiesenotter kommen auch schwarze Ränder an den Kehlschuppen vor, wie wir es bei der Steppenotter in Südrussland treffen, im allgemeinen ist aber die Kehle weiss oder gelblichweiss, während die Sublabialränder nur ganz leichte Pigmentspuren aufweisen.

Unterseite:

V. u. rakosiensis

Die weisse Grundfarbe ist nur am Hals gut sichtbar, weiter hinten wird sie von der Pigmentierung völlig verdeckt und erscheint als weisse oder graue Fleckenreihe. Beim ♀ ist diese besser sichtbar als beim ♂. Diese Überreste der Grundfarbe sind oft in 4 bis 6 Längsreihen angeordnet. Es fehlt ein Zeich-

V. u. ursinii

Die Exemplare aus dem östlichen Jugoslawien zeigen in der Ausfärbung keine nennenswerten Unterschiede gegenüber den Tieren aus Oesterreich. Die Ex aus Italien und Frankreich sind dagegen heller: die weisse Grundfarbe zieht sich bis ins hintere Rumpfdrittel, und die Pigmentierung in Form schwarzer, unregelmäs-

nungsmuster und handelt sich um eine diffuse Verteilung von Pigment, wobei höchstens in den Aussparungen die Symmetrie zum Ausdruck kommt.

Melanotische Ex wurden keine beobachtet.

Die Schwanzunterseite ist meist etwas heller als der Hinterrumpf, bei älteren Stücken dunkler als bei Jungen, selten ist die Schwanzspitze unten gelb. Oft bemerkt man zwei Längsreihen dunkelgrauer bis schwarzer Flecken. Innerhalb des gesamten westeuropäischen Materials konnte ich keine Unterschiede beobachten. Stellt man *rakosiensis* als Ganzes der Nominatform gegenüber, so weist die erstere gewöhnlich eine schwarze Unterseite mit weissen Flecken, die zweite eine weisse Unterseite mit schwarzen Einsprengseln auf.

Es ist bekannt, dass die alpinen Formen von *Aspiviper* und Kreuzotter, als nächste Verwandte, bezüglich Farbe und Zeichnung ihre grösste Variationsbreite im Gebirge aufweisen. Dasselbe gilt für *Vipera ursinii*: die montanen Populationen sind in ihrem Gesamtaspekt variabler als die Tiere des Flachlandes. MÉHELY schreibt (1911): « Wie die meisten Reptilien, so neigt auch *Vipera ursinii* zur Bildung von Lokalrassen ». Die Koritaner Stücke unterscheiden sich von denjenigen aus Durmitor, diese wieder von denen aus Vranovina; wiederum ein anderes Bild bietet die Population im Norden Jugoslawiens; auch in Italien lassen sich Unterschiede zwischen den Tieren aus den Monti Sibillini und denjenigen aus der Costa Stellada feststellen. Dasselbe wird wohl auch in Frankreich gelten, wo aber nur aus der Montagne de Lure eine grössere Anzahl von Stücken untersucht werden konnte, sodass ich hier nicht die ganze Variationsbreite überblicken kann. Die Unterschiede innerhalb der jugoslawischen Populationen sind aber grösser als diejenigen zwischen den nordjugoslawischen und den französischen oder zwischen den Koritanern und den Italienern. Es sollte also jede dieser « Lokalrassen » als eigene Unterart anerkannt werden, oder man muss sich zum Standpunkt bekennen, das Ganze als Einheit aufzufassen. Es ist hier noch zu früh, diese Frage endgültig zu entscheiden.

Als interessante Parallele innerhalb der montanen Populationen sei erwähnt: MÉHELY hat unter 33 Exemplaren, die er untersuchte,

siger Flecken ist nur spärlich. Es wurden auch partiell melanotische Exemplare beobachtet.

3 Stücke mit partiellem Melanismus angetroffen, von denen ich mit Sicherheit noch eines wiederfinden konnte (MW 7004 ♂). Am Velino sollen nach LANZA (1958: 311) ebenfalls Exemplare vorkommen, die am Aussenrand des Rückenstreifens keine helle Zone aufweisen.

Ich habe selber an der Costa Stellada ein Tier gefangen, das sich kaum vom Koritaner Stück MW 7004 unterscheidet. Auch von der Montagne de Lure habe ich ein Exemplar in meiner Sammlung, das starke Eindunkelung in der Grundfarbe aufweist und die Zeichnung nur noch undeutlich erkennen lässt.

Die von SOCHUREK (1956: 182) erwähnte Rosatönung des Bauches ist keineswegs ein Charakteristikum der französischen Stücke; weder findet sie sich bei allen französischen Tieren, noch fehlt sie in den übrigen Populationen. Hingegen scheint es richtig zu sein, soweit ich es beobachten konnte, dass diese Rosatönung wohl gelegentlich bei den montanen Populationen auftritt, nicht aber bei den niederösterreichischen.

Von den bei MÉHELY (1911: 217) angeführten Unterschieden bezüglich Farbe und Zeichnung möchte ich zwei hervorheben: erstens das Fehlen der Fleckenreihe zwischen dem Dorsalband und der Lateralreihe. Tatsächlich tritt diese Fleckenreihe isoliert nur selten auf und dann höchst rudimentär. Die Rückenzeichnung wird so derjenigen von *Vipera berus* äusserst ähnlich. Diese Tatsache erklärt die zahlreichen Verwechslungen; ferner ist man versucht, diesen Umstand entwicklungsgeschichtlich zu deuten. Ich möchte aber vorläufig auf Spekulationen dieser Art nicht eingehen. Als zweiten der von MÉHELY angeführten Unterschiede nenne ich den Postocularstreifen, der mit dem Hinterschenkel des Kopfkreuzes nicht verbunden oder auf die Halsseite verlängert ist. Dies ist mir besonders bei den südfranzösischen Stücken aufgefallen und gilt weniger für die Tiere italienischer Provenienz. Es drängt sich hier wiederum der Vergleich mit *V. berus* auf.

Ich äussere mich hier deshalb so ausführlich über das Farbkleid, weil ich eigentlich gehofft hatte, hier ein Kriterium zu finden, das bei geeigneter Anwendung gestatten würde, die drei geografischen Rassen, welche in der Literatur als *V. u. macrops*, *V. u. wettsteini* und *V. u. ursinii* Eingang gefunden haben, zu trennen. Es scheint aber keine solche eindeutige Grenzlinie zu existieren, vielmehr als Charakteristikum der montanen Form zu gelten, dass sie stärker als die Tieflandsform zu Lokalvarietäten neigt und eine grössere

Variabilität aufweist. Sie steht übrigens auch in dieser Hinsicht, sowie in der Wahl ihres Biotops (5.2) *Vipera berus* sehr nahe.

5.7. BESCHUPPUNG

Rumpf- und Schwanzoberseite.

Die Anzahl der Schuppenreihen auf der Oberseite ist am caudalen Schädelende unregelmässig und mit 23 oder mehr Reihen am grössten. Gleich bei der Halseinschnürung findet eine Reduktion auf 21 Reihen durch Ausfall der 5. (selten der 6.) Reihe statt. Diese Reduktion wurde in den Messungen nicht berücksichtigt, da sie weder immer eindeutig feststellbar noch genau lokalisierbar ist. Charakteristisch ist die Stelle, an der sich durch Vereinigung der 3. und 4. (selten der 4. und 5.) Reihe eine Reduktion auf 19 Reihen vollzieht. Ich habe eine gelegentliche Asymmetrie der beiden Körperseiten durch Mittelbildung ausgeglichen. Die nächste Reduktion kommt durch Vereinigung der 8. und 9. Reihe zustande und liegt ungefähr am Magenende. In der Analgegend häufen sich die Reduktionen, und man beobachtet etwas caudal vom Analschild 12 Reihen, also eine gerade Anzahl, im Gegensatz zur ungeraden am Rumpf.

R u m p f

<i>V. u. rakosiensis</i> (Niederösterreich)			<i>V. u. ursinii</i> (Jugoslawien, Italien, Frankreich)		
Reduktion von 21 auf 19			Reduktion von 21 auf 19		
Ventralia	Häufigkeit		Ventralia	Häufigkeit	
	♂♂(141)	♀♀(189)		♂♂ (46)	♀♀ (69)
6 und darunter	0	0	6 und darunter	19	21
7-9	12	14	7-9	17	39
10-12	42	36	10-12	8	8
13-15	39	43	13-15	2	1
16-18	24	35			
19-21	19	30	über 19 Reihen		
22-24	2	2	auf dem vorde-		
über 19 Reihen			ren Rumpfdrittel	0	0
auf dem vorde-					
ren Rumpfdrittel:	13	37			

Der Schwanz der ♂♂ ist an seinem cranialen Teil leicht angeschwollen und verjüngt sich nicht unmittelbar wie derjenige der ♀♀.

Die Zahl der Reihen nimmt caudal bis auf 4 ab; als wichtigste Reduktion ist diejenige von 8 auf 6 Reihen untersucht worden. Sie entsteht entweder durch Ausfall der 3. Reihe oder durch deren Vereinigung mit der 2. oder 4. Reihe. Diese Stelle, an der die genannte Reduktion auf beiden Körperseiten eintritt, wurde auf der Unterseite mit den Subcaudalia in Verbindung gebracht, und zwar wurde gezählt, wieviele Subcaudalia von der Reduktionsstelle bis zum Anale liegen. Dabei wurde der Mittelwert von rechts und links gebildet und gleichmässig auf ganze Zahlen auf- und abgerundet.

Eine Reduktion von 21 auf 19 Reihen im vorderen Rumpfdrittel kann bei *V. u. rakosiensis* auch unterbleiben, was bei den ♂♂ in 9,2% und bei den ♀♀ in 19,6% festgestellt wurde. Die Differenz dieser Häufigkeiten ist noch bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von $P = 0,009$ signifikant. Sie kann so gedeutet werden, dass der funktionell bedingte grössere Leibesumfang der ♀♀ eine Vermehrung der Costales zur Folge haben kann.

Die Reduktion von 21 auf 19 Reihen findet bei der Bergform meist vor dem 10. Ventrals, bei der Tieflandsform meist nach dem 10. Ventrals statt.

Ueber 19 Reihen auf dem vorderen Rumpfdrittel konnte ich bei der Bergform nie feststellen, hingegen in einem Fall (von total 115) eine Reduktion von 19 auf 18 Reihen, allerdings nur für eine ganz kurze Strecke. Einmal auf 252 Beobachtungen konnte ich dieselbe Feststellung auch bei der Tieflandsform machen. In diesem Zusammenhang sei erwähnt, dass BONAPARTE 1835 angibt, sein Typusexemplar weise 18 Costalschuppen auf. Leider lässt sich diese Angabe nicht überprüfen, ganz abgesehen davon, dass er nicht angibt, wo er die Zählung vorgenommen hat.

Reduktion von 19 auf 17			Reduktion von 19 auf 17		
Ventralia	Häufigkeit		Ventralia	Häufigkeit	
	♂♂(118)	♀♀(134)		♂♂(45)	♀♀(67)
70 und darunter	0	3	70 und darunter	1	3
71-75	3	4	71-75	1	4
76-80	7	8	76-80	1	5
81-85	36	31	81-85	5	9
86-90	48	42	86-90	11	11
91-95	15	31	91-95	9	16
96-100	6	11	96-100	9	6
			101-105	6	6
über 100	3	4	106-110	2	4
			111 und mehr		3

S c h w a n z

<i>V. u. rakosiensis</i>			<i>V. u. ursinii</i>		
Reduktion von 8 auf 6			Reduktion von 8 auf 6		
Subcaudalia	Häufigkeit		Subcaudalia	Häufigkeit	
	♂♂(124)	♀♀(127)		♂♂ (53)	♀♀ (62)
11		7	8		3
12		7	9		2
13	1	13	10		11
14	0	21	11	1	11
15	2	24	12	1	12
16	2	16	13	0	11
17	2	15	14	4	5
18	13	10	15	10	3
19	14	7	16	7	4
20	23	5	17	8	
21	23	2	18	10	
22	19		19	6	
23	11		20	3	
24	10		21	2	
25	4		22	0	
26	1		23	1	

Versieht man die Mittelwerte M mit einem unteren Index (r resp. u) der die Rasse (*rakosiensis* resp. *ursinii*) bezeichnet und einem oberen Index, der sich auf das Geschlecht bezieht, so ergeben sich unter Berücksichtigung der Standardabweichung für die Mittelwerte die Grössen:

$$M_r^\sigma = 20,7 \pm 0,2, \quad M_r^\varphi = 15,3 \pm 0,2 \quad M_u^\sigma = 16,9 \pm 0,3 \quad M_u^\varphi = 11,2 \pm 0,3$$

Der Unterschied $M_r^\sigma - M_r^\varphi$ resp. $M_u^\sigma - M_u^\varphi$ ist für beide Rassen durch die Anwesenheit der Penes zu erklären und bringt einen Sexualdimorphismus zum Ausdruck.

Auch die Differenzen $M_r^\sigma - M_u^\sigma$ resp. $M_r^\varphi - M_u^\varphi$, die beide den Wert 4 besitzen, sind signifikant, hingegen ist die Streuung zu gross für ein *i n d i v i d u e l l e s* Unterscheidungsmerkmal der beiden Rassen.

Stellen wir die Resultate dieses Abschnittes in einer Tabelle zusammen, so ergibt sich folgendes Bild:

	<i>Tieflandsform:</i>	<i>Bergform:</i>
Costalreduktion auf 19 Reihen	meist nach dem 10. Ve; gelegentlich mehr als 19 Co auf Vorderrumpf beobachtet;	meist vor dem 10. Ve; nie mehr als 19 Reihen auf dem Vorderrumpf beobachtet;

	<i>Tieflandsform:</i>	<i>Bergform:</i>
Costalreduktion auf 6 Reihen	im Mittel bei 20 Sc (♂♂), resp. 15 Sc (♀♀)	im Mittel bei 17 Sc (♂♂), resp. 11 Sc (♀♀)
Schwanz bei gleicher Totallänge	relativ kurz	relativ lang

Fragt man sich, wie sich diese Feststellungen nun im Gesamthabitus äussern, so kommt man zum Schluss, dass die Bergform als Ganzes graziler erscheinen muss als die Tieflandsform. Wir zitieren hierzu die sorgfältige Analyse MÉHELY'S (1911: 203): «*Vipera macrops* erinnert in der Tracht an *V. ursinii*, erreicht auch die Länge der letzteren Art, bleibt aber gewöhnlich kleiner und s c h m ä c h t i g e r». Ich habe hier absichtlich nur das eine Adjektiv gesperrt gedruckt, wir werden aber später (5.9, Index i_2) sehen, dass auch die Angabe über die Totallänge zutreffend ist, allerdings ohne die Restriktion auf die jugoslawische Population.

Rumpf- und Schwanzunterseite.

Der Zusammenhang zwischen der Anzahl der Wirbel und der Zahl der Ventralia und Subcaudalia wurde an 12 ungarischen *V. u. rakosiensis* und an 20 *V. u. ursinii* aus dem ganzen Verbreitungsgebiet im Röntgenbild geprüft.

Es gelten folgende Abkürzungen:

A = Atlas	E = Epistropheus	R = Rumpfwirbel
S = Schwanzwirbel	Ve = Ventralia	An = Anale
Sc = Subcaudalia	Sp = unpaariger Schwanzdorn	

Herkunft der Tiere: Wiesen der Gemeinde Dabas, Komitat Pest, Ungarn.

Sex	(A+E)+R+S	Ve+An+Sc+Sp	R — Ve	S — (An+Sc+Sp)
♀	2 + 141 + 26	141 + 1 + 24 + 1	0	0
♀	2 + 134 + 28	132 + 1 + 25 + 1	2	1
♀	2 + 137 + 25	137 + 1 + 22 + 1	0	1
♀	2 + 139 + 28	138 + 1 + 25 + 1	1	1
♀	2 + 137 + 26	136 + 1 + 24 + 1	1	0
♀	2 + 135 + 27	133 + 1 + 24 + 1	2	1
♂	2 + 136 + 35	135 + 1 + 32 + 1	1	1
♂	2 + 131 + 35	129 + 1 + 33 + 1	2	0
♂	2 + 134 + 32	134 + 1 + 30 + 1	0	0
♂	2 + 136 + 38	136 + 1 + 35 + 1	0	1
♂	2 + 132 + 33	132 + 1 + 31 + 1	0	0
♂	2 + 131 + 34	130 + 1 + 30 + 1	1	2

Herkunft: Sex:(A+E)+R+S Ve+An+Sc+Sp R — Ve S — (An+Sc+Sp)

Durmitor	♂	2+117+34	115+1+33+1	2	—1
Mt. de Lure	♂	2+123+32	121+1+29+1	2	1

Herkunft:	Sex:	(A+E)+R+S	Ve+An+Sc+Sp	R—Ve	S—(An+Sc+Sp)
Mt. de Lure	♂	2+121+34	119+1+31+1	2	1
»	♂	2+122+35	121+1+32+1	1	1
Durmitor	♀	2+132+24	132+1+20+1	0	2
Mt. de Lure	♀	2+129+28	129+1+26+1	0	0
»	♀	2+127+28	125+1+25+1	2	1
»	♀	2+128+27	127+1+26+1	1	—1
»	♀	2+127+30	125+1+26+1	2	2
Mt. Velino	♀	2+129+27	129+1+24+1	0	1
»	♀	2+125+26	125+1+23+1	0	1
Mt. Sibillini	♀	2+129+25	129+1+22+1	0	1
»	♀	2+129+26	128+1+24+1	1	0
»	♀	2+129+27	129+1+24+1	0	1
»	♀	2+128+27	128+1+24+1	0	1
»	♀	2+126+28	126+1+24+1	0	1
»	♀	2+126+26	125+1+23+1	1	1
»	♀	2+121+26	121+1+23+1	0	1
»	♀	2+129+28	130+1+25+1	—1	1
»	♀	2+129+26	128+1+23+1	1	1

Da der Costocutaneus inferior die Verbindung zwischen den Ventralrändern und den Wirbeln herstellt, ist eine zahlenmässige Uebereinstimmung zwischen den R- und Ve-Zahlen zu erwarten. Die Abweichungen in der Differenz R minus Ve vom Nullwert können dadurch bedingt sein, dass einerseits der Uebergang von den Kehlschuppen zum 1. Ventrals nicht immer eindeutig feststellbar ist und dass andererseits der Uebergang von den Rumpf- zu den Schwanzwirbeln im Röntgenbild nicht immer klar ersichtlich ist, abgesehen natürlich von tatsächlich vorliegenden Unterschieden. Diese Tatsache ist von einer gewissen Bedeutung bei der Identifikation des Typusexemplares von *Pelias ursinii* Bonaparte. COPE (1859: 342) beschreibt ein Exemplar, von dem MÉHELY (1911: 201) annimmt, es handle sich um den Typus. COPE sagt von diesem Stück, dass es sich wahrscheinlich um ein junges Tier handle. Meine Nachforschungen ergaben, dass COPE mit seiner Bemerkung ein halbwüchsiges ♀ (ANSP 6915) gemeint hat, das aber wegen seiner Gesamtlänge von 340 mm niemals mit dem bei BONAPARTE abgebildeten Jungtier identisch sein kann. Nun befindet sich tatsächlich in der BONAPARTE-Sammlung noch ein ganz kleines Exemplar (ANSP 6905), wahrscheinlich ein ♂, das sich aber in äusserst schlechtem Konservierungszustand befindet. Neben verschiedenen Jungtieren von *V. b. berus* und *V. a. aspis* ist es die einzige *V. ur-*

sini. Die Zahl der Costalschuppen lässt sich nicht mit Sicherheit feststellen; zwischen dem 25. und dem 35. Ventrals sind es 18 oder 19 Längsreihen. Leider kann die Zahl der Bauchschilder ebenfalls nicht verifiziert werden, sondern nur noch die Zahl der Wirbel. Bildet man die Differenz $R - V_e$ resp. $S - (An + Sc + Sp)$, indem man für R und S die effektive Wirbelzahl, für die Schuppen aber die von BONAPARTE angegebenen Werte einsetzt, so erhält man die Werte 1 resp. 0. Ich vermute, dass das Analschild bei BONAPARTE in der Zahl seiner Scuta abdominalia mitgezählt wurde, ebenfalls dass die Schwanzspitze in den Scuta subcaudalia paria nicht inbegriffen ist. Berücksichtigt man ferner, dass die Genauigkeit der Wirbelzählung bei ± 2 liegt (das Stück ist derart fragil, dass ich mich in der Untersuchung mit dieser Exaktheit begnügen musste, wollte ich nicht riskieren, das Objekt zu beschädigen), so liegen die oben genannten Differenzen immer noch in einem Intervall von ± 3 . Trotz allem lässt sich nicht eindeutig entscheiden, ob dieses Jungtier nun tatsächlich das bei BONAPARTE abgebildete und beschriebene Exemplar darstellt. ORSINI hat BONAPARTE sehr wahrscheinlich noch weitere Exemplare vermittelt, von denen aber nur die beiden ANSP No. 6905 und No. 6915 erhalten sind. Ob diese Tiere überhaupt zur Zeit der Abfassung der Fauna Italica dem Autor vorgelegen haben oder erst später gesammelt wurden, ist leider auch nicht aus irgendwelchen Aufzeichnungen ersichtlich. Ich hatte über diese Fragen einen Briefwechsel mit Dr. BÖHLKE (Philadelphia) und zitiere eine Stelle aus einem Brief, der die Situation kennzeichnet: «nearly all the information we have along this line must be regarded in the 'probable' category. I cannot find any written records to answer most of your questions...».

Ein wichtiger Hinweis findet sich in den Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia 5 (1850) 1852: 130: «In Ichthyology the cabinet has received, rather unexpectedly, a large and very valuable collection, presented by Dr. T. B. WILSON, consisting of 767 bottles containing fishes in alcohol, and 177 specimens of the latter, formerly belonging to Prince C. L. BONAPARTE, and being the originals of the descriptions and illustrations of the Fauna Italica» (gesperrt hoc loco). Leider weiss man damit immer noch nichts über die Reptiliensammlung! Immerhin ist es mir gelungen, zwei der bei BONAPARTE abgebildeten Vipern auf Grund spezieller Merkmale in der erwähnten Sammlung zu identi-

fizieren, so dass man wahrscheinlich das obige Zitat auch auf die Reptilien beziehen darf.

Es kann nicht im Interesse der Forschung liegen, ein unbrauchbares Exemplar als Typus zu designieren. Ich erkläre deshalb ANSP No. 6915 zum Lectotypus von *Pelias ursinii* Bonaparte, 1835, unter der Annahme, dass No. 6905 und No. 6915 dem Autor als Syntypen vorlagen. Figur 1 zeigt die Kopfbeschuppung von ANSP No. 6915.

Ventralia.

Da das erste Ventrale (siehe Definition) nicht immer eindeutig festzustellen ist, dürfte eine Nachzählung in etwa 2% der Fälle die Ventralzahlen um 1 vergrössern (und dann allerdings die Zahl der Kehlschuppen um 1 verringern) oder umgekehrt.

<i>V. u. rakosiensis</i>			<i>V. u. ursinii</i>		
Oesterreich			gesamtes Verbreitungsgebiet		
Anzahl der Ve	♂♂(226)	♀♀(267)	Anzahl der Ve	♂♂(54)	♀♀(86)
125	4		115	1	
126	2		116		
127	9	1	117		
128	12	1	118	1	
129	16	3	119		
130	40	21	120	1	
131	45	19	121		2
132	39	29	122	1	
133	18	45	123	3	1
134	17	38	124	4	4
135	9	38	125	5	7
136	12	28	126	7	6
137	3	28	127	7	10
138		10	128	7	10
139		4	129	7	10
140		0	130	6	11
141		1	131	2	11
142		1	132	1	7
			133	1	5
			134		1
			135		2
			136		1

Die wenigen Ex. die ich aus Ungarn und Rumänien untersuchen konnte, lassen einen Gradienten von Süden (höhere Mittelwerte) nach Norden (tiefere Mittelwerte) vermuten, was allerdings an einem umfangreicheren Material überprüft werden müsste.

In der Längsrichtung geteilte Ventralia sind:

bei 11% an beiden Rumpfen bei 5% am Hals beobachtet
 beobachtet worden worden

Die Gesamtzahl der Ventralia variiert bei den

♂♂ von 125-137	♂♂ von 115-133
♀♀ von 127-142	♀♀ von 121-136

Mit den am Anfang dieses Abschnittes gewählten Bezeichnungen erhalten wir für die Mittelwerte hier:

$M_r^♂ = 131,27 \pm 0,16$	$M_u^♂ = 126,70 \pm 0,45$
$M_r^♀ = 133,93 \pm 0,15$	$M_u^♀ = 128,95 \pm 0,31$

Die signifikanten Unterschiede $M_r^♂ - M_u^♂$ resp. $M_r^♀ - M_u^♀$ betragen beide etwa 2 und zeigen einen Geschlechtsdimorphismus an. Auch die Differenzen $M_r^♂ - M_u^♀$ resp. $M_r^♀ - M_u^♂$, die beide etwa 5 betragen, sind gesichert, ohne aber ein individuelles Unterscheidungsmerkmal zu liefern.

Die flache Verteilung bei der Bergform lässt vorerst vermuten, dass man zwei oder mehrere Rassen zusammengeworfen hat. Eine Einteilung nach geografischen Bezirken gibt aber nicht die gewünschte Trennung. Es gehört somit zum Kennzeichen der montanen Form, dass die Streuung und die Variationsbreite grösser sind als bei der Tieflandsform. Allerdings müssen wir uns vor Augen halten, dass bei den niederösterreichischen Exemplaren eine einzige, homogene Population untersucht wurde, was für die montanen Exemplare natürlich nicht gilt. Würde man die Tiere aus Ungarn und Rumänien, die ich auch zur Tieflandsform rechne, einbeziehen, so wären Streuung und Variationsbreite auch bei der Tieflandsform grösser. Während aber dort ein Gradient von Süden nach Norden erwartet werden kann, ist es mir nicht gelungen, für die montane Form einen solchen nachzuweisen.

Von der Geburt an bleibt die Insertionsstelle der Nabelschnur noch etwa ein Jahr lang gut erkenntlich. Zwei bis vier Ventralia weisen dort in der Mitte eine Oeffnung auf, die allmählich vernarbt. Zählt man die völlig intakten Ventralia von dieser Stelle bis zum Anale, so ergibt sich folgendes Bild (63 Individuen aus Niederösterreich, nicht nach Geschlechtern getrennt, da kein Sexualdimorphismus festgestellt wurde):

Ventralia vom Nabel zum Anale .	9	10	11	12	13
Häufigkeit	6	14	23	17	3

Für die montanen Formen ergeben sich ähnliche Verhältnisse. Im Vergleich mit der Tieflandsform fällt — wie bei den Ventralia — die grössere Streuung und Variationsbreite auf. Hier scheint ein Gradient vorzuliegen, indem bei den jugoslawischen Tieren der Nabel etwas weiter vom Anale entfernt ist als bei den übrigen, womit sich diese wieder als Uebergang zu *rakosiensis* präsentieren (Ergebnis von 39 Exemplaren, ebenfalls nicht getrennt nach Geschlechtern).

Ventralia vom Nabel zum Anale:

	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Häufigkeit:									
jugoslawische Ex .		2	5	8	4	3			
übrige montane Ex	1			2	1	4	5	3	1

S u b c a u d a l i a

V. u. rakosiensis

(Niederösterreich)

V. u. ursinii

(gesamtes Verbreitungsgebiet)

Die Gesamtzahl der Subcaudalia variiert bei den

♂♂ von 28—37			♂♂ von 26—35		
♀♀ von 19—29			♀♀ von 20—32		
Subcaudalia	♂♂(259)	♀♀(289)	Subcaudalia	♂♂ (44)	♀♀ (62)
19		1	20		1
20		4	21		7
21		6	22		4
22		14	23		10
23		34	24		15
24		76	25		10
25		83	26	1	12
26		46	27	1	1
27		17	28	3	1
28	4	7	29	1	1
29	11	1	30	4	
30	25		31	10	
31	45		32	15	
32	65		33	4	
33	52		34	4	
34	30		35	1	
35	16				
36	8				
37	3				

In 3% der Fälle wurden Verwachsungen festgestellt, vorwiegend in der Nähe des Anale. In 2 Fällen wurden drei in der Körperlängsrichtung nebeneinanderliegende Schuppen festgestellt.

Die Mittelwerte betragen:

$$\begin{array}{ll} M_r^\delta = 32,24 \pm 0,11 & M_u^\delta = 31,34 \pm 0,29 \\ M_r^\varphi = 24,55 \pm 0,09 & M_u^\varphi = 24,08 \pm 0,24 \end{array}$$

Hier sind nur die Differenzen $M_r^\delta - M_r^\varphi$ resp. $M_u^\delta - M_u^\varphi$ signifikant und bringen einen bei der ganzen Familie bekannten Geschlechtsdimorphismus zum Ausdruck.

Das Analschild war bei allen untersuchten Spitzkopffottern ungeteilt.

Kopf.

Apicalia.

A. *V. u. rakosiensis* (Niederösterreich).

Es wurden 230 ♂♂ und 259 ♀♀ untersucht. Normalerweise ist ein einziges Apicale vorhanden; bei 11 ♂♂ und bei 15 ♀♀ wurden 2 Apicalia festgestellt. Bei je einem ♂ und ♀ wurde keine Apicalia festgestellt; im ersteren Fall vermutlich als Folge einer Verletzung. Gelegentlich ist eine Kerbe angedeutet, oder das Apicale hat die Form einer querliegenden 8 und deutet in den Umrissen auf eine Teilung (oder Verschmelzung zweier Schuppen) hin.

Ein signifikanter Geschlechtsdimorphismus besteht nicht.

Als Aussage über die Grundgesamtheit gilt: in 2-10% der Fälle sind 2 Apicalia vorhanden.

B. *V. u. ursinii* (ganzes Verbreitungsgebiet).

Normalerweise ist ein einziges Apicalschild vorhanden. Bei 2 ♀♀ habe ich 2 Apicalia festgestellt, bei einem ♂ kein Apicale. Die Mutungsgrenzen für 2 Apicalia sind 0,04 und 16% und enthalten in ihrem Intervall die Mutungsgrenzen, die sich bei der Tieflandsform ergeben. In der Ausbildung des Apicale besteht also zwischen den beiden Formen kein nachweisbarer Unterschied. Bei beiden kommen gelegentlich Teilungen vor, während das Fehlen des Apicale als seltenes Ereignis bei beiden Formen zu deuten ist.

I n t e r c a n t h a l i a .

A. *V. u. rakosiensis* (Niederösterreich).

Anzahl	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Häufigkeit:									
♂♂ (259)	2	13	84	61	59	26	6	8	0
♀♀ (283)	0	6	68	79	73	35	14	5	3

Die Häufigkeiten sind asymmetrisch verteilt. Sind weniger als 4 Intercanthalia, so sagen wir, die Schuppen seien verwachsen; sind es mehr, so sprechen wir von einer Auflösung in Einzelschuppen. Wir erhalten dann folgendes Bild:

		♂♂	♀♀
verwachsen	15	oder 5,6%	6
aufgespalten	170	oder 63%	209
			oder 74%
	für die Grundgesamtheit:		

		♂♂	♀♀
verwachsen	3	bis 10%	0,8
aufgespalten	57	bis 69%	68
			bis 78%

Die Population zeigt eine Tendenz zur Auflösung der Intercanthalschilder, die bei den ♀♀ stärker ausgeprägt ist als bei den ♂♂. Die Gegenteilstendenz zur Verschmelzung tritt selten auf; bei den ♀♀ weniger oft als bei den ♂♂.

B. *V. u. ursinii* (ganzes Verbreitungsgebiet).

Anzahl	2	3	4	5	6	7	8
Häufigkeit: Balkan	9/6	12/4	15/17	5/6	0/4	0/1	
♂♂/♀♀ Italien			4/12	4/8	1/6	2/2	1/0
Frankreich			7/8	5/6	5/5	1/2	1/0

In allen drei Bezirken treten vorwiegend 4 Intercanthalschilder auf. Es zeigt sich ein Gradient von Südosten nach Nordwesten, der sich so äussert: Die Populationen von Jugoslawien zeigen eine Tendenz zur Verwachsung, diejenigen aus Frankreich und Italien eine Tendenz zur Aufspaltung.

S i n c i p i t a l s c h i l d e r .

Die grossen Schilder der Kopfoberseite weisen gelegentlich Unregelmässigkeiten auf, wobei zwei Tendenzen zu beobachten sind, einerseits die Auflösung in Einzelschuppen, andererseits die Verwachsung zu grösseren Blöcken. Es war jedoch in diesem Fall nicht möglich zu entscheiden, welche der beiden Möglichkeiten vorliegt,

denn die Verwachsungen treten gleichzeitig mit Abspaltungen an anderer Stelle auf. Deshalb wurde bloss eine Abweichung vom Normalfall registriert; sie besteht darin, dass z. B. die Parietal- oder Frontalränder Ausbuchtungen oder Kerben aufweisen, dass Verschmelzungen mit Nachbarschuppen vorhanden waren, oder dass sich kleine Schüppchen von den grossen losgelöst hatten. Unter diesen Abweichungen ist besonders das Auftreten eines kleinen, zentralen Schildchens in der Kopfmittle zu erwähnen, das sich gewöhnlich vom caudalen Teil des Frontale losgelöst hat und möglicherweise als letzte Spur der Scheitelöffnung des Parietalorgans zu deuten ist. Das mehr zufällige Auftreten spricht allerdings gegen diese Annahme.

Die Abweichungen wurden für Parietale und Frontale getrennt notiert; ebenso wurde eine Trennung nach Geschlechtern gemacht.

A. *V. u. rakosiensis* (Niederösterreich).

Es wurden 263 ♂♂ und 287 ♀♀ untersucht mit folgenden Ergebnissen:

anormal bei:	♂♂ (163)		♀♀ (287)	
	Ex	%	Ex	%
Parietalia	20	7,6	45	15,7
Frontalia	15	5,7	20	7

Die Differenz von 8,1% in den Parietalwerten für ♀♀ und ♂♂ ist noch bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von $P = 0,003$ signifikant, während bei den Frontalia kein signifikanter Unterschied vorliegt. Es ist zu vermuten, dass die Anomalien eher die Parietalia betreffen als die Frontalia.

Um die Zahl derjenigen Tiere zu erhalten, die überhaupt keine Abweichungen vom Normalfall aufweisen, genügt es aber nicht, die Werte der Anomalien beim Parietale und beim Frontale einfach zu addieren, denn bei gewissen Individuen werden diese Anomalien gleichzeitig an beiden festgestellt. Die Zahl der Normalfälle beträgt 238 oder 90,5% für die ♂♂ und 238 oder 82,9% für die ♀♀.

Für die Grundgesamtheit gilt: Die Sincipitalschilder sind normalerweise ungeteilt. Abweichungen (Verwachsungen, Teilungen) treten eher beim Parietale als beim Frontale auf; anormale Bildungen sind bei den ♀♀ im Mittel doppelt so zahlreich wie bei den ♂♂.

B. *V. u. ursinii* (gesamtes Verbreitungsgebiet).

Untersucht wurden 54 ♂♂ and 86 ♀♀.

anormal bei	♂♂ (54)		♀♀ (86)	
	Ex.	%	Ex.	%
Parietalia	30	56	56	65
Frontalia	12	22	36	42

Die Differenz von 10% für die Parietalwerte ist wegen der kleinen Individuenzahl nicht signifikant bei der vorausgesetzten Sicherheitsschwelle. Vergleichen wir die Tabelle mit derjenigen für *V. u. rakosiensis*, so fallen sofort die höheren Prozentzahlen auf, während wir innerhalb der Tabelle ähnliche Verhältnisse haben. Leider können wegen der zu kleinen Zahl der Beobachtungen keine Schlüsse über die Grundgesamtheit gemacht werden. Ich vermute allerdings, dass innerhalb der montanen Populationen dieselben Verhältnisse vorliegen wie bei der Tieflandsform. Die Differenz der Absolutwerte hat als subspezifisches Trennmerkmal im Bestimmungsschlüssel Eingang gefunden.

I n t e r o c u f r o n t a l i a .

Normalerweise sind die Supraocularschilder vom Frontale durch Schuppen getrennt. Selten stösst das Frontale im apicalen Teil unmittelbar ans Supraoculare oder ist mit diesem verwachsen, ein Kontakt, den wir bei *Vipera berus sachalinensis* und in den östlichen Populationen von *V. u. renardi* finden. In 4 Fällen fehlten die Interocufrontalia überhaupt. Die Gegenteilendenz einer Schuppenvermehrung kommt darin zum Ausdruck, dass Frontale und Supraoculare durch mehr als eine Schuppenreihe voneinander getrennt sind. Ansätze zur Bildung solcher « Doppelreihen » finden wir eher im caudalen als im apicalen Teil des Supraoculare.

Ich konnte auch beides beobachten: apical ein « Kontakt » der beiden grossen Kopfschilder und caudal eine Trennung durch zwei Reihen kleiner Schüppchen. Die Bildung einer Doppelreihe ist von *Vipera kaznakovi* bekannt, bei der die Doppelreihe im ganzen Interocufrontalraum ausgebildet sein kann (Taf. 3, Fig. 6).

Wegen der Asymmetrie der Kopfseiten habe ich beide Seiten einzeln gezählt; wir erhalten so folgende Frequenzbilder:

Schuppenzahl:	0	1	2	3	4	Total:	
Häufigkeit bei							
<i>V. u. rakosiensis</i>	3	200	503	329	8	1043	140 Ex (Nieder- österreich)
<i>V. u. ursinii</i>	1	58	130	77	3	269	540 Ex (ganzes Verbreitungsgebiet)
						« Doppelreihe »	« Kontakt »
<i>V. u. rakosiensis</i>						4%	8%
<i>V. u. ursinii</i>						10%	7%

Ein Vergleich der beiden Häufigkeitsverteilungen ergibt weitgehende Uebereinstimmung. Möglicherweise sind gerade die Veränderungen in Richtung der Körperlängsachse (« Kontakt » und « Doppelreihe ») in systematischer Hinsicht von gewissem Interesse. Leider hatte ich dies zu spät erkannt und bei der Auswertung im Vergleich mit *V. b. sachalinensis* und *V. u. renardi* zu wenig berücksichtigen können.

L a b i a l i a .

V. u. rakosiensis (Niederösterreich).

Die folgenden Messungen basieren auf 579 Individuen. Nicht bei allen konnten beide Kopfseiten gleichzeitig ausgezählt werden. Ich habe wiederum beide Seiten getrennt registriert und so 1066 Messungen erhalten. 8 Labialia bezeichne ich als den « Normalfall », sind es weniger, so spreche ich von Verwachsungen, sind es mehr, von Aufteilungen. Die Zählung beginnt apical. Ich versuchte festzustellen, welche Schilder jeweils an den Verwachsungen und Aufteilungen beteiligt waren. Die Zuordnung war nicht in jedem Fall eindeutig möglich, so dass diese Zahlen mit einer gewissen Unsicherheit behaftet sind. In 20 Fällen reicht das 3. Labiale, das trotzdem mitgezählt wurde, nicht bis zum Lippenrand, in einem Fall betrifft dies das 6. Labiale. Schuppen mit Kerben, die mehr oder weniger vertikal zum Lippenrand verlaufen und den Beginn einer Teilung oder das Ende einer Verschmelzung andeuten, wurden als Einzelschuppen mitgezählt.

Anzahl der Labialia	6	7	8	9
Häufigkeit	72	295	698	10
Verwachsungen total . .	72 + 295 = 367			
Normalfall	698			
Aufteilungen	10			
Gesamtzahl der Beobachtungen	1066			

Für Abweichungen vom Normalfall habe ich folgende Schreibweise verwendet:

Teilt sich das 5. Labiale in zwei Schilder auf, so schreibe ich: $5 \rightarrow (5, 6)$; vereinigt sich umgekehrt das 5. und 6. zum 5., so schreibe ich: $5 + 6$. Ich habe so folgende Verteilung erhalten:

Verwachsungen:

1+2	2+3	3+4	4+5	5+6	6+7	7+8	2+3+4	3+4+5	4+5+6	5+6+7
0	17	154	43	182	18	1	1	9	1	1

Aufteilungen:

1→(1, 2)	4→(4, 5)	5→(5, 6)	6→(6, 7)
1	2	6	1

V. u. ursinii (ganzes Verbreitungsgebiet).

Anzahl der Labialia	6	7	8	9
Häufigkeit	4	35	235	8
Verwachsungen total	4 + 35 = 39			
Normalfall				235
Aufteilungen				8
Gesamtzahl der Beobachtungen				282

Verwachsungen:

1+2	2+3	3+4	4+5	5+6	6+7	7+8	2+3+4	3+4+5
0	5	18	3	11	1	1	1	1

Aufteilungen:

5 → (5, 6)	6 → (6, 7)
6	2

In der überwiegenden Zahl der Fälle werden 8 Labialia gezählt (Normalfall). Es treten dieselben Anomalien auf wie bei der Tieflandsform.

Stellen wir Verwachsungen und Normalfall in beiden Gruppen gegenüber, so erhalten wir folgendes Bild:

	Niederösterreich (1066)		Bergform (282)	
Verwachsungen	367	35,2%	39	13,8%
Normalfall	689	64,6%	235	83,4%

Die Differenz der Prozentzahlen erweist sich noch als signifikant bei einem $P = 0,001$. Eine Trennung nach Geschlechtern zeigte

keine Unterschiede von Belang, hingegen lässt sich als Aussage für die Grundgesamtheit formulieren: Die niederösterreichischen Tiere weisen in weniger als 75% 8 Labialia und in mehr als 25% 7 Labialia und weniger auf, die montanen Populationen in mehr als 75% der Fälle 8 Labialia und in weniger als 25% der Fälle 7 Labialia und weniger.

S u b l a b i a l i a .

V. u. rakosiensis (Niederösterreich).

Im Maulwinkel befindet sich als letztes Schildchen meist eine Schuppe, die dann nicht mitgezählt wurde, wenn sie nicht an der Bildung des Lippenrandes beteiligt war, was aber nicht immer eindeutig festzustellen ist. Beide Kopfseiten wurden einzeln ausgezählt, bei einigen Exemplaren liessen sich wegen Kopfverletzungen nur auf einer Seite Zählungen vornehmen; deshalb steht einer Totalzahl von 520 Individuen eine Gesamtzahl von nur 1024 Messungen gegenüber.

Das 4. Sublabialschild ist öfters durch ein Gulare vom Inframaxillare getrennt, sodass nur die ersten 3 Sublabialia das Inframaxillare berühren, was wir in der Schreibweise «Sublabialkontakt: (1, 2, 3)» zum Ausdruck bringen.

Zahl der Sublabialia	6	7	8	9	10	11
Häufigkeit	1	9	134	667	95	3
Sublabialkontakt	(1, 2)	(1, 2, 3)	(1, 2, 3, 4)			
Häufigkeit	4	514	506			

V. u. ursinii (ganzes Verbreitungsgebiet).

Zahl der Sublabialia	5	6	7	8	9	10	11	Total
Häufigkeit Italien,								
Frankreich	0	1	1	66	34	0	0	102
» Jugoslawien	2	2	14	99	56	4	0	177
Sublabialkontakt	(1, 2)	(1, 2, 3)	(1, 2, 3, 4)	(1, 2, 3, 4, 5)				Total
Häufigkeit Italien,								
Frankreich	0	32	67		0			99
» Jugoslawien	1	35	133		8			177

Die Häufigkeitsverteilung zeigt, dass sich die jugoslawischen Tiere aus mehreren Einzelpopulationen zusammensetzen, während

das Material aus den beiden anderen Gebieten homogener ist, wie ich es bei der Diskussion der Zeichnung bereits festgestellt habe.

G u l a r i a .

Zwischen den Inframaxillaria und dem ersten Ventrale befindet sich eine doppelte Reihe von Kehlschuppen. Gelegentlich sind diese quer zur Körperachse verwachsen, gelegentlich hat die eine der beiden Reihen mehr Schuppen als die andere. Bei solchen Asymmetrien wurde zum Ausgleich das eine Mal die kleinere, das andere Mal die grössere Zahl in der Tabelle verwendet.

Anzahl Gularia	2	3	4	5	6	7	8	Tot. Ex.
Häufigkeit:								
Niederösterreich		9	158	299	74	4	1	545
Italien, Frankreich	1	12	32	5				50
Jugoslawien	2	45	37	8				92

Ein Vergleich der Frequenzahlen innerhalb der montanen Form zeigt den bei den Intercanthalia bereits festgestellten Gradienten einer Schuppenvermehrung von Osten nach Westen. Ein Vergleich der montanen Formen mit den niederösterreichischen, den wir in der folgenden Tabelle in Prozentzahlen darstellen, weist auf ein subspezifisches Merkmal hin, das auch im Bestimmungsschlüssel verwendet wurde.

Zahl der Gularia	2	3	4	5	6	7	8
Häufigkeit in %:							
Niederösterreich	—	1,6	28,4	55,5	13,5	0,7	—
Bergform	2,1	40,2	48,6	9,2	—	—	—

5.8. FORTPFLANZUNG, GESCHLECHTSREIFE, WACHSTUMSGRENZE

V. u. rakosiensis (gesamtes Verbreitungsgebiet).

Die Paarung findet Ende März bis Anfangs Mai statt. R. M. WERNER (1951: 161) schreibt: « schon im März findet die Begattung statt, Anfang Juni werden 8-15 Stück etwa 11 bis 14 cm lange lebende Junge geboren ».

Die Jungen werden Ende Juni bis Anfangs September geworfen. Grössere ♀♀ bringen vermutlich mehr und kräftigere Junge zur

Welt als kleinere. Unter den Frischgeborenen ist bereits eine beachtliche Längenstreuung festzustellen; die Variationsbreite von fünf Würfen betrug innerhalb eines Wurfes 12 mm im Maximum, die gesamte Variationsbreite aller Jungtiere betrug 26 mm (Längen von 125 bis 151 mm). ANGEL (1946: 159) gibt die Länge der Jungtiere mit 15 bis 18 cm an; diese Masse dürften sich aber eher auf *V. u. renardi* beziehen.

Die Zahl der Jungtiere schwankte zwischen 3 und 12 (Beobachtung an 25 graviden ♀♀ und den oben genannten fünf Würfen). Wenn man das grosse Material des Wiener Museums diesbezüglich untersuchen würde, dürfte sich die Variationsbreite etwas vergrössern, ebenso liesse sich eventuell die Vermutung bestätigen, dass grössere ♀♀ mehr und stärkere Junge gebären. Ich habe zwar alle mir zur Verfügung gestellten, gut konservierten Jungtiere und Embryonen ausgemessen, hingegen befinden sich in der Wiener Sammlung noch über 100 gravide ♀♀ mit mehr oder weniger weit entwickelten Embryonen.

Einjährige Exemplare sind selten in den Sammlungen vertreten (eine Tatsache, die für jede Schlangenart zutrifft). Offenbar führen die Tiere in ihrem ersten Jahr ein verstecktes Leben. Mit drei Jahren und einer Länge von 280 bis 320 mm sind die Tiere geschlechtsreif, eine Beobachtung, die sich — wenigstens was die Länge anbelangt — auch im Terrarium bestätigen liess.

Immerhin sind Vergleiche mit Freilandexemplaren natürlich nicht ohne weiteres möglich. Ich habe aber ein gravidus ♀ von 280 mm im Freien festgestellt und ein ♂ derselben Grösse wurde mit einem viel grösseren ♀ in Kopula beobachtet. Das grösste gemessene Exemplar war ein ♀ von ca. 550 mm. Leider ist das Exemplar in Formol fixiert, sodass es nicht genau gemessen werden kann. Im Leben dürfte es etwas über 555 mm lang gewesen sein und stammte aus Fischamend. Das grösste ♂ hatte eine Länge von 540 mm. Man kann daraus schliessen, dass beide Geschlechter im Maximum 550 mm lang werden. Es scheint, dass die gleichaltrigen ♂♂ kleiner sind wie die ♀♀, das Material war aber viel zu klein, um eine solche Vermutung zu belegen. KNOEPFLER & SOCHUREK (1955: 186) geben als maximale Länge 600 mm an. Leider hatte ich kein Belegexemplar dieser Grösse gefunden. Ich möchte es nicht von der Hand weisen, dass Tiere in Gefangenschaft unter besonders günstigen Bedingungen eine Länge von 60 cm erreichen können.

V. u. ursinii (gesamtes Verbreitungsgebiet).

Es fehlen mir genaue Angaben über die Paarungszeit. Ich nehme an, dass diese frühestens Ende April stattfindet, da an den Fundorten im April der Schnee oft noch nicht verschwunden ist. Die Jungtiere werden im August bis Oktober geboren. Der ganze Fortpflanzungszyklus ist gegenüber den Tieren aus Niederösterreich wahrscheinlich um mindestens einen Monat sommerwärts verschoben. Bei Neugeborenen liegt die Streuung der Körperlänge zwischen 112 mm und 130 mm (bei fünf untersuchten Würfen), die Zahl der Jungen variiert zwischen 3 und 7. Ich konnte beobachten, dass die grösseren ♀♀ mehr und kräftigere Junge zur Welt brachten. Die maximale Grösse (in mm) adulter Exemplare des mir zur Verfügung stehenden Materials liegt bei:

	♂♂	♀♀
Jugoslawien	460	480
Italien	390	410
Frankreich	390	430

Vielleicht ist die geringe Menge des Materials daran schuld, dass die maximale Grösse nicht in allen drei Serien denselben Wert erreicht. Immerhin fällt auf, dass bei jugoslawischen Tieren verschiedene Exemplare 450 mm lang sind, während bei allen übrigen kein einziges Exemplar dieser Grösse gefunden wurde. Die in italienischen Museen deponierten Tiere wurden während längerer Zeit als halbwüchsige Exemplare angesprochen, in Verkennung der Tatsache, dass es sich hier um Zwergformen handelt. Ein deutlicher Unterschied ist gegenüber den niederösterreichischen Tieren festzustellen, bei welchen die maximale Länge 550 mm beträgt.

Nach F. WERNER (1902: 758) ist das Nahrungsspektrum mit der Maximallänge korreliert: Arten, welche kleine Beutetiere (Echsen, Insekten) verschlingen, werden früher geschlechtsreif und erreichen früher die Wachstumsgrenze als solche, welche sich von grossen (speziell Säugetieren) ernähren. Ein Vergleich mit (5.4) ergibt eine Bestätigung dieses Befundes. Die Zwergform der Berge lebt vorwiegend von Insekten, während die Tieflandsform daneben auch Echsen und Mäuse vertilgt.

5.9. ALLOMETRISCHES WACHSTUM

Verschiedene Indices aus der Literatur mussten überprüft werden, da in allen älteren Publikationen isometrische Verände-

rungen angenommen wurden. Nachdem zuerst versucht worden war, Schädellänge, -breite und -höhe mit einer Schublehre zu messen, wurde das Verfahren später wieder aufgegeben, da es unmöglich war, am äusseren Schädel Fixpunkte so festzulegen, dass der Messfehler innerhalb der vermutlichen Streuung zu liegen kam. Einzelne Köpfe waren stark deformiert und verhärtet, sodass eine exakte Messung illusorisch wurde. Ich machte darauf an einer Versuchsreihe (von jeder Population 6 ♂♂ und 6 ♀♀) Röntgenbilder. Hier liessen sich die Messungen etwas besser vornehmen. Wenn genügend Zeit zur Verfügung steht, ist dies unbedingt der bessere Weg, um zu sicheren Resultaten zu gelangen, als derjenige, den ich eingeschlagen habe.

Ich habe mich schliesslich dafür entschieden, die Kopfschilder, die Augen, den Lippen- und den Schnauzenrand als Fixpunkte zu wählen in der Annahme, vergleichbare Aussagen mit den in der Literatur auftretenden Begriffen wie « langer Kopf », « grosses Auge » u. a. zu enthalten. Dabei habe ich folgende 6 Indices ausgewählt:

- i_1 : 100 mal Kopflänge geteilt durch Körperlänge Fig. 5 a, b
- i_2 : 100 mal Schwanzlänge geteilt durch Körperlänge » 6 a, b
- i_3 : 100 mal Kopfbreite geteilt durch Kopflänge » 7 a, b
- i_4 : 100 mal horizontaler Augendurchmesser geteilt durch den vertikalen Augendurchmesser.
- i_5 : 100 mal vertikaler Augendurchmesser geteilt durch Oberlippenhöhe » 8 a, b
- i_6 : 100 mal horizontaler Augendurchmesser geteilt durch Länge des Frenalstücks.

Für die exakten Definitionen und die verwendeten Masseinheiten vergleiche man die Angaben im Abschnitt 3: « Methoden, Bezeichnungen ». Mit Ausnahme des Index i_5 wurde auf das Einzeichnen einer Regressionslinie verzichtet.

Diskussion der Resultate.

Fig. 5 a, 6 a, 7 a, 8 a: niederösterreichische Exemplare.

Fig. 5 b, 6 b, 7 b, 8 b: Exemplare aus Jugoslawien, Italien und Frankreich.

I n d e x i_1 (Fig. 5 a, b).

Jungtiere besitzen relativ längere Köpfe als die adulten Exemplare. Das Längenwachstum des Rumpfes ist bis zur Geschlechts-

reife grösser als dasjenige des Kopfes, später ist dieser Unterschied nur noch gering. Es ist nicht ausgeschlossen, dass sich an einem

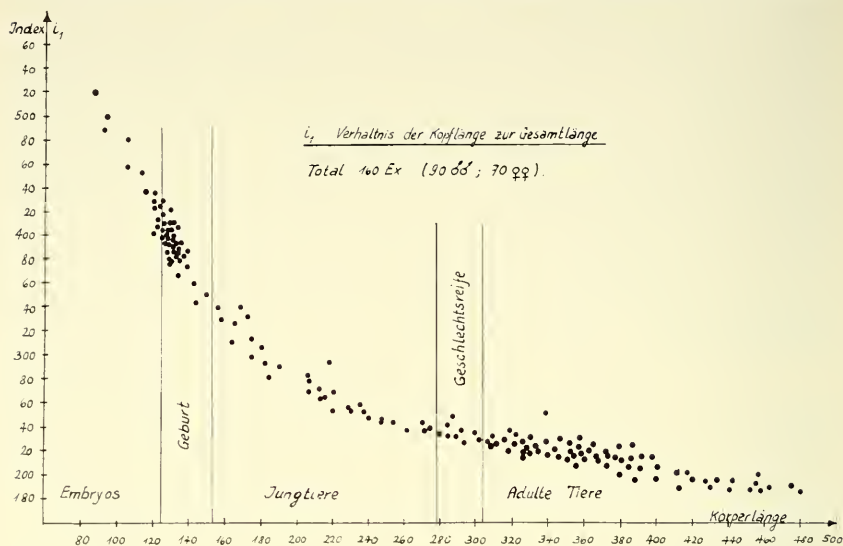


Fig. 5 a

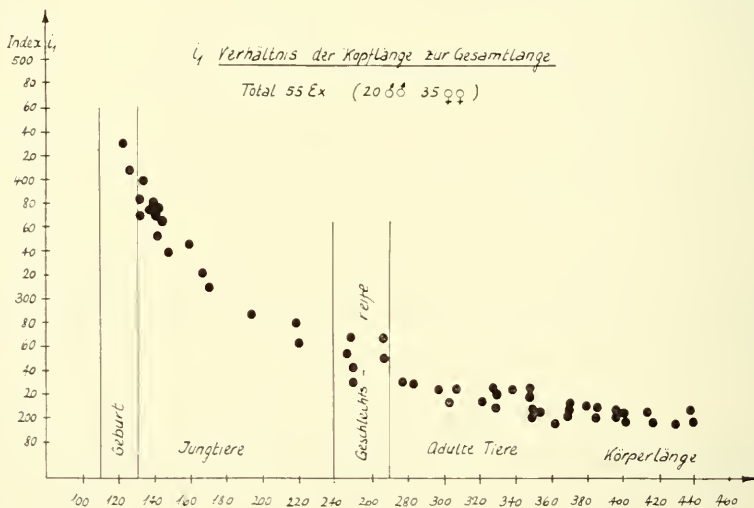


Fig. 5 b

FIG. 5.

Grafische Darstellung des Index I_1 : Verhältnis der Kopflänge zur Gesamtlänge. (= Körperlänge).

a. *V. u. rakosiensis*

b. *V. u. ursinii*

grösseren Material ein Geschlechtsdimorphismus bei adulten Tieren nachweisen liesse.

Es fragt sich, ob man anstelle der totalen Länge nicht besser nur die Rumpflänge in den Nenner hätte setzen sollen. Ich erhielt aber keine bessere Trennung, was wohl damit zusammenhängt, dass zwei gleichlange, geschlechtsverschiedene Tiere sich darin unterscheiden, dass beim ♂ Kopf und Schwanz etwas länger sind als beim ♀. Vor allem war aber der Messfehler zu gross (Konservierungszustand!) und die Gesamtzahl etwas zu klein. Man sollte diese auf 500 Stück vergrössern, um fundierte Aussagen über die Grundgesamtheit zu erhalten.

Der Vergleich der Tabellen 5 *a* und 5 *b* zeigt, dass der Index beider Gruppen grafisch etwa den gleichen Verlauf aufweist. Auffallend ist wiederum die grössere Streuung am montanen Material, die ich — wie bereits an anderer Stelle vermerkt — der Inhomogenität dieses Materials zuschreibe.

I n d e x i_2 (Fig. 6 *a*, *b*).

Mit zunehmendem Alter wächst der Rumpf rascher als der Schwanz. Ein Geschlechtsdimorphismus ist deutlich ausgeprägt. Ich habe eine «Trennlinie» eingezeichnet, die beide Geschlechter auseinanderhält: Oberhalb dieser Linie liegen die ♂♂ mit den relativ längeren Schwänzen, unterhalb die ♀♀.

Beim Vergleich der Tabellen 6 *a* und 6 *b* ist zu beachten, dass 6 *b* keine Embryonen enthält. Eine Annäherung an die Index-Achse bei kleinen Werten der Körperlänge ist möglicherweise auch bei 6 *b* vorhanden. Im vergleichbaren Teil verläuft die Trennlinie von 6 *a* am untern Rand der Zone von 6 *b* und unterschreitet diese gelegentlich. Auch bei einer Vergrösserung der Individuenzahl bei der montanen Form ist ein verschiedener Verlauf beider Trennbereiche zu erwarten, d. h. auch für den Grenzfall, bei dem sich die Zone von 6 *b* ebenfalls zu einer Linie zusammenziehen könnte (was aber nicht etwa eintreten muss).

Anschaulich kommt die Differenz der Indices darin zum Ausdruck, dass die montane Form einen bei gleicher Gesamtlänge relativ längeren Schwanz oder einen kürzeren Rumpf besitzt als die Tieflandsform.

I n d e x i_3 (Fig. 7 *a*, *b*).

Ich habe darauf verzichtet, die Regressionskurven zu berechnen, vermutlich dürften Gerade angepasst sein. Ich glaube, dass sich

folgende Aussage auf rechnerischem Weg statistisch begründen lässt: Mit zunehmendem Alter wächst der Kopf eines Individuums

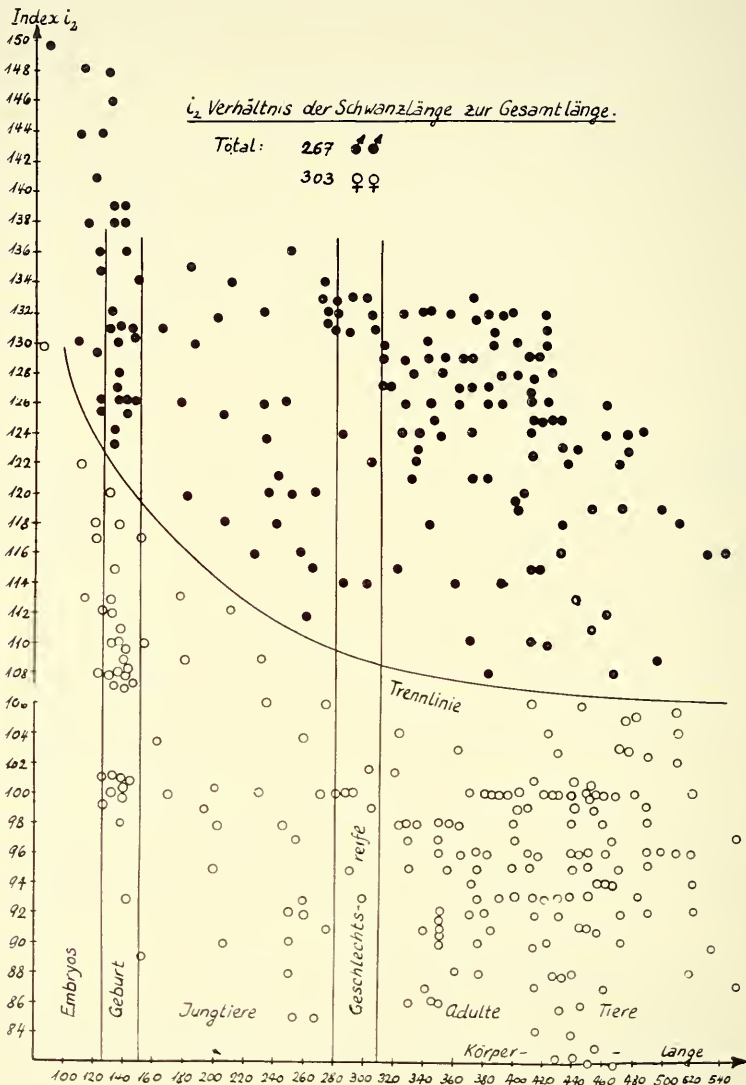


Fig. 6a

FIG. 6.

Grafische Darstellung des Index i_2 : Verhältnis der Schwanzlänge zur Gesamtlänge (= Körperlänge).

a. *V. u. rakosiensis*

b. *V. u. ursinii*

mehr in die Länge als in die Breite; bei den ♀♀ ist der Kopf im allgemeinen etwas breiter als bei den ♂♂.

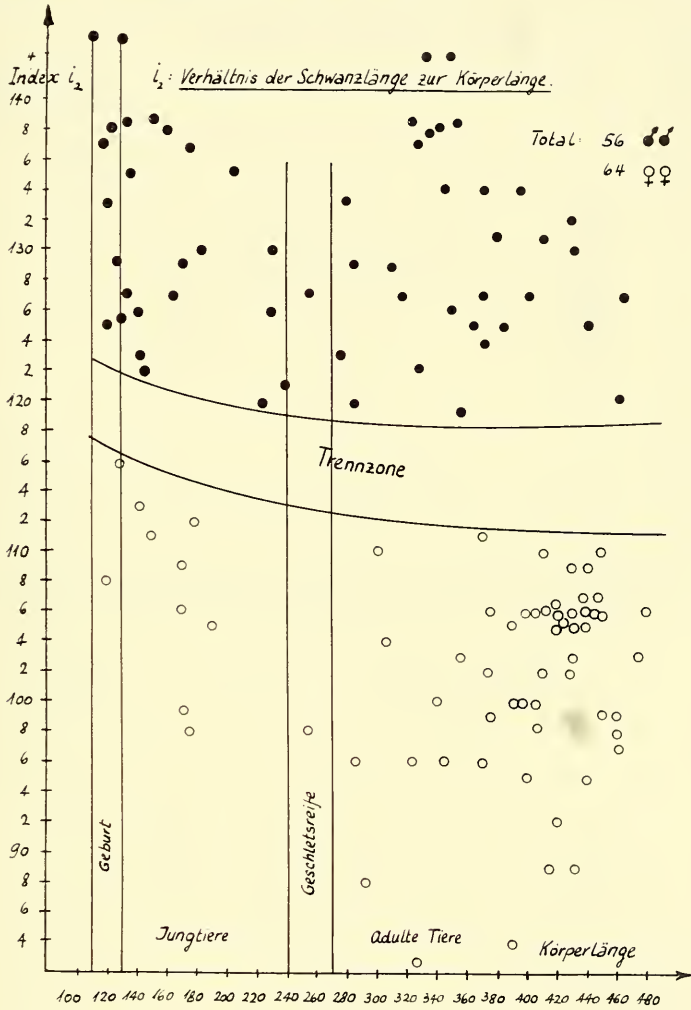


Fig. 6b

Ein Vergleich der beiden Figuren 7 a und 7 b zeigt eine Uebereinstimmung im Geschlechtsdimorphismus, hingegen einen Unterschied hierin, dass die montane Form einen breiteren und kürzeren Kopf hat als die Tieflandsform. Dieser Unterschied ist allerdings statistisch nicht gesichert. Schliesslich ist noch darauf aufmerksam zu machen, dass die Schädelverdickung bei der montanen Form

vor allem in der Gegend des Supratemporalknochens auftritt, was aber in meiner Messung nicht festgehalten wurde.

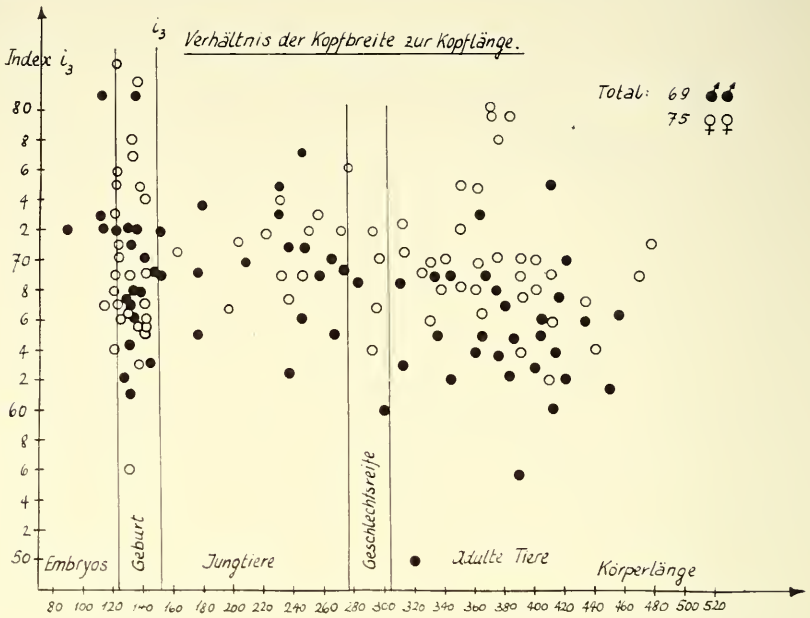


Fig. 7a

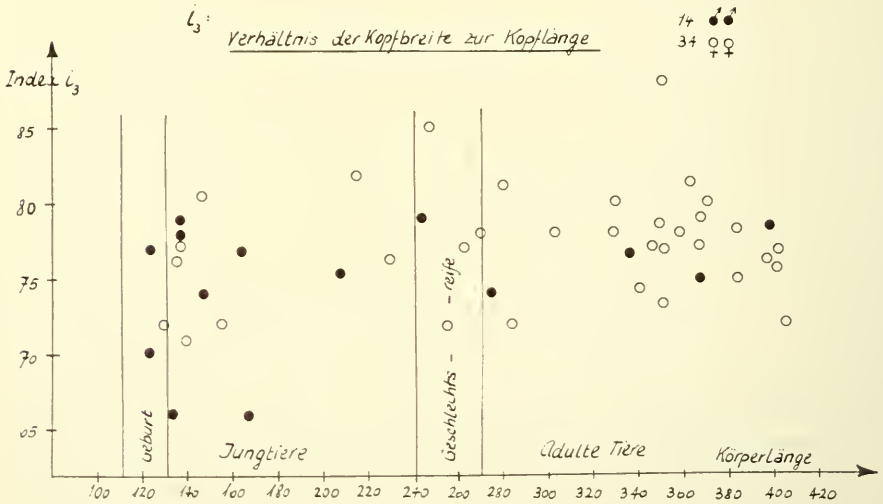


Fig. 7b

FIG. 7.

Grafische Darstellung des Index i_3 : Verhältnis der Kopfbreite zur Kopflänge.

a. *V. u. rakiensis*

b. *V. u. ursinii*

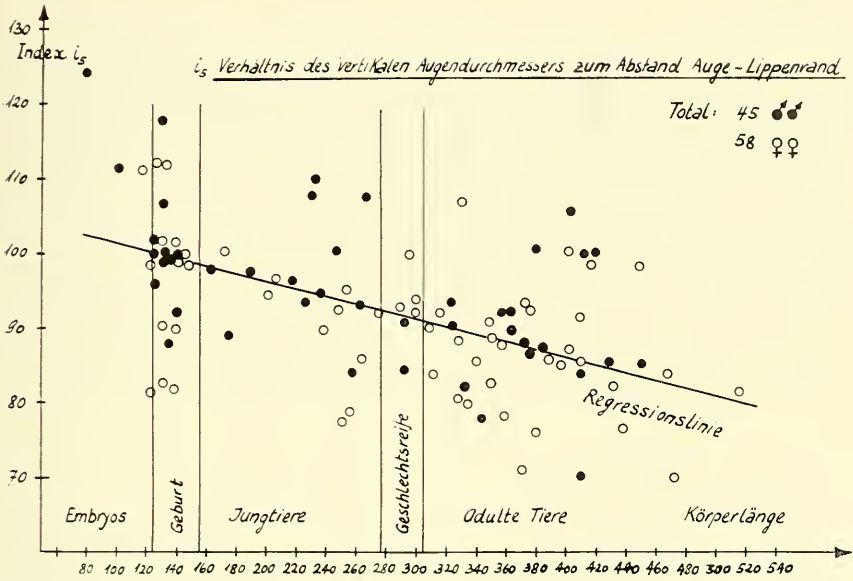


Fig. 8 a

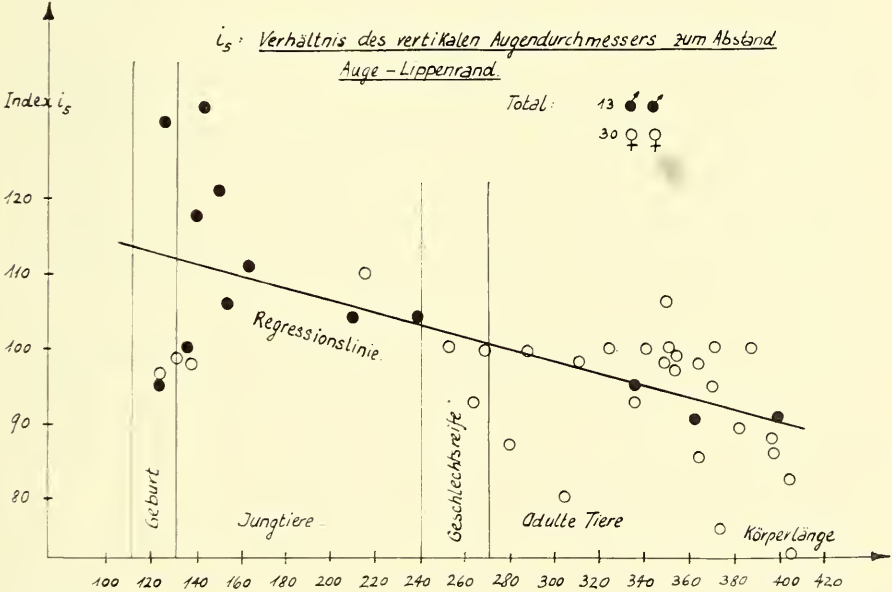


Fig 8b

FIG. 8.

Grafische Darstellung des Index i_5 : Verhältnis des vertikalen Augendurchmessers zum Abstand Auge-Lippenrand.

a. *V. u. rakosiensis*

B. *V. u. ursinii*

I n d e x i_4 .

Ob eine schwache Zunahme dieses Index mit zunehmendem Alter besteht, ist fraglich. Sie wäre wohl darauf zurückzuführen, dass sich das Supraocularschild seitlich leicht über den Augapfel nach unten biegt. Unmöglich ist eine solche Veränderung natürlich nicht, da das von aussen sichtbare Auge gemessen wurde und die beobachtete Veränderung sich nicht auf den Augapfel, sondern auf die Physiognomie der Augenpartie bezieht.

Ich konnte weder einen Geschlechtsdimorphismus noch einen Unterschied bezüglich der beiden Rassen feststellen und habe deshalb auf eine Wiedergabe der grafischen Darstellung verzichtet.

I n d e x i_5 (Fig. 8 a, b).

Mit zunehmendem Alter vergrössert sich der Abstand vom Auge zum Oberlippenrand stärker als der Vertikaldurchmesser des Auges. Ein Geschlechtsunterschied ist nicht festzustellen. Vergleich der Figuren 8 a und 8 b zeigt, dass die Regressionslinie bei 8 b um einiges höher als bei 8 a verläuft, d. h. dass das Auge der montanen Form relativ grösser als dasjenige der Tieflandsform ist, was den jugoslawischen Populationen zum Namen « macrops » verholfen hat. KNOEPFFLER & SOCHUREK (1955: 187) haben dieses Merkmal sehr richtig auch an den Exemplaren aus Frankreich festgestellt. ČERNOV (1959: 169 und Fig. 12) hat diesen Index bei *V. u. renardi* untersucht. Beim Vergleich ist zu beachten, dass ČERNOV das reziproke Verhältnis grafisch dargestellt hat, weshalb seine Regressionslinie nach oben verläuft. Unsere beiden Resultate stimmen darin überein, dass sich auch bei *renardi* mit zunehmendem Alter der Abstand vom Auge zum Oberlippenrand stärker als der Vertikaldurchmesser des Auges vergrössert. ČERNOV hat leider den Versuch einer Gruppierung seines Materials nach geografischen Einheiten (vertikal und horizontal) unterlassen. Die Ventralzahlen variieren beispielsweise bei ♂♂ (75): 132-150, bei ♀♀ (65): 132-152.

I n d e x i_6 .

Die ♂♂ der Tieflandsform haben gegenüber den ♀♀ eine etwas längere Schnauze, ein allerdings minimier Unterschied, der wegen der grossen Streuung nicht als sekundäres Geschlechtsmerkmal in

Frage kommt. Bei der Bergform war das Material zu wenig umfangreich, um eine fundierte Aussage zu machen.

Ein Vergleich der Indiceswerte beider Rassen zeigt, dass bei gleicher Körperlänge die Werte bei der Bergform grösser sind als diejenigen der Tieflandsform, was auf die relativ kürzere Schnauze und das relativ grössere Auge der montanen Form zurückzuführen ist.

Ein weiteres Merkmal, das ich ohne zeitraubende Messungen nicht durch Zahlen darstellen konnte, besteht in der Ausbildung der Schnauzenoberseite. Diese ist bei

<i>V. u. rakosiensis</i>	<i>V. u. ursinii</i>
von oben gesehen stumpf zugespitzt (Spitzkopfotter !)	
	oberseits flach
gelegentlich	selten
bei erhöhtem Schnauzensaum etwas vertieft.	

Damit bin ich am Schluss der Analyse der beiden Formen — Niederösterreich einerseits, montane Populationen andererseits — angelangt, und es stellt sich die Frage der Interpretation.

Den extremsten Standpunkt hat MÉHELY (1911) eingenommen, der *macrops* und *ursinii* als zwei getrennte Arten behandelt. Die gleitenden Uebergänge, die übrigens bereits in der Anlage des Schlüssels zum Ausdruck kommen, sprechen dafür, dass die beiden Formen höchstens subspezifisch voneinander zu trennen sind. Das zuverlässigste Unterscheidungsmerkmal liegt in der Verschiedenheit der Biotopansprüche, während die morphologischen Merkmale sich auf der ganzen Linie überschneiden. Aus diesem Grund scheint es aber richtig zu sein, die Unterteilung nicht zu weit zu treiben, sondern die montanen Formen als unterste systematische Einheit zu behandeln und *wettsteini* und *macrops* als Synonyma der Nominatrasse *Vipera ursinii ursinii* zu betrachten.

6. POPULATIONEN ÖSTLICH DER DONAU

Ich habe gezögert, diesen Teil meiner Untersuchungen zu publizieren, da die Schlussfolgerungen kaum über das hinausgehen, was die Analyse von MÉHELY (1911: 225) bereits ergeben hat. Immerhin ist es interessant, dass mit einem zahlenmässig grösseren Material die Vermutungen von MÉHELY bestätigt wurden. Ich glaube, dass

sich im Ganzen drei Formen unterscheiden lassen, deren systematischer Status nur provisorisch beurteilt werden kann:

1. eine nordwestliche Steppenform, nur in der Tiefebene auftretend, kälteempfindlich, im Westen in die Tieflandsform des Donaubeckens übergehend.
2. eine südöstliche und südwestliche Steppenform, die in ihren Biotopansprüchen und in der Pholidose Anklänge an *Vipera berus* zeigt und im Osten in diese übergeht. Im Westen geht sie über in
3. eine subalpine Form, die im Kaukasus, Nordpersien, dem Hochland von Armenien und eventuell in der nordöstlichen Türkei vorkommt.

Während die nordwestliche Steppenform sich durch hohe Ventralzahl, grosse Körperlänge, breiten Temporalstreifen, dunkle Flecken der Kehle und konservatives Farb- und Zeichnungsmuster auszeichnet, finden wir bei den beiden anderen Formen niedrige Ventralzahlen, reduzierte Temporalstreifen, helle Kehle und eine grössere Varianz in der Ausfärbung und Zeichnung. Eine zukünftige Analyse muss vor allem dem Biotop Rechnung tragen; es scheint, dass dieser die verschiedenen Entwicklungstendenzen innerhalb der Art wesentlich beeinflusst hat. Ich verzichte darauf, die zahllosen Zitate speziell der älteren russischen Literatur hier aufzuführen, ohne die zugehörigen Belegexemplare untersucht zu haben. Die Verwechslung mit *V. berus* ist naheliegend, und eine Bestimmung kann auf Grund der Horizontalverbreitung allein nicht vorgenommen werden.

PARASKIV (1956: 171) sowie MERTENS & WERMUTH (1960: 193) unterscheiden *V. berus* von *V. ursinii* durch die Lage (und Grösse) des Nasenloches im Nasalschild: dieses soll sich bei *berus* in der Mitte (gross), bei *ursinii* im unteren Teil des Nasale (klein) befinden. Ich möchte die Zuverlässigkeit dieses Merkmals bezweifeln und erneut darauf aufmerksam machen, dass vermutlich Uebergänge dieser beiden Arten im Altai vorkommen.

In TERENTJEV & ČERNOV (1949) ist die neuere Literatur zusammengestellt; man findet dort auch eine Karte, die das ganze Verbreitungsgebiet von *renardi* angibt.

6.1. MATERIAL

Das Material wurde nach den drei ebengenannten präsumptiven Formen zusammengestellt und Herkunft und Standort angegeben.

1. *Nordwestliche Steppenform* (21 Ex.):

Prugnai, Südukraine	SMF 37156, 37157
Simferopol (Krim)	ZMB 28548
Krim	MW 15121: 3, 5
Kuban	MW 19125: 1
Piatigorsk Stadt	SMF 20874
Stanica Piatigorsk bei Maikop .	SMF 20873
Alexandrovsk (Jekaterinoslav) .	MW 15128, 15130, 16317: 1, 2, 3
Černikov, nördlich Morovskaja .	SMF 35321
Sarepta	MW 15126: 2
Staro Debernobski am Čir	SMF 35664
Orehovski nördlich Stalingrad .	SMF 35632, 35633
Kirgisenstepe zwischen Ural und Wolga	MW 15122
Walniki (Kursk)	MW 16319
Akmolinsk	MW 15131

2. *Südöstliche und südwestliche Steppenform* (14 Ex.):

ö s t l i c h :

Aulie Ata (Syr Daria)	MW 16318
Činas (Turkestan)	MW 15132
Thien Šan	MW 15133, 16316
Ilisk	MW 15126: 7-10, 16359: 1, 2
Alakul im Ala Tau	MW 15123: 1, 2

w e s t l i c h :

Gokčasee, Armenien	SK 2439, 2440
------------------------------	---------------

3. *Subalpine Form* (3 Ex.):

Elburs (2700 m)	MW 14889
Lagodechi	ZML 8389
Legli-Gebirge (Armenien, 2800 m)	ZIE

6.2. VARIATIONSBREITE

6.2.1. *Nordwestliche Steppenform.*

1 Apicale (einmal 2); 3-11 Intercanthalia, im Mittel 5; Interocufrontalia mit Tendenz zur Bildung einer Doppelreihe; Sincipitalschilder unregelmässig (vorwiegend die Parietalia und speziell bei den ♀♀); 9 Labialia, in einem Fall 10, in zwei Fällen 8 auf je einer Kopfseite; meist 9 Sublabialia, von denen die ersten 3-5, meist die ersten 4, die Inframaxillaria berühren; 3-6 Gularia, meist deren 5.

Ventralia ♂♂ (10): 137-141, ♀♀ (11): 142-150.
 Subcaudalia ♂♂ (9): 33-37, ♀♀ (11): 24-29.

Schuppenreduktionen des Rumpfes:

25 — 5 (4 — 9) 23 — 4 (5 — 20) 21 9 + 10 (88 — 125)
 19 4 + 5 (98 — 130) 17 oder
 25 5 + 6 (4 — 9) 23 4 + 5 (5 — 20) 21 4 + 5 (88 — 125)
 19 8 + 9 (98 — 130) 17

In einem Fall sind im vorderen Rumpfdrittel bloss 19 Reihen festgestellt worden, allerdings schieben sich gelegentlich Einzel-schuppen ein, so dass wieder die volle Zahl von 21 entsteht.

Schuppenreduktionen der Schwanzoberseite:

♂♂: 8 3 + 4 (18 — 30) 6 ♀♀: 8 3 + 4 (14 — 23) 6
 Maximale Länge: ♂♂: 560 mm ♀♀: 580 mm

6.2.2. *Südöstliche und südwestliche Steppenform.*

1 Apicale (zweimal 2); 3-7 Intercanthalia, im Mittel 4; Interocufrontalia in 8 Fällen mit Doppelreihe; Sincipitalschilder unregelmässig (bei allen ♀♀ südöstlicher Herkunft und vorwiegend am Frontale; dieses stösst ans Supraoculare und weist seitliche Ausbuchtungen auf); 9 Labialia, einmal 8 und einmal 10 auf je einer Kopfseite; 9 Sublabialia, die ersten 4 berühren die Inframaxillaria; 3-6 Gularia, vorwiegend 4.

Ventralia ♂♂ (9): 129-140 ♀♀ (5): 135-143.
 Subcaudalia ♂♂ (8): 31-35 ♀♀ (4): 26-28.

Schuppenreduktionen:

Rumpf: 23 — 4 (5 — 27) 21 — 4 (74 — 104) 19 8 + 9 (85 — 113) 17
 Schwanzoberseite: ♂♂: 8 3 + 4 (18 — 22) 6 ♀♀: 8 3 + 4 (14 — 16) 6
 Maximale Länge: ♂♂: 410 mm ♀♀: 400 mm

Von der südöstlichen Steppenform gibt PARASKIV (1956: 171-175) eine gute Darstellung. Der Autor macht Angaben über den B i o t o p (bevorzugt sind Seeufer und Flusstäler, fehlt im dichten Wald und beschränkt sich in der Waldzone auf die Waldränder und Lichtungen; kommt auch in Steppen und Halbwüsten vor, dort speziell in Quellgebieten, Talsenken, Schluchten und Höhlen), die N a h r u n g (97% Heuschrecken, ferner Käfer, Spinnen, Echsen), die F o r t p f l a n z u n g (1-6 Jungtiere pro Wurf bei einer Tragzeit von 120-130 Tagen) und die A k t i v i t ä t (ist auch in der Dämmerung im Freien anzutreffen, z. B. im Mai morgens zwischen 4 und 5 und abends zwischen 7 und 8 im Freien beobachtet worden).

Leider fehlen Schuppenzahlen verbunden mit Höhenangaben der Fundorte. Es wäre interessant zu wissen, ob die Tiere in 2000 m Höhe sich von denen des Tieflandes unterscheiden und ob auch ein Biotopunterschied besteht. Wie bereits erwähnt scheint der Uebergang zu *berus* (171) etwas problematisch formuliert.

Das von T. REUSS (1933: 373) als *Acridophaga renardi eriwanensis* beschriebene Stück gehört, wie meine beiden Exemplare aus dem Gokčasee, ebenfalls hierher und zwar zur südwestlichen Steppenform.

6.2.3. *Subalpine Form.*

Ich stelle die Daten der drei untersuchten Exemplare nebeneinander.

Standort	MW 14889	ZIE	ZML 8389 (Taf. 2, Fig. 3.—5.)
Sammler	Ebner	Darevskij	Mlokosiewicz
Datum	24.7.1936	6.8.1955	1892
Geschlecht	♂	♂	♂
Ventralia (Ve)	131	133	129
Subcaudalia (Sc)	32	—	32
Reduktion 21/19	18	91	100
Reduktion 8/6	20	—	24
Länge total (Schwanz) . . .	230 (28)	275+(14+)	385 (50)

Apicale	1	2	1
Intercanthalia	5	7	11
Interocufrontalia	2/2	3/3	2+1/1 / 2+2/1
Labialia	9	9	10/9
Sublabialia (Sl)	9	9	9
Sl-Kontakt mit Infra-maxil- laria	4	4	4
Gularia	6	5	5
Farbe:			
Kehle	weisslich	weisslich	weisslich
Labialia	weisslich	weisslich	weisslich
Sublabialia	weiss	schw. gefleckt	schw. gefleckt

Das Exemplar ZML 8389 (Taf. 2, Fig. 3-5) wurde von NIKOLSKIJ selber als *dinniki* bestimmt, die übrigen beiden stimmen in Habitus und Pholidose weitgehend mit diesem überein. Die Kopfform (Schnauze abgerundet, Kopfoberseite flach) und die Zeichnung erinnern gleichzeitig an *V. berus* und an *V. ursinii*. Der Fundort des Exemplares aus Armenien wird von DAREVSKIJ (1956: 127) als subalpine, steinig-trockene Grassteppe beschrieben, weshalb ich diese Form bei *ursinii* einordne. Ich gebe zu, dass die dürftigen Kenntnisse über die Verbreitung von *kaznakovi* und *renardi* eine sichere Beurteilung erschweren. DAREVSKIJ hat übrigens sein Exemplar mit *V. kaznakovi dinniki* bezeichnet. Das Fehlen des breiten Lateralbandes — als Fortsetzung des Postocularstreifens — charakterisierte alle von mir untersuchten *kaznakovi*, sodass ich an meiner Beurteilung festhalte, es sei denn, man fasse *kaznakovi* als Rasse von *ursinii* auf, wie es bis vor kurzem auch MERTENS noch machte. Erst in der Arbeit über die Amphibien und Reptilien der Türkei (1952: 71) lesen wir: «Ich war früher geneigt, dazu (nämlich zum Rassenkreis von *ursinii*) auch *kaznakovi* (sic) zu stellen, möchte aber davon Abstand nehmen, bis es geklärt ist, wie im Kaukasus und der nördlichen Türkei die beiden Ottern verbreitet sind».

NIKOLSKIJ gibt folgende Beurteilung (1916: 242): *dinniki* lebt nach seiner Ansicht in den Bergen des Kaukasus und ersetzt dort *renardi*. Zur alpinen Form (*dinniki*) rechnet er dabei die Exemplare aus Swanetien, Lagodechi und dem Hochland von Armenien, mit Ausnahme eines Exemplars aus dem Gokčasee. Er betont die Schwierigkeit der Abgrenzung beider Arten und glaubt, dass erst

ein grösseres Material Aufschlüsse bringen wird. Meine beiden Exemplare aus dem Gokčasee zeigen tatsächlich augenfällige Unterschiede gegenüber dem Exemplar aus dem Legligebirge, vor allem sind es der zugespitzte Kopf und der erhöhte Canthus, die mich veranlassten, die Tiere in die südwestliche Steppenform einzuordnen.

Zu dem von WETTSTEIN (1953: 267) beschriebenen und von KNOEPFFLER & SOCHUREK (1955: 185) mit *Vipera ursinii ebneri* benannten Stück möchte ich noch eine Mitteilung von Prof. KOMAREK, Prag, veröffentlichen: « Ich las in der letzten Nummer des Zoologischen Anzeigers Ihren Artikel über *Vipera renardi* und glaube, es könnte Sie interessieren, dass ich diese Viper im hohen Kaukasus in Swanetien am Latpari-Pass an der Schneegrenze in ca. 2000 m Höhe gefunden habe, wo sie gar nicht selten unter flachen Steinen zu finden war » (Swanetien ist der locus typicus von *Vipera berus dinniki*).

Die von BAŞOĞLU (1947: 189) als *Vipera berus* var. *ornata* beschriebenen Stücke können sehr wohl zu zwei verschiedenen Formen gehören, wie MERTENS (1952: 71) festgestellt hat. Dazu müssen die Stücke aus dem Kars und Sarikamis genau untersucht werden. Leider blieben meine Versuche, die Tiere zur Einsicht zu bekommen, erfolglos. Die von F. WERNER (1914: 498) beschriebene *Vipera berus* aus Sabandja habe ich auch nicht ausfindig machen können; jedenfalls fehlt sie im Naturhistorischen Museum von Wien.

Nachdem ich festgestellt hatte, dass *V. b. dinniki* nicht zu *V. kaznakovi* zu stellen ist, lag es nahe, *V. kaznakovi* samt den mit ihr jeweils genannten Synonyma zu überprüfen, d. h. *Vipera kaznakovi* Nikolskij und *Vipera tigrina* Carevskij.

7. VIPERA KAZNAKOVI

Vom Typusexemplar findet sich in den Mitt. Kaukas. Mus. 1911 eine farbige Abbildung. Ich wollte den Kopf abbilden und liess eine Fotografie machen, die aber leider die Einzelheiten der Beschuppung zu wenig zum Ausdruck bringt. Das ist der Grund, weshalb ich mich mit der Wiedergabe eines topotypischen Exemplars begnügen muss (Taf. 3, Fig. 6-8).

7.1. MATERIAL (16 Ex.).

Umgebung von Stanica Ubinskaja, Gegend von Krasnodar	ZML 16105
Gegend von Maikop	ZML 10873 <i>a, b</i>
« Kaukasus »	ZMB 29617
Südwestabhang des Kaukasus	MW 15207
Kapustina Balka, bei Černorečevskaja Karaulka	SMF 32779
Gipfel des Berges Ačišho, Krasnoj Poljana	ZML 15523
Fišt Berg	ZML 11528
Jurevskoie, Cebelda, Suchum.	ZMT
Cebelda, Suchum	ZMT 4408, I, <i>d</i>
Čakva, Batum	ZMT 6408 <i>c</i>
Batum	ZMT <i>b</i>
Poršom an der Kura	MW 15153: 1, 2, 3

Die Orte liegen zwischen dem nordwestlichsten Gipfel des Kaukasus und der türkischen Grenze längs der Ostküste des Schwarzen Meeres. Im Süden überschreiten die Tiere die Achalzische Kette und dringen ins Kurabecken vor. Der von BAŞOĞLU gemeldete Fundort Hopa an der türkisch-russischen Grenze liegt etwa 50 km südwestlich vom nächstbekanntesten Fundort (Batum), der von NIKOLSKIJ (1911) erwähnt wird. Der türkische Fundort ist also nicht von den übrigen isoliert, wie MERTENS (1952: 71) annimmt.

7.2. VARIATIONSBREITE

1-2 Apicale, 5-14 Intercanthalia, im Mittel 10; Interocufrontalia meist zweireihig; Sincipitalschilder regelmässig, in einem Fall das Parietale aufgeteilt; 8-10 Labialia, vorwiegend 9; Skleralring meist doppelt; 9-11 Sublabialia, die ersten 3-5 an den Inframaxillaria; 3-6, meistens 5, Gularia von den Inframaxillaria zum ersten Ventrale.

Ventralia: ♂♂ 133-140; ♀♀ 130-141.

Leichte Zunahme der Ventralia von Süden nach Norden; unter Einschluss der Exemplare von Hopa wird die Variationsbreite für die ♂♂ auf 130-140 Ventralia erweitert.

Subcaudalia: ♂♂ 29-35; ♀♀ 25-29.

Schuppenreduktionen:

Rumpf.	25 — 5(5 — 9) 23 — 4 (10 — 27) 21 9 + 10 (69 — 105)
	19 4 + 5 (80 — 118) 17
oder	25 5 + 6 (5 — 9) 23 4 + 5 (10 — 27) 21 4 + 5 (69 — 105)
	19 8 + 9 (80 — 118) 17
Schwanz.	♂♂: 8 — 4 (21 — 25) 6 ♀♀: 8 — 4 (12 — 19) 6

Die Zahl der Ausbuchtungen der Wellenlinie auf dem Rumpf schwankt um 50; die Rückenbinde reicht seitlich bis zur 7. Costalreihe und ist nirgends in Einzelflecken aufgelöst; auf den Flanken verläuft eine dunkle Fleckenreihe, die sich zu einem Band vereinigen kann; Kopfoberseite dunkel, ohne spezielle Zeichnung; Postokularstreifen breit, in die dunkeln Flanken auslaufend; Grundfarbe variabel, rote, braune, gelbe Töne, Zeichnung braun oder schwarz; melanotische Exemplare sind bekannt; für die Kopfform ist die stumpfe, eingedrückte Schnauze und die breit aufgetriebene Backengegend charakteristisch.

8. *VIPERA TIGRINA*

Ich bin immer noch auf der Suche nach den von CAREVSKIJ beschriebenen Stücken, leider bisher ohne Erfolg. NIKOLSKIJ (1927: 257) synonymisiert diese Form mit seiner *V. b. dinniki*. Es scheint mir deshalb am Platz, ausser einer Foto (Taf. 1, Fig. 2) auch eine Uebersetzung der russischen Originalbeschreibung zu geben. Die Abbildung eines « Paratypoids » findet sich in REUSS (1935: 215-218). Es handelt sich hier offenbar um das (1930: 93) erwähnte Exemplar aus Maikop, das 1909 im Kubangebiet gefangen wurde und welches CAREVSKIJ an REUSS sandte und von dem in der « Kölnischen Ill. Zeitung » (1929) eine Foto erschienen sein soll (nicht gesehen).

8.1. ORIGINALBESCHREIBUNG (aus dem Russischen übersetzt).

Annuaire du Musée Zoologique de l'Académie des Sciences, Petrograd, 21, 1916: 34 ff:

« Neue Formen von Vipern aus den Gebieten des Russischen Kaiserreiches.

« S. Th. CAREVSKIJ, eingegangen 18. Mai 1915.

« *Vipera tigrina* spec. nov.

« 1 Ex Nord-Kaukasus, Vorobjev, 1906.

« 2 Ex Gebiet von Kuban 1909.

« Beschreibung: Kopf mit scharfem, stark ausgeprägtem Canthus, der jedoch nicht erhoben ist. Deshalb erscheint die Kopfoberseite ganz flach. Vorderende des Kopfes ist im Profil fast gerade, Kopf von oben betrachtet breit, vorne stumpf abgerundet mit breitem Bogen. Die Breite des Rostrale ist gleich oder fast gleich wie seine Höhe. Von oben ist dieses Schildchen fast nicht zu sehen, und es berührt 1—2 Apicalia. Der Kopf ist oben mit kleinen Schildchen bedeckt, die Zahl der Randschilder beträgt 5—6; grosse Schilder befinden sich auf der Stirn, über den Augen und auf dem Scheitel. Frontale nicht gross, aber relativ breit, somit ist seine Länge nur $1 \frac{1}{5}$ bis $1 \frac{1}{4}$ mal grösser als seine Breite. Die Länge des Frontale ist gleich seiner Entfernung vom Kopfende, und es ist gleich lang wie die Parietalia. Die Supraocularia sind gut entwickelt und vom Frontale durch drei Schuppen getrennt. Zwischen Frontale und Rostrale befinden sich 4 Querreihen von Schuppen. Nasalschild ganz; Schild über dem Nasale fällt nicht auf durch seine Grösse im Vergleich zu den andern kleinen Schildchen, welche es umgeben. Ein Nasorostrale trennt Nasale und Rostrale vollständig voneinander. Die Nasenöffnung liegt im unteren Teil des Nasale. Zahl der Oberlippenschilder ist 8—8; Schilder um die Augen 8—12. Die Augen sind von den Oberlippenschildern durch eine oder zwei Reihen von Schildern getrennt.

« Der Kopf ist sehr breit, seine maximale Breite ist gleich der Distanz zwischen Mundwinkel und Kopfende.

« Die Wangen sind stark aufgeblasen, so dass zwischen Schläfe und Auge eine Furche entsteht, welche nach dem oberen Teil des Kopfes ausläuft und parallel zum äusseren Rand der Parietalia verläuft. Die Schuppen rund um den Körper sind in 21 Längsreihen angeordnet und mit scharfen Kielen besetzt. Die Schuppen der unteren, äusseren Reihen sind ungekielt. Ventrabilia: 138-139; Analschild ganz. Subcaudalia: 28-34.

« Farbe oben grau-braun-gelb oder gelb, auf dem Rücken und Schwanz der Länge nach eine Reihe längerer querliegender Flecken in schwarz-braun oder schwarz. Ein Teil dieser Flecken vereinigt sich auf dem Nacken zu einer Art Zickzackstreifen, welcher manchmal unterbrochen ist, manchmal aber ohne Unterbruch in die Farbe des Kopfes übergeht und sich mit dieser vereinigt.

« Bemerkung: Ich finde es nötig, hier einzufügen, dass bei *Vipera renardi* in seltenen Fällen auch die Rückenstreifen auf dem Nacken nicht unterbrochen sind, sondern auf den Kopf übergehen und dort die Farbe des Kopfes annehmen. Die Erscheinung ist aber sehr selten.

« Der Kopf ist oben braun oder schwarz. Vom Auge zum Mundwinkel zieht sich durch die Schläfe ein Streifen, welcher dann auf die Halsseite und den Körper übergeht; dieser Streifen ist eingefasst von weissen Streifen, welche von den Oberlippenschildchen auf die Seiten von Hals und Körper übergehen, wo sie sich in eine Reihe von mehr oder weniger zahlreichen Tüpfchen auflöst. Unterseite grau oder schwarz

mit weissen Tüpfchen oder Färbung wie grün-grauer Marmor. Schwanzende unten gelb.

« Vergleichsbemerkungen:

Vipera tigrina steht *Vipera renardi* und *Vipera kaznakovi* sehr nah.

Diese drei Arten sind miteinander eng verwandt, aber jede besitzt eine Reihe spezifischer Merkmale, welche für ihre artliche Differenzierung zeugen. Nachfolgend die Merkmale, durch welche sich diese drei Arten unterscheiden:

« *V. renardi*:

Seitenkanten des Kopfes vereinigen sich deutlich in einem Winkel nach vorne; das Vorderende ist gewöhnlich spitzig, seltener etwas abgestumpft. Die Kante des Kopfes ist gewöhnlich vorstehend, so dass seine Oberfläche deutlich vertieft ist, selten ist die Kante des Kopfes nicht vorstehend und die Oberfläche eben. Normalerweise ist das Frontale länger als die Parietalia; nur selten (eher als Anomalie) ist das Frontale gleich lang oder kürzer als die Parietalia. Dann ist aber seine Länge auf jeden Fall kürzer als seine Entfernung vom Kopfende. Der Kopf erreicht seine maximale Breite bei etwa $1\frac{1}{2}$ bis 2 Oberlippenschilderbreiten an den Mundwinkeln. Auf dem Rücken ist gewöhnlich eine zickzackförmige oder eine aus rhomboidartigen Flecken bestehende Zeichnung. Schwarze Färbung kommt sehr selten vor.

« *V. kaznakovi*:

Seitenkanten des Kopfes vereinigen sich deutlich in einem Winkel nach vorne; Vorderende des Kopfes gewöhnlich stumpf, seltener zugespitzt. Die Kanten des Kopfes gewöhnlich stark vorstehend, so dass die Oberfläche eingedrückt ist. Frontale gewöhnlich länger als Parietale, selten gleich lang. Maximale Breite des Kopfes ist gleich der Entfernung von den Mundwinkeln bis zum Kopfende. Meist findet sich auf dem Rücken ein Streifen, der nur wenig zickzack- oder wellenartig ausgebuchtet ist. Selten ist die Färbung einförmig schwarz.

« *V. tigrina*:

Kopf breit, in einem breiten Bogen vorne stumpf abgerundet; Canthus nicht erhaben, Kopfoberseite vollständig flach; Frontale länglich, so lang wie die Parietalia und so lang wie der Abstand zur Schnauzenspitze. Maximale Kopfbreite gleich der Entfernung vom Maulwinkel zur Schnauzenspitze, dorsal zahlreiche längere, querliegende Flecken.

« Geographische Verbreitung:

3 Exemplare, welche als Grundlage der Artbestimmung dienen, wurden dem zoologischen Museum der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften vom Nordkaukasus zugestellt.»

Wichtig ist die Tatsache, dass CAREVSKIJ seine *V. tigrina* in Kenntnis der beiden Formen *V. renardi* und *V. kaznakovi* aufgestellt hat. NIKOLSKIJ (1927: 257) hat dann *V. tigrina* mit seiner

V. b. dinniki synonymisiert ohne aber, wie mir scheint, ein Exemplar vor sich gehabt zu haben.

8.2. MATERIAL (3 ♀♀)

Kuban	MW 15124 (Taf. 1, Fig. 2)
Maikop	SMF 33450
Guseripliskaja Poljana	ZML 14587 <i>a</i>

2 Apicalia (einmal ein breites); 3-10 Intercanthalia; Interoculo-frontalia mit Tendenz zur Bildung von Doppelreihen; Sincipital-schilder regelmässig; 8-9 Labialia; 9 Sublabialia, die ersten 3-4 berühren die Inframaxillaria; 4-5 Gularia.

Ventralia (3 ♀♀): 137-139; Subcaudalia (2 ♀♀): 28-29.

Schuppenreduktionen des Rumpfes:

$$25 - 6 (4 - 9) \quad 23 - 5 (6 - 24) \quad 21 - 4 (87 - 106) \\ 19 \quad 8 + 9 (95 - 125) \quad 17$$

Schuppenreduktion der Schwanzoberseite:

$$8 - 3 (14 - 18) \quad 6$$

Maximale Länge: 375 (40).

Möglicherweise handelt es sich bei diesen Exemplaren um eine nördliche Rasse von *Vipera kaznakovi*; die kleine Stichprobe reicht natürlich nicht aus, um diese Vermutung zu belegen. Es ist nicht von der Hand zu weisen, dass ein gewisser Unterschied in Habitus und Ausfärbung gegenüber den *kaznakovi*-Stücken aus dem Süden besteht, wie es CAREVSKIJ in seiner Publikation angibt.

9. PHYLOGENETISCHE DEUTUNG UND AUSBREITUNGSGESCHICHTE

Ich werde nach der Gesamtrevision der Gattung *Vipera* die Möglichkeiten ihrer Entwicklungs- und Verbreitungsgeschichte diskutieren und möchte hier nur einige neue Gesichtspunkte erwähnen, die sich aus der Bearbeitung von *V. ursinii* und *V. aspis* (noch nicht publiziert) sowie der ersten Analyse aller übrigen Arten ergeben haben. In Afrika sind südlich des Äquators keine Ver-

treter der Gattung *Vipera* anzutreffen: *Vipera superciliaris* Peters, 1854, und *Vipera hindii* Boulenger, 1910, gehören zu *Bitis*, genauer zur Gruppe *atropos-worthingtoni-cornuta* (KRAMER 1961).

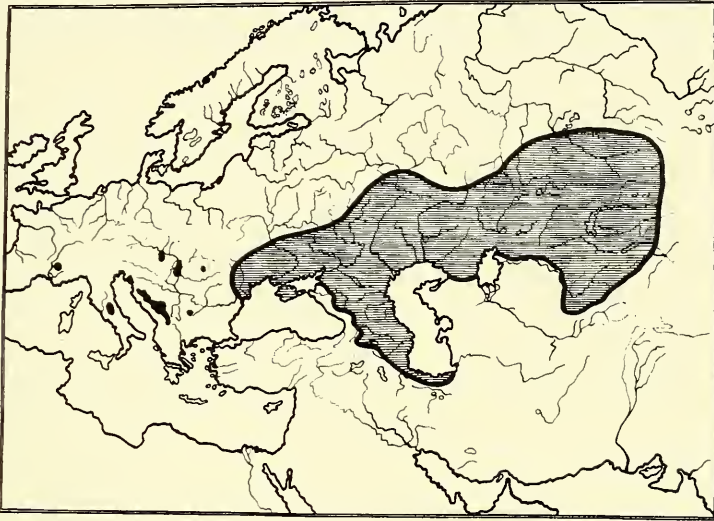


FIG. 9.
Karte des gesamten Verbreitungsgebietes der Spitzkopftotter
Vipera ursinii (Bonaparte, 1835).

Die Lokalisierung des Zoozentrums ins Gebiet zwischen Kaukasus und Altai (SCHWARZ 1936: 170-177) gewinnt damit an Wahrscheinlichkeit, da die sechs Arten: *ursinii*, *berus*, *kaznakovi*, *ammodytes*, *raddei* und *lebetina* auf relativ kleinem Raum zum Teil sympatrisch vorkommen und sich von hier aus ungezwungen die Ausbreitung und Evolution der übrigen Arten erklären lässt.

Die drei erstgenannten gehören zur Untergattung *Pelias* Merrem, 1820, äusserlich an den grossen Sincipitalschildern und 19-21 Costalreihen kenntlich. Auf Grund der Kopfbeschuppung, der Schädelmechanik und der Kopfmuskulatur darf angenommen werden, dass diese Gruppe sich direkt aus den Colubriden entwickelt hat. Inwieweit *Pelias* als Stammform der anderen Arten in Betracht kommt, ist noch nicht entschieden; es scheint, dass *lebetina*, *mawritanica* und *russellii* sich nicht direkt aus einer ähnlich gebauten Form herleiten lassen. Für die primitive Stellung von *Pelias* inner-

halb der Gattung lassen sich die folgenden neuen Gründe geltend machen. Die Aspis-Viper ist aus morphologischen und geografischen Gründen mit der Kreuzotter eng verwandt. Die Annahme, dass sich *V. berus* aus *V. aspis* entwickelt hätte und nicht umgekehrt wäre mit einer zweimaligen Aenderung des Karyotyps der Chromosomen verbunden, indem *V. aspis* 11 grosse und 10 kleine, *V. berus* wie auch der Grossteil der untersuchten Colubriden 8 grosse und 10 kleine Paare besitzen.

Das Gift der Spitzkopffotter und der Balkanotter weist einen namhaften Anteil von Neurotoxinen auf. Da die Säugetierfresser, bei welchen der hämotoxische Anteil gewöhnlich überwiegt, als phylogenetisch jüngere Glieder zu betrachten sind, erscheinen *berus* und *ursinii* als primitive Arten ihrer Gattung. Damit wird gleichzeitig die enge Verwandtschaft zwischen beiden belegt und der Balkan zum Träger einer Primitivfauna gestempelt.

Folgerichtig darf man also annehmen, dass die Vermehrung der Costalreihen und die Aufteilung der grossen Kopfschilder in kleine Schuppen einem Evolutionstrend innerhalb von Gattung und Familie gleichzusetzen ist (vergl. u. a. WETTSTEIN 1929).

Ich betrachte deshalb die Nominatrasse *V. u. ursinii*, die schuppenärmste innerhalb der Peliasgruppe, als phylogenetisch älteste Form. Es ist ausgeschlossen, ohne Fossilfunde stichhaltige Aussagen über die Verbreitung im Verlauf der erdgeschichtlichen Epochen zu machen. Aus Analogie mit anderen Wirbeltieren ist anzunehmen, dass das Verbreitungsareal mehrmals bezüglich Lage und Ausdehnung sich verändert hat. Dabei werden Klimaschwankungen als Ursache dieser Wanderungen im Grossen betrachtet.

Wenn wir davon ausgehen, dass die Ausbreitung im wesentlichen von Osten nach Westen erfolgt ist, so ist vermutlich die zeitweise Versteppung im Glazial für die Vorstösse in den Westen verantwortlich zu machen.

Ich würde die rezenten Inselvorkommen im Westen nicht als miocäne Relikte ansprechen, wie SCHWARZ (1936: 173) es macht. Denn selbst wenn wir es hier mit sozusagen erstarrten Formen zu tun haben, bei denen die Mutationsrate klein ist, so müssten sich während dieser langen Zeitspanne — wieder im Vergleich mit anderen Wirbeltieren — augenfällige Merkmale innerhalb dieser relativ kleinen Populationen ausgebildet haben, die eine spezifische oder wenigstens subspezifische Abtrennung rechtfertigen würden.

Wir dürfen eher annehmen, dass die Vorkommen in Frankreich, Italien und Jugoslawien erst in jüngerer Zeit isoliert wurden und bis ins Quartär wenigstens periodisch ein Genaustausch stattfand.

Die Wanderstrassen sind dabei nicht auf dem heutigen Festland zu suchen, sondern auf versunkenen Landbrücken, wie sie die Geologen im Jungpliozän von Lagosta zum Monte Gargano (Pelagosa Brücke) und glazial im damaligen Steppengebiet der nordwestlichen Adria annehmen. Man muss sich dabei vorstellen, dass eine Rasse, die heute als Bergform lebt, jeweils bei einem Kälteeinbruch zu einem Abstieg ins Tiefland gezwungen wurde, um bei einer nachfolgenden Wärmeperiode erneut im Gebirge Wohnsitz zu suchen.

Dabei kann der Fall eintreten, dass an geeigneter Stelle im Tiefland das Mikroklima mehr oder weniger konstant bleibt und so den Tieren genügend Zeit zur Anpassung bleibt. Das ist aber der Ausnahmefall, da bei konservativen Formen die Fähigkeit einer Umgewöhnung starke Einbusse erlitten hat. Während es im Gebirge leicht ist, durch eine Vertikalverschiebung Temperatur und Feuchtigkeit zu korrigieren und das durch Klimaschwankungen verloren gegangene Optimum wieder aufzusuchen, bleiben die Horizontalverschiebungen in der Ebene in dieser Hinsicht kaum wirksam.

Während eines solchen Klimawechsels dürfte sich im Donau- becken die Abspaltung von *rakosiensis* von der Nominatrasse vollzogen haben. Die Wärmeperiode, welche zur Trennung geführt hat, kann einerseits nicht allzulange zurückliegen, muss aber doch so nachhaltig gewirkt haben, dass sich subspezifische Merkmale ausbilden konnten. Es wäre möglich, diese Trennung zeitlich ins grosse Interglazial zu datieren.

Zu den engsten Verwandten der Karstotter im Westen gehört die subalpine *renardi* im Osten. Sie hat mit 21 Costalreihen allerdings nicht alle primitiven Merkmale der Gattung bewahrt, und wir müssen deshalb annehmen, dass schon im Miocän oder im Altplozän die Trennung Ost-West vollzogen wurde und die östlichen Formen eine eigene, parallele Entwicklung durchgemacht haben. Die östliche Bergform hat dabei wieder die primitiven Züge besser bewahrt als die entsprechende Tieflandsform, die aber im Gegensatz zu *rakosiensis* den Steppenbiotop beibehalten hat. Da die ökologische Trennung im Osten weniger klar ist als im Westen, sind auch die morphologischen Unterscheidungsmerkmale der drei Formen weniger scharf ausgeprägt.

Die typische *V. kaznakovi* an der Ostküste des Schwarzen Meeres sowie *V. berus* am Altai haben beide eine Anpassung an einen feuchteren Biotop vollzogen. Die beiden Formen stehen sich in vieler Beziehung nahe, ohne dass Uebergänge bekannt wären. Es ist wohl richtig, die beiden als selbständige Arten anzusprechen, oder dann *berus* und *ursinii* als einen einzigen Rassenkreis aufzufassen. BAŞOĞLU (1947) hat die zweite Ansicht vertreten und wurde dabei von MERTENS (1952 a: 71) kritisiert: « Dass *Vipera ursinii* als Unterart von *Vipera berus* zu betrachten ist, wie es BAŞOĞLU meint, ist mit dem modernen Artbegriff nicht vereinbar ». Ich sehe zwar nicht ein, worin dieser Widerspruch bestehen soll, bin aber ausserstande, eine der beiden Ansichten zu belegen und bleibe deshalb bei der zur Zeit anerkannten Beurteilung.

10. TAXIONOMISCHE ERGEBNISSE, SYNONYMLISTE

Die vorliegenden Untersuchungen ergeben folgende Aenderungen gegenüber der systematischen Gliederung durch MERTENS & WERMUTH (1960: 200-203):

1. In die Synonymie versetzt werden:

Vipera ursinii wettsteini Knoepfler & Sochurek, 1955 =
Vipera ursinii ursinii (Bonaparte, 1835).

Vipera ursinii macrops Méhely, 1911 =
Vipera ursinii ursinii (Bonaparte, 1835).

2. Eine andere Beurteilung erhält:

Vipera berus dinniki Nikolskij, 1913 =
Vipera ursinii renardi (Christoph, 1861).

Für eine weitergehende Beurteilung sind Hinweise gegeben worden, hingegen ist das Material für eine stichhaltige Differenzierung noch zu lückenhaft. Ich halte mich deshalb an die Liste der Amphibien und Reptilien Europas von MERTENS & WERMUTH (1960).

In der nachfolgenden Synonymliste sind soweit möglich Angaben über die Typusexemplare gemacht worden. Die Liste enthält neben der *ursinii*-Gruppe die in diesem Zusammenhang besprochene *Vipera kaznakovi*.

Leider ist die Neufassung der internationalen Regeln der zoologischen Nomenklatur noch immer nicht im Druck erschienen, weshalb ich mich bei der Abfassung der «Liste» an den Entwurf von BRADLEY (1957) gehalten habe.

Vipera kaznakovi Nikolskij

K a u k a s u s o t t e r

Vipera kaznakovi Nikolskij, 1909. Mitt. Kaukas. Mus., 4 (3): 174.

H o l o t y p u s : ZMT No. 4408 (gut konserviert).

T e r r a t y p i c a r e s t r. (hoc loco): USSR, Georgien, Kreis Suchum, Cebelda, an der Ostküste des Schwarzen Meeres (laut Etikette des Holotypus). — NIKOLSKIJ 1911, Mitt. Kaukas. Mus., 5: 81, Taf. 5.

Vipera tigrina Carevskij, 1916. Annuaire Mus. zool. Ac. Sci. Petrograd, 21: 34.

H o l o t y p u s : verschollen. Laut Originalbeschreibung: «Zool. Mus. Kais. Ak. Wiss. Nordkaukasus», heute: «Zoologisches Museum AN SSSR (Leningrad)».

T e r r a t y p i c a : Nordkaukasus und Kubangebiet.

Vipera berus ornata Basoglu, 1947. Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul, (B) 12 (3): 189, Taf. 1.

L e c t o t y p u s (det. MERTENS 1952 b: 354): SMF No. 44234 (gut konserviert).

T e r r a t y p i c a : Nordostanatolien, Vilayet Coruh, Hopa.

V e r b r e i t u n g : Von NW Georgien längs der Ostküste des Schwarzen Meeres bis Nordostanatolien; Gebiet der oberen Kura.

Vipera ursinii (Bonaparte)

S p i t z k o p f o t t e r

Pelias ursinii Bonaparte, 1835. Iconogr. Faun. Ital., 2 (12): —, Taf. —.

L e c t o t y p u s (hoc loco): ANSP No. 6915 (gut konserviert).

T e r r a t y p i c a : Italien, Abruzen in unmittelbarer Nähe der Provinz Ascoli.

Vipera ursinii (Bonaparte) Boulenger, 1893. Proc. Zool. Soc. London, 1893: 596, Taf. 51.

Verbreitung: Von Mittelasien bis Osteuropa.

Vipera ursinii ursinii (Bonaparte)

Karstotter

Vipera macrops Méhely, 1911. Ann. hist.-nat. Mus. Hungar., 9: 203, Taf. 3, Fig. 3, 4; Taf. 5, Fig. 4.

Lectotypus (hoc loco): MW No. 7001 (gut konserviert).

Terra typica: Herzegovina, Korita (= Terra typica restr.: MERTENS & MÜLLER 1928: 53).

Vipera ursinii macrops Méhely, 1924. Bolkaý Spomenik Srpske Kraljevske Akademije 61 (11): 26.

Vipera ursinii rudolphi Reuss, 1924. Wochenschr. Aqu.-Terr. Kunde, Braunschweig, 21: 546.

Typus: Bl. Aqu.-Terr.-Kunde 14, 1913: 145 Figur.

Terra typica: Herzegovina, Baba Planina.

Vipera ursinii wettsteini Knoepfler & Sochurek, 1955. Burgenl. Heimatbl., 27: 187, Abb. 1.

Holotypus: MW No. 14990 (gut konserviert).

Terra typica: Südostfrankreich, Dép. Basses-Alpes, Montagne de Lure, Wiesenflächen in der Umgebung des Schutzhauses (1570 m).

Verbreitung: Frankreich: Dép. Vaucluse und Basses Alpes. Italien: Abruzzen. Balkanhalbinsel: Bosnien, Herzegovina, Montenegro, Albanien, Macedonien, Nordwestbulgarien. Insel Krk Bergform über 1000 m. (Ausnahme Krk).

Vipera ursinii rakosiensis Méhely

Wiesenotter

Vipera berus rakosiensis Méhely, 1894. Zool. Anz. (1893), 16: 190.

Lectotypus (hoc loco): BM No. 94.1.22. Beschreibung des Ex. und Begründung dieser Wahl in (5.1).

Terra typica: Ungarn, Budapest, Rakosfeld.

Vipera ursinii rakosiensis Méhely. KNOEPFFLER & SOCHUREK, 1955.
Burgenl. Heimatbl., 17: 186.

V e r b r e i t u n g : Donaubecken, von Wien an südwärts zum 46. Breitengrad, in Transsylvanien und vereinzelt östlich des Eisernen Tores; in der Moldau westlich des Pruth bis zum Donaudelta; Nordostbulgarien? Tieflandsform, unter 250 m.

Vipera ursinii renardi (Christoph)

S t e p p e n o t t e r

Coluber foetidus Güldenstedt, 1801. in Georgi, Geogr.-phys. naturhist. Beschr. Russ. Reich, 3 (7): 1884, nomen oblitum.

Nach MERTENS & WERMUTH (1960: 3) ist ein Antrag an die Internationale Kommission für Nomenklaturfragen gestellt worden, diesen Namen zu verwerfen und *renardi* auf die Liste der nomina conservanda zu setzen.

Pelias renardi Christoph, 1861. Bull. Soc. Natural. Moscou, 34 (2): 599.

T y p u s : Belegstücke zur Originalbeschreibung konnten nicht festgestellt werden.

T e r r a t y p i c a : Südrussland, untere Wolga, Sarepta.

Vipera renardi (Christoph). Boulenger, 1893. Proc. Zool. Soc. London 1893: 598.

Vipera berus dinniki Nikolskij, 1913. Herpet. Caucas.: 176.

T y p u s : Belegstücke konnten nicht festgestellt werden.

T e r r a t y p i c a : USSR, Nordkaukasus, Bez. Majkop am Oberlauf der Kleinen Laba und Svanetien.

Acridophaga uralensis Reuss, 1929. Wochenschr. Aqu.-Terr. Kunde, Braunschweig, 26: 64.

T y p u s : vernichtet (einst ZMB No. 2856).

T e r r a t y p i c a : Russland, Ural.

Acridophaga eriwanensis Reuss, 1933. Nachr.-Bl. Aquar.-Terr. Ver. Berlin, 1933: 373.

T y p u s : verschollen.

Terra typica: USSR, Armenien, Umgebung von Eriwan, 2000 m.

Vipera ursinii renardi (Christoph). SCHWARZ, 1936. Behringwerk Mitt. 7: 186. Taf. 26, Fig. 1; Taf. 31, Fig. 1.

Vipera ursinii ebneri Knoepffler & Sochurek, 1955. Burgenl. Heimatbl., 17: 185.

H o l o t y p u s : MW No. 14889 (gut konserviert).

Terra typica: Nordpersien, Elburs-Gebirge bei Rhene Demawend, 2700 m.

Vipera kaznakowi dinnicki (sic) Nikolskij. DAREVSKIJ, 1956. Izvestija Akademii Nauk Armjanskoj SSR 9 (12): 128.

Die Bezeichnung «*Coluber ursinoides*», die NIKOLSKIJ 1927 geprägt hat, ist kein Artnamen, sondern die Benennung einer hypothetischen Form, die nicht der zoologischen Nomenklatur untersteht. Trotzdem finden wir in MERTENS & WERMUTH (1960: 203) diesen Namen in der Synonymliste zitiert und zwar

- 1) als hypothetische Stammform für *V. b. berus* und *V. b. sachalinensis*;
- 2) synonymisiert mit *V. u. renardi*.

Beides entspricht nicht der Absicht des Autors. Ich zitiere in freier Uebersetzung NIKOLSKIJ (1927: 256): «Mit Rücksicht auf die eben gemachten Erwägungen und die erwähnten Tatsachen glaube ich, dass schon vor Beginn der Eiszeit neben der *C. berus* eine Otter als Ahnform der heutigen *C. sachalinensis* und *C. ursinii* existierte; diese hypothetische Urform nenne ich der Kürze halber *C(oluber) ursinoides...*»; und weiter unten: «Existierte die Steppenotter *C. renardi* schon zur Eiszeit oder differenzierte sie sich erst im Verlauf dieser Epoche? Zur Abklärung dieser Frage fehlen die nötigen Unterlagen...».

V e r b r e i t u n g : Vom Altai und Semirjetčensks-Gebiet westwärts durch Turkestan, die Kirgisensteppen und das südliche Russland (Armenien, Kaukasus bis Bessarabien) zum Donaudelta.

11. RÉSUMÉ

Révision de l'espèce *Vipera ursinii* basée essentiellement sur la riche collection du musée de Vienne. L'étude statistique et la comparaison des différentes formes de l'ouest révèlent l'existence de deux sous-espèces seulement: une forme de montagne *Vipera ursinii ursinii* (Bonaparte, 1835), habitant les Balkans, l'Italie et la France, et une forme de plaine, *Vipera ursinii rakosiensis* Méhely, 1893, particulièrement répandue dans le bassin du Danube au sud de Vienne. Pour les formes plus orientales, l'auteur réserve son jugement: il semble qu'il existe à l'est les trois races déjà soupçonnées par MÉHELY, soit une race de plaine, une race de montagne et une race alpine, réunies provisoirement sous le nom de *Vipera ursinii renardi* (Christoph, 1861). *Vipera kaznakovi* Nikolskij, 1909, est voisin de *Vipera berus* avec lequel il ne présente pas de formes intermédiaires. *Vipera berus dinniki* Nikolskij, 1913, est placé en synonymie avec *Vipera ursinii renardi*. Une discussion sommaire de l'évolution et de la migration à travers les époques géologiques conclut à l'inexistence de vipères vraies au sud de l'Afrique. *Vipera superciliaris* Peters, 1854, et *Vipera hindii* Boulenger, 1910, appartiennent au groupe *Bitis atropos-worthingtoni-cornuta* (KRAMER 1961).

SUMMARY

This revision of the species *Vipera ursinii* is mainly based on the abundant material of the Museum of Natural History in Vienna. The statistical analysis of the western forms shows the existence of only two subspecies: *Vipera ursinii ursinii* (Bonaparte, 1835), which is a mountain form of the Balkans, Italy, and France, and *Vipera ursinii rakosiensis* Méhely, 1893, inhabiting chiefly the low country of the Danube basin south of Vienna. Concerning the eastern forms, the author comes to no definite conclusion, but believes that there are probably three races as already suspected by MÉHELY: a mountain race, a race of the plains, and an alpine race, all three provisionally united under the name *Vipera ursinii renardi* (Christoph, 1861). *Vipera kasnakovi* Nikolskij, 1909, is closely related to *Vipera berus*, but there are no intermediate forms between them. *Vipera berus dinniki* Nikolskij, 1913, is a synonym of *Vipera ursinii renardi*. After a brief discussion of the evolution

and migration of *Vipera* through geological horizons, the author comes to the conclusion that no *Vipera* exist in South Africa; *Vipera superciliaris* Peters, 1854, and *Vipera hindii* Boulenger, 1910, belong to the *Bitis atropos* — *worthingtoni* — *cornuta* group (KRAMER 1961).

12. ZITIERTE LITERATUR

- ANGEL, F. 1940. *Reptiles et Amphibiens*. Faune de France. 45: 1-204, Fig. 1-83.
- BĂCESCU, M. 1936. *Une vipère nouvelle pour la faune de la Roumanie, Vipera u. macrops*. Mém. dans le massif des Monts Bucegi. C. R. Acad. Sci. Roumanie 1: 30-33.
- 1937. *Câteva interesante date herpetologice pentru fauna României și unele propuneri de rezervatii naturale in legătură cu ele*. (rumänisch). Rev. « V. Adamachi » 23.
- 1938. *Contribution à la connaissance des reptiles et des amphibiens de la Roumanie*. Ann. Sci. Univ. Jassy 24/2 (1): 1-10, Fig. 1-3.
- 1941. *Sur la présence de Vipera ursinii ursinii Bonap. en Moldavie et quelques observations sur la biologie de Pelobates fuscus (Laur.) en Roumanie*. C. R. Acad. Sc. Roumanie 5 (1-2): 63-69.
- BAŞOĞLU, M. 1947. *On some varieties of Vipera berns from the extreme north-eastern Anatolia*. Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul (B) 12/1: 182-190, 1 Taf.
- BOLKAY, St. J. 1924. *A List of the Amphibians and Reptiles, preserved in the Bosnian-Herzegovinian Land Museum (of Sarajevo), with morphological, biological, and zoogeographical notes (jugoslawisch mit englischer Zusammenfassung)*. Spomenik Srpske Kraljevske Akademije 61: 1-37, Tafel 1-7.
- 1931. *Die Giftschlangen Bosniens und der Herzegovina*. Bl. Aqu.-Terr.-Kunde. 42: 156-161, Fig. 1-7.
- BOLKAY, St. J. & ČURČIĆ, V. 1920. *O nasim zmijama otrovnicama (jugoslawisch)* Glasnik zem. Mus. Bosni i Herzegovini, Sarajevo, 32: 155-204, 3 Taf.
- BONAPARTE, C. L. 1832-1841. *Iconografia della Fauna Italica, 2, Anfibi*, Faszikel 1-30, 54 Tafeln.
- BOULENGER, G. A. 1893. *On a little-known European Viper, Vipera ursinii Bonaparte*. Proc. Zool. Soc. London 6: 596-599, Taf. 51.
- 1896. *Catalogue of the Snakes in the British Museum*, Band 3.
- BRADLEY, J. Ch. 1957. *Draft of the English text of the International Code of Zoological Nomenclature as amended by the Paris (1948) and Copenhagen (1953) Congresses*. Bull. Zool. Nomenclature. 14 (1/6): 7-190 and 14 (7/9): 191-286.

- BUREŠ, I. & CONKOV, J. 1934. *Untersuchungen über die Verbreitung der Reptilien und Amphibien in Bulgarien und auf der Balkanhalbinsel. II. Teil. Schlangen.* Mitt. Königl. naturw. Inst. Sofia 7: 106-188, Fig. 1-37, Karte 16-39. (bulgarisch, deutsche Zusammenfassung).
- CAREVSKIJ, S. F. 1916. *Formes nouvelles du genre Vipera, trouvées dans l'Empire russe* (russisch). Annuaire Mus. zool. Acad. Sci. Petrograd 21: 34-39.
- ČERNOV, S. A. 1959. *Fauna von Tačikistan, Stalinabad.*: 1-203, Fig. 1-13 (russisch).
- CHRISTOPH, H. 1861. *Pelias renardi, mihi.* Bull. Soc. Imp. Natural. Moscou. 34: 601-606.
- COPE, E. D. 1860. *Catalogue of the Venemous Serpents in the Museum of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, with noes on the Families, Genera and Species.* Proc. Acad. nat. Sci. Philadelphia 1859: 332-347.
- DAREVSKIJ, I. S. 1956. *Eine für die armenische Fauna neue Giftschlange, Vipera kaznakovi* (sic). *Nik. Isvestija Akad. Nauk Armjanskoj SSR* 9 (12): 127-130, Fig. 1 (Kopf), Fig. 2 (Karte) (russisch).
- DELY, O. G. & JANISCH, M. 1959. *La répartition des vipères des champs (Vipera ursinii rakosiensis Méhely) dans le Bassin des Carpathes.* *Vertebrata Hungarica Mus. hist.-natural. Hungarici* 1/1: 25-34.
- DOWLING, H. G. 1951 a. *A proposed method of expressing scale reduction in snakes.* *Copeia*, No. 2: 131-134.
 — 1951 b. *A proposed standard system of counting ventrals in snakes.* *Brit. J. Herpetol.*, 1 (5): 97-99.
- DREUX, P. & SAINT GIRONS, H. 1951. *Ecologie des Vipères. II. Vipera ursinii Bon.* Bull. Soc. zool. France 74: 47-54.
- DUELLMAN, W. E. 1958. *A Monographic Study of the Colubrid Snake Genus Leptodeira.* Bull. Amer. Mus. nat. Hist. 114 (1): 1-152, Textfig. 1-25, Taf. 1-31, Karte 1-25, Tab. 1-30.
- GILAREVSKIJ, R. R. 1955. *Übersetzung sovietischer Bücher in fremde Sprachen: Transliterationsmethode.* *Sovietskaja bibliografija* 39: 31 (russisch).
- GUGLER, W. 1903. *Herpetologische Skizzen aus Südistrien, Dalmatien, Montenegro und der Herzegowina.* Bl. Aqu.-Terr. Kunde 14: 132-134, 143-146, 2 Fig. von L. Müller-Mainz.
- KARAMAN, S. 1921. *Beiträge zur Herpetologie von Jugoslawien.* *Glasnik kroat. naturw. Ges., Zagreb* 33: 193-208.
 — 1939 a. *Über die Verbreitung der Reptilien in Jugoslawien.* *Ann. Mus. Serbiae merid. Skopje* 1: 1-20.
 — 1939 b. *Vipera ursinii Bonaparte, die dritte Giftschlange Südserbiens.* *Bull. Soc. sci. Skopje* 20/7: 165-166.

- KENT, F. I. 1956. *Progrès internationaux dans le domaine de la translittération*. Bull. Unesco. intention. biblioth. 10 (5, 6), art. 303: 135-138.
- KLAUBER, L. M. 1956. *Rattlesnakes, their Habits, Life Histories, and Influence on Mankind*. 1: 1-XXIX, 1-708; 2: 1-XVII, 709-1476. Berkeley and Los Angeles.
- KNOEPFFLER, L. Ph. & SOCHUREK, E. 1955. *Neues über die Rassen der Wiesenotter (Vipera ursinii Bonaparte)*. Burgenl. Heimatbl. 17/4: 185-188.
- 1956. *Amphibien und Reptilien zwischen Banyuls und Mentone*. Aqu. Terr. Leipzig 3: 147-151, 181-183. 4 Fig.
- KOPSTEIN, F. 1913. *Zur Biologie der Vipera ursinii Bon.* Zool. Anz. 43: 234-239.
- 1914. *Vipera macrops Méhely, in Freiheit und im Terrarium*. Bl. Aquar.-Terr. Kunde 25 (34): 589-596.
- KRAMER, E. 1958. *Über eine interessante Giftschlange, Vipera ursinii Bonaparte, aus den Abruzzen*. Aquaria-Nachr. 5/9: 137, 145-146.
- 1961. *Über zwei afrikanische Zwergpuffottern, Bitis hinddi (Boulenger, 1910) und Bitis superciliaris (Peters, 1854)*. Vierteljahresschr. naturf. Ges. Zürich, 106 (4): 419-423, Fig. 1.
- KRASSAWZEFF, B. A. 1943. *Zur Biologie der Steppenotter im Nordkaukasus*. Zool. Anz. 142: 141-144.
- LANZA, B. 1958. *Notizie su due Popolazioni insulari di Lacerta muralis e sulla Vipera ursinii in Italia*. Ann. Mus. Civ. Stor. natural. Genova 70: 305-322.
- LEPRI, G. 1923. *Su la presenza della Vipera berus L. nell'Appennino centrale*. Boll. Ist. Zool. Univ. Roma. 1: 73-78.
- LUGARO, G. 1957. *Elenco sistematico dei rettili italiani conservati nella Collezione di studio esistente presso il Museo di Storia Naturale di Milano, con brevi note critiche ed esplicative*. Atti Soc. Ital. Sci. nat. Mus. Civ. Stor. Nat. Milano. 96 (1, 2): 20-36.
- MÉHELY, L. 1894. *Die Kreuzotter (Vipera berus) in Ungarn*. Zool. Anz. 1893, 16 (420): 186-192.
- 1895 a. *Vipera ursinii Bonap., eine verkannte Giftschlange Europas*. Zool. Anz. 1894, 17 (440): 57-61; (441): 65-71; (442): 86-87.
- 1895 b. *Magyarorszag kurta kigyoi, Vipera berus L. és Vipera ursinii Bonap.* (ungarisch). Math. term. Közl. Magyar. Ak. 1894, 26: 373-478.
- 1911. *Systematisch-phylogeneische Studien an Viperiden*. Ann. Mus. nat. Hungarici 9: 186-243, Taf. 3-5, 6 Textfig.
- MERTENS, R. 1952 a. *Amphibien und Reptilien aus der Türkei*. Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul (B) 17/1: 41-75.

- 1952 b. *Nachtrag zu « Amphibien und Reptilien aus der Türkei »*. Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul (B) 17/4: 353-355.
- MERTENS, R. & MÜLLER, R. 1928. *Liste der Amphibien und Reptilien Europas*. Abh. Senckenberg. naturf. Ges. 41/1: 1-62.
- MERTENS, R. & WERMUTH, H. 1960. *Die Amphibien und Reptilien Europas. (Dritte Liste, nach dem Stand vom 1. Januar 1960)* Frankfurt a.M.: I-XI, 1-264, Fig. 1-45.
- MOURGUE, M. 1909. *Les Vipères du Ventoux*. Feuilles Jeunes Nat. 39: 70-71.
- NIKOLSKIJ, A. M. 1909. *Eine neue Vipernart aus dem Kaukasus*. Mitt. kaukas. Mus. Tiflis 4/3: 173-174. (Vorläufige Mitteilung, russisch und deutsch.)
- 1911. *De nova genere Viperæ specie e Caucaso: Vipera kaznakovi*. Mitt. kaukas. Mus. Tiflis. 5: 81-84. Lateinische Originalbeschreibung mit Farbtafel.
- 1913. *Herpetologia Caucasica*. Tiflis (russisch).
- 1916. *Faune de la Russie et des pays limitrophes*. 2. Petrograd (russisch).
- 1927. *Coluber (Vipera) sachalinensis (Tzar.) und seine Geschichte*. Annuaire Mus. Zool. Acad. Sci. URSS 27: 247-260 (russisch, Diagnosen lateinisch).
- OLIVER, J. A. 1948. *The Relationships and Zoogeography of the Genus Thaleropsis Oliver*. Bull. Amer. Mus. nat. Hist. 92 (4): 157-280, Textfig. 1-13, Taf. 16-19, Tab. 1-13.
- PACLT, J. 1958. *Farbbestimmungen in der Biologie*. Jena: 1-76. Fig. 1-22, Taf. 1-5.
- PARASKIV, K. P. 1956. *Die Reptilien von Kasachstan*. Akad. Wiss. Kasachstan SSR. Zool. Institut: 1-229, Fig. 1-69, Taf. 1-19 (russisch).
- REUSS, Th. 1929. *5 Fotos von Giftschlangen*. Kölnische Ill. Zeitung vom 12.1.29, No. 2 (nicht im Original gesehen).
- 1930. *Über eine neurotoxische Otterngruppe Europas, Mesocoronis 1927, und ihre Stellung unter den Solenoglyphen der Welt*. Glasnik Zemaljsk Muzeja Bosni i Hercegovini 42: 57-114, Taf. 1-6 und Tab. IV am Schluss des Heftes.
- 1933. « *Fortsetzung und Schluss der Originalberichte.* » Nachr.-Bl. Aqu.-u. Terr.-Ver. Berlin: 372-373.
- 1935. *Erläuterungen zur Typenfrage in der Zoologie an Hand von Bildern europäischer Giftschlangen*. Nach.-Bl. Aqu.-u. Terr.-Ver. Berlin. 16: 215-218.
- SALGUES, R. 1937. *Faune des Ophidiens de Provence*. Ann. Soc. Hist. Nat. Toulon 21: 130-150.
- SCHREIBER, E. 1912. *Herpetologia europea*. 2. Aufl. Jena: I-X, 1-960, Fig. 1-188.

- SCHWARZ, E. 1936. *Untersuchungen über die Systematik und Verbreitung der europäischen und mediterranen Ottern*. Behringwerk Mitt., Marburg, 7: 159-362, Taf. 1-35, 1 Karte.
- SOCHUREK, B. 1954. *Grundzüge einer Herpetofauna des Burgenlandes*. Burgenl. Heimatbl. 16/4: 159-166, 4 Fig.
- 1956. *Kleine Herpetogeographie von Oesterreich*. Natur und Land 42 (10+12): 181-182.
- 1957. *Zur Ausrottung der Wiesenotter*. Natur und Land 43 (12): 164.
- 1958. *Zur Verbreitung der Lurche und Kriechtiere im Burgenland*. Burgenl. Heimatbl. 20/3: 149-150.
- STEINHEIL, F. 1913-1929. *Die Europäischen Schlangen*. Heft 1-6, Tafel 1-30 vom Verfasser; Heft 7-9, Tafel 31-45 von L. Müller.
- STUGREN, B. 1955. *Vipera de Stepa, Vipera ursinii (Bonap.) de la Finațele Clujului*. Acad. Rep. Pop. Romine Fil. Cluj. Studii Cerc. Stiint. Ser. 2 (1/2) 6: 59-77, Tab. 1-3, Textfig. 1-3, Taf. 1-3, 1 Karte (rumänisch mit russischer und französischer Zusammenfassung).
- TERENTJEV, G. V. & ČERNOV, S. A. 1949. *Enzyklopädie der Reptilien und Amphibien*. 3. Auflage: 1-130, Fig. 1-123, Karte 1-37 (russisch).
- TOMASINI, O. 1894. *Skizzen aus dem Reptilienleben Bosniens und der Herzegowina*. Wiss. Mitt. Bosniens u. Herzegowina 2: 560-661.
- VANCEA, St. & IONESCU, V. 1954. *Contribution à l'étude de la vipère de steppe*. Rev. Univ. « Al. I. Cuza » et Ist. Polit. Iasi 1 (1-2): 241-248, Fig. 1-3.
- WERNER, F. 1895. *Die Reptilien und Batrachierfauna der jonischen Inseln*. Verh. zool. bot. Ges. Wien 44 (1894): 225-237.
- 1902. *Beiträge zur Biologie der Reptilien und Batrachier*. Biol. Centralbl. 22 (24): 737-758.
- 1913. *Die Lurche und Kriechtiere in Brehm's Tierleben*. 2. Band. Kriechtiere: I-XIV, 1-598, 4. Auflage.
- 1914. *Zur Herpetologie der Türkei*. Zool. Anz. 43/11: 497-499.
- WERNER, R. M. 1951. *Einiges über Lebensart und Lebensbedingungen einer österreichischen Otter*. Aqua.-Terr. Z. 4 (6): 160-161, 1 Fig.
- WETTSTEIN, O. 1929. *Stammesgeschichtlich interessante Schlangen-Aberationen*. Biol. generalis, Wien 5 (3. Lief.): 411.
- 1953. *Vipera renardi aus Persien*. Zool. Anz. 150 (11/12): 266-268.



Fig. 1. — *Vipera macrops* Méhely, 1911. Lectotypus. MW 7001. Wird hoc loco mit *Vipera ursinii ursinii* (Bonaparte, 1835) synonymisiert.



Fig. 2. — MW 15124: *Vipera tigrina* Carevskij, 1916 = *Vipera kaznakovi* Nikolskij, 1909. Die Beurteilung dieser Form hat öfters gewechselt. Sie wurde 1927 von NIKOLSKIJ (: 257) mit *Vipera berus dinniki*, 1936 von SCHWARZ (: 189) mit *Vipera ursinii kaznakovi* und 1960 von MERTENS & WERMUTH (: 201) mit *Vipera kaznakovi* synonymisiert. Es ist möglich, dass es sich um eine nördliche Rasse der Kaukasusotter handelt, da gegenüber den Stücken aus dem Süden gewisse Unterschiede im Habitus und Ausfärbung vorliegen, hingegen ist das Material zu wenig umfangreich, um eine neue Beurteilung vorzunehmen.



3



4



5

Fig. 3-5. — *Vipera berus dinniki* Nikolskij, 1913. Wird hoc loco mit *Vipera ursinii renardi* (Christoph, 1861) synonymisiert. Fundort: Lagodechi, ca. 100 km östlich Tiflis, Kaukasus. Sammler: Mlokosiewicz, 1892. Standort: ZML 8389.

TAF. 3.



6



7



8

Fig. 6-8. — *Vipera kaznakovi* Nikolskij, 1909. Sammler: A. K. Woronow
5.7.1908. Standort: ZMT: 44-08 d. Syntype.

Zur Pigment- und Musterentwicklung bei squamaten Reptilien

von

Pio FIORONI

(Zoologische Anstalt der Universität Basel)

Mit 74 Abbildungen und 8 Tabellen

INHALT

Einleitung	728
Material, Methoden und Begriffe	730
I. Befunde an Ophidiern	732
A. Die embryonale Pigmententwicklung der Ringelnatter (<i>Natrix natrix</i>)	732
1. Embryonen vom 10.-12. Bruttag: erste Schuppenanlagen, erste extrategumentale Melanisierung	732
2. Embryonen vom 13.-17. Bruttag: erstes tegumentales Pigment	743
3. Embryonen vom 18.-22. Bruttag: Ausbau der Musterung durch Cutismelanophoren, erste Guanophoren	765
4. Embryonen vom 23.-27. Bruttag: arttypische Musterung, Pigmentierung der Häutungshaut	778
5. Embryonen vom 28. Bruttag bis zum Schlüpfen (34.-35. Bruttag): Verhornung, erste Gelbzellen, endgültiger Ausbau der Musterung	787
B. Zur embryonalen Entwicklung der Musterung bei anderen Ophidierarten	798
1. <i>Natrix tessellata</i> (Würfelnatter)	798
2. <i>Natrix maura</i> (Vipernatter)	801
3. <i>Elaphe longissima</i> (Aeskulapnatter).	801
4. <i>Leimadophis poecilogyrus</i> ("Buntnatter")	802

5. <i>Vipera aspis</i> (Juraviper)	804
6. <i>Python molurus</i> (Tigerschlange)	804
C. Zu den postembryonalen Veränderungen der Musterung bei den Ophidiern	804
D. Zur Pigmentierung der adulten Ophidier	808
II. Befunde an Sauriern	816
A. Ueber die Pigmententwicklung der Mauereidechse (<i>Lacerta muralis</i>)	816
1. Die embryonale Entwicklung	816
2. Zur postembryonalen Entwicklung	836
3. Zu den embryonalen Mustervariationen	836
B. Zur Entwicklung der Musterung bei anderen Saurierarten	830
1. <i>Lacerta agilis</i> (Zauneidechse)	830
2. <i>Lacerta viridis</i> (Smaragdeidechse)	834
3. <i>Lacerta vivipara</i> (Bergeidechse)	837
4. <i>Anguis fragilis</i> (Blindschleiche)	839
5. <i>Calotes mystaceus</i> (Agamidae)	840
6. <i>Ameiva bifrontata</i> (Tejidae)	842
III. Diskussion der Ergebnisse	848
A. Allgemeines zur Squamatenpigmentierung	848
B. Allgemeines zu den Melanophoren	852
C. Zur Pigmentierung der Sauropsiden	854
D. Zur Stellung der Reptilienpigmentierung innerhalb der Wirbeltiere	857
E. Allgemeine Musterfragen	859
IV. Zusammenfassung	863
Verzeichnis der Abkürzungen	865
Literaturverzeichnis	866

EINLEITUNG

Während bei Amphibien und Vögeln die Pigmententwicklung recht gut bekannt ist, fehlte bisher bei Reptilien eine zusammenhängende Darstellung. In der entwicklungsgeschichtlichen Arbeit über die Ringelnatter von RATHKE (1839) finden sich nur wenige und zudem histologisch nicht fundierte Angaben, und in PETER'S

Normentafel der Zauneidechse (1904) wird die Pigmentgenese sogar völlig ignoriert. Es ist daher gerechtfertigt, der Pigmententwicklung der Reptilien eine eigene Arbeit zu widmen. Als Hauptstudienobjekt diente uns die Ringelnatter; zur Ergänzung wurden weitere Schlangen- und namentlich auch verschiedene Eidechsenarten untersucht.

Bei vielen Vertebraten, von den Cyclostomen bis hinauf zu den Säugern, konnte der Ursprung der Melanophoren aus der Neuralleiste und auch aus der Neuralplatte experimentell bewiesen werden (vergleiche etwa die Literaturzusammenstellungen bei DU SHANE 1943 ff und HOERSTADIUS 1950). Auch die übrigen Chromatophorensorten (BYTINSKI-SALZ 1936, GUENDER 1955) und die nach der Amphibienmetamorphose neu hinzutretenden Pigmentzellen (TWITTY-BODENSTEIN 1939) stammen aus der Neuralleiste. Diese grosse Übereinstimmung sowie unsere eigenen histologischen Befunde rechtfertigen einen Analogieschluss auf homologe Verhältnisse bei den Reptilien und den Verzicht auf einen bei dieser Tiergruppe nur schwer durchzuführenden experimentellen Beweis.

Bezüglich der Morphologie der Farbzellen konnten wir weitgehend auf bereits Bekanntem fussen; deren Erforschung wurde schon Mitte des letzten Jahrhunderts durch die wegweisenden Arbeiten LEYDIG's eingeleitet. Unter den späteren Untersuchungen sind vor allem die Arbeiten von SCHMIDT zu nennen, deren Gliederung in vier Chromatophorensorten (Melanophoren, Guanophoren, Lipophoren, Allophoren) von vielen Autoren übernommen wurde. In neuester Zeit hat GUENDER (1953 ff) unsere biochemischen Kenntnisse der Pigmente stark erweitert und auf Grund des häufigen Vorkommens von Pterinen und Riboflavinen eine neue Einteilung in Melanophoren, riboflavinhaltige Iridocyten (= Guanophoren), Lipophoren und Pterinophoren vorgeschlagen.

Somit besitzen wir heute eine gute allgemeine Kenntnis des Baues der Chromatophoren (vgl. z. B. FUCHS 1914, SCHMIDT 1917, BIEDERMANN 1926, BALLOWITZ 1931, GUENDER 1954 ff). Dagegen fehlen, wenn man von der Arbeit von KLAUSEWITZ über *Sceloporus malachiticus* (1954 a) absieht, noch weitgehend genauere histologische Analysen von Farbkleidern der verschiedenen Reptilienarten.

Es ist mir ein Bedürfnis, meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. A. Portmann, unter dessen Leitung die vorliegende Arbeit

entstand, für seine dauernde Unterstützung und die zahlreichen wertvollen Ratschläge recht herzlich zu danken. Fräulein E. Sandmeier danke ich für ihre willkommene Hilfe bei der Beschriftung der Abbildungen und die vielen zeichnerischen Anregungen. Frau M. Schetty und Herr H. Hucker vom Schlangenspark Maggia halfen dauernd bei der Materialbeschaffung und überliessen mir in uneigennütziger Weise kostenlos manche Reptilieneier. Schliesslich verdanke ich Fräulein A. Kress eine grosse Zahl von Natternhemden der verschiedensten Schlangenarten.

MATERIAL, METHODEN UND BEGRIFFE

Für unsere Studie standen von *Natrix natrix*, *Lacerta muralis* und *viridis* zahlreiche Embryonen, je in mehreren parallelen Serien,

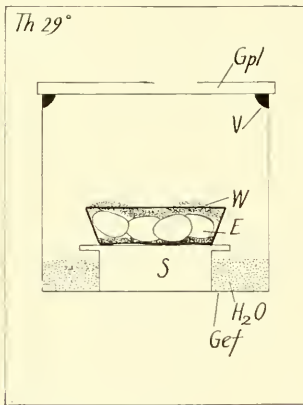


ABB. 1.

Schema der Bruteinrichtung für Reptilieneier. E: Eier, Gef: Brutgefäss, Gpl: Glasplatte, S: Sockel, Th: Thermostat, V: Vaseline, W: Watte.

zur Verfügung. Zusammenhängende Embryonalserien waren auch von *Natrix tessellata*, *Leimadophis poecilogyrus* und *Lacerta agilis* vorhanden, während von diversen anderen Arten weitere Embryonalstadien in grösserer oder kleinerer Anzahl untersucht werden konnten. Schliesslich wurden zur Vervollständigung auch zahlreiche Jung- und Adulttiere mit in die Untersuchung einbezogen.

Die Eier wurden nach der Ablage in einem offenen Gefäss in einen mit Vaseline und Glasplatte luftdicht verschlossenen Behälter verbracht, dessen Boden mit einer ca. 2 cm hohen Wasserschicht bedeckt war (Abb. 1). Um ein Nasswerden der Eier durch gelegent-

lich herabtropfendes Kondenswasser zu verhüten, wurden diese mit etwas Watte bedeckt. Diese gesamte Einrichtung befand sich in einem in der Temperatur etwas schwankenden Thermostat (27,5-30° C). Die Eier wurden täglich zum Auslüften eine halbe Stunde ins Freie verbracht.

Bei einer Durchschnittstemperatur von etwa 29° C ergaben sich folgende Entwicklungszeiten (gerechnet vom Tage der Eiablage):

<i>Lacerta muralis</i>	30 (gel. bis 33) Tage
<i>Lacerta agilis</i>	30 Tage (?) *
<i>Lacerta viridis</i>	43-45 Tage
<i>Natrix natrix</i>	34-36 Tage
<i>Natrix tessellata</i>	34 Tage
<i>Elaphe longissima</i>	43 Tage
<i>Leimadophis poecilogyrus</i>	44 Tage

* Da das Ablagedatum des im Freien gefundenen Geleges der Zauneidechse nicht bekannt war, wurde der erste Embryo der Serie durch Vergleich mit *Lacerta muralis*-Embryonen altersmässig bestimmt. Die auf Grund des ersten Embryos datierten weiteren Exemplare schlüpften, wie der Grosseil der Mauereidechsen, im Alter von 30 Tagen.

Da die Entwicklungsweise der einzelnen Embryonen etwas schwankt, werden stets Mittelwerte gegeben.

Alle Tiere wurden vor der Fixierung (Formol, Bouin) stets auch in frischem Zustand untersucht, da bei der Konservierung die Gelbzellen und bei Embryonen oft auch die Guanophoren zerstört werden. Histologisch konnten die Gelbzellen nur durch Gefrierschnitte der frischen Haut sichtbar gemacht werden (vgl. KLAUSEWITZ 1954 a). Auch auf direkt ins Dammarharz verbrachten frischen Hautstücken bleiben die natürlichen Farben relativ gut erhalten.

Zum genaueren Studium der Pigmentzellen wurden neben den mit der üblichen Paraffin-Methode hergestellten Schnitten (wobei sich übrigens auch nicht enthornte adulte Häute relativ gut schneiden liessen) in Dammarharz eingebettete Totalpräparate der Haut und der Embryonen (zum Studium der extrategumentalen Pigmentierung) verwendet. Zur Färbung dienten vorwiegend saures Hämalaun nach Meyer und Hämatoxyline (Delafield, Heidenhain) mit Benzopurpurin-Gegenfärbung, sowie Azan. Die Lage der Melanophoren liess sich auf Hauttotalpräparaten durch Anfärben der Hautkerne mit Hämalaun genau feststellen (vgl. Abb. 13 u. 14).

Bezüglich der Hauthistologie geben wir nur einfache Lagezeichnungen (Epidermis: Periderm (=Deckschicht), Stratum cor-

neum, intermedium, basale (germinativum); Basallamelle (Grenzlamelle); Cutis (Korium): Stratum laxum und compactum corii; Subcutis (Tela subcutanea) und gehen auf feinere Unterscheidungen, wie sie von vielen Autoren namentlich für die Cutis gegeben werden, nicht ein. Bei den Farbzellen unterscheiden wir unmelanisierte Melanoblasten (potentielle Melanophoren), melanisierte Melanophoren (Melanocyten, Schwarzzellen), Guanophoren (Iridocyten), sowie Gelb- und weitere Farbzellen. Alle in der Haut liegenden tegumentalen Pigmentzellen müssen scharf von den extrategumentalen Melanophoren der übrigen Körperschichten gesondert werden. Noch nicht melanisierte Melaningranula werden wie in den meisten Arbeiten als Propigmentgranula bezeichnet, obwohl dieser Terminus ungünstig ist, da es sich nicht um eine Pigmentvorstufe handelt.

Zur Charakterisierung der Schlangenflecke wird die Einteilung VON HARNACK's (1953) in A-, B- und C-Flecke verwendet (Abb. 8). Für die Eidechsenzeichnung brauchen wir bei den dunklen Zonen die prägnanten Bezeichnungen WERNER's (1890), während wir bei den hellen Zonen EIMER's Vorschlägen (1881) folgen, da WERNER diese Linien nicht speziell bezeichnet (vgl. Abb. 68). Die Unterteilung der Musterelemente in Fleckenzonen und Grundfarbe — ein Problem, das speziell bei den eigentlich als Grundfarbe zu wertenden „Hellflecken“ der Lacertilier aktuell wird — erfolgt nach der Wirkung auf die Gesamtzeichnung und nicht nach der oft umstrittenen phylogenetischen Herkunft. Die innerhalb der Flecke gelegenen Schuppen werden als Fleckschuppen, die übrigen entsprechend als Grundfarbenschuppen bezeichnet.

I. BEFUNDE AN OPHIDIERN

A. Die embryonale Pigmententwicklung der Ringelnatter (*Natrix natrix*).

1. EMBRYONEN VOM 10.—12. BRUTTAG: ERSTE SCHUPPENANLAGEN, ERSTE EXTRATEGUMENTALE MELANOPIHOREN

a) Zum Augenpigment.

Schlangenembryonen dieses Alters sind äusserlich hell und völlig pigmentfrei. Nur das Augenpigment, das wie alle übrigen Pigmente

ebenfalls von Abkömmlingen der Neuralleiste gebildet wird (RIS 1941, BARDEN 1942), ist bereits gut entwickelt. Da die Augen wesentlich vor den Hautorganen angelegt werden, ist es verständlich, dass ihr Pigment schon sehr früh auftreten muss, da es später nicht mehr in die komplizierten Retinastrukturen eingebaut werden könnte.

b) Die Aktivierung der Hautentwicklung.

Im bisherigen, in unserer Arbeit nicht beschriebenen Verlauf der Ontogenese ging es vor allem darum, die Anlagen der Organkomplexe aufzubauen, während die feinere Ausgestaltung zurückgestellt wurde. Daher ist auch das Integument bisher auf seiner primitiven embryonalen Struktur stehen geblieben.

Erst jetzt setzt, wie die in der ganzen Haut verbreiteten und bei etwas älteren Embryonen noch vermehrten Kernteilungen dokumentieren, plötzlich und rapid das eigentliche Hautwachstum ein. Dabei scheinen die Teilungen in der ganzen Haut gleichzeitig synchron und in Rythmen vor sich zu gehen. So finden sich Stadien mit auffällig vielen, grossen Prophasekernen, während bei weiteren Embryonen die Anaphasen dominieren. In wieder anderen Häuten treten nur vereinzelte Kernteilungen auf. Um auf Schnitten viele Mitosen zu erhalten, muss man gerade im Höhepunkt einer Teilungsperiode fixieren können. Da uns dies anfänglich nicht gelang, glaubten wir wie andere Autoren irrtümlicherweise an ein ausge dehntes Vorkommen von amitotischen Teilungen in der Haut, obwohl ja diese bei embryonalen Zellen und nicht ausdifferenzierten Geweben im allgemeinen selten sind. Die grosse Stoffwechselaktivität der Haut äussert sich zudem in den grossen, gut sichtbaren Nucleoli der Basalkerne.

c) Hautbau.

Wie bei Sauriern (Abb. 53) besteht am 10. Bruttag die Epidermis nur aus einer Basalschicht und einer Lage peripherer, flachgepresster Peridermzellen. Der spätere Unterschied von dorsaler und ventraler Epidermis ist bereits in der verschiedenen Form der Basalkerne angedeutet; diese sind dorsal eher rundlich, ventral hochoval. Auf dünnen Hautstellen (Hinterkopf, Schwanz) sind die Kerne sehr flach und nieder. Oberhalb der Basalkerne, die direkt

über der noch undeutlichen Grenzlamelle sitzen, erscheinen gelegentlich einzelne flachgestellte Kerne des späteren Stratum corneum. Die Zellgrenzen sind häufig erkennbar, aber nie richtig deutlich.

Im Korium liegen die kleinen Kerne dicht gedrängt; bei manchen Stadien sind einzelne Stratum laxum- und Stratum compactum-Fasern und gelegentlich auch ein Netz von längs- und querverlaufenden subepidermalen Fasern zu sehen.

Infolge des lockeren Hautaufbaues, namentlich des noch sehr losen Zusammenhanges zwischen Epidermis und Cutis, löst sich oft schon am unfixierten Totaltier die Epidermis mehr oder weniger stark ab; dadurch treten auf Schnitten in die Länge gezogene Basalkerne, Spalträume zwischen den einzelnen Hautschichten und ähnliche künstliche Bildungen auf, die man leicht missdeuten könnte. Durch die dünne Haut schimmern der Darmtrakt mit den anderen Eingeweiden und Blutgefäßen, sowie z. T. auch die Rippen stark durch.

d) Schuppen.

Nach dem 9. Bruttag werden am median noch offenem Bauch, der nach dem 12. Tag am Hals unter Bildung einer Naht zu verwachsen beginnt, die ersten Spuren der Ventralschilder als längliche, sich nicht überdeckende Schienen angelegt. Ihre Profilierung wird gegen dorsal zu undeutlich und verschwindet. Dorsalschuppen treten erst um den 11. Tag in Form rundlicher Höcker auf, welche nach dem 12. Tag zu sechseckigen Platten profiliert werden; ein Kiel fehlt noch völlig. Innerhalb der einzelnen Schuppenanlagen ist, wie bei den Sauriern (Abb. 53), die ganze Hautoberfläche mit winzig kleinen Erhebungen besetzt. Uebrigens scheinen Frühstadien in frischem Zustand oft noch völlig frei von Schuppenanlagen; diese werden erst nach der Fixierung, welche die Haut stark schrumpfen läßt, sichtbar.

Ein cephal-caudales Gefälle ist deutlich; etwa bis zum 11. Bruttag sind die Bauchschilder auf dem Hinterrumpf schwächer profiliert und die Dorsalschuppen erst auf Vorder- und Mittellumpf erkennbar. Der Schwanz ist noch am 12. Tag völlig frei von Schuppenanlagen. Auch beginnt die Verwachsung der Bauchschilder bezeichnenderweise in der Halsregion. Nur auf dem Kopf ist dieses cephal-caudale Entwicklungsgefälle weitgehend aufgehoben.

Während bei den Eidechsen sowohl bezüglich der Pigment- als auch der Hautentwicklung ein dorsal-ventrales Differenzierungsgefälle herrscht — ihre Schuppen treten zuerst dorsal auf — verläuft bei Ophidiern die Schuppenausgestaltung im Zusammenhang mit dem im einzelnen sehr tiefgreifenden Umbau des gesamten Bewegungsapparates von ventral nach dorsal. Somit zeigen die bei Schlangen morphologisch und funktional stark abgeänderten Ventralschilder auch eine andere Ontogenese als die primitiveren Eidechschuppen.

e) Hautblutgefäße.

Wegen der später zu behandelnden Pigmentierungstheorie ZENNECK's (p. 755) muss der Verlauf der Hautblutgefäße, die in diesem Stadium am besten sichtbar sind, kurz geschildert werden.

Unsere Untersuchungen zeigten bald, dass ZENNECK, der nur fixiertes Material studierte und sich zum Teil auf die frühe entwicklungsgeschichtliche Arbeit von RATHKE (1839) stützte, gar nicht alle Blutgefäße gesehen hatte, da neben den von ihm beschriebenen Längs- und Quergefäßen, die tatsächlich auf länger fixierten Embryonen, mehr oder weniger deutlich, allein zu sehen sind, noch weitere, nur an frischen Tieren erkennbare, maschenförmig verzweigte Adern auftreten. Diese oberflächlichen Gefäße, welche auch auf aufgehellten Totalpräparaten adulter Haut deutlich werden, kreuzen die Dorsalschuppen, während sie auf den Bauchschildern parallel zu deren Rand verlaufen (Abb. 2-4). Bei genauerer Betrachtung weisen diese, auf den ersten Blick „regelmässig“ angeordnet scheinenden Blutgefäße zum Teil recht beträchtliche Unterschiede auf; die Symmetrie ist eine relative.

Am frischen Tier sind die Blutgefäße verschieden gut sichtbar. Fast stets erscheinen ein median-dorsaler Blutsinus und ein starkes

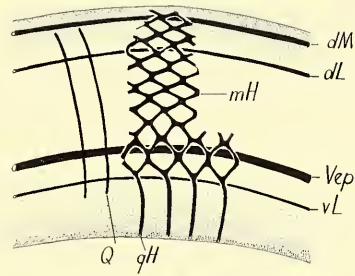


ABB. 2.

Oberflächliche Blutgefäße von *Natrix* (schematisiert). dM: dorsales Mediangefäß, dL: dorsales Lateralgefäß, Vep: Vena epigastrica, vL: ventrales Lateralgefäß, Q: Quergefäß, mH: maschenförmige Hautgefäße der Dorsalschuppen, qH: quergerichtete Hautgefäße der Bauchschilder.

Lateralgefäß (von ZENNECK als Vena epigastrica bezeichnet), welches sich als Vena jugularis (RATHKE 1839, O'DONOGHUE 1912)

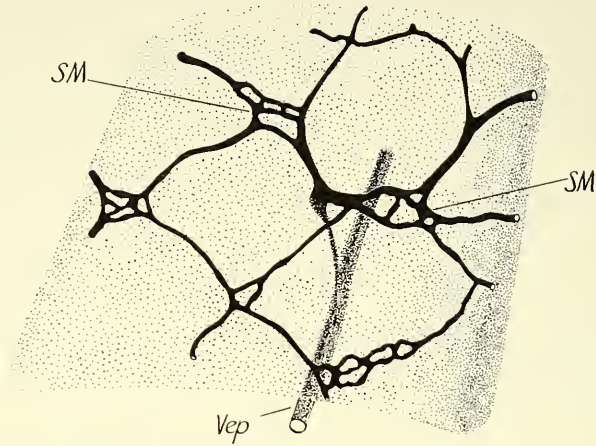


ABB. 3.

Natrix natrix-Embryo vom 12. Bruttag: maschenförmige dorsale Hautblutgefäße. SM: Lage des späteren Schuppenmittelpunktes.

auf den Kopf fortsetzt. Auch die oberflächlichen, maschenförmigen Gefäße treten praktisch immer in Erscheinung. Dagegen konnten wir die von ZENNECK beschriebenen Queradern nur selten und ein

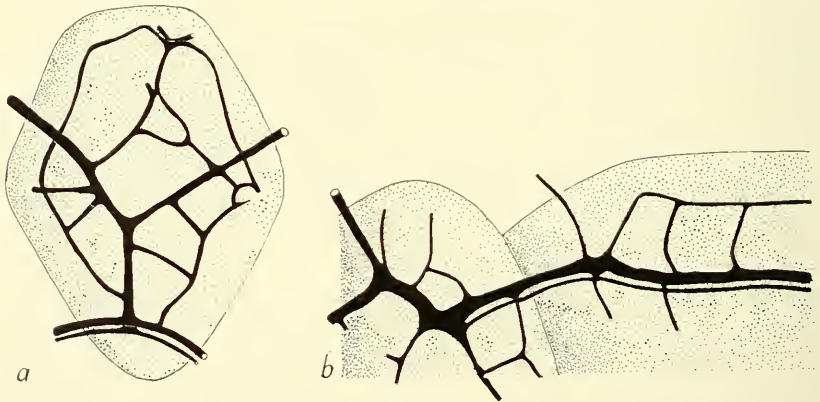


ABB. 4.

Leimadophis poecilogyrus: a) Hautgefäße einer medianen Dorsalschuppe des 29-tägigen Embryos, b) Hautgefäße des Bauchschienenrandes eines 24-tägigen Embryos.

sich oberhalb der Vena epigastrica befindliches Längsgefäß sogar nur an einem Embryo von *Vipera aspis* identifizieren. Ebenfalls kann ein weiteres, sich unterhalb der Vena epigastrica befindliches Längsgefäß nur gelegentlich gesehen werden. Durch die Fixierung verschwinden die maschenförmigen Gefäße, da sie am oberflächlichsten liegen. Sichtbar bleiben die Längsadern, wobei aber oft nur deren Einmündungsstellen in die jetzt besser zu erkennenden Quergefäße als Blutgefäßknäuel erhalten bleiben. Zu sehen sind also nur noch die von ZENNECK beschriebenen Gefäße, die zudem eigentlich gar keine Hautblutgefäße sind, da sie tiefer liegen, während die maschenförmigen Gefäße in Subcutis und Korium der einzelnen Schuppen lokalisiert sind.

Ein Vergleich mit den Sauriern zeigt (p. 816 ff), dass auch bezüglich der Blutgefäße die Ophidier stark abgeleitete Verhältnisse zeigen; das Fehlen von Querfalten, auf welchen bei Sauriern die primitiveren Körnerschuppen aufsitzen (Abb. 61), und die höhere Differenzierungsweise der Ophidier-Schindelschuppe scheinen mit der Ausgestaltung eines maschenförmigen Hautgefäßnetzes im Zusammenhang zu stehen. Die Blutgefäße werden aber bereits vor der Ausbildung von Schuppenanlagen ausdifferenziert.

f) Die frühe extrategumentale Pigmentierung.

Verbreitung der Melanophoren.

Während die Haut noch völlig hell ist, sind die extrategumentalen Melanophoren bereits recht weit verbreitet (vgl. Abb. 5). Die ersten eindeutig definierbaren Melanocyten treten um den 10. Tag im Hinterkopf (Ohrregion) und auf dem Rumpf unter den Wirbeln im Bindegewebe des Peritoneums auf, was BOLK (1910) an Teleostiern, ZENNECK ebenfalls an *Natrix natrix* und wir bei weiteren Schlangen- und Eidechsenarten bestätigen konnten. Auch DANNEEL (1957) entdeckte bei *Lampetra* die ersten Melanoblasten im lockeren Bindegewebe ums Neuralrohr, allerdings auch dorsal. Schliesslich beschrieb KOECKE (1957) bei der Ente die frühesten Melanophoren im Gebiet der Ohrblase.

Etwa einen Tag später finden sich weitere extrategumentale Melanophoren zwischen den splanchnischen Muskelbündeln und in der ganzen mesenchymatischen Auskleidung des splanchnischen Blattes der Peritonealhöhle, vor allem ventral und in Organnähe

(Blutgefäße, Darm, etc.). Auch in und um die ventraleren Bündel der Dorsalmuskulatur breiten sich einzelne Melanophoren aus; hingegen werden die eigentlichen, dicken dorsalen Muskelbündel erst

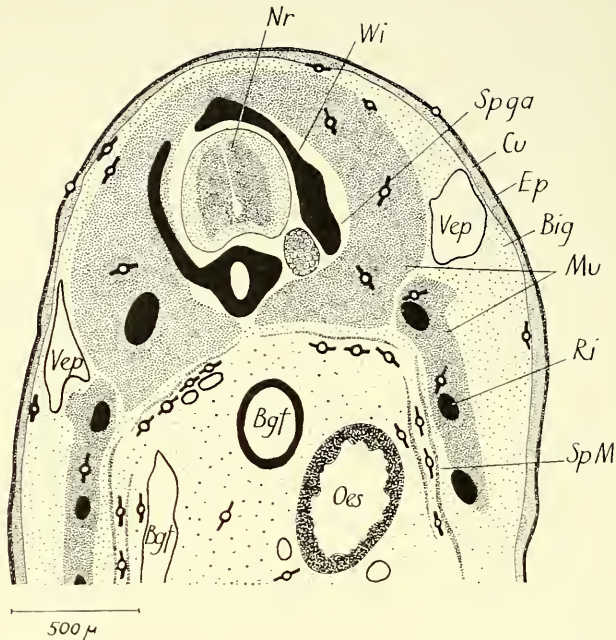


ABB. 5.

Natrix natrix-Embryo vom 12. Bruttage: Verbreitung der frühen, vorwiegend extrategumentalen Pigmentierung. Bgf: Blutgefäße, Big: Bindegewebe, Mu: Muskulatur, spM: splanchnische Muskulatur, Nr: Neuralrohr, Oes: Oesophagus, Ri: Rippen, Spga: Spinalganglion, Wi: Wirbelsäule.

nach dem 14. Tage mit Pigmentzellen versehen, wobei diese zuerst peripher und erst später innerhalb der Bündel vorkommen. Damit finden sich die Melanophoren in allen drei extrategumentalen Pigmentzonen WEIDENREICH'S (1912) (peri- und epineurale, pericoelomatische und perivasculäre Zone), wozu zusätzlich als vierte Zone noch die Muskulatur angeführt werden muss.

Um den 10. Tag sind die Melanophoren, welche bereits etwas divergierende Formen aufweisen, also Ansätze zum nachmalig sehr ausgeprägten Polymorphismus zeigen, noch recht hell. Neben vielen, mit Hämalan bläulich angefärbten Propigmentgranula kommen

erst wenige braune, melanierte Granula vor (Abb. 6 a ff). Auch besitzen Stadien früher Melanisierung sehr viel weniger Pigmentkörner als ältere Melanophoren, was ein Vergleich der Abb. 6 a-e mit der Abb. 6 f-h bestätigt. Entgegen BABAK (zit. VILTER 1941), der eine Abhängigkeit zwischen Verzweigungsgrad und Melanisierungsintensität annimmt, variiert die Zahl der Granula unabhängig von der Zellform, was auch bei tegumentalen Melanophoren bestätigt werden konnte.



ABB. 6.

Natrix natrix: Frühe Melanisierungsstadien extrategumentaler Schwarzzellen von 10-14-tägigen Embryonen. Ausser d (Muskulatur) stammen alle Melanophoren aus dem Bindegewebe unterhalb der Wirbel. Ppig: unmelanierte Propigmentgranula, s Melk: schwach melanierte, st Melk: stärker melanierte Melaninkörner.

Das im Integument so ausgeprägte cephal-caudale Pigmentierungsgefälle wird extrategumental nur durch die vorderhand noch etwas schwächere Pigmentierung der hinteren Rumpfabschnitte und das etwa um zwei Tage retardierte Erscheinen der Schwarzzellen im Schwanz angedeutet. Ebenfalls treten im Hinterrumpf die extrategumentalen Melanophoren etwas verspätet auf, was speziell für die Muskelmelanophoren gilt.

Die Wanderung der Melanoblasten.

Viele entwicklungsphysiologische Arbeiten (vgl. DU SHANE 1943 ff) haben eindeutig gezeigt, dass die Melanoblasten in ungefärbtem Zustand aus der Neuralleiste ausschwärmen und meist

erst nach Erreichung ihres Bestimmungsortes melanisieren. Eine Wanderung von bereits differenzierten Melanocyten wird von HAMILTON (1940) völlig bestritten; doch lassen Beobachtungen von DU SHANE (1943) und TWITTY (1945) an Amphibien und von LUBNOW (1957) und WENDT (1958) an Vögeln eine Wanderung mehr oder weniger weit ausgestalteter Pigmentzellen durchaus als möglich erscheinen. Gleichfalls scheinen bei der postembryonalen Umgruppierung von Musterelementen bereits ausdifferenzierte Pigmentzellen erfasst zu werden (vgl. WERNER).

Die Tatsache, dass der Weg der Melanoblasten von der Neuralleiste an ihre verschiedenen Bestimmungsorte ungleich lang ist, erklärt, wieso die Melanophoren der einzelnen Körperzonen zu verschiedenen Zeitpunkten auftreten.

Da sich die Neuralleiste gerade nach ihrer Bildung direkt unter der dorsalen Epidermis befindet, wäre zu erwarten, dass die ersten Melanocyten in die dorsale Haut und über das Neuralrohr zu liegen kommen. Doch finden sich diese in Wirklichkeit unterhalb der Wirbel und Spinalganglien im Bindegewebe des Peritoneums. Es ist daher anzunehmen, dass ein Grossteil der späteren Pigmentzellen beim Herabwandern der Hauptportion der Neuralleiste — die wesentlich an der Bildung der Spinalganglien, aber auch der Wirbel, beteiligt ist — entlang dem Neuralrohr (vgl. DETWILER 1937, RIS 1941) mitgenommen wird. Erst weiter ventral, in Nähe der Spinalganglien, werden dann die Melanoblasten ausschwärmen. Von diesem, von uns hypothetisch gefordertem Ausbreitungszentrum aus ist der Weg bis ins Bindegewebe unter der Wirbelsäule am kürzesten, womit das erste Auftreten der Melanophoren an dieser Stelle verständlich erscheint. Speziell bei *Leimadophis* bleibt das Gebiet unter den Spinalganglien auch später besonders dicht pigmentiert; ebenfalls ist bei *Natrix* hier teilweise eine stärkere Pigmentierung angedeutet. Auch DETWILER, BORCEA (1909, an Knochenfischen) und REAMS (1956, an Vögeln) glauben an ein Wandern der Melanoblasten zwischen Neuralrohr und Somiten.

Das erste tegumentale Rumpfpigment von *Lacerta muralis* wird im Gebiet des Lateralstreifens erscheinen, und bei Ophidiern werden die lateralen B-Flecke zuerst stärker hervortreten. Beide Musterzonen liegen an der unteren Grenze der grossen dorsalen Muskelbündel. Wiederum ist der Wanderweg vom Spinalganglion durchs Bindegewebe unter der Muskulatur besonders günstig und kurz.

Die Affinität der Melanophoren zu bevorzugten Gewebesorten.

Nach dem Auftreten des allerersten Pigmentes breiten sich weitere Melanoblasten vor allem im lockeren Bindegewebe gegen ventral aus. Hingegen sind in der später so auffällig pigmentierten dorsalen Muskulatur Melanophoren noch sehr viel seltener. Sicher kommen im Bindegewebe die Melanophoren rascher voran und wird dieses vor allem zur Wanderung nach aussen benutzt, was schon PROWAZEK (1900) bei Fischen annahm. Auch in der Muskulatur finden sich Schwarzzellen zuerst im oberflächlichen Perimysium externum ein und erscheinen erst später in den Sarcolemmen der einzelnen Fasern innerhalb der Bündel. Die Wanderung erfolgt also gleichfalls im Bindegewebe, wobei die breiteren Perimysien für das Vorwärtskommen besonders günstig sind.

Im Bindegewebe wird im einzelnen entlang den Fibrocytennetzen und faserigen Elementen gewandert, was WENDT (1958) schön an Gewebekulturen vom Huhn zeigen konnte. Gewebe ohne Fibrocytennetze, wie Knorpel, Sehnen, Augensklera, etc., bleiben unpigmentiert (LUBNOW 1957). Doch erscheint uns hier der Hauptgrund für das Nichteindringen der Melanoblasten im kompakten Bau dieser Gewebe zu liegen.

Relativ günstig für das Vordringen erweisen sich auch die Blutgefäße (vgl. ZENNECK 1894 u. a.). Dagegen konnte die von VAN RYNBERK (1906) und VILTER (1941) geforderte Abhängigkeit zum Nervensystem, ausser bei den bereits geschilderten Beziehungen zur Spinalganglienregion, histologisch nicht gesichert werden. Uebrigens gibt z. B. auch VILTER keine histologisch fundierten Beweise seiner Theorie.

Die Beeinflussung der Melanophoren durch das umgebende Gewebe.

Manche Tatsachen weisen auf eine Beeinflussung der Pigmentausbreitung hin. So erscheint bei den untersuchten Schlangen das extrategumentale Pigment früh (ab dem 10. Tag) und vor dem tegumentalen, dagegen kommt es bei *Lacerta muralis* erst nach dem 18. Bruttag, wenn die Musterung bereits prinzipiell angelegt ist, zu einem allgemeinen Auftreten extrategumentaler Melanophoren.

Die Intensität und Ausdehnung der extrategumentalen Pigmentierung variiert bei den verschiedenen Reptilienformen, wenn sie auch bei Schlangen und speziell bei Eidechsen, deren sämtliche Mesen-

terien oft tiefschwarz sind (vgl. MERTENS 1915), meist stark ausgeprägt ist. Eine Uebersicht zeigt die Verhältnisse bei Schlangen:

Starke extrategumentale Pigmentierung:

Natrix natrix, *tessellata*, *maura*, *Elaphe longissima*, *Coronella austriaca*, *Leimadophis poecilogyrus*, *Telescopus fallax*, *Vipera aspis*, *berus*, *ammodytes* (helle Form), *Crotalus terrificus*.

Schwache extrategumentale Pigmentierung:

Natrix maura (spanische Varietät), *Vipera ammodytes* (dunkelgraue Form).

Fehlende extrategumentale Pigmentierung:

Python molurus, *sebae*, *Boa constrictor*.

Im Gegensatz zu den Reptilien ist dagegen bei Säugern und Vögeln — wenn man vom äusserlich weissen, extrategumental aber maximal stark pigmentierten japanischen Seidenhuhn (White-Silkie) absieht (vgl. LUBNOW) — extrategumentales Pigment selten. Dieses Faktum wird von WEIDENREICH (1912) als evolutiver Prozess im Sinne einer Pigmentverlagerung vom Körperinnern in die äussersten Körperschichten gedeutet.

All diese Tatsachen lassen darauf schliessen, dass das Gewebe bestimmt, ob überhaupt pigmentiert wird, was auch durch entwicklungsphysiologische Versuche bestätigt worden ist (z. B. DU SHANE 1943, an Amphibien; WILLIER-RAWLES 1940, an Vögeln).

Ueber die genaue Wirkweise dieser Pigmentierungsstoffe ist nur wenig bekannt. So kann die Pigmenthemmung zeitlich begrenzt sein, wie es Befunde an Amphibien (TWITTY 1936) und der späte Melanisierungsbeginn der extrategumentalen Sauriermelanophoren bezeugen. Auch lässt sich das bei gewissen Hühnerrassen (Plymouth-Rock, schwarzes Chabeau-Huhn [LUBNOW 1957]) nach dem Schlüpfen beobachtete Verschwinden der schwachen extrategumentalen Melanisierung durch einen Abbau der Pigmentierungsstoffe erklären. Es darf angenommen werden, dass diese Stoffe direkt vom umgebenden Gewebe gebildet werden, doch ziehen TWITTY (1942) und TWITTY-BODENSTEIN (1939) auch aus der Neuralleiste diffundierende Substanzen in Betracht. Schliesslich bleibt unklar, ob hemmende und aktivierende Einflüsse im Spiele sind oder ob die divergierenden Pigmentierungsintensitäten auf verschiedene Konzentrationen eines einzigen Stoffes zurückgeführt werden müssen.

Die Verbreitung ungefärbter Melanoblasten.

Ausgehend von der Idee eines Pigmentierungsstoffes muss auf eine primäre Verbreitung der ungefärbten Melanoblasten geschlossen werden, wobei deren Melanisierung, je nach Vorhandensein des Aktivators, ganz oder teilweise unterbleiben kann. So breiten sich bei Eidechsen die im Vergleich mit den Schlangen erst spät melanisierenden inneren Melanocyten sicher ebenfalls vor den tegumentalen Melanophoren aus, werden aber erst spät zur Melanisierung aktiviert. In einigen besonders günstigen Fällen — die Identifizierung ungefärbter Melanoblasten ist oft unmöglich (p. 757) — ist es gelungen, ungefärbte Melanoblasten nachzuweisen (NICKERSON 1944, HOFFMANN 1953, WAGENER 1959, u. a.); auch konnte DU SHANE das Vorkommen ungefärbter Schwarzzellen experimentell bestätigen.

2. EMBRYONEN VOM 13.—17. BRUTTAGE:

ERSTES TEGUMENTALES PIGMENT

a) *Hautbau.*

Im Zusammenhang mit dem Flächenwachstum kommen weiter hin häufig Kernteilungen vor. Doch verharret die Epidermis bei vielen Stadien auf ihrem bisherigen Bau. Erst nach dem 16. Bruttage tritt allgemein die Zweischichtigkeit auf, womit das später sehr umfangreiche Stratum corneum angelegt ist. Die darüber liegende Peridermschicht ist immer noch gut sichtbar. Obwohl keine neuen Zellagen angelegt werden, hat sich die Epidermis verdickt, und es heben sich infolge des Höherwerdens der Basalzellen deren Kerne von der relativ dicken und jetzt gut sichtbaren Basallamelle ab. Diese bildet gegen das Korium hin meist kleine Vorwölbungen. Da dagegen die im lateralen Schuppenteil gelegenen Basalzellen mit ihren runden Kernen noch niedrig bleiben, wird die später gekielte Schuppenform schon durch die Struktur der Epidermis vorbereitet.

b) *Schuppen und Hautblutgefäße.*

Die Crista der Dorsalschuppen, die nach dem 14. Bruttage auch äusserlich in Erscheinung tritt, wird aber vor allem durch eine mit dicht gelagerten Kernen versehene Aufwölbung des Koriums gebildet. Die Erhebung ist bereits so stark, dass die Richtung der

nahe gelegenen epidermalen Melanophorenausläufer davon beeinflusst wird. Auch die Differenzierung der Kiele erfolgt in einem cranio-caudalen Entwicklungsgefälle; die cephalen Schuppen sind als erste gekielt.

Nach dem 15. Bruttag nehmen die bisher sechseckigen plattenförmigen Schuppenanlagen sukzessive ihre spätere, dorsal längs-ovale, gegen ventral sich verkürzende Form an. Die abgegrenzten und stark profilierten Bauchschilder, die sich, wie die Dorsalschuppen, noch nicht überdecken, sind in Verwachsung und nach dem 16. Tag in der Mediane verwachsen. Doch kann dieser Prozess verzögert werden; wir fanden z. B. 17-tägige, bereits gemusterte Embryonen, deren Bauchschilder noch nicht völlig geschlossen waren.

Auch auf dem Schwanz erscheinen mit Ausnahme seines letzten Viertels ventral und dorsal Schuppen. Zudem treten um den 17. Tag in der Schnauzenregion die ersten, flachen Anlagen der Kopfschilder auf (Nasalia, Internasalia, Praefrontalia und Supraocularia (Abb. 34 b)), die durch breite Zwischenschuppenfurchen voneinander getrennt sind. Die Kiefer und der im Zusammenhang mit der Gehirndifferenzierung stark vorstehende Hinterkopf sind noch völlig schuppenlos.

Die Hautblutgefäße bleiben gut sichtbar; doch werden sie nach dem 17. Tag, wo die Haut langsam undurchsichtig wird, zunehmend schlechter erkennbar.

c) *Die extrategumentalen Melanophoren.*

Ihre Zahl und Ausdehnung hat sich weiterhin vergrößert. Besonders fallen sie in der Muskulatur, speziell an der Peripherie der Bündel auf. Schon bei 17-tägigen Embryonen kommt häufig im dorsalen Perimysium externum eine zusammenhängende Melanophorenschicht vor. Auch in der Subcutis finden sich jetzt Pigmentzellen. Da die Muskelmelanophoren nach den Melanocyten des ventralen Bindegewebes erscheinen, ist ihre noch schwächere Melanisierung verständlich. So besitzen die ventraleren Schwarzzellen dunklere, tiefbraune Granula und erscheint ihre Kernregion oft braun; dagegen zeigen die dorsalen Melanophoren auf mit Hämalalaun angefärbten Schnitten meist noch rötlich angefärbte Kerne, die sich übrigens nicht von den gewöhnlichen Bindegewebs-

kernen unterscheiden lassen. Allerdings werden auf Schnitten die meist in ihrer Fläche angeschnittenen ventralen Melanocyten oft unbewusst dunkler taxiert als die quergeschnittenen Muskelmelanophoren.

Selbstverständlich sind die extrategumentalen Melanophoren viel dunkler als die sich erst differenzierenden Hautmelanophoren. Daher wird bei manchen jüngeren Embryonen (um den 16. Tag) die Pigmentierung der dorsalen Muskulatur äusserlich in Form von dominierenden Längsstreifen sichtbar — besonders krass bei *Lei-*

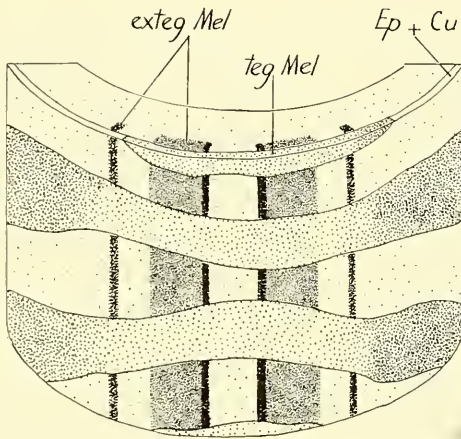


ABB. 7.

Leimadophis poecilogyrus-Embryo vom 24. Bruttag: schematische Darstellung der temporären Musterwirkung der extrategumentalen Melanocyten.

madophis poecilogyrus (Abb. 7) — wodurch dem nicht orientierten Beobachter eine tegumentale Streifenmusterung vorgetäuscht werden könnte.

d) Die frühe tegumentale Pigmentierung.

1. Die Kopfmusterung.

Wie bei Sauriern erscheinen die ersten tegumentalen Melanophoren auf dem Hinterkopf (13. Bruttag), was ebenfalls durch Befunde an *Natrix tessellata* bestätigt wird. Doch treten bei Schlangen fast gleichzeitig auch auf dem Vorderrumpf Melanophoren auf,

was bei Eidechsen erst ein bis zwei Tage nach dem Erscheinen der Kopfmelanocyten geschieht.

Zuerst besteht die Kopfmusterung nur aus einem schmalen Streifen hinter dem Auge (Abb. 34 a), der mit dem späteren Postocularstreifen übereinstimmt. Eine genauere Analyse zeigt, dass der äusserlich einheitlich wirkende Streifen vor allem aus extrategumentalen Melanophoren besteht, die sich speziell bei der Vena capitis lateralis konzentriert haben. Darüber finden sich erst wenige, noch sehr helle epidermale Melanophoren mit wenig Ausläufern. Gelegentlich kommt es vor, dass die Pigmentierung auf einer Kopfseite etwas stärker ist.

Nach dem 15. Tag (Abb. 34 b) breiten sich die tegumentalen Melanophoren über den ganzen lateralen Hinterkopf aus und besetzen etwa das Gebiet der späteren Temporalia und der ventralen Hälfte der Parietalschilder. Die Mustergenese auf dem schuppenlosen Hinterkopf zeigt deutlich die Unabhängigkeit zwischen Haut- und Pigmententwicklung. Die Zone des hellen oder gelben Halbmondes, in der später nur am Rand einige Melanophoren vorkommen, wird von Anfang an von der Melanisierung freigelassen. Gleiches gilt für die später hellen Teile der Praeocularia und Supralabialia. Um den 16. Tag tritt auch auf dem Nasenrücken und über den Augen, also im Gebiet der bereits vorhandenen Schuppen, ziemlich dunkles Pigment auf. Der ganze Oberkopf, Ober- und Unterkiefer, sowie die Praeocularzone bleiben dagegen noch völlig pigmentfrei.

Während bei allen untersuchten Sauriern die Ausdifferenzierung des Kopfmusters streng in einem Gefälle von dorsal nach ventral verläuft und der Postocularstreif also relativ spät erscheint, sind die Pigmentierungsgefälle des Schlangenkopfes komplizierter. Die Postocularzone bildet ein erstes Ausbreitungszentrum, von wo die Melanophoren in dorsaler Richtung vorstossen. Von einem zweiten, nasalen Zentrum aus erfolgt die Ausbreitung sowohl in dorsaler (über die Augenregion gegen die Oberseite des Hinterkopfes) als auch in ventraler Richtung (gegen die Supralabialschilder). Die Beeinflussung durch besondere Entwicklungsvorgänge, die auf dem Kopf stärker als auf dem Rumpf ist, gehört mit zur Eigenwertigkeit des Kopfmusters, die sich auch darin zeigt, dass ihr Entwicklungszustand im Vergleich mit der Rumpfmusterung, deren Elemente ausnahmslos in einer typischen Sukzession erscheinen,

variieren kann. Dies demonstrieren Befunde an verschieden alten Embryonen schön:

Alter	Kopfmuster	Rumpfmuster
13. Tag	{ postocular wenige tegumentale Melanophoren postoculare Melanophoren häufiger	einzelne Melanophoren
14. Tag		einzelne Melanophoren
15. Tag		uniforme Pigmentierung
16. Tag	{ tegumentale Melanophoren postocular und nasal	1 deutliche Fleckenreihe
17. Tag		uniforme Pigmentierung
18. Tag		2 deutliche Fleckenreihen

2. Die Rumpfmusterung.

Im Verlauf des 13. Tages erscheinen vereinzelte, unregelmässig verteilte epidermale Rumpfmelanophoren, welche die distalen Schuppenenden bevorzugen. Erst vom 15. Tag an stellt sich eine eindeutige, uniforme Rumpfmusterung ein. Im einzelnen variieren die Zeiten um ein bis zwei Tage; wir geben Mittelwerte. Fast sofort wird der uniforme Zustand durch das Auftreten der Fleckenreihen abgelöst. Als erste zeigen sich etwa am 16. Tag die lateralen B-Flecke (was schon RATHKE 1839 erwähnt), zu denen sich bald, oft fast gleichzeitig, die dorsalen A-Flecke gesellen (Abb. 8). Dagegen treten die kleinen ventralen C-Flecke erst später (nach dem 18. Tag) auf.

3. Die Pigmentierungsgefälle.

Da die Gefälle im jetzigen Stadium weitaus am auffälligsten sind, müssen sie an dieser Stelle genauer diskutiert werden; doch wird es nötig, vorausschauend auch ihr weiteres Schicksal kurz zu skizzieren.

Das *cephal-caudale Gefälle* ist bei Schlangen weitaus auffälliger als bei Sauriern.

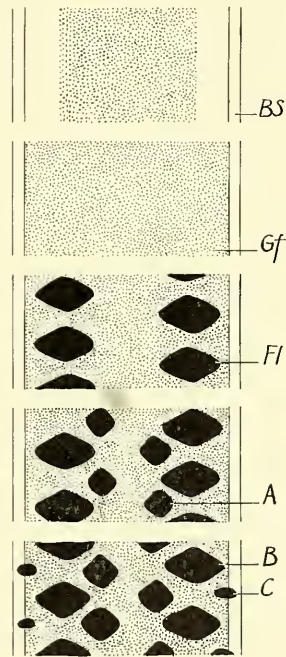


ABB. 8. *Natrix natrix*: Schema der Musterentwicklung (vgl. Text).

Die allerersten tegumentalen Melanophoren treten am 13. Tag auf dem vordersten Rumpfdrittel auf. Der weitaus längere hintere Rumpfabschnitt und der Schwanz sind noch völlig pigmentfrei. Auch beim Erscheinen der Flecke bleibt das Gefälle erhalten; während etwa am 17. Tag auf dem Vorderrumpf sich die beiden ersten Fleckenreihen bilden, ist der Hinterrumpf, wo die Flecke erst ab dem 19. Tag sichtbar werden, noch uniform pigmentiert. Unterdessen sind auch auf dem Schwanz die ersten Melanophoren zu sehen, doch variiert deren Erscheinungszeit aussergewöhnlich stark (17.-20. Tag: epidermale Melanocyten; ab 20. Tag: Cutismelanophoren). Bis um den 22. Tag bleibt der Hinterrumpf deutlich heller, was speziell die Flecke betrifft, während die Grundfarbe bald auf dem ganzen Rumpf uniform wird. Die noch wenig differenzierten caudaleren Melanophoren besitzen eine kleinere zentrale Plasmamasse und kommen oft nur im distalen Schuppenteil vor. Zudem nimmt die Dichte der Cutismelanophoren gegen caudal ab.

Später, zwischen dem 22. und 24. Tag, zeigt sich das Pigmentierungsgefälle nur noch im Schwanz, der sich abrupt hinter der Kloakalregion vom jetzt gleichmässig pigmentierten Rumpf abhebt und — im Gegensatz zum Rumpf — auch noch deutliche Hautblutgefäße aufweist. Schwanzflecken sind erst vom 23. Tag an vorhanden; sie bleiben aber bis nach dem 26. Tag heller als die Rumpfflecken.

Die Ausbreitung der Guanophoren, die um den 21. Tag zuerst am Kopf auftreten, erfolgt im gleichen Gefälle. Am 24. Tag, wo sich die ersten Schwanzguanophoren einstellen, sind diese auf dem Hinterrumpf drei- bis viermal lockerer als vorne, und noch am 27. Tag ist der Hinterrumpf etwas schwächer guanisiert. Ebenfalls setzt die Pigmentierung der späteren Häutungshaut zuerst cephal ein. Erst zwischen dem 28. und 30. Tag ist das Pigmentierungsgefälle völlig aufgehoben, womit der Embryo schlüpfreif erscheint.

Während in der Ontogenese das cephal-caudale Gefälle eine dominierende Rolle spielt, scheint in der Phylogenese, speziell bei der Abwandlung von Musterelementen nahe verwandter Arten, die Umwandlung sowohl in cranialer (EIMER 1881, COPE 1893, ZENNECK 1898, VON LINDEN 1900) als auch in caudaler Richtung (WERNER 1892 ff, ZENNECK 1898) vor sich zu gehen.

Das *dorsoventrale Gefälle* kommt in reiner Ausbildung nur dem Rumpf zu, da die Pigmentausbreitung auf dem Kopf durch dessen spezielle Entwicklungsvorgänge bestimmt wird.

Die ersten Melanophoren erscheinen auf dem dorsalen Vorder-rumpf, stossen nach dem 14. Tag in ventraler Richtung bis auf die Höhe der Vena epigastrica vor (Abb. 8 a) und erreichen am 16. Tag die ventralste Reihe der Dorsalschuppen (Abb. 86), wo sie etwas lockerer angeordnet bleiben und auch weniger Ausläufer aufbauen. Am 17. Bruttag schliesslich wird der dorsale Rand der Ventral-schilder pigmentiert, während der mediane Schienenteil bis zum 24. Tag, dem Zeitpunkt des Erscheinens der eigentlichen (cutalen) Bauchzeichnung, pigmentfrei bleibt. Allerdings variiert das Auftreten der Melanophoren in den ventraleren Zonen beträchtlich; so waren die Bauchschilder und die erste Dorsalschuppenreihe eines 19-tägigen Embryos noch völlig pigmentfrei. Da die dorsalen Melanophoren älter sind, sind sie vorerst weiter melanisiert als die ventralen.

Durch die zuerst auftretenden Melanophoren wird, wie bereits geschildert, der Rumpf uniform pigmentiert. Auf dieser Grundfarbe erscheinen zuerst die lateralen B-, dann die dorsalen A- und zuletzt die ventralen C-Flecke. Das Gefälle ist wie bei der Sauriermuster-genese etwas abgeändert und differiert vom Erscheinungsmodus der Grundfarbe (vgl. p. 751).

Auch die Cutismelanophoren treten, entsprechend dem Gefälle, auf der Ventralseite verspätet auf (ca. um den 21. Tag). Während in cephal-caudaler Richtung Melanophoren- und Guanophorenausbreitung parallel verlaufen, treten die Guanophoren im Gegensatz zu den Melanocyten von ventral nach dorsal auf. Nach den Bauchschildern wird bald die erste Reihe der Dorsalschilder guaniert (22. Tag), während auf den eigentlichen Dorsalschuppen erst um den 24. Tag Guanophoren erscheinen.

Da die fertige Musterung gegen ventral heller wird, bleibt das dorso-ventrale Melanisierungsgefälle im Gegensatz zum cephal-caudalen dauernd erhalten und äussert sich in der geringeren Melanophorenzahl der Bauchschilder und der zwei untersten Reihen der Dorsalschuppen. Daher bleibt auch der ventralere Teil des Natternhemdes schwächer pigmentiert.

Zu den Ursachen der Gefälle.

Da bei allen Wirbeltieren Pigmentgefälle vorkommen, scheinen auch gleiche Ursachen zugrunde zu liegen. So ist immer der Weg der Melanoblasten von der Neuralleiste zu den ventralen Musterteilen am weitesten; doch können infolge besonders günstiger

Wanderwege Melanophoren auch frühzeitig ventral erscheinen (vgl. extrategumentale Mel., p. 737).

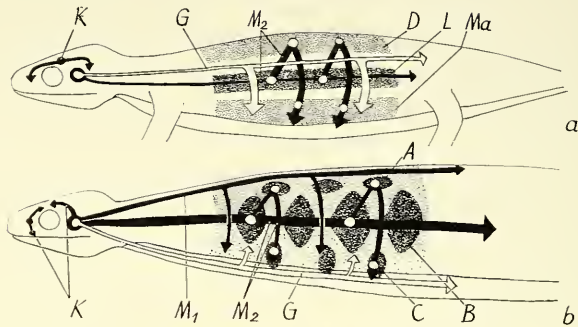


ABB. 9.

Die äusserlich sichtbaren Pigmentierungsgefälle von Mauereidechse *a*) und Ringelnatter *b*) (vgl. Text). K: Gefälle der Kopfpigmentierung, M₁: Melanisierungsgefälle der dunklen Ringelnattergrundfarbe, M₂: Melanisierungsgefälle der dunklen Musterteile, G: Guaninisierungsgefälle.

Das cephal-caudale Pigmentierungsgefälle basiert auf der gleichsinnig verlaufenden Differenzierung der Neuralleiste (KOECKE 1959). Da diese im Rumpf weitaus mehr Pigmentzellen als in Kopf und Schwanz bildet (NIU 1947, TWITTY 1949, FOX 1949, KOECKE 1959, 1960), das ganze Tier später aber gleichwertig pigmentiert ist, müssen in die äusseren Körperpole zusätzliche Rumpfmelanoblasten einwandern. Dies bezeugen die caudalen Ophidierflecke auf Hinterrumpf und Schwanz, die infolge des retardierten Auswanderns der Melanoblasten aus der Hinterrumpfneuralleiste etwas später als die cephaler gelegenen Flecke angelegt werden. Auch erlangen sie ihre volle Auspigmentierung erst später durch das nachträgliche Neuzuwandern von Melanoblasten aus dem vorderen Rumpf.

Die schwächere Pigmentierungsleistung der Kopfneuralleiste hängt wahrscheinlich damit zusammen, dass diese stark an der Knorpelbildung beteiligt ist, wodurch die Melanoblastenbildung vermindert wird (RAVEN 1932 ff, KOECKE 1960). Immerhin liesse

sich denken, dass das Melanophorendefizit der Körperenden auch durch zusätzliche Bildung von Melanoblasten aus Medullarplattenmaterial der betreffenden Regionen (vgl. DU SHANE 1944, NIU 1947, TWITTY 1949) verbessert würde.

Auch bei Vögeln konnten Pigmentausbreitungszentren in Scheitel- und Sacralregion aufgezeigt werden (HOFFMANN 1953, LUBNOW 1957).

Neben der Rolle der Neuralleistengliederung sind auch die Körpergewebe von grossem Einfluss (WILLIER 1953, KOECKE 1959). So pigmentierte bei Molchen, welchen TWITTY-BODENSTEIN (1944) die Neuralleiste um 180 Grad gedreht hatten, dennoch der Vordere pol zuerst. Auch bei Squamaten, besonders den Schlangen, zeigt sich, dass die Differenzierungsgefälle von Haut und Schuppen synchron mit den Pigmentierungsgefällen verlaufen.

Schliesslich wird die Ausbreitung der verschiedenen Chromatophorensorten von bereits vorhandenen Pigmentzellen beeinflusst, was anhand der Guanisierungsgefälle schön gezeigt werden kann.

Die Guanisierungsgefälle.

Während alle Squamaten übereinstimmende Melanisierungsgefälle aufweisen, zeigen sich in der Richtung des Auftretens der Guanophoren Verschiedenheiten (Saurier: von dorsal gegen ventral; Natricinen: von ventral nach dorsal; Abb. 9). Doch kann dieser Widerspruch geklärt werden.

Es ist schon lange bekannt, dass die Verteilung der Melanophoren und Guanophoren in einem umgekehrt proportionalen Verhältnis erfolgt (vgl. VILTER's densitometrische Kurven [1941]), wodurch ein von MURISIER (1921) treffend charakterisierter Zustand des „balancement guano-mélanique“ entsteht. TORNIER (1897) spricht zu krass sogar von einem Konkurrenzkampf der einzelnen Chromatophorensorten. Schnittpräparate durch die verschiedenen Musterzonen mancher Ophidierarten bestätigen, dass die Verteilung von Melano- und Guanophoren wechselseitig voneinander abhängt. So finden sich auf den dunklen Musterstellen meist auch einige Iridocyten, und die Guaninzonen der hellen Grundfarbe sind oft von Melanophoren unterlagert. Bei sehr starken Musterkontrasten kommen reine Melanin- und Guaninzonen vor, wie nachstehende Uebersicht demonstriert:

Art	reine Melaninstellen	reine Guaninstellen
<i>Natrix maura</i> (spanische Var.)	Rand der dorsalen Flecke	helle Flecke auf dem lateralen BS-Rand
<i>Coronella austriaca</i>	dunkler Rand der dorsalen Flecke	einzelne Stellen der hellen lateralen BS-Zone
<i>Telescopus fallax</i>	dunkle Flecken, dorsal und ventral	viele Stellen der hellen BS-Flecke
<i>Vipera aspis</i>	dunkle Flecken, dorsal und ventral	viele Stellen der hellen lateralen BS-Flecke, helle Stellen des Schwanzes
<i>Vipera ammodytes</i>	dorsale Flecken	manche Stellen der hellen BS-Flecke
<i>Crotalus terrificus</i>	dunkle dorsale Flecken	helle Umrandung der dorsalen Flecke (Grenzflächensteigerung), helle Zonen der BS
<i>Python sebae</i>	dunkle Flecken dorsal und ventral	gewisse Teile der dorsalen Grundfarbe, helle Grundfarbe der BS

Die Tatsache, dass am gleichen Ort nicht grössere Mengen von Melanophoren und Guanophoren nebeneinander vorkommen, lässt auf Hemmstoffe schliessen, wobei es unklar bleibt, ob deren Wirkung durch die betreffenden Hautstellen oder die Pigmentzellen bedingt wird.

Die Mustergenese der Ringelnatter demonstriert diese Hemmung: Da die Guanophoren ebenfalls aus der Neuralleiste stammen, ist prinzipiell eine melanophorenähnliche Ausbreitung zu erwarten, wenn auch die Wanderungsfähigkeit der Guanophoren etwas vermindert scheint. Tatsächlich erfolgt bei *Lacerta muralis* das Vordringen in dorsoventraler Richtung, wobei aber nur die völlig melanophorenfreien weissen Seitenlinien und die Ventralseite erfasst werden. Erst später werden die melansierten Elemente der Zeichnung ebenfalls guanisiert, was durch das Verschwinden des Guanisierungs-Hemmstoffes — in ähnlicher Art, wie TWIRTY (1936) es bei der Melanisierung beschreibt — ermöglicht zu werden scheint. Auch auf den melanophorenfreien Stellen der hellen Grundfarbe von *Leimadophis poecilogyrus* dringen die Guanophoren in dorsoventraler Richtung vor. Bei der Ringelnatter dagegen finden die potentiellen Guanophoren auf ihrer Wanderung gegen ventral nur bereits von Schwarzzellen besetzte Stellen vor, da ja hier auch die Grundfarbe melansiert ist. Somit können vorerst nur die breiten,

melanophorenfreien Mittelteile der Bauchschilder guanisieren. Erst später werden, analog wie bei *Lacerta*, auch die melanisierten Zonen berücksichtigt.

Prinzipiell stimmt die Guanophoren-Wanderung bei allen Squamaten überein, was auch durch das zeitlich zusammenfallende Auftreten der Iridocyten auf den Ventralseiten von Eidechse und Schlange bestätigt wird. Infolge der zeitweiligen Guanisierungshemmung auf dem *Natrix*-Rücken verläuft hier das Auftreten der Guanophoren umgekehrt, da diese entgegen dem Melanisierungsgefälle vorstossen müssen.

Nach beendeter Guanisierung scheinen sämtliche hindernden Faktoren aufgehoben, da sich die weiteren Farbzellen bei *Lacerta muralis* vom Kopf aus ungehindert über dunkle und helle Musterelemente nach ventral und caudal ausbreiten können.

Differierende Melanisierungsgefälle.

Bei Ringel- und Würfelnatter fallen zwei verschieden verlaufende Melanisierungsgefälle auf (vgl. Abb. 9). Die erste, die spätere Grundfarbe bildende, uniforme Pigmentierung breitet sich von dorsal nach ventral aus. Hingegen erscheinen kurz darauf, genau wie bei der Mauereidechsenzeichnung, die ersten Flecke lateral und erst nachher dorsal und ventral. Interessanterweise erfolgt die Ausbreitung der ersten uniformen Musterung von *Lacerta viridis* ebenfalls wie bei der *Natricinen*-Grundfarbe von dorsal nach ventral.

Wahrscheinlich haben die Melanophoren der frühen Ringelnatter-Pigmentierungsphase einen anderen Wanderweg eingeschlagen, indem sie direkt von der Neuralleiste her in die dorsale Cutis eingedrungen sind und ihr entlang sukzessive nach ventral vorstossen (wie HOLMDAHL (1928) es bei Vögeln geschildert hat). Der Grossteil der Melanocyten dagegen, der in einem zweiten Pigmentierungsschub die Fleckung anlegen wird, ist mit der Hauptmasse der Neuralleistenzellen und der extrategumentalen Melanoblasten nach ventral gelangt und hat von hier aus den bereits zitierten Weg unterhalb der dorsalen Muskulatur eingeschlagen. Ein Vergleich zeigt, dass sich die Phase der Fleckendifferenzierung bei den Nattern und die Musterdifferenzierung der Mauereidechse zeitlich decken. Bei *Lacerta muralis*, wo die Grundfarbe unmelanisiert bleibt, fehlt die bei *Natrix* vorhandene erste Phase der Anlage der Grundfarbe.

Das Fehlen einer hellen, melanophorenfreien Grundfarbe bei der Ringelnatter hat WERNER (1890) zu einer etwas voreiligen Deutung veranlasst. Er will in der heutigen Grundfarbe die ursprüngliche Zeichnung, in den Fleckenreihen sekundäre Bildungen sehen. Die Reste der primären Grundfarbe wären im hellen Halbmond und den allerdings nur bei bestimmten Varietäten auftretenden dorsalen Rumpf-Längslinien — die freilich eher sekundäre, grellfarbige Streifenbildungen sind — erhalten. Die Tatsache, dass bei den verschiedensten Vertebratengruppen neben uniformen Frühmustern (*Lacerta viridis*, gewisse Fische (VASNECOV 1934), Vögel (WATTERSON 1942)) auch von Anfang an in Grundfarbe und Flecke differenzierte Anlagen auftreten (*Lacerta muralis*, *agilis*, *Leimadophis poecilogyrus*, gewisse Fische (BOLK 1910) und Molchlarven (VON LINDEN 1900)) scheint eher auf ein paralleles Vorkommen von Formen mit uniformer und gemusterter Frühphase hinzudeuten und lässt WERNER'S Ansicht von der Ursprünglichkeit der Fleckenmusterung problematisch erscheinen (vgl. auch die Diskussion über die Urmusterung, p. 859 ff).

Der transitorische Charakter der Pigmentierungsgefälle.

Pigmentierungsgefälle sind nur eine vorübergehende, durch die Wanderung der potentiellen Pigmentzellen bedingte Erscheinung. So wird das während der Embryonalperiode dominierende dorsal-ventrale Melanisierungsgefälle bei Formen mit dunkler Unterseite (*Natrix natrix*, *Coronella austriaca*, Vipernarten, etc.) später ins Gegenteil verkehrt. Die vor allem im Hinterrumpf auf weite Flächen dunkle Bauchzeichnung von *Natrix natrix* illustriert zudem die Umkehr des cephal-caudalen Melanisierungsgefälles beim erwachsenen Tier.

Adult wird die ganze Haut durch die verschiedenen Farbzellen relativ gleichmässig gefärbt. Autoren, die ventral eine schwächere Pigmentierung sehen, verwechseln Pigmentierung mit Melanisierung. „Helle“ Ventralmusterungen sind ja nicht pigmentfrei, sondern werden durch kompakte Guanophorenlagen aufgebaut. Damit verlieren Arbeiten, die eine sogenannte schwächere Bauchpigmentierung auf eine andere Nervenversorgung (VAN RYNBERK 1906, MURISIER 1921) oder auf schlechtere Ernährungsverhältnisse in der durch das Kriechen zusammengedrückten Ventralhaut(!)

(TORNIER) zurückführen wollen, ihre Basis. Uns erscheint schon die Leitidee dieser Autoren anfechtbar, da sie die Musterbildung mit pathologischen Prozessen (schlechte Ernährung und Innervierung) verkoppeln.

Auch sind Lichtwirkungen, die über die Retina und das sympathische Nervensystem (vgl. VILTER 1941) auf die Pigmentverteilung agieren sollen, in unserem Fall belanglos, da Reptilienembryonen kaum etwas vom Licht zu spüren bekommen.

e) *Zur Musterbildungstheorie Zenneck's.*

ZENNECK postuliert in seiner viel zitierten Arbeit (1894) eine direkte Beziehung zwischen Anatomie und Musterung, da sich nach seinen Befunden die ersten Musteranlagen als Flecken in Anlehnung an die Kreuzungsstellen der von ihm beschriebenen Längs- und Quergefäße (p. 735) differenzieren. Diese Adern wären demnach als determinierende Faktoren der Musterung zu bezeichnen.

Sicher zeigen die Melanoblasten eine gewisse Affinität zu Blutgefäßen, doch ist diese, wie eine genauere Analyse von Schnitten und Totalpräparaten zeigt, relativ gering. Bindegewebige Strukturen werden weit mehr bevorzugt. Zudem hat ZENNECK an seinem fixierten Material gar nicht alle Gefäße gesehen. An sich wären die oberflächlichen, maschenförmigen Gefäße (Abb. 3) für das Erscheinen des ersten Pigmentes sicher von grösserem Einfluss als die wesentlich tiefer liegenden Blutadern ZENNECK's. Daher müssten innerhalb der einzelnen Schuppen die Melanophoren zuerst im Schuppenmittelpunkt (= Kreuzungsstelle der Blutgefässmaschen; vgl. Abb. 4 a) und nicht, wie dies in Wirklichkeit geschieht, an deren distalem Ende auftreten. Auch die von unserem Autor nicht gesehene uniforme Verteilung des ersten Pigmentes, die sich über und neben die ZENNECK'schen Blutgefäße hinaus erstreckt, widerlegt seine Auffassung. Schliesslich befindet sich bei Sauriern über der Vena epigastrica, wo bei Ophidiern die B-Flecke liegen, die melanophorenfreie helle untere Seitenlinie.

All diese Tatsachen zeigen, dass keine direkten Zusammenhänge zwischen der Lage der Fleckenreihen und dem Verlauf der Rumpflängsgefäße bestehen. Selbstverständlich lassen sich kompliziertere Musterformen (z. B. *Bitis*-Gruppe, Boiden) erst recht nicht so einfach erklären.

*f) Die tegumentalen Melanophoren.**Epidermale Lage.*

Die ersten tegumentalen Melanophoren sind bei Reptilien rein epidermal. Auch bei Vögeln treten die Schwarzzellen zuerst in der Epidermis auf (WILLIER-RAWLES 1940, WATTERSON 1942, RAWLES 1960). Da die epidermalen Melanophoren auf den Fleckschuppen etwas dichter liegen und sich vorzüglich durch zahlreichere und etwas breitere, stärker melanisierte Ausläufer und eine grössere zentrale Plasmamasse auszeichnen, tritt mit der Bildung der epidermalen Pigmentschicht äusserlich die sichtbare Zeichnung auf.

Zuerst sind also die epidermalen Melanophoren musterbestimmend, während die nachher auftretenden Cutismelanophoren das bereits vorgezeichnete Muster nur noch auszumalen brauchen. Erst später sinkt der Anteil der epidermalen Melanocyten und die Zeichnung wird vorwiegend durch die Cutispigmentierung (Schwarz- und weitere Farbzellen) aufgebaut. Die epidermalen Melanophoren wirken als „Pionierzellen“, welche die Mustergrundrisse erstellen, bevor die detaillierte Ausarbeitung einsetzt. Es sei auf die ähnliche Rolle der sogenannten „Pionierfasern“ bei der Entwicklung des Nervensystems hingewiesen. Diese Fasern werden früh an die Körperperipherie vorgetrieben und durch das allgemeine Wachstum der Organe gestreckt. Die späteren Fasern arbeiten sich diesen wegweisenden „Pionierfasern“ entlang nach aussen (vgl. WEISS (zit. in STARCK 1955)). Doch können auf dem Hinterkopf und speziell im medianen Teil der Bauchschienen die Cutismelanophoren auch als eigenständige Musterbildner ohne epidermale Vorzeichnung auftreten.

Aus Analogie zur extrategumentalen Pigmentierung, die sich von innen nach aussen ausbreitet, wäre zu erwarten, dass auch tegumental zuerst die innere, cutale Schicht pigmentiert würde, da der Wanderweg von der Neuralleiste zu ihr kürzer ist. Die Faktoren, welche das erste Auftreten in der Epidermis bedingen, sind noch unbekannt. Sie können sowohl in der Haut als auch in den Melanophoren selbst liegen. Das primäre Erscheinen in der Epidermis lässt sich aber funktional erklären. Die Melanoblasten können die Grenzlamelle nur durchbrechen, solange diese noch relativ locker ist. So konnte WAGENER (1959) an der Haubenratte zeigen, dass

zu langsam wandernde Melanoblasten nicht mehr durch die Basallamelle dringen können. Auch sind sämtliche erst nach den Melanophoren erscheinenden Farbzelltypen auf die Cutis beschränkt. Gelegentlich kommen allerdings Ausnahmen vor (vgl. LEYDIG 1873, SCHMIDT 1917, BIEDERMANN 1926, KLAUSEWITZ 1954 a); beispielsweise finden sich bei *Vipera ammodytes* Guanophoren im Kielgebiet der Dorsalschuppen (Abb. 46).

Zur Wanderung.

Da die Kerne der undifferenzierten Melanoblasten sich nicht von den Kernen des umgebenden Gewebes unterscheiden lassen (vgl. auch HOERSTADIUS 1950, LUBNOW 1957, WAGENER 1959), ist es nicht möglich, histologisch die Wanderung bis zur Neuralleiste zurückzuverfolgen. Uns gelang es trotz genauer Vergleiche mit Kernen früher Melanisierungsstadien nicht einmal, in der Cutis völlig undifferenzierte Melanoblasten einwandfrei nachzuweisen. Die Erkennung der Melanoblastenkerne an zwei Nucleoli (KOECKE 1957 am Entenembryo) oder am vergrößerten Nucleolus (WATTERSON 1942 am Hühnerembryo) erscheint uns problematisch. Auch die von KOSHIDA (1960) propagierte Erkennung unpigmentierter Farbzellen mittels der Silbernitratmethode ist bei der geringen Spezifität der argentaffinen Reaktionen für sehr junge Melanoblasten zu unsicher. Bei niederen Vertebraten ist die Erkennung der Frühstadien eventuell einfacher (DANNEEL 1957 an Cyclostomen).

Das Eindringen der Melanoblasten in die Epidermis.

Dieser von WATTERSON (1942) am Huhn gezeigte Vorgang ist auch bei Reptilien zu verfolgen. Im Gegensatz zu den länglichen und auffallend grossen Melanoblasten des Huhnes sind diese bei Reptilien klein und die Kerne chromatinreich (vgl. auch Abb. 56 mit frühen Sauriermelanophoren). Die bereits beschriebene Erhöhung der Basalzellen und die Verlagerung der Kerne von der Grenzlamelle weg in peripherer Richtung ermöglicht den kleinkernigen, praktisch plasmalfreien Melanoblasten, sich nach Durchquerung der Basallamelle in der kernfreien Zone oberhalb derselben einzunisten (Abb. 10 a). Auffallend ist die in unserem Stadium erstmals in Erscheinung tretende subepidermale, dichte Anordnung

von Bindegewebskernen. Eventuell befinden sich darunter auch Melanoblasten, die von hier aus in die Epidermis vorstossen werden.

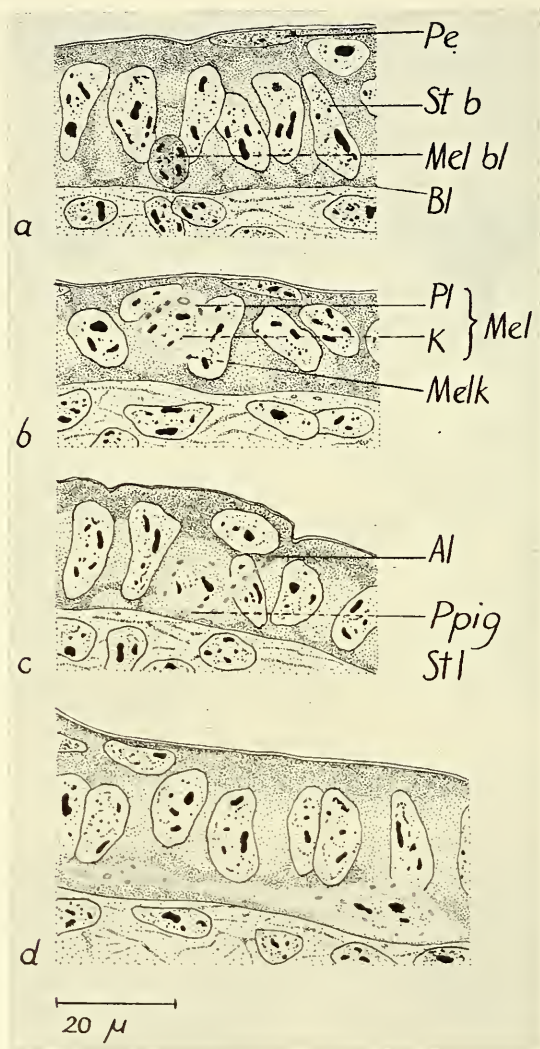


ABB. 10.

Natrix natrix: Melanoblasten und frühe Melanophoren von 14- und 15-tägigen Embryonen (a+d: Schnitte der Ventralhaut, b+c: Schnitte der Dorsalhaut) (vgl. Abb. 6).

Bei Vögeln wandert nur eine sehr geringe Zahl von Melanoblasten in die Epidermis ein (WATTERSON), wo aus diesen Melanophoremutterzellen (KAWAMURA 1934) durch Teilung weitere Melanoblasten entstehen. Die Mutterzellen bleiben unmelanisiert, da in ausdifferenzierten Stadien Mitosen nicht mehr möglich sind (WENDT 1958). Dagegen teilen sich die sehr viel zahlreicheren Reptilienmelanoblasten nicht mehr, da sie sofort nach dem Eindringen melanisieren. Immerhin kommen gelegentlich in der Cutis bereits leicht melanisierte Zellen vor, die sich noch teilen. Es ist unbekannt, ob bei Vögeln weniger Melanoblasten aus der Neuralleiste auswandern als bei Reptilien oder ob die grosse Zahl der Reptilienmelanoblasten ebenfalls auf nachträgliche Teilungen bereits gewanderter Zellen zurückzuführen ist.

Während bei Reptilien zur Zeit der Melanoblasteneinwanderung die Epidermis bereits beschuppt ist, fehlen beim Huhn, wo die Wanderung sehr früh einsetzt (80. bis 91. Std.), die erst spät auftretenden Federanlagen (9. Bruttag) völlig. Der bei Reptilien und Vögeln völlig verschiedene Aktivitätszustand der Haut zur Zeit der Melanoblastendifferenzierung, durch welchen vielleicht die abweichenden Teilungsarten der Melanoblasten erklärt werden können, spricht gegen HAECKER (1918), der enge Beziehungen zwischen Wachstumszonen der Haut und der Pigmentierung postuliert.

Die Melanisierung.

Nach dem Festsetzen in der Epidermis treten im Plasmasaum um den Kern der Melanoblasten vereinzelte helle Propigmentgranula auf (Abb. 10 *b*), welche jedoch bald melanisieren. Die Melanisierung setzt also schon vor der Ausbildung der endgültigen Melanophorenform ein. Etwa bis zum 16. Bruttag ist das erste Melanin instabil und wird bei der Fixierung häufig ausgewaschen. Schon früh werden auch die ersten Ausläufer vorgetrieben (Abb. 10 *c+d*, 11), die meist noch sehr schwach pigmentiert sind. Gleichzeitig vergrössern sich die Melanophorenkerne, sodass diese bald den Basalkernen gleichkommen (z. B. Abb. 10 *d*, 11, etc.). Vorderhand dehnen sich die Melanophoren vor allem basal aus und erreichen höchstens einzelne Ausläufer die höheren Epidermiszonen.

Eine ausgedehnte zentrale Plasmazone wird gewöhnlich erst nach der Entstehung verschiedener Ausläufer gebildet (Abb. 10 *d*). Oefters kommt es vor, dass als abnorme Erscheinung nur eine

zentrale Plasmamasse, aber keine Ausläufer gebildet werden. Diese "abnormen" Melanophoren werden später besprochen (p. 774).

Ueberhaupt herrscht bei diesen frühen Melanisierungsstadien eine grosse Freiheit. Es bestehen, wie auch die Abb. 10 ff illustrieren,



ABB. 11.

Natrix natrix-Embryo vom 18. Bruttag (Schnitt der Dorsalhaut): Ausläuferreiche Melanocyten in noch schwacher Melanisierung.

keine direkten Zusammenhänge zwischen Ausläuferzahl, Zahl der Granula und Melanisierungsbeginn. So werden beispielsweise bei vielen Melanophoren die wenigen Propigmentgranula schon vor der Ausbildung der Ausläufer melanisiert, während andererseits auch ausläuferreiche, aber erst mit wenigen, z. T. unmelanisierten Granula versehene Melanophoren vorkommen. Schon früh wird die Richtung der Ausläufer durch die Schuppenform mitbestimmt. Sie sind auf den längeren Dorsalschuppen stärker polarisiert, während sie sich auf den breiteren, ventraleren Schuppen nach allen Seiten ausbreiten können. Die Beeinflussung durch die Crista wurde schon früher erwähnt (vgl. auch Abb. 13 und 16).

Da die Ausgestaltung der Melanophoren in den bekannten Melanisierungsgefällen erfolgt, sind die dorsal-cranialen Melanophoren am dunkelsten und am weitesten differenziert. Ihre Kernregion erscheint infolge der stärkeren Melanisierung oft schon leicht bräunlich, während die übrigen Melanocytenkerne auf Präparaten meist noch bläulich-rötlich angefärbt sind.

Cutismelanophoren.

Bereits am 15. Tag, wo die Rumpfmusterung noch uniform ist, langen ganz vereinzelt die ersten, noch sehr wenig differenzierten Cutismelanophoren an (keine oder wenige Ausläufer, helle Kernregion, wenig Granula). Erst nach dem 16. Tag (Erscheinen der ersten Flecke) kommen sie häufiger vor. Dabei erfolgt die Ausbreitung mit den gleichen Gefällen wie bei den epidermalen Melanophoren, allerdings eher rascher, da schon am 17. Tag die ersten Cutismelanophoren auf der ventralsten Dorsalschilderreihe erscheinen. Noch am 17. Tag sind aber die meisten Cutismelanocyten erst im ausläuferlosen Melanoblasten-Umwandlungsstadium oder zeigen höchstens einige wenige Ausläufer. Am Totaltier sind sie noch unsichtbar, sodass die gesamte Musterwirkung von den epidermalen Melanophoren getragen wird.

Zur Dauer der Wanderung.

Die Tatsache, dass sich in unserem Stadium und auch noch bei älteren Embryonen tegumental und extrategumental nebeneinander Melanophoren von sehr verschiedenem Differenzierungsgrad befinden, lässt darauf schliessen, dass zu den bereits vorhandenen Melanophoren noch neue zugewandert sind. Die Wanderung erfolgt nicht auf einmal; nach der raschen Haupteinwanderungsphase treffen noch während längerer Zeit „Nachzügler“ ein. Auch bei Vögeln, wo sich ebenfalls ein Höhepunkt der Wanderung feststellen lässt, dauert diese noch eine Zeitlang an (WILLIER-RAWLES 1940, WATTERSON 1942, KOECKE 1957).

*g) Zur Determination des Hautmusters.**1. Amphibien.*

Entwicklungsgeschichtliche Versuche zeigen deutlich, dass die Zeichnung als ein Produkt von Einflüssen der Farbzellen selbst und der Haut zu bewerten ist (vgl. etwa DU SHANE 1943). Das Muster wird prinzipiell von den Melanophoren angelegt. Dagegen bestimmt die Haut, ob überhaupt pigmentiert wird und wie gross im einzelnen die Zahl der zur Melanisierung gelangenden Melanoblasten ist (DE LANNEY 1941, TWITTY 1945). Dabei ist der Melanisierungsstimulus der Haut zeitlich begrenzt (TWITTY 1936). Doch können zusätzliche Faktoren, wie z. B. Hormone, das Muster beeinflussen

und bei der Metamorphose sogar völlig umbilden (TWITTY-BODENSTEIN 1939, STEARNER 1946).

2. Vögel.

Auch bei Vögeln sind die Melanophoren von grossem Einfluss, was unter anderem das Erscheinen der spendergemässen Musterung bei Neuralleisten-Transplantationen beweist (WILLIER-RAWLES 1940, RAWLES 1948, 1960). Dagegen hat hier die Haut im Zusammenhang mit der äusserst komplizierten Federentwicklung, auf welche die Pigmentgenese abgestimmt sein muss, grossen Einfluss auf die Pigmentierung genommen. So scheinen z. B. bei gestreiften Federn neben Wirkungen der Melanophoren selbst (NICKERSON 1944) vor allem die Wachstumsgeschwindigkeit und die Aktivität des Follikels beteiligt zu sein (WILLIER-RAWLES 1940, WILLIER 1941, WATTERSON 1942 u. a.). Auch konnten in manchen Arbeiten hemmende Wirkungen des umgebenden Gewebes auf die Melanophoren demonstriert werden (vgl. WILLIER-RAWLES 1940, HUMM 1942, u. a.). Besonders komplex ist der Einfluss der Sexualhormone, die einerseits verschieden auf die Melanophoren einwirken (WILLIER-RAWLES 1940, WILLIER 1941, WATTERSON 1942, u. a.) — welche freilich in gewissen Fällen auch direkt genabhängig sein können (BENOIT 1950) — andererseits aber auch massgebend die Wachstumsrythmen der Feder beeinflussen, so dass es zu komplizierten Wechselwirkungen kommt (BIEDERMANN 1928, WILLIER 1950, BENOIT 1950, u. a.).

3. Reptilien.

Die Reptilien nehmen eine Zwischenstellung zwischen Amphibien und Vögeln ein; neben der Hauptdetermination durch die Melanophoren hat auch die Schuppenstruktur gewissen Einfluss auf die Musterung.

Einflüsse der Melanophoren.

Die Hauptverantwortung für die Zeichnung tragen die Melanophoren, die, wie schon gezeigt, auch massgebend die Verteilung der Guanophoren beeinflussen. Die auf die Pigmentverteilung einwirkenden genetischen Faktoren erfassen die Gesamtheit der Haut. Dagegen ist das Muster weitgehend unabhängig von den Schuppen, was sich schön bei Missgeburten mit fehlenden Schuppen zeigt;

diese Tiere besitzen trotzdem eine normale Pigmentierung. Auch tritt am Hinterkopf die Musterung vor der Ausbildung von Schuppen auf.



ABB. 12.

Vipera ammodytes-Adulttier: Dorsalschuppen aus verschiedenen Musterzonen.

- a) Dunkle Flecken: im Schuppeninnern meist kleine Guanophoreninseln (Gi); am Fleckrand auch uniform schwarze Schuppen.
- b) Übergang zwischen Zeichnung und Grundfarbe: links 2 Schuppen des Fleckenrandes mit heller Grenzflächensteigerung, rechts 5 Schuppen zwischen Fleckenrand und Grundfarbe, ebenfalls mit Grenzflächensteigerung.
- c) Hellere, mediane Grundfarbe.
- d) Übergang zur lateralen Grundfarbe.
- e) Dunklere, laterale Grundfarbe.

Eine genauere Analyse der Dorsalzeichnung verschiedener Schlangenarten zeigt, dass nur in wenigen Fällen Muster- und Schuppengrenze zusammenfallen. Damit wird GROSSER, der schon 1906 für die Autonomie von Zeichnung, Schuppen und innerer Metamerie eintrat, bestätigt.

Fleckgrenze verläuft entlang der Schuppengrenze:

Python molurus, sebae.

Fleckgrenze verläuft z. T. entlang der Schuppengrenze:

Gongylophis conicus, Boa constrictor, imperator; Coluber quatuorlineatus, scalaris; Vipera ammodytes, Cerastes cerastes, Bitis arietans (dunkle Flecke!); *Crotalus adamanteus, terrificus.*

Fleck- und Schuppengrenze völlig unabhängig:

Natrix natrix, tessellata, maura, Elaphe longissima, Coronella austriaca, Leimadophis poecilogyrus, Telescopus fallax; Vipera aspis, berus, xanthina palaestinae, lebetina mauretanica, russelli, Bitis arietans (helle Flecke!), *nasicornis, gabonica; Agkistrodon mokeson, Lachesis muta.*

Auffallend ist, dass nur bei den phylogenetisch primitiven Boiden Muster- und Schuppengrenzen genau zusammenfallen können, was eventuell darauf hindeuten könnte, dass dieser Fall der primitivere wäre. Abbildung 12, die verschiedene Schuppen von *Vipera ammodytes* darstellt, demonstriert, wie verschieden, je nach Lage im Fleck, die einzelnen Schuppen pigmentiert sein können.

Einflüsse der Schuppenstruktur.

Mindestens für die Ausbreitung der Zeichnung innerhalb der einzelnen Schuppe ist deren Struktur von gewissem Einfluss. So hängt die spezielle Natur der medianen Bauchzeichnung eng mit dem besonderen Bau der Ventralschilder zusammen (vgl. p. 795). Der hintere, überdeckte Schuppenrand und die Schuppentaschenregion werden von Anfang an nur durch Cutismelanophoren pigmentiert.

Bei Formen ohne komplett dunkle Fleckschuppen (z. B. viele einheimische Wassernattern, *Elaphe longissima*, *Coronella austriaca*) wird das Pigment vorzugsweise an den Schuppenflanken deponiert. Zudem stehen die epidermalen Melanophoren bei vielen Arten am Schuppenrand dichter und bleibt auch die Anastomosenbildung auf diese Zone beschränkt. Auch ontogenetisch treten die ersten epidermalen Melanophoren am distalen Schuppenrand auf, was die Theorie der Ursprünglichkeit der Schuppenzeichnung (WERNER 1890, VON HARNACK 1953, u. a.) stützen hilft. Ein Vergleich von Flecken verschiedener *Coronella austriaca*-Stadien liess die Entwicklung von sich vorzugsweise auf die lateralen Schuppenteile stützenden Flecken aus einheitlichen Schuppenzeichnungen als durchaus möglich erscheinen. Doch kann Schuppenzeichnung auch sekundär durch Rückbildung von Flecken entstehen (WERNER 1892).

Hingegen darf die Schuppenzeichnung nicht, wie VON HARNACK dies tut, nur als ein auf die einzelne Schuppe bezogenes Element betrachtet und den Flecken- und Streifenzeichnungen gegenübergestellt werden. Schon ZENNECK (1898) hat eine unabhängige, autonome von einer abhängigen, in die übrige Musterung sich einpassenden Schuppenzeichnung unterschieden. So zeigen verschiedene tropische Baumnattern, *Dendraspis viridis* und eine frisch geschlüpfte *Elaphe longissima* sich ins Gesamtmuster einfügende Schuppenzeichnungen. Auch die Zeichnung der Oberlippenschilder

von *Natrix natrix* (Abb. 35 c) ist ein Teil der gesamten Musterwirkung und nicht autonom.

3. EMBRYONEN VOM 18.—22. BRUTTAG: AUSBAU DER MUSTERUNG DURCH CUTISMELANOPHOREN, ERSTE GUANOPHOREN

a) *Hautbau.*

Durch Vermehrung um 1 bis 2 Zellagen wird die Epidermis dorsal zwei- bis dreischichtig, ventral drei- bis vierschichtig. Sie ist ventral stellenweise doppelt so dick wie dorsal, obwohl die Bauchschilder nur eine Zellage mehr aufweisen. Die Hautdicke wird nicht nur durch die Schichtenzahl, sondern auch durch die Höhe der Zellen, speziell der Basalzellen, bestimmt. In der Schuppenrandzone bleibt die Epidermis meist um eine Schicht dünner als im medianen Schuppenteil; auch im Schwanz ist sie erst ein- bis zweischichtig. Die meist hochovalen, nur am Rand der Dorsalschuppen rundlichen Basalkerne stehen in deutlichem Abstand von der Grenzlamelle; die kernfreie Zone wird, wie schon im vorhergehenden Stadium, durch die zentralen Plasmakörper der Melanophoren ausgefüllt. Während im basalen Stratum germinativum die Kerne sehr dicht stehen, werden sie im Stratum corneum infolge der parallel zur Hautoberfläche erfolgenden Verbreiterung der Zellen lockerer. Das Korium ist in zwei deutlich verschiedene Schichten (Stratum laxum und compactum corii) mit typischen Faserverläufen gegliedert.

Gewisse Einzelheiten weisen noch auf das cephal-caudale Entwicklungsgefälle hin. So ist in den hinteren Rumpfreigionen, wo die Hautdicke etwas abnimmt, das Periderm besser zu erkennen. Ebenfalls sind hier die Cutiskerne dichter gelagert und ist die reihenförmige Anordnung der subepidermalen Bindegewebskerne prägnanter. Caudal sind die Kernteilungen vielleicht etwas häufiger.

b) *Schuppen und Hautblutgefäße.*

Der Entwicklungsvorsprung der Bauchschilder zeigt sich noch in manchen Details. So sind in der ventralen Epidermis im Zusammenhang mit der Verhornung gelegentlich die ersten Andeutungen von Wandverdickungen der Stratum corneum-Zellen erkennbar, während dorsal die Hornschicht noch undifferenziert ist.

Die Ueberdeckung der Schuppenränder, die ventral um den 18. Tag, dorsal 1 bis 3 Tage später anläuft, wirkt ventral wesentlich stärker. Auch die Bildung von Zwischenschuppenfalten (LANGE 1931; = Schuppenwinkel (SCHMIDT); = „Polster“ (POCKRANDT 1936/37)) setzt zuerst ventral am 19. Brutttag ein, während diese auf den jetzt deutlich gekielten Rückenschuppen erst um den 25. Tag erscheinen werden. Von POCKRANDT wird entgegen MAURER's (1895) und unseren Befunden das Vorkommen von dorsalen Zwischenschuppenfalten verneint. Der Bau der Bauchschilder ist überhaupt viel schemahafter und stabiler als bei den Rückenschuppen. So löst sich gelegentlich auf Schnitten die Epidermis noch dorsal, aber praktisch nie mehr ventral ab.

Zwischen dem 18. und 19. Tag erscheint ein Grossteil der weiteren Kopfschilder: Frenalia, die oberen Hälften der Prae- und Postocularia, Temporalia, Supralabialia (noch undeutlich), sowie das gegen caudal noch nicht abgegrenzte Frontale (Abb. 34 c). Um den 20. Tag werden die Supralabialia deutlicher profiliert und kommen neu die Sublabialia hinzu. Somit sind ausser den Parietalia, die wegen des weiterhin etwas vorstehenden Mesencephalons erst später auftreten, sämtliche Kopfschilder angelegt (Abb. 35 a). Auch auf dem Schwanz sind am 20. Brutttag alle Schuppen vorhanden.

Von den grossen Längsblutgefässen bleibt neben den maschenförmigen Hautblutgefässen der mediane, dorsale Blutsinus noch am längsten sichtbar (bis um den 18. Tag). Dagegen sind um den 22. Tag, wo die Hautdurchsichtigkeit weitgehend verloren gegangen ist, die Hautgefässe nur noch an einzelnen Stellen, vor allem ventral auf Hinterrumpf und Schwanz, zu erkennen, womit die spätere Differenzierung der hinteren Rumpfteile erneut demonstriert wird.

c) Die Kopfmusterung.

Bisher zeigte der Kopf, auch in seiner Form, noch typisch embryonale Züge und wies, im Gegensatz zur bereits fertig angelegten Rumpfmusterung, erst Vorstufen einer Zeichnung auf.

Von der deutlich verstärkt pigmentierten Postocularzone, wo die extrategumentale Pigmentierung noch gut sichtbar ist, und der Nase aus wird in einer Phase um den 18. und 19. Brutttag (Abb. 34c) der ganze Oberkopf in den zwei bereits beschriebenen Pigmentierungsrichtungen ausgefärbt. Nur der mediane Teil der späteren Parietalia ist noch hell. Da diese neu pigmentierten Zonen erst

schwach melanisiert sind, bleibt, speziell auf dem Hinterkopf, das ventral-dorsale Melanisierungsgefälle weiterhin auffällig. Auf einzelnen Supralabialia ist die spätere Schuppenzeichnung bereits angelegt. In der oberen Nasalregion (Internasale und dorsaler Teil des Praefrontale) werden zum ersten Mal die Cutismelanophoren äusserlich sichtbar, was diese Zone dunkler erscheinen lässt. Im Vergleich zum Rumpf wirkt aber der Kopf, speziell der Hinterkopf, wesentlich heller.

In der zweiten Phase nach dem 20. Tag (Abb. 35 *a*) wird auch der helle Teil des medianen Oberkopfes pigmentiert, womit, ausser der erst bei wenigen Embryonen vorhandenen Schuppenzeichnung der Sublabialia, alle später dunklen Stellen angefärbt sind. Somit kann mit der detaillierten „Ausmalung“ begonnen werden, einem Prozess, der erst nach dem 30. Bruttag beendet sein wird. So tritt die Zeichnung der Oberlippenschilder stärker hervor, wobei aber das 6., unter dem Temporale gelegene Schild im Gegensatz zu später (vgl. die Abb. 35 *b* und *c*) erst schwach pigmentiert ist. Durch die weitere Ausbreitung der Cutismelanophoren (auf Frontalia, Supralabialia, Postocularia (schwächer)) werden die betreffenden Gebiete verdunkelt. Die Hinterkopfzeichnung wirkt jetzt einheitlich, vor allem weil sich der Postocularstreif stark in dorsaler Richtung verbreitert hat und sich nicht mehr als Streif abhebt. Doch bleiben postocular die extrategumentalen Melanophoren leicht sichtbar. Auch erscheint die Parietalregion infolge der gut durchschimmernden und immer noch leicht vorgewölbten Hirnmasse deutlich heller.

Etwa nach dem 20. Tag treten die ersten Guanophoren ums Auge auf, wobei das Praeoculare von Anfang an etwas intensiver als die Postocularia guanisiert wird. Bald kommen die Guanophoren aber auch auf den übrigen hellen Stellen des Kopfes vor, also auf dem hellen Halbmond, den Supralabialia und kurz darauf auf den Sublabialia. Im Gegensatz zum Rumpf treffen auf dem Kopf die Guanophoren vor der Ausbildung einer völlig stabilisierten Musterung ein.

d) Die Rumpfmusterung.

Zur Musteranlage.

Mit dem Auftreten der sich bis auf die Bauchschilder erstreckenden C-Flecke, die nach dem 18. Tag bei sämtlichen Embryonen

erschienen sind, ist die Dorsalmusterung völlig angelegt (Abb. 8 e). Nur auf dem Schwanz, der zwar bereits am 18. bis 19. Tag auf seiner ganzen Länge Melanophoren aufweist, aber noch viel heller ist, sind erst zwischen dem 22. und 23. Bruttag Flecken vorhanden. Dagegen fehlt die eigentliche Bauchzeichnung immer noch. Wohl finden sich nach dem 22. Tag median die ersten, sehr hellen Cutismelanophoren, doch kann erst in den späteren Entwicklungsabschnitten eine klare Musterung wahrgenommen werden.

Obwohl die Kontraste zwischen Muster und Grundfarbe schwach sind, lassen sich gut verschiedene Mustervarianten (vgl. p. 796) unterscheiden, die wie bei der Mauereidechse schon embryonal fixiert sind. Daher ist auch die meist vorhandene Versetzung der beiden Musterseiten gegeneinander (vgl. Abb. 38) a priori vorhanden, was eine Anzahl weiterer Musterbildungstheorien entwertet. Die Musterung wurde unter anderem in Beziehung zur allgemeinen Körpermetamerie (HAACKE 1890. WINKLER 1903), zu peripheren Nerven (VAN RYNBERK 1906), zu speziellen Wachstumsrichtungen der Haut (HAECKER 1918) oder zu embryonalen Faltsystemen (KRIEG 1922), die bei Reptilien allerdings keine Rolle spielen, gebracht. Da alle diese Elemente auf beiden Körperseiten symmetrisch verlaufen, die Ringelnatterflecke aber gegeneinander versetzt angelegt werden oder, wie bei manchen Halsflecken, unregelmässig auftreten, können keine direkten Zusammenhänge bestehen.

Der Ausbau der Musterung.

Nach der Anlage der Musterelemente beschränkt sich die weitere Genese auf den Ausbau des bereits Vorhandenen.

Das dorso-ventrale Pigmentierungsgefälle ist, wenn man von der erst später auftretenden medianen Bauchzeichnung absieht, schon im letzten Stadium weitgehend aufgehoben worden. Durch die verstärkte Melanisierung der bereits vorhandenen Melanophoren und ein weiteres Auftreten neuer Cutismelanophoren (speziell in den hinteren Rumpfabschnitten) wird auch das cephal-caudale Pigmentierungsgefälle, ausser auf dem Schwanz, der noch lange wesentlich heller bleibt, ca. nach dem 22. Tag zum Verschwinden gebracht. Doch ist am 18. Bruttag der Hinterrumpf noch deutlich schwächer pigmentiert (epidermale Melanocyten oft nur am Schuppenrand, weniger Cutismelanophoren, schwächere Melanisierung), wobei auch die Kontraste zwischen Grundfarbe und Flecken geringer sind.

Fast gleichzeitig mit den Kopfguanophoren treten auf dem Rumpf nach dem 20. Bruttage die Iridocyten in vorerst lockerer Anordnung auf den Bauchschildern und der relativ schwach melanisierten ersten Reihe der Dorsalschuppen auf. Dabei lässt sich ein deutliches Gefälle gegen den Hinterrumpf aufzeigen; der Schwanz bleibt noch völlig guanophorenfrei.

Die starke Pigmentvermehrung bewirkt, dass die am 18. Bruttage noch hellgrauen Embryonen im Alter von 22 Tagen bei makroskopischer Betrachtung bereits mittelgrau erscheinen. Auch schimmern die Embryonen nach Eröffnung der Eier als graue Masse durch den voluminösen Dottersack hindurch. Andererseits ist bei genauerer Betrachtung mit der Lupe die extrategumentale Pigmentierung unter den Schuppen und speziell unter den Zwischenschuppenhäuten weiter sichtbar, vor allem auf Hinterrumpf und Schwanz. Noch bei manchen 22-tägigen Embryonen schimmern die extrategumentalen Melanophoren der Fascien der dorsalen Muskelbündel als zwei dorsale Längslinien durch.

e) *Die tegumentalen Melanophoren.*

Zur Wanderung.

Die Zahl der epidermalen Schwarzzellen hat sich kaum mehr vermehrt; immerhin lassen sich bis zum 18. Tage, speziell auf den Bauchschienen, epidermal öfters Frühstadien im Melanisierungsbeginn nachweisen. Dagegen bleibt die Zuwanderung von Cutismelanophoren in regem Gange, und auch extrategumental finden sich noch frühe Melanocyten, was vor allem bei jüngeren Stadien vom 19. bis 20. Tage häufig vorkommt.

Der Bau der Melanophoren.

Die epidermalen Melanophoren zeigen jetzt ihre typische Reifegestalt. Von einer grossen Plasmamasse gehen zahlreiche, oft verästelte Ausläufer aus. Diese schieben sich zwischen die Epidermiskerne ein, was Hauttotalpräparate mit angefärbten Epidermiszellen deutlich zeigen (Abb. 13). Dadurch verflechten sich die Melanocyten richtig mit der Oberhaut, sodass auch die subepidermalen Melanophoren beim Loslösen der Epidermis mit dieser abgehoben werden. Die zentralen Plasmakörper mit dem Kern verharren in ihrer Lage unterhalb der Basalkerne, doch sind häufig halb subepidermal gelegene Melanophorenkörper vorhanden (Abb.

15, 16). Alle Ausläufer bleiben aber in der Epidermis fixiert, und ein völliges Zurückweichen in die Cutis kommt nach unseren Befunden nicht vor.

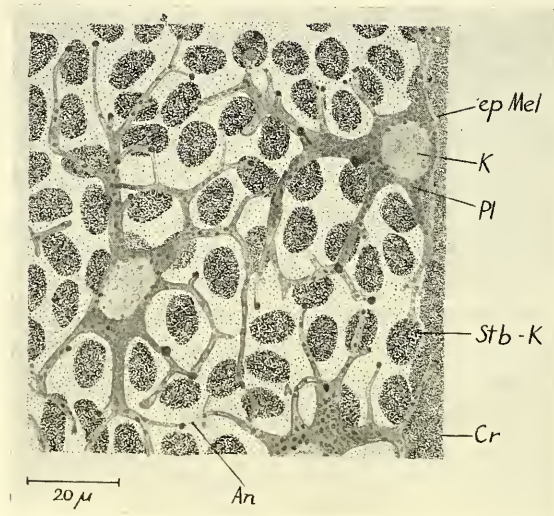


ABB. 13.

Natrix natrix-Embryo vom 21. Bruttag; Ansicht der mit Hämalaun angefärbten dorsalen Totalhaut auf Höhe des Stratum germinativum. St b-K: Basalkern.

Im Zusammenhang mit der späteren Pigmentierung der verhornten Schicht der Häutungshaut verändert sich als erster Schritt dazu die Lage der bisher fast völlig wagrechten Ausläufer, die um den 20. Bruttag in direkter Richtung gegen die Hautoberfläche zu verwachsen, wodurch ihre Enden bis in die Schichten des Stratum corneum gelangen (Abb. 15). Oft liegen die Fortsätze sehr dicht, sodass sie auf Schnitten zwischen allen Basalkernen aufsteigen. Bei älteren Stadien sind die später typischen keulenförmigen Ausläuferendigungen bereits angedeutet und weisen teilweise schon speziell viele Melaningranula auf.

Die Pigmentierungsintensität hat weiterhin zugenommen, was sich einerseits im Dunklerwerden der Melaningranula, andererseits in einer Vermehrung der Granulazahl äussert (vgl. z. B. die Abb. 11 und 15). Dabei scheinen neben der Neubildung aus Pigmentbil-

dungszentren (WEISSENFELS 1956) auch Teilungen der Granula selbst (GUETTES 1953) mitzuwirken. Zudem wird das eigentliche Melanophorenplasma bräunlich, was auf eine an sehr feine Granula

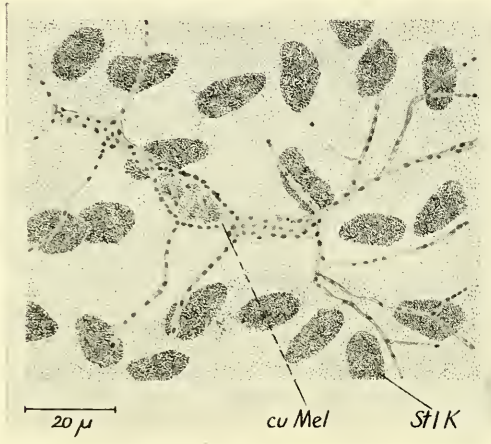


ABB. 14.

Natrix natrix-Embryo vom 21. Bruttag: Ansicht der mit Hämalaun angefärbten dorsalen Totalhaut auf Höhe des Stratum laxum corii.

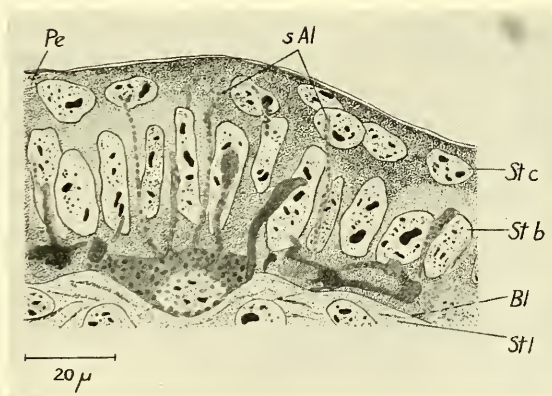


ABB. 15.

Natrix natrix-Embryo vom 23. Bruttag (Schnitt der Dorsalhaut): Halb subepidermal gelegener Melanophor in der ersten Phase der Pigmentierung des späteren Natternhemdes mit senkrecht aufsteigenden Ausläufern (s Al).

gebundene oder eventuell sogar diffuse Verbreitung des Melanins schliessen lässt. Bei voll ausmelanisierten Zellen überdeckt dieses

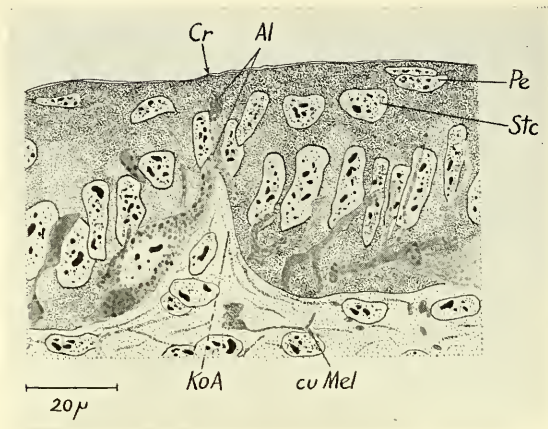


ABB. 16.

Natrix natrix-Embryo vom 23. Bruttag (Schnitt der Dorsalhaut): Beeinflussung der Melanophorenausläufer durch die Koriumschrumpfung (KoA) der Crista.

fein verteilte Melanin sogar häufig die grossen Granula, sodass diese Melanophoren einheitlich pigmentiert wirken. Im Gegensatz dazu erscheinen die Cutismelanophoren während der ganzen Embryonalentwicklung körnig, da hier vorwiegend grosse Granula vorkommen. Durch die starke Melanisierung wird auch die Kernregion bräunlich und ist bei ausmelanisierten Melanophoren, speziell bei den am weitesten entwickelten des Vorderrumpfes, oft überhaupt nicht mehr zu erkennen.

Die bereits zahlreichen, aber noch nicht musterbestimmenden Cutismelanophoren (Abb. 11, 17) sind primitiver. Ihre Plasmamasse ist meist klein und schliesst sich an den Kern an. Von ihr gehen die relativ wenigen und feinen Ausläufer aus, deren Zahl sich aber bald etwas vermehrt. Die Melanisierung ist erst schwach, sodass die Kernregion gut sichtbar bleibt. Neben älteren, schon recht dunklen Melanophoren finden sich viele, erst wenig differenzierte Frühstadien.

Zu den Formvarianten der Melanophoren.

In der Cutis, wo die Kerne locker stehen, können sich die Melanophorenzweige relativ ungehindert zentripetal nach allen Richtungen ausdehnen. Immerhin sind die Ausläufer, vor allem auf den Bauchschildern, oft etwas in einer Richtung polarisiert (Abb. 17, 24). Daher ist die Form sehr ähnlich. Nur gelegentlich finden sich Melanocyten mit weniger und dickeren Ausläufern.

Die Formmannigfaltigkeit der epidermalen Melanophoren ist viel grösser, was sicher zum grossen Teil auf die stärkere Beeinflussung durch die Schuppenstruktur zurückzuführen ist. So sind die dorsalen Melanophoren stärker polarisiert; in Nähe des Schuppenkiels kommen besonders extreme Formen vor (Abb. 13. Totalansicht; Abb. 16, Schnittbild). Auf den untersten kiellosen Dorsalschuppen (Abb. 18*k*) und den Bauchschildern (Abb. 18*l+m*) ist die Richtung der Ausläufer viel freier. Da hier die Ausläufer weniger zahlreich, aber sehr lang und schmal sind, wird der Gesamtdurchmesser der Pigmentzellen oft vergrössert (Abb. 18*l+m*). Infolge ihrer geringeren Ausläuferzahl ähneln die ventraleren Epidermismelanophoren stark den Cutismelanocyten, und speziell auf den Bauchschildern ist die Unterscheidung oft schwierig.

Auch innerhalb der einzelnen Dorsalschuppen variiert die Melanophorenform beträchtlich. So nimmt im hinteren Schuppen-teil, wo die Schwarzzellen weniger polarisiert sind, die Ausläuferzahl eher zu. Doch wirken die distalen Melanophoren infolge ihrer viel grösseren zentralen Plasmamasse und den relativ dicken Ausläufern wesentlich stärker. Schon jetzt bilden z. T. die epidermalen Melanocyten speziell an den Rändern der Fleckschuppen durch Verwachsung der Ausläuferenden zusammenhängende Anastomosennetze.

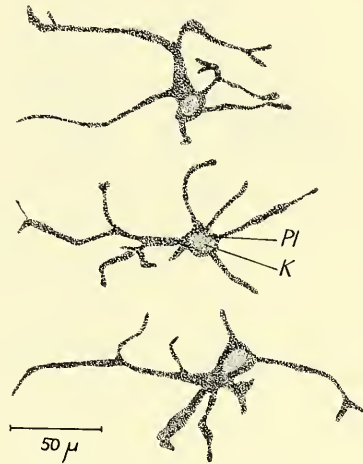


ABB. 17.

Natrix natrix-Embryo vom 27. Bruttag:
Cutismelanophoren.

Da diese aber in unserem Stadium noch nicht völlig ausgebildet sind und namentlich sich die einzelnen Melanophorenkörper noch deutlich trennen lassen, wird die Besprechung auf später verschoben (p. 789).

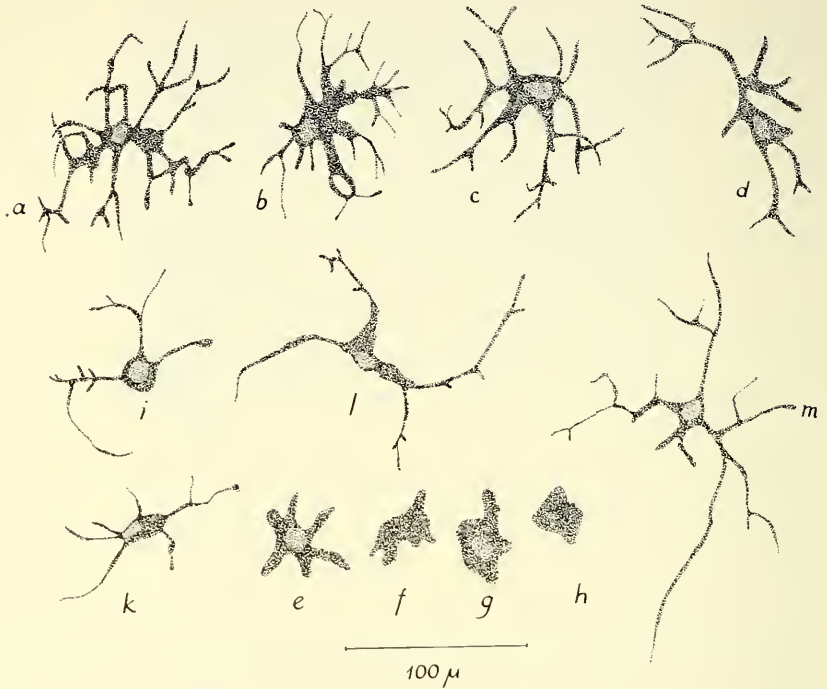


ABB. 18.

Natrix natrix-Embryo vom 25. Bruttag: Epidermismelanophoren. *a—h*: von medianen, *i+k*: von ventralen Dorsalschuppen, *l+m*: von Bauchschildern.

Andere Formunterschiede sind dagegen transitorischer Natur. So zeigen die Melanophoren auf Hinterrumpf und Schwanz eine kleinere zentrale Plasmamasse und sind heller. Nach Ueberwindung des Differenzierungsrückstandes infolge des cephal-caudalen Melanisierungsgefälles fallen diese Unterschiede dahin.

Die „abnormen“ Melanophoren.

Hier handelt es sich um ausläuferlose oder mit sehr kurzen Ausläufern versehene, meist stark und konzentriert pigmentierte Melanophoren, die praktisch nur aus einer mehr oder weniger grossen

zentralen Plasmamasse mit Kern bestehen (vgl. die Abb. 18 / bis l). Gelegentlich kommen sehr grosse, z. T. zweikernige Formen vor (Abb. 19). Bei genauerer Musteranalyse an Embryonen oder an

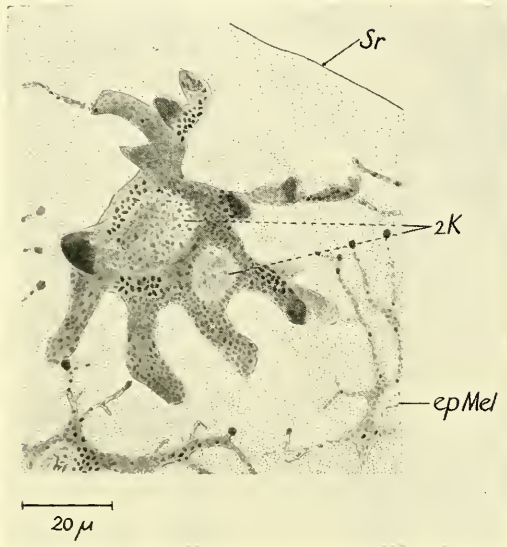


ABB. 19.

Natrix natrix-Embryo vom 21. Bruttag: Abnormaler Epidermismelanophor am Dorsalschuppenrand (Sr); daneben normale Melanophoren (vgl. Text).

aufgehellten Hauttotalpräparaten fallen diese Melanophoren als grosse dunkle Punkte auf, die sich infolge ihrer ausläuferlosen Umgebung von der übrigen, ausläuferdurchsetzten Haut deutlich abheben. Die Musterung scheint an diesen Stellen wie zerfressen; allerdings ist dies nur unter dem Binocular auffällig, da bei makroskopischer Betrachtung die einzelnen Melanophoren kaum mehr sichtbar sind. Abnorme Melanophoren, die freilich nicht mit noch ausläuferlosen Melanocyten oder „normalen“ Melanophoren mit retrahierten Pigmentkörnern verwechselt werden dürfen, finden sich in allen Pigmentschichten; häufig in der Epidermis und extrategumental, seltener in der Cutis. Zudem scheinen diese Aberrationen allgemein aufzutreten; wir fanden sie nicht nur bei vielen Ringelnatterembryonen aus ganz verschiedenen Gelegen, sondern auch

bei anderen Arten (*Natrix tessellata*, *Leimadophis poecilogyrus*, *Vipera aspis*) und bei Sauriern.

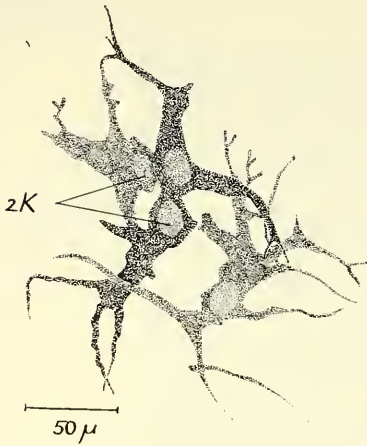


ABB. 20.

Natrix natrix-Embryo vom 22. Bruttag: Extrategumentale Melanophoren verschiedener Pigmentierungsintensität (dorsale Muskulatur).

Die Ursachen der Ausläuferlosigkeit sind unklar. Sicher ist es nicht der Einfluss des umgebenden Gewebes, da die abnormen Melanophoren in allen Körperschichten liegen. Immerhin besteht in der distalen Schuppenzone eine gewisse Tendenz zur Ausläuferreduktion, was die hier öfters vorkommenden Melanophoren mit relativ wenigen Ausläufern (z. B. Abb. 18 e) dokumentieren. Einen Spezialfall bilden die durchgehend mit rudimentären Ausläufern versehenen Melanophoren und Guanophoren des Skinkes *Lygosoma smaragdinum* (SCHMIDT 1917), die an den Unterseiten der

Knochenschuppen liegen und von diesen beeinflusst werden. Bei unseren Fällen scheint es sich um eine Störung oder falsche Aktivierung der zelleigenen Formbildungspotenzen zu handeln, welche in der Normogenese die Cutismelanophoren in ausläuferarme Säcke verwandeln und verantwortlich für die Ausläuferreduktion nach der Pigmentierung des Natternhemdes sind.

f) Die extrategumentale Pigmentierung.

Die schon in den vorhergehenden Stadien starke extrategumentale Pigmentierung ist jetzt voll entwickelt; die meisten der öfters zweikernigen Melanophoren (Abb. 20) zeigen einen starken Polymorphismus (Abb. 21). Sie sind häufig voll ausmelanisiert und wirken eher dunkler als die tegumentalen Melanophoren, obwohl die Zahl ihrer allerdings grossen Granula etwas geringer ist. Doch kommen, speziell in der Subcutis, noch hellere Melanocyten vor. Auffallend sind die sehr ausgeprägten Anastomosenbildungen der Ausläufer, besonders in der dorsalen Muskulatur, welche die Melanophoren netzförmig miteinander verbinden (Abb. 22). Dabei

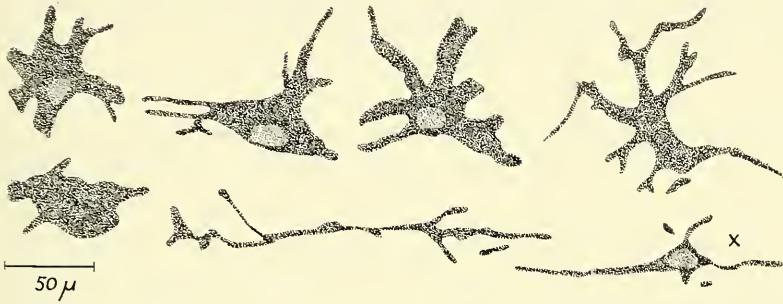


ABB. 21.

Natrix natrix-Embryo vom 27. Bruttage: Polymorphe extratergumentale Schwarzzellen (Muskulatur; x: entlang Rippen).

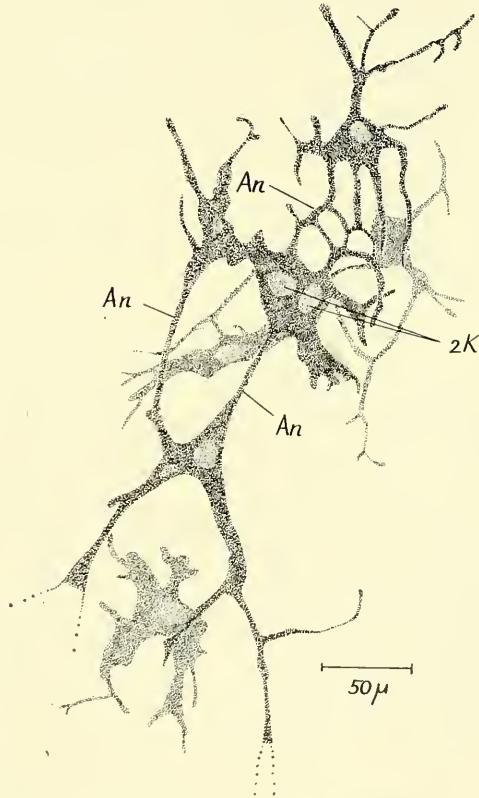


ABB. 22.

Natrix natrix-Embryo vom 22. Bruttage: Anastomosenbildung und Polymorphismus extratergumentaler Melanophoren (Wirbelregion).

ist die Verschmelzung oft so stark, dass die Grenzen der einzelnen Melanophoren nicht mehr eindeutig festgelegt werden können. Da

sich zudem die Zellkörper gegenseitig überdecken, wirkt die Gesamtheit der Melanophoren als dunkle Fläche.

4. EMBRYONEN VOM 23.—27. BRUTTAG:

ARTTYPISCHE MUSTERUNG, PIGMENTIERUNG DER HÄUTUNGSHAUT

a) *Hautbau.*

Die Epidermis hat sich weiter verdickt (dorsal 4-, 5- und mehrschichtig, ventral bis 7- und mehrschichtig) und umfasst jetzt auch auf dem Schwanz 3 bis 4 Schichten. Auf der Oberseite der Schuppen ist sie drei bis viermal dicker als die dünne, mit epidermalen Leistenbildungen versehene Epidermis der Schuppenunterseite und der Schuppentaschenregion. Das Periderm ist undeutlich und am besten noch auf den Bauchschildern zu sehen. Das unter dem Oberhäutchen gelegene Stratum corneum beginnt um den 27. Tag zu verhornen; zuerst nur peripher durch Bildung eines Hornmantels in der stark verhornten Wandfaserung der Zellwände, die auf Schnitten als dunkelrot angefärbte Lamelle sichtbar ist und bei zunehmender Verhornung sukzessive stärker grau (Hämatoxylinfärbung) wird. Erst später verhornt das Zellinnere durch schwächere, binnenzellige Hornbildungen.

b) *Schuppen und Hautblutgefäße.*

Auch auf den sich jetzt stark überdeckenden und mit tiefen Schuppentaschen versehenen Dorsalschildern sind Zwischenschuppenfalten entstanden. Der Kopf ist mit dem Auftreten der Parietalia völlig beschuppt. Infolge der stark verdickten Haut sind die Hautblutgefäße nur noch ganz vereinzelt, speziell am Schwanz, sichtbar; gleiches gilt für die extrategumentalen Melanophoren, die zusätzlich auch am Kopf durch die breiten Furchen zwischen den Schildern hindurch zu erkennen sind. Dagegen dauert eine minime Durchsichtigkeit der Ventralhaut, welche die Eingeweide und tieferen Blutgefäße schwach durchschimmern lässt, bis zum Schlüpfmoment an.

c) *Die Kopfmusterung.*

Namentlich infolge der uniformen Pigmentierung des gesamten Oberkopfes wirkt der Kopf jetzt ringelnattertypisch (Abb. 35 b). Auch tritt die Zeichnung der Supralabialia stark hervor, wobei

jetzt das unterhalb dem Temporale gelegene 6. Schild stärker pigmentiert ist als die übrigen. Auf den Sublabialia sind die dunklen Musterelemente ebenfalls ziemlich deutlich.

Für die starke Verdunklung sind die vielfach aufkommenden Cutismelanophoren verantwortlich, welche bei kleinen Hinterkopfaufhellungen und gewissen Zeichnungen der Supralabialia als alleinige Musterbildner auftreten können. Die epidermalen Melanophoren wirken über den cutalen nurmehr als kleine, schwarze Punkte. Die Guanophoren liegen auf den hellen Musterelementen sehr dicht und kommen locker, ausser auf den noch guanophorenfreien Parietalia, auch auf den dunklen Kopfschildern vor, welche dadurch etwas aufgehellt werden.

Durch die starke Pigmentierung sind die Kopfschilder undurchsichtig und die bisher noch durch die Ocularschilder schimmernden, stark pigmentierten Augenbulbi unsichtbar geworden. Immerhin ist bei jüngeren Stadien das Gehirn ganz schwach unter den Hinterkopfschildern, nach dem 26. Tag nur noch durch die Zwischenschuppenhaut der Parietalschilder, erkennbar.

d) Der weitere Ausbau der Rumpfmusterung.

Die Guanophoren kommen nach dem 24. Bruttag auf den dunklen Dorsalschuppen und etwas später ebenfalls auf dem Schwanz vor. Bei jüngeren Embryonen (um den 24. Tag) ist das cephalcaudale Guanierungsgefälle noch sehr deutlich; die Iridocyten-dichte, welche auf dem Kopf, speziell dem Halbmond, extrem gross ist, nimmt gegen hinten zu sukzessive ab. Doch ist am 27. Tag auch der Schwanz stark guanisiert. Leider sind die Guanophoren noch unstabil und übersteht deren Inhalt die Fixierung nicht.

Durch die weitere Ausmelanisierung der bereits vorhandenen und ein weiteres Zuwandern neuer Cutismelanophoren hat sich die Musterung, die jetzt ringelnattertypisch erscheint, weiterhin verdunkelt. Die Cutismelanophoren wirken nach dem 26. Tag als Musterbestimmer. Ihre Anordnung variiert je nach Schuppentyp, wodurch, im Verein mit den Guanophoren, die Unterschiede zwischen Grundfarbe und Zeichnung vorwiegend cutal geprägt werden (vgl. p. 815).

Die cutalen Schwarzzellen (Abb. 23), deren Kerne aber meist noch deutlich sichtbar sind, bleiben vorderhand heller als die epidermalen; nur selten finden sich sehr dunkle Cutismelanocyten

mit sich reduzierenden Ausläufern. Daneben kommen noch am 25. Tag oft sehr wenig differenzierte Formen vor (Abb. 23 a). Spe-

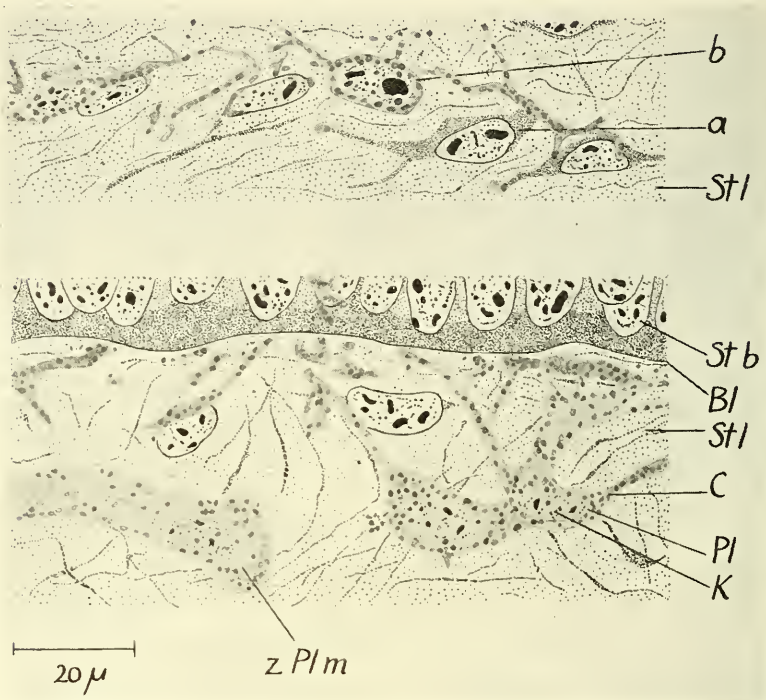


ABB. 23.

Natrix natrix-Embryo vom 25. Bruttag (Schnitte der Dorsalhaut): Cutismelanophoren: a) mit unmelanisierten Ausläufern, b) mit melanisierten feinen Ausläufern, c) mit grosser zentraler Plasmamasse (z Pl m).

ziell ventral, wo die Ausläufer teilweise auffallend lang sind, werden auch Anastomosen gebildet (Abb. 24). Die vorwiegend bei Frühstadien feinen Ausläufer (Abb. 23 a) können übrigens, zumal wenn sie quergeschnitten sind, irrtümlicherweise für in die Cutis abgelagerte Pigmentkörner gehalten werden.

Die dunkelgrau durch den Dotter schimmernden Embryonen zeigen nach der Befreiung aus den Eihüllen schwarze Flecke und eine mittelgraue Grundfarbe. Allerdings bewirkt die Amnionflüssigkeit eine gewisse Verdunklung, da sich die Farben nach Wässerung

der Tiere etwas aufhellen. Auch die Schichten des verhornten Stratum corneum (vgl. THILENIUS 1897) und die darin abgelagerten Pigmentkörner wirken verdunkelnd. Daher ist nach der Häutung oder bei künstlicher Entfernung der Hornschichten das Muster jeweils am hellsten, kontrastreichsten und deutlichsten. Im Gegensatz dazu hellen die Guanophoren leicht auf und vermindern etwas die Kontraste zwischen Grundfarbe und Zeichnung.

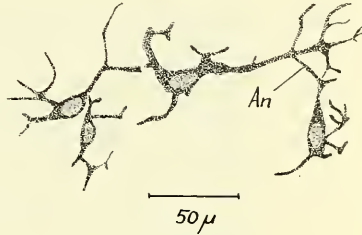


ABB. 24.

Natrix natrix-Embryo vom 25. Bruttag (Bauchschiene): Langgestreckter Cutismelanophor mit Anastomose.

Während die Dorsalmusterung kompakt und einheitlich erscheint (nach dem 27. Tag ist, wenn man von der etwas helleren Schwanzspitze absieht, der ganze Rumpf gleichmässig pigmentiert), bleibt die Bauchzeichnung undeutlich; ihre das Muster aufbauenden Cutismelanophoren sind mit feinen Ausläufern versehen und infolge der späteren Einwanderung noch recht hell; zudem werden diese Melanocyten oft von Guanophoren überdeckt.

e) *Die Pigmentierung der späteren Häutungshaut durch die epidermalen Melanophoren.*

Die Pigmentablagerung (vgl. Abb. 25 ff) erreicht ihren Höhepunkt um den 25. Bruttag und ist am 27. bereits beendet. Als Vorarbeit dazu haben die epidermalen Melanophoren seit dem 20. Tag, wie bereits beschrieben, Ausläufer gegen das Stratum corneum vorgetrieben. Deren Enden schwellen nun mehr (Abb. 26) oder weniger stark (Abb. 25) keulenförmig an. In den so entstandenen "Säcken" werden zahlreiche Melaninkörner konzentriert. Schliesslich lösen sich die Ausläuferwände sukzessive auf, und die freigewordenen Pigmentkörner treten in den zentralen, unverhornten Teil der Stratum corneum-Zellen über, wo sie in Form von lokalisierten, rundlichen Pigmentkörnernestern (Abb. 27) liegen bleiben. Die bei Vögeln beschriebene Pigmentübergabe durch Loslösen ganzer Ausläufer (LUBNOW 1957) konnte nicht bestätigt werden.

Der Melanisierungsgrad der Granula ist nicht einheitlich, da neben tiefschwarzen auch hellere Körner vorkommen. Auffallend

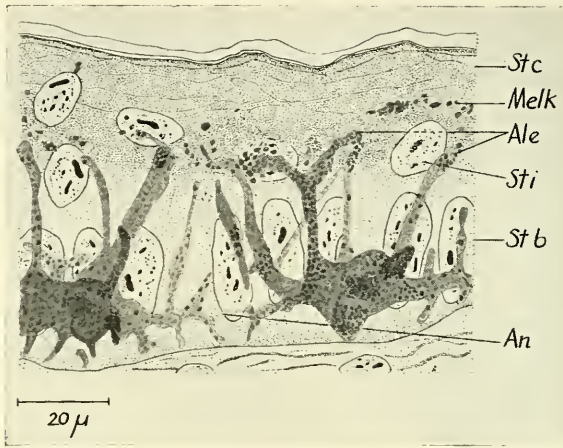


ABB. 25.

Natrix natrix-Embryo vom 25. Bruttag (Schnitt der Dorsalhaut): Frühe zweite Phase der Pigmentablagerung: anschwellende, pigmenterfüllte Ausläuferenden (Ale).

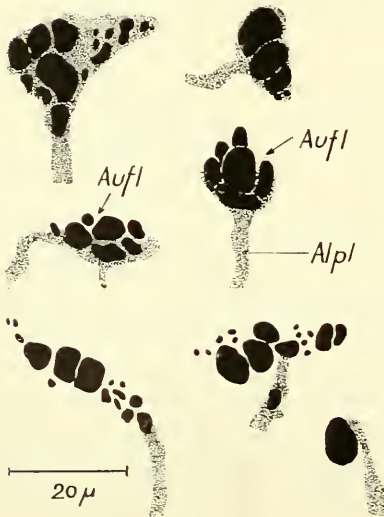


ABB. 26.

Natrix natrix-Embryo vom 25. Bruttag: mit unterschiedlichen Melaninbrocken gefüllte Pigmentsäcke der Ausläuferenden; die 5 unteren Stadien mit verschieden weit fortgeschrittener Auflösung (Aufl) des Ausläuferplasmas (Alpl).

sind auch die starken Grössenunterschiede der abgelagerten Pigmentkörner (Abb. 26), unter welchen die grössten Brocken oft



Abb. 27.

Natrix natrix-Embryo vom 27. Bruttage (Schnitt der Dorsalhaut): Späte zweite Phase der Pigmentablagerung; die abgelagerten Melaningranula bilden Pigmentkörnernester.

wesentlich umfangreicher als die Querschnitte der Ausläufer unterhalb der „Pigmentsäcke“ sind. An sich ist dies nicht verwunderlich, da, wie das bereits beschriebene, fein verteilte Melanin (p. 772) zeigt, die Granulagrösse stark variieren kann.

Durch die Ablagerung erschöpfen sich die Melanophoren und speziell sind die ihrer Granula beraubten Ausläufer hell. Auf der Totalhaut, wo die abgelagerten Pigmentkörner als dunkle Schollen ausgezeichnet in Erscheinung treten (Abb. 28 a u. b) und sogar bei flüchtiger Beobachtung mit epidermalen Melanophoren verwechselt werden könnten, sind die Ausläufer kaum mehr zu sehen und die Melanocyten erscheinen daher punktförmig.

Bei den anastomosierenden Melanophoren des Schuppenrandes stellt die Pigmentablagerung infolge der miteinander verwachsenen Ausläuferenden besondere Probleme. Es zeigt sich, dass nur die wagrechten Fortsätze verwachsen (vgl. auch Abb. 25); von ihnen aus reichen senkrecht gestellte, meist dünnere Ausläufer ins Stratum

corneum, was leider auf Totalpräparaten infolge der alles überdeckenden, konzentrierten Pigmentkörnernester praktisch nicht zu



ABB. 28.

Natrix natrix-Embryonen (ungefärbte Totalhaut) Stadien der Pigmentierung der Häutungshaut. a) 25. Bruttag: Pigment in Ablagerung, b) 27. Bruttag: Beendete Ablagerung, c) 28. Bruttag: Beginnende Abflachung der Pigmentkörnernester, d) 30. Bruttag: Starke Abflachung der Pigmentkörnernester.

verfolgen ist. Dagegen sind um den 30. Tag, wo die Pigmentnester abgeflacht und daher die Hornschichten wieder besser durchsichtig sind, die meist schon stark reduzierten, dünnen, senkrecht nach oben gerichteten Ausläufer gut zu identifizieren (Abb. 29).

Die Menge des abgelagerten Pigmentes ist stark abhängig von der Zahl der epidermalen Melanophoren und daher auf den Fleckschuppen grösser. Durch die wechselnde Melaninverteilung wird die Musterung auf der Häutungshaut wiederholt. Innerhalb der einzelnen Schuppen ist deren distaler Rand besonders stark pigmentiert, während über dem melanophorenarmen Hinterrand die Hornschicht weitgehend hell bleibt (Abb. 30).

Auch später geht die Pigmentierung der weiteren Natternhemden zum grossen Teil ähnlich vor sich (vgl. p. 810). Immer erfolgt, funktionell bedingt, die Pigmentablagerung vor dem definitiven Einsetzen der Verhornung, was entsprechend auch für die Pigmentierung der Haare und Federn gilt.

f) Zur Entstehung der Melanin-granula.

Ueber die genauere Genese und Herkunft der Melaninkörner existieren zahlreiche Theorien (vgl. die Literaturzusammenstellungen

bei GUETTES (1953), WEISSENFELS (1956) und KOECKE (1959 a)), wobei als Herkunftsort Kern- und Nucleolusbestandteile, Mito-

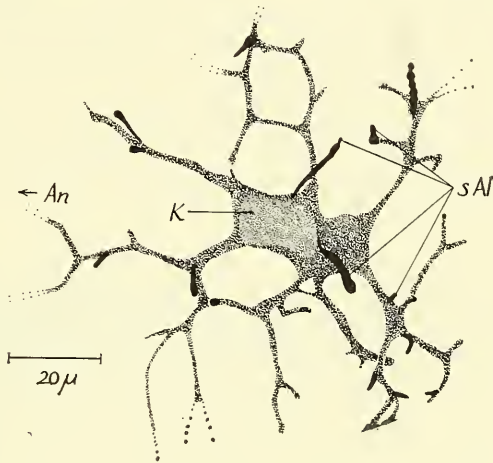


ABB. 29.

Natrix natrix-Embryo vom 32. Brutttag: Epidermale Melanocyte eines Anastomosennetzes (Dorsalschuppenrand) mit senkrechten Ausläufern (s Al) zur Pigmentablagerung (vgl. Text).

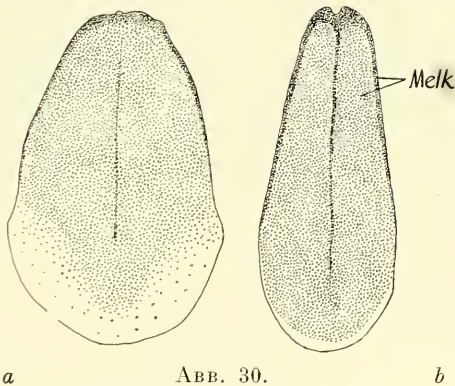


ABB. 30.

Natrix natrix-Adulttier: Isolierte laterale (a) und mediane (b) Dorsalschuppen des Natternhemdes mit verschieden verteiletem Epidermispigment.

chondrien, Lipochondrien oder Golgi-Körper genannt werden. WEISSENFELS schliesslich beschreibt spezielle, in die Ausläufer

gelangende Pigmentbildungszentren, wo die Propigmentgranula gebildet werden.

Unsere Untersuchungen scheinen die Theorie vom Vorkommen von speziellen Pigmentbildungszentren zu stützen, obwohl natürlich zur eindeutigen Abklärung sehr viel feinere Methoden verwendet werden müssten. So erscheinen bei jungen Melanophoren die ersten melanisierenden Granula nicht nur in Kernnähe (was die Kernabstammungstheorie stützen würde), sondern auch ganz peripher in den Ausläuferenden (vgl. z. B. Abb. 10 und 11). Die willkürliche Verteilung der Granula, ohne Konzentrationsgefälle vom Kern nach aussen, lässt eine Ausdifferenzierung an verschiedenen Orten, unabhängig vom Kern, als möglich erscheinen. Auch die Bildung der grossen Pigmentbrocken könnte auf spezielle Bildungszentren hindeuten. Es ist wahrscheinlich, dass bei der grossen Pigmentierungsaktivität zur Zeit der Ablagerung die Propigmentgranula schon innerhalb der Pigmentbildungszentren melanisieren — was von WEISSENFELS *in vitro* beobachtet werden konnte — und nicht erst ausserhalb, wie normalerweise, um dann als kompakte, ineinander verpaptete Masse abgelagert zu werden.

g) Die neuen Funktionen der verschiedenen Pigmentlagen.

Mit der Herausbildung einer kompakten Cutispigmentschicht im Stratum laxum corii bekommt dieses die Funktion einer eigentlichen Pigmentträgerschicht und wird deshalb mit Recht auch als Stratum pigmentosum bezeichnet. Dagegen beschränkt sich die Rolle der epidermalen Melanophoren in Zukunft auf die Ablagerung des Pigmentes der jeweiligen periodischen Epidermis, welche als Natternhemd abgestreift wird. Damit haben auch die drei Hauptschichten der Haut ihre definitive Funktion erhalten:

Epidermis: Abschluss nach aussen;

Stratum laxum corii: Pigmentschicht, Träger des Erscheinungsbildes;

Stratum compactum corii: Stabilisierung, Verbindung der Haut mit den tieferen Körperschichten.

5. EMBRYONEN VOM 28. BRUTTAG BIS ZUM SCHLÜPFEN
(34.—35. BRUTTAG): VERHORNUNG, ERSTE GELBZELLEN,
ENDGÜLTIGER AUSBAU DER MUSTERUNG

a) *Hautbau.*

Durch die nach Beendigung der Pigmentablagerung einsetzende intensive Verhornung, vor allem der verdickten Zellwände der Stratum corneum-Zellen, kommt es zur Bildung von dunkelgelben,

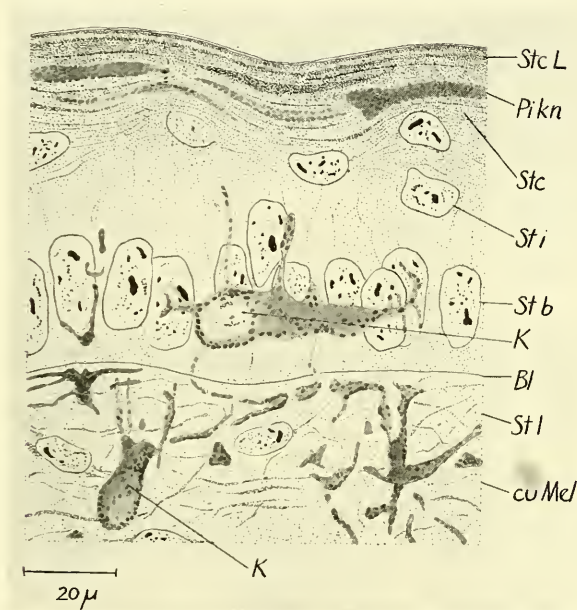


ABB. 31.

Natrix natrix-Embryo vom 28. Bruttag (Schnitt der Dorsalhaut): Beendete Pigmentablagerung, beginnende Abflachung der Pigmentkörnerester; dunkle Cutismelanocyten.

auf Hämatoxylin Schnitten tiefschwarz angefärbten Hornlamellen, die sich deutlich von den praktisch unverhornten Schichten des Stratum intermedium und basale abheben (Abb. 31 ff). Da die äusseren Stratum corneum-Lagen intensiver verhornen als die basaleren, lassen sich eine basale, lockere (Stratum corneum

relaxatum) und eine periphere, kompaktere Hornschicht (Stratum corneum compactum) unterscheiden. Durch die Schrumpfung der Zellen bei der Verhornung nimmt die Hautdicke eher etwas ab

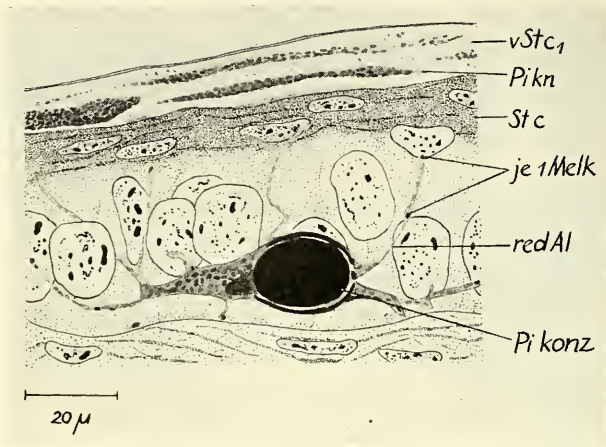


ABB. 32.

Natrix natrix-Embryo vom 30. Bruttage (Schnitt der Dorsalhaut): Pigmentkonzentration (Pikonz) in Kernnähe, Ausläuferreduktion, Pigmentkörnercluster abgeflacht. Unter der verhornten Schicht der Häutungshaut ($v\text{St}c_1$) bildet sich das Stratum corneum der neuen Epidermisgeneration.

(vgl. Abb. 31 u. 32). Auch am Totaltier sind die immer noch vom unverhornten Periderm überdeckten Hornschichten als gelbbraunliche Haut zu erkennen, wobei die gute Sichtbarkeit durch das abgelagerte Pigment mitbedingt wird. Die verhornte Haut ragt über die eigentlichen Schuppen hinaus; diese erscheinen daher wie gerändert, ein Effekt, der durch die besonders starke Pigmentierung des Schuppenrandes verstärkt wird. Da sich die verhornten Schichten eng an die Schuppe anschmiegen, sind auch auf der abgelegten Häutungshaut die wellige Oberflächenstruktur der Epidermis und der Schuppenkiel gut herausprofiliert. Dagegen verhornt die mit schon von LEYDIG (1873) beschriebenen, epidermalen Leisten besetzte Schuppenunterseite nur sehr schwach.

b) Einfluss der Verhornung auf das abgelagerte Epidermispigment.

Durch die Verflachung der Stratum corneum-Zellen bei der Verhornung werden die Pigmentkörnercluster ebenfalls mit abge-

flacht. So werden auf Schnitten die ovalen Nester (Abb. 27) mit zunehmender Verhornung immer dünner und ausgedehnter (Abb. 31), bis sie sich in drei und mehr sehr dünnen Lagen fast zusammenhängend über die ganze Haut ausbreiten (Abb. 32). Noch besser zeigt sich diese Entwicklung auf Totalpräparaten der Haut (Abb. 28).

c) Zu den Formveränderungen der epidermalen Melanophoren.

Während sich die variantenarmen Cutismelanocyten erst post-embryonal durchgreifend umgestalten werden, wird epidermal — wie der Vorgang der Pigmentabgabe schon illustriert hat — im Zusammenhang mit den auffälligen Wachstumsrythmen und der Verhornung die Melanophorenform während der Embryonalzeit mehrfach geändert.

Der Abbau der Ausläufer.

Nach der Pigmentablagerung, beim Einsetzen der Verhornung, werden die Ausläufer aus dem Stratum corneum zurückgezogen. Dabei scheint mindestens ein Teil zu degenerieren, was die häufig äusserst schmalen Ausläufer, die teilweise dünner als der Durchmesser eines Melaningranulas sind, bezeugen (Abb. 32). Vor dem Rückzug wird das gesamte Melanin in die zentrale Plasmamasse zurückgezogen, die daher oft tiefschwarz erscheint. Nur einzelne Granula bleiben in den Ausläufern. Da der Abbauprozess allein die senkrechten Ausläufer erfasst, scheint die Form der Melanophoren auf der Totalhaut nur wenig verändert.

Die Anastomosenbildung.

Die schon bei früheren Stadien erwähnte Anastomosenbildung durch die epidermalen Ausläufer hat jetzt ihre höchste Ausprägung erhalten; sie kann aber postembryonal wieder weitgehend reduziert werden. Durch die Anastomosen entsteht auf den Schuppen ein mehr (Fleckschuppen) oder weniger (ventralste Dorsalschuppen, dorsaler Rand der Bauchschilder) breites Band zusammenhängender Melanophoren. Die Tatsache, dass auch bei einheitlich dunklen Fleckschuppen der Rand dichter pigmentiert ist, erinnert noch jetzt an das erste Auftreten der epidermalen Melanophoren am distalen Schuppenrand. Während anfänglich nur die peripheren

Ausläuferenden verbunden gewesen sind, verwachsen jetzt die Melanophoren zusätzlich durch die Bildung weiterer Anastomosen innerhalb der eigenen Ausläufer zu einem kompakten Netzwerk,

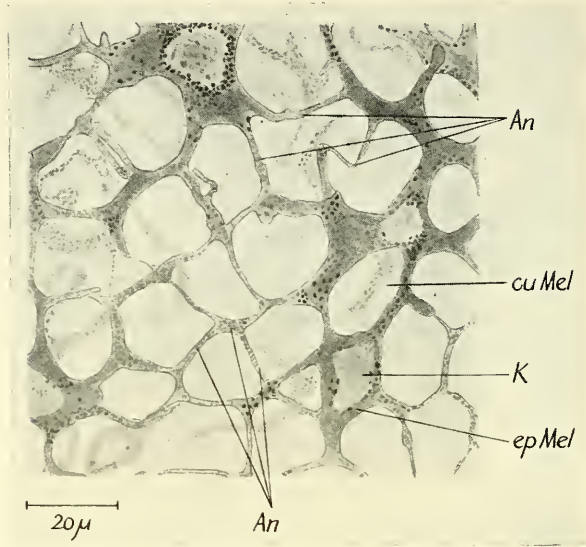


ABB. 33.

Natrix natrix-Embryo vom 27. Bruttage (Totalhaut): Anastomosennetz der epidermalen Melanophoren am Rand der Dorsalschuppen. Das über den Epidermismelanocyten sichtbare Pigment des Natternhemdes ist weggelassen.

in dem sich die auf mehrere Ausläufer aufgeteilte zentrale Plasmamasse kaum mehr abhebt (Abb. 33).

d) Die Musterung.

Nach dem 30. Bruttage ist das Tier äusserlich völlig schlüpfreif. Die restlichen 4 bis 5 Tage der Embryonalperiode scheinen vor allem zum völligen Einziehen des Dottersackes zu dienen.

Die Kopfmusterung.

Auf dem Kopf, wo durch leichte Ueberdeckung der Schilder die Schuppenfurchen verschwinden, sind die letzten Musterdetails ausgebildet worden (Abb. 35 c). Besonders fallen die tiefschwarzen

Schuppenzeichnungen auf den Supralabialia, den Ocularia und einzelnen Schildern der Temporalregion auf, welche im Verein mit

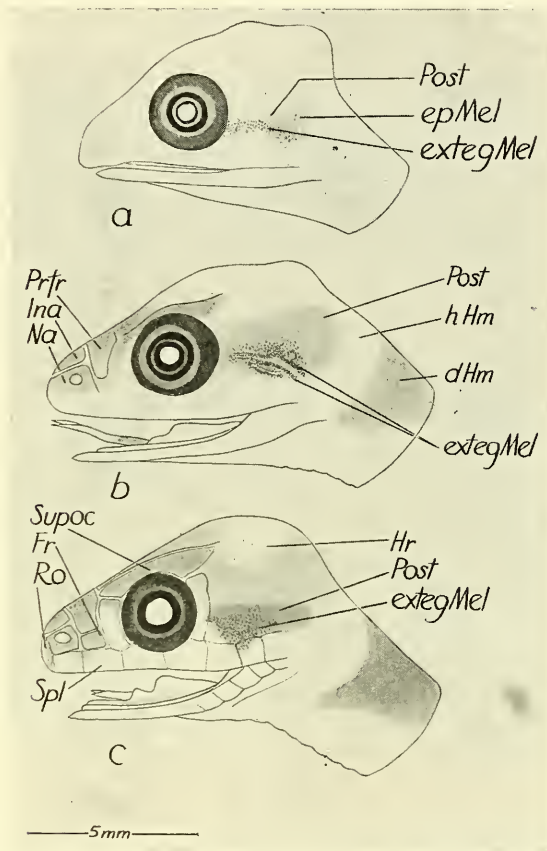


ABB. 34.

Natrix natrix-Embryonen: Frühe Entwicklungsstadien der Kopfzeichnung und der Kopfschilder.

- a) 13. Bruttage: erste, vorwiegend extrategumentale Anlage des Postocularstreifens.
- b) 17. Bruttage: Postocularstreif, heller und dunkler Halbmond, erstes Pigment der Nasalregion; erste Kopfschilder.
- c) 18. Bruttage: Oberkopf ausser Hirnregion (Hr) pigmentiert; weitere Kopfschilder.

Abkürzungen der Kopfschilder: Fr: Frenale, Fro: Frontale, Ina: Internasale, Na: Nasale, Pa: Parietale, Poc: Postoculare, Prfr: Praefrontale, Proc: Praeoculare, Ro: Rostrale, Sbl: Sublabiale, Spl: Supralabiale, Supoc: Supraoculare, Tem: Temporale.

dem ebenfalls schwarzen Halbmond in deutlichem Kontrast zu den übrigen dunklen, durch die Guanisierung etwas aufgehellten Kopfschildern stehen. Auch auf den Nasalia und den Frenalia kommen feine Schuppenzeichnungen vor.

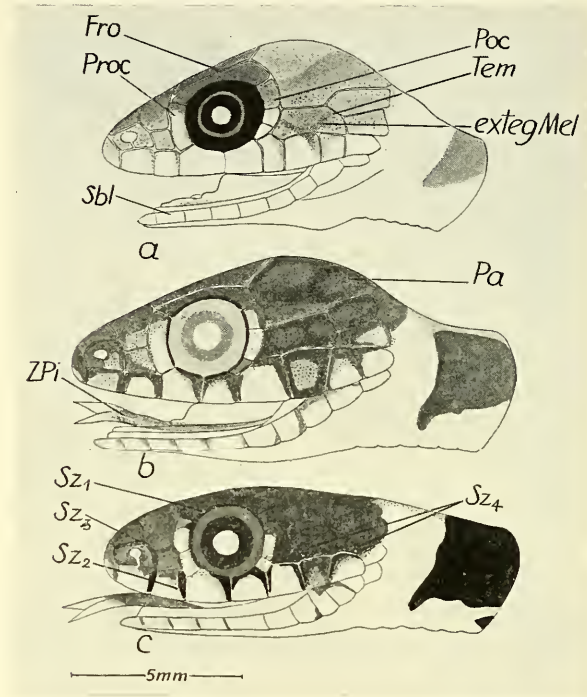


ABB. 35.

Natrix natrix-Embryonen: Spätere Stadien der Kopfmuster-Entwicklung.

- a) 20. Bruttage: Musterung weitgehend angelegt, Hirnregion noch heller, Postocularstreif im Verschwinden.
- b) 25. Bruttage: Kopf wirkt ringelnattertypisch, deutliche Pigmentierung der Supra- und Sublabialia; starke Zungenpigmentierung (ZPi).
- c) 30. Bruttage: Fertige Kopfmusterung mit schwarzer Schuppenzeichnung ums Auge (Sz₁) und auf den Supralabialia (Sz₂) und mit schwächeren Schuppenrandpigmentierungen in der Nasal- (Sz₃) und Temporalregion (Sz₄).

Die Gelbzellen.

Zusätzlich sind bei manchen Embryonen nach dem 30. Tag auf dem hellen Halbmond Gelbzellen aufgetreten, die gegen den schwarzen Halbmond zu am intensivsten sind. Neben citronen-

gelben kommen auch dunkelgelbe Farbtöne vor, die bei südlichen Formen sogar bis ins Rotgelbe reichen können. Doch fehlen bei einem Teil der Embryonen die Gelbzellen völlig.

Auch andere Schuppen der hellen Zeichnung erscheinen, je nach Lichteinfall, leicht gelblich-grünlich; doch lassen sich keine eindeutigen Farbzellen nachweisen. Diese Effekte scheinen viel eher durch die Guanophoren bedingt, da ähnliche Erscheinungen auch auf Balsam-Präparaten der Haut zu beobachten sind, wo ja alle leicht löslichen Pigmente mit Sicherheit völlig zerstört sind. Zudem kann die Struktur des Oberhäutchens, die bei manchen Formen, speziell nach der Häutung, zum Schillereffekt beiträgt (vgl. p. 809), mitverantwortlich sein.

Auffallend im Vergleich mit den Sauriern ist das bei *Natrix* etwas verspätete Auftreten der Gelbzellen. Ob diese Zurückhaltung bezüglich weiterer Farbzellen eine häufige Eigenschaft der Schlangen ist, wagen wir bei unserem geringen Material nicht zu entscheiden. Immerhin besitzt auch *Leimadophis poecilogyrus*, die adult auf gelbem Grund dunkelgrüne Flecken zeigt, beim Schlüpfen eine rein aus Melanophoren und Guanophoren aufgebaute Schwarz-Weissmusterung (nur am Kopf kommen gelegentlich supralabial einzelne Gelbzellen vor), die während des ersten postembryonalen Lebensjahres erhalten bleibt. Auch frischgeborenen Vipern, die allerdings ein grellgelbes Schwanzende besitzen, fehlen die rötlichen ventralen Farbspritzer der adulten Form. Dagegen besitzen schlüpfreife Aeskulapnattern eine sehr ausgeprägte Gelbfärbung.

Die Bauchzeichnung.

Am 30. Tag ist die gesamte Dorsalmusterung von Kopf bis Schwanz völlig gleichmässig pigmentiert. Auch die dunkelgraue Bauchzeichnung ist fertig ausgebildet, wirkt aber infolge der Guanophorenüberdeckung etwas verschwommen. Sie, die in den Musterarbeiten über Reptilien bedauerlicherweise meist völlig ignoriert wird, setzt sich aus zwei unabhängigen Elementen zusammen (Abb. 36):

1. Die Fortsetzung der C-Flecke auf den Ventralschildern hängt eng mit der Dorsalzeichnung zusammen und bildet wie diese zuerst epidermale Melanocyten aus, denen erst später die ausmalenden Cutismelanophoren folgen.

2. Dagegen ist die rein cutale und daher erst spät auftretende eigentliche Bauchzeichnung des medianen Schienteiles völlig autonom von den dorsalen Musterelementen. Die hier relativ ein-

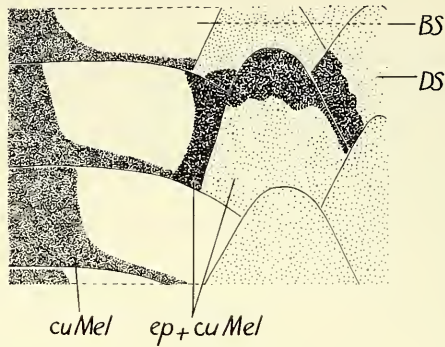


ABB. 36

Natrix natrix: Aufbau der Ventralzeichnung aus zwei Elementen (vgl. Text).

fachen Zeichnungsformen zeigen, dass die Cutismelanophoren allein nicht im Stande sind, ohne epidermale Vorzeichnung komplizierte Musterformen aufzubauen. Auch ist der Einfluss der sehr kompakten Bauchschilder grösser als bei den Dorsalschuppen. So sind die in der Querachse gelegenen Flecke auf eine Schiene beschränkt und

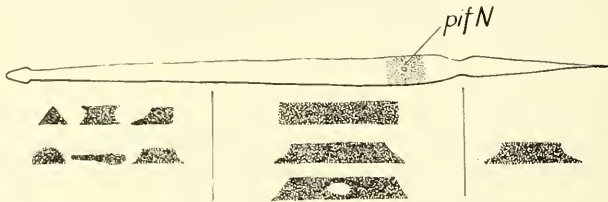


ABB. 37.

Natrix natrix: Varianten der Bauchzeichnung in den verschiedenen Körperabschnitten (vgl. Text). pif N: pigmentfreie Nabelregion.

können sich nicht, wie dorsal, über mehrere Schuppen erstrecken. Das Fehlen der epidermalen Melanophoren hängt wahrscheinlich mit der frühen Differenzierung der Bauchschilder zusammen. Es scheint, dass die Melanoblasten, die zudem nach ventral den wei-

testen Weg zurückzulegen haben, zu spät ankommen, um noch durch die bereits gefestigte Grenzlamelle stossen zu können (p. 756).

Der grosse Einfluss der Bauchschilder auf die Musterung zeigt sich besonders schön im Vergleich mit Arten, die keine Bauch-

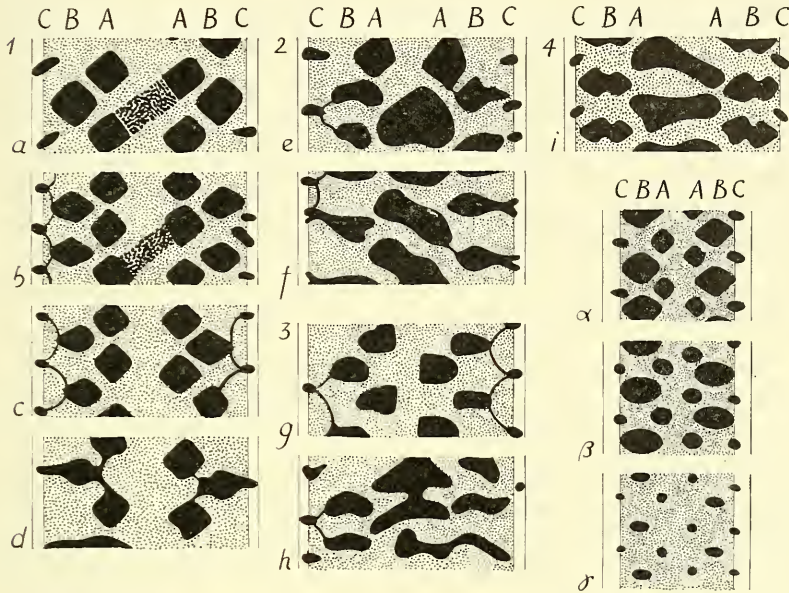


ABB. 38.

Natrix natrix: Drei Hauptvarianten der Dorsalzeichnung (α, β, γ).

ABB. 39.

Natrix natrix: Mustervarianten (vgl. Text).

1. Erster Embryo vom 25. Bruttag: a+b: vorderer Rumpf, c: Mittel-, d: Hinterrumpf.
2. Zweiter Embryo vom 25. Bruttag: e: Hinter-, f: Vorderrumpf.
3. Dritter Embryo vom 25. Bruttag: g: Vorder-, h: Hinterrumpf.
4. Embryo vom 22. Bruttag: i: Vorderrumpf.

schilder und somit auf dem ganzen Körper Schuppen vom Typ der Dorsalschuppen besitzen. Hier werden nämlich die Mustergrenzen frei oder in Anlehnung an besondere Körperquerschnitte gezogen und kann oft gar nicht von einer typischen Ventralmusterung gesprochen werden.

Schliesslich hat embryonal der Nabelstrang einen gewissen Einfluss auf die Musterung, da seine Umgebung unpigmentiert bleibt (Abb. 37).

f) *Mustervarianten.*

Wie bei *Lacerta muralis* werden auch bei *Natrix natrix* die verschiedenen Mustervarianten schon embryonal aufgebaut. Nur die Jungen melanistischer Variationen werden mit normalen Flecken geboren (WERNER 1894, SCHREIBER 1912), was auch wir bestätigen konnten. Gleich verhält es sich bei *Vipera aspis*; dagegen kommen bei *Vipera berus* gelegentlich bereits völlig schwarze Neugeborene vor (STEMMLER 1956). Es seien die wichtigsten Mustervarianten kurz geschildert, um die schon embryonal vorhandenen Variationsmöglichkeiten zu demonstrieren, die trotz dem Fehlen einer geschlechtsdimorphen Färbung ziemlich reichhaltig sind.

Variationen des Dorsalmusters.

Grundsätzlich lassen sich drei Hauptvarianten unterscheiden (Abb. 38): zwei Typen mit grossen, rhombischen oder rundlichen Flecken und eine kleinfleckige Form. Wie die folgende Uebersicht und Abbildung 39 zeigen, sind im einzelnen die Möglichkeiten viel grösser, speziell, da auf den verschiedenen Körperzonen des gleichen Tieres diverse Mustervarianten auftreten können. So stammen z. B. die Musterbilder 39 *a* bis *d*, 39 *e* und *f*, sowie 39 *g* und *h* jeweils vom gleichen Embryo.

Die Form der Flecke variiert stark (rhombisch, rechteckig, lang, längsoval, oval, rund, dreieckig, Y-förmig, punktförmig), wie auch deren Grösse, wobei aber die B-Flecke stets grösser als die A- und diese wiederum umfangreicher als die C-Flecke sind. Die einzelnen Elemente können unter Bildung eines helleren Pigmentbandes verwachsen (speziell die A-Flecke (Abb. 39 *a* und *b*)) oder zu einer einheitlichen Fläche verschmelzen. So vermögen sich zwei (Abb. 39 *i*), gelegentlich sogar drei (Abb. 39 *e*) oder vier A-Flecke (Abb. 39 *h*) miteinander zu verbinden. Häufig sind auch C- und B-Flecke verkoppelt (Abb. 39 *d* und *f*), während ein Verschmelzen aller drei Fleckenreihen nur selten stattfindet (Abb. 39 *h*). Oft verketteten Pigmentbrücken in Form von schmalen Linien die Flecken miteinander, und zwar sowohl die A- mit den B- (Abb. 39 *c* bis *f*) als auch die B- mit den C-Flecken (Abb. 39 *c*, *e*, *f*, *g*). Speziell variabel ist die C-Region, wo Flecken ausfallen (Abb. 39 *h*), sich aber auch neue Zusatzflecken bilden können (Abb. 39 *b*). Post-

embryonal treten teilweise zwei helle Längsstreifen auf; diese Varietät (var. *persa* (Pall.)) wird von WERNER (1929) als Stammform betrachtet.

Daneben kommen Veränderungen der gesamten Mustersymmetrie vor. So kann die Verschiebung der A-Flecke gegeneinander, längs der cephal-caudalen Medianachse, verschieden gross sein; damit verändert sich auch die Stellung der B- und C-Flecken, die aber stets zwischen den A-, respektive den B-Flecken liegen (Abb. 39 *c*, *g*, *h*). Auch können die A-Flecke ohne Verschiebung direkt nebeneinander liegen (z. B. Abb. 39 *a* und *h*). Gelegentlich weichen einzelne Fleckenkomplexe von der allgemeinen Verschiebungsachse ab und nehmen eine eigene Richtung ein (Abb. 39 *i*). Schliesslich können die C-Flecke ihre normale Lage zwischen den B-Flecken verlassen und auf gleiche Höhe mit diesen gelangen, wobei es oft zu Verschmelzungen kommt (Abb. 39 *d* und *f*).

Variationen des Bauchmusters.

Die auf dem Vorderrumpf kleinen dunklen Flecke werden gegen hinten zu umfangreichen, sich meist über die ganze Schienenbreite erstreckenden Flächen (Abb. 37), sodass das cephal-caudale Melanisierungsgefälle bei der definitiven Zeichnung ins Gegenteil verkehrt ist.

Variationen (Abb. 37) sind gering und betreffen nur die Fleckenform. So finden sich auf dem Vorderrumpf verschieden geformte, meist kleine Flecke (Dreiecke, Halbkreise, Rechtecke, Trapeze, Längslinien, Diaboloformen, etc.), die meist gegeneinander versetzt sind. Immerhin waren bei einem Tier sämtliche ventralen Flecke unversetzt. Auf dem Hinterrumpf werden die Flecke länglich-rechteckig, breiter und z. T. durch ein medianes helles Oval kompliziert. Da sie meist gegeneinander versetzt sind, entsteht eine Art Schachbrettmuster, bei dem allerdings die dunklen Komponenten dominieren. Der ganze Schwanz ist uniform dunkel, doch kommen auf dem Vorderschwanz gegen dorsal meist regelmässige, laterale Aufhellungen vor, zu denen sich in einzelnen Fällen noch mediane Hellflecke gesellen können.

B. Zur embryonalen Entwicklung der Musterung bei anderen Ophidierarten.

1. *Natrix tessellata* (Würfelnatter).

Die Rumpfmusterung weist grössere, gegeneinander schachbrettartig versetzte, oft rechteckige Flecke auf (Abb. 40 a). Die

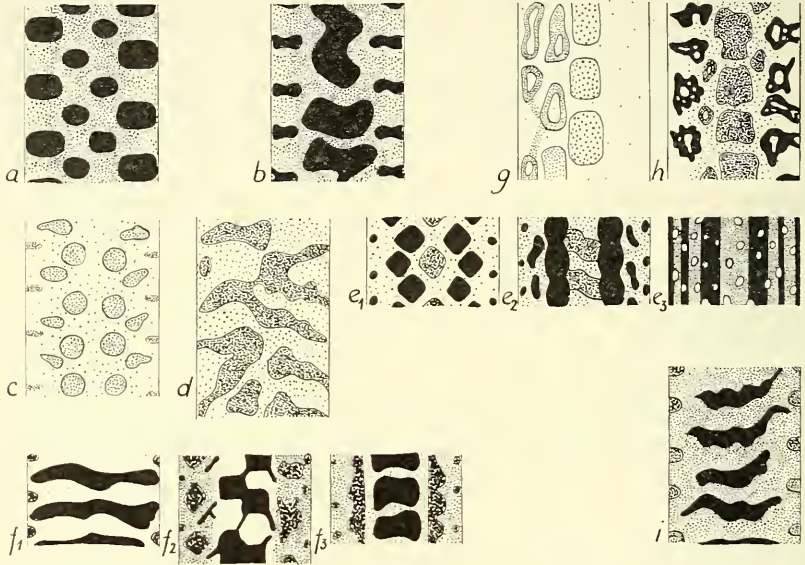


ABB. 40.

Dorsalmusterung verschiedener Ophidierarten. a: *Natrix tessellata*-Neugeborenes; b: *Natrix maura*-Embryo (13 cm l); c—e: *Elaphe longissima*, c: Embryo (13,5 cm l), d: Neugeborenes, e₁—e₃: 37-tägiges Jungtier (Hals, Vorder- und Hinterrumpf); f₁—f₃: *Leimadophis poecilogyrus*-Embryo vom 32. Bruttag (Hals, Vorder- und Hinterrumpf); g+h: *Python molurus*-Embryonen (27 cm l, 39 cm l); i: *Vipera aspis*-Embryo (16 cm l).

grossen B-Flecke reichen meist bis auf die Bauchschilder, und die C-Flecke sind öfters durch zusammenhängende Fleckenbildungen auf dem dorsalen Bauchschienenrand ersetzt. Die eigentliche cutale Bauchzeichnung besteht aus medianen, rechteckigen oder zu Spitzen ausgezogenen Flecken, die regelmässig hintereinander angeordnet sind und sich mehr oder weniger weit nach lateral erstrecken. Auffallend ist die verstärkte Pigmentierung der Schuppenränder, wobei auch die Cutismelanophoren an den Flanken beson-

ders dicht liegen. Die fertige Kopfmusterung (Abb. 41 a, 42 b) zeichnet sich durch eher geringe Kontraste aus. Der ganze Oberkopf ist grau und wird durch zahlreiche Schuppenzeichnungen aufgehellt. Die dunklen Halbmonde, welche häufig zu einem zusammenhängenden Winkel mit der Spitze auf den Parietalia verwachsen sind (Abb. 42), bleiben relativ hell. Auf dem hellen Halbmond kommen stets epidermale und z. T. sogar cutale Melanophoren vor. Wie bei *Natrix natrix* sind die Schuppenzeichnungen auf den Supralabialia und Sublabialia speziell auffallend und ausgeprägt.

Wie ein Vergleich mit der Ringelnatter — der infolge der korrespondierenden Brutdauer gut möglich ist (Tabellen I und II) — zeigt, fällt das Auftreten der einzelnen Zeichnungselemente wie auch die Hautentwicklung zeitlich zusammen. Nur die extrategumentalen Melanophoren entwickeln sich bei *Natrix tessellata* etwas früher; dagegen sind die Fleckenreihen um einiges später erkennbar. Die Uebereinstimmung sei noch durch einige weitere Punkte dokumentiert:



ABB. 41.
Kopfzeichnung der Stadien von Abb. 40.

	<i>Natrix natrix</i>	<i>Natrix tessellata</i>
Dorsalschuppen mit Kiel versehen	14. Tag	13. Tag
1. epid. Mel. auf den Bauchschildern . . .	17. Tag	15. Tag
1. Guanophoren auf den Bauchschildern .	20.-21. Tag	22. Tag
1. Guanophoren auf den Dorsalschuppen .	24. Tag	24. Tag
Die Cutismel. werden musterbestimmend .	26.-27. Tag	28. Tag

Zahlreiche weitere, bei *Natrix natrix* eingehend beschriebene Besonderheiten, wie die Pigmentablagerung, die Anastomosenbildung der epidermalen Melanophoren, der Polymorphismus der

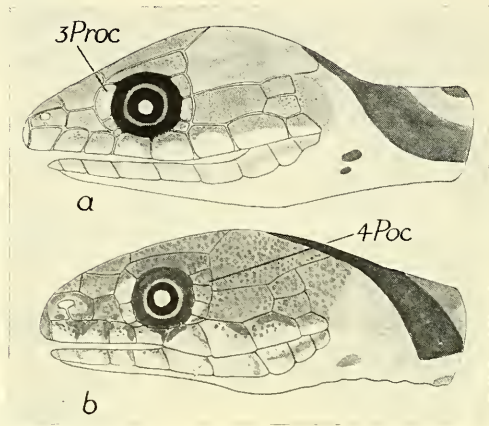


ABB. 42.

Natrix tessellata-Embryonen: Entwicklung des Kopfmodells (vgl. Text und Abb. 34).

- a) 22. Bruttag: im Vergleich zu *Natrix natrix* stärkere Zeichnung der Suprablabialia.
 b) 28. Bruttag: ein eigentlicher heller Halbmond fehlt.

extrategumentalen Melanocyten und das Auftreten von Pigmentierungsgefällen (inklusive der komplizierten Pigmentausbreitung von zwei Kopfzentren aus) treffen auch für die Würfelnatter zu. Oft erscheinen freilich bei *Natrix tessellata* auf dem Kopf die allerersten epidermalen Melanophoren zunächst nasal; doch wird auch hier der Postocularstreif, verstärkt durch die stark durchscheinenden extrategumentalen Melanophoren, zuerst am deutlichsten. Sonst verlaufen auf dem Kopf die weiteren Entwicklungsvorgänge weitgehend mit der *Natrix natrix*-Entwicklung synchron. Zu betonen ist allerdings die relativ früh auftretende Zeichnung der Sublabialia bei der Würfelnatter (vgl. auch Abb. 42 a).

Die bei adulten Tieren vorkommenden gelben (besonders auf der Kopfunterseite, schwächer auf dem Hals und gelegentlich auf dem Rumpf) und roten Farbzellen (gelegentlich auf den Bauch-

schienen) entwickeln sich erst spät in der postembryonalen Periode und fehlen den Jungtieren noch völlig.

Obwohl das zeitliche Auftreten der Zeichnungselemente bei den zwei *Natrix*-Arten übereinstimmt, sind die Musterungen von Anfang an in der arttypischen Weise differenziert und durchlaufen nicht zuerst eine Phase gleicher Musterung. Daher lassen sich schon relativ früh (etwa um den 22. Brutttag) die Embryonen auf den ersten Blick hin eindeutig ihrer Art zuweisen.

2. *Natrix maura* (Vipernatter).

Auch Vipernatterembryonen wirken entsprechend in Kopf- (Abb. 41 *b*) und Rumpfmusterung (Abb. 40 *b*) bereits arttypisch.

3. *Elaphe longissima* (Aeskulapnatter).

Diese Art schlüpft stets mit einem gemusterten Juvenilkleid; im Verlauf des ersten postembryonalen Jahres verschwinden die Flecke und die Zeichnung wird uniform (DUERIGEN 1897).

Bereits Neugeborene aus verschiedenen Serien dokumentieren beträchtliche Mustervarianten (Abb. 40 und 41, je *d* und *e*). Dabei zeigt sich bei der in Abbildung 40 *e* dargestellten Varietät, wo die hinteren Rumpfpforten wesentlich dunkler pigmentiert sind, einmal mehr die nachträgliche Umkehr des craniocaudalen Melanisierungsgefälles. Leider lässt sich infolge des zu geringen Materials nicht entscheiden, ob die Varianten bereits so angelegt werden oder ob sie sich während der Embryonalperiode von einem neutralen Grundmuster aus differenzieren. Mehrere frühe Embryonen (von 135 mm Länge; Abb. 40 *c*) besitzen ein vorzugsweise von epidermalen Melanophoren aufgebautes, regelmässiges, aus A- und B-Flecken bestehendes Muster, wozu noch C-Flecke stossen können. Es lässt sich vermuten, dass diese Embryonen bis zum Schlüpfen ihr Kleid nicht ändern werden, da nach DUERIGEN junge Aeskulapnattern mit nur vier Fleckenreihen am häufigsten sind. Anhand der Kopfzeichnung dieser Embryonen (Abb. 41 *c*) lassen sich keine weiteren Schlüsse ziehen, da diese, wie erwartet, gegenüber der Rumpfzeichnung stark retardiert ist und noch keine artspezifischen Züge aufweist. Uebrigens besitzen diese tegumental noch schwach pigmentierten Embryonen, entsprechend den Natricinen, bereits eine gut entwickelte extrategumentale Melanisierung.

Die Entwicklung von Gelbzellen findet in beträchtlichem Masse schon embryonal statt; bei frisch geschlüpften Jungtieren waren alle hellen Teile des Kopfes gelb angefärbt.

4. *Leimadophis poecilogyrus* („Buntnatter“).

Diese argentinische Colubride zeigt komplizierte Zeichnungen mit verschieden stark melanisierten Fleckeneinheiten. Als weitere Komplikation variieren auch innerhalb der Körperzonen des gleichen

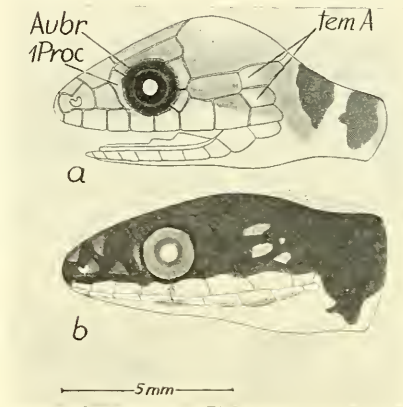


ABB. 43.

Leimadophis poecilogyrus-Embryonen: Entwicklung des Kopfmusters (vgl. Text und Abb. 34).

- a) 29. Bruttag: mit früher Anlage der Augenbrille (Aubr) und den temporalen Aufhellungen (tem A).
 b) 35. Bruttag.

Tieres die Musterbilder beträchtlich (Abb. 40 f). Speziell auf Vorder- und Hinterrumpf besteht eine auffällige Tendenz, durch Verschmelzung der drei Fleckenreihen Querstreifen zu bilden. Im Gegensatz zu *Natrix natrix* sind die A-Flecke meist dunkler als die B-Flecke. Die häufig sehr unregelmässig verteilten C-Flecke reichen oft weit in die Bauchschilder hinein. Zwischen den einzelnen Flecken kommen zahlreiche verschieden gerichtete und gestaltete Pigmentbrücken vor. Die dunklen Schuppen sind cutal fast immer uniform pigmentiert, zeigen aber besonders am Schuppenrand

ebenfalls epidermale Anastomosennetze. Die dunkle Kopfzeichnung (Abb. 41 *f* und 43 *b*) erinnert an *Natrix natrix*, geht aber ohne Bildung eines hellen Halbmondes direkt in die Rumpfflecke über. Auch sind die Schuppenzeichnungen der Supralabialia weniger kontrastreich, da sie nie tiefschwarz werden. Dafür finden sich zahlreiche Aufhellungen in der Nasal- und Temporalregion, sowie eine intensiv schwarze Augenbrille, die auch embryonal schon früh am 29. Bruttag erscheint (vgl. Abb. 43 *a*). Die Sublabialia sind nur schwach melanisiert.

Da die Brutdauer gegenüber der Ringelnatter etwa um 10 Tage verlängert ist, stösst ein direkter Entwicklungsvergleich auf Schwierigkeiten. Die Befunde an unseren *Leimadophis*-Embryonen, die allerdings alle aus dem gleichen Gelege stammen, deuten darauf hin, dass die einzelnen Entwicklungsstadien gegenüber *Natrix natrix* etwa um 8 Tage zurück sind (vgl. beispielsweise in Tabelle I und III das erste Auftreten des Postocularstreifs, des Nasalpigmentes, der Rumpfflecken, der Cutismelanophoren, der Guanophoren); dieser Abstand scheint nach dem 30. Bruttag auf 5 Tage und weniger reduziert zu werden. Dagegen sind die Zeiten zwischen den markanten Entwicklungsabschnitten nicht grösser als bei der Ringelnatter. Es lässt sich daraus schliessen, dass die verlängerte Brutdauer vor allem auf den unreiferen Entwicklungszustand der *Leimadophis*-Embryonen zur Zeit der Eiablage zurückzuführen ist.

Der Erscheinungsmodus der einzelnen Zeichnungselemente verläuft zum grossen Teil identisch wie bei *Natrix*. So erscheinen z. B. die B-Flecke zuerst deutlich. Die Fleckenkompositionen werden, was besonders bei den Querflecken sehr auffällig wird, ebenfalls von Anfang an so angelegt. Auch die Pigmentierungsgefälle entsprechen den bei *Natrix* geschilderten Verhältnissen. Nur die Guanophoren treten im Gegensatz zur Ringelnatter zuerst auf den Schuppen der dorsalen Grundfarbe auf, da diese, speziell median-dorsal, fast völlig melanophorenfrei sind (vgl. p. 751 ff). Die dorsale extrategumentale Pigmentierung schimmert auffallend gut durch die Hautschichten hindurch und kann bei oberflächlicher Betrachtung noch am 29. Bruttag mit tegumentalen Musterelementen verwechselt werden (Abb. 7).

Bei der Genese des Kopfmusters wird, wie bei den übrigen untersuchten Colubridenarten, in den früheren Entwicklungsstadien die Postocularzone stark betont (inklusive der durchschimmernden

extrategumentalen Pigmentierung). Im Verlaufe der darauf folgenden, gleichförmigen Ausmalung des gesamten Oberkopfes bleiben auch hier die Parietalia, deren mediane Trennfurche auffallend spät erscheint, noch lange pigmentarm. Ein heller Halbmond wird nicht angelegt, was darauf schliessen lässt, dass der Postocularstreif ursprünglicher als die ebenfalls häufigen Halbmondzeichnungen zu werten ist. Die Aufhellungen der Temporalregion werden von Anfang an hell gelassen.

5. *Vipera aspis* (Juraviper).

Die Befunde an verschiedenen alten Vipern-Embryonen stimmen grundsätzlich mit den Ringelnatterergebnissen überein. Auch hier treten zuerst die extrategumentalen Melanophoren auf; die erste Hautpigmentierung ist ebenfalls uniform, und die oft verschmolzenen Flecke werden schon bei embryonalen Stadien so angetroffen (vgl. Abb. 40 *i*).

6. *Python molurus* (Tigerschlange).

Anhand von verschiedenen alten Embryonen geht hervor, dass die artspezifische Musterung, bei der die meistens mit den C-Flecken verschmolzenen B-Flecke am stärksten angefärbt sind (Abb. 40 *h*), direkt so angelegt wird, was speziell ein noch sehr schwach pigmentierter Embryo von 27 cm Länge demonstriert (Länge beim Schlüpfen zwischen 44 und 60 cm (STEMMLER 1944)). An den untersuchten Embryonen lassen sich auf dem Rumpf verschiedene Musterformen unterscheiden, während die Kopfzeichnungen sehr ähnlich sind (Abb. 41 *g* und *h*).

Uebrigens fand VON HARNACK (1953) auch bei einem Embryo der Kaiserboa bereits die arttypische Zeichnung vor. Dieses Tier zeigte ein deutliches cephal-caudales Pigmentierungsgefälle, indem die Musterung nur auf dem Rumpfvorderteil deutlich zu sehen war.

C. Zu den postembryonalen Veränderungen der Musterung bei den Ophidiern.

a) Allgemeines.

Das Muster frischgeschlüpfter Jungtiere unterscheidet sich, da die weitere Genese differiert, wie bei den Sauriern in verschiedenem

Grade vom Adultzustand (vgl. WERNER 1892 ff, ZENNECK 1898, BOULENGER 1913, VON HARNACK 1953).

Bei Ophidiern fehlen geschlechtsverschiedene Zeichnungen fast völlig, was, wenn man die grosse Rolle des Sexualdimorphismus in der Saurierzeichnung in Betracht zieht, einer wesentlichen Verarmung der Mustermöglichkeiten gleichkommt. Immerhin weisen nach BURGER-SMITH (1950) bei *Bothrops atrox* nur Männchen die typische juvenile Schwanzmusterung auf und ist bei *Vipera berus* neben Färbungsunterschieden auch eine stärkere Pigmentierungsintensität der Männchen festgestellt worden.

In den einfacheren Fällen der direkten Entwicklung entspricht das Jugendkleid dem Adultmuster (*Natrix*, *Boa*) oder ist eine noch unentwickelte Anlage desselben (*Bitis caudalis*, *Python*). Bei den komplizierteren Mustergenese, wo die Adultzeichnung wesentlich differiert, kommt es zu Farbänderungen (diverse Baumpythonen), Musteränderungen (*Coluber scalaris*, *quatuorlineatus*) oder zur eigenartigen Musterumkehr, wobei durch Pigmentverlagerung die ursprüngliche Grundfarbe unter Verdunklung zur Zeichnung wird (*Graya ornata*). Als Spezialfälle sind die sich aus normalfärbigen Jugendkleidern entwickelnden, arttypisch melanistischen Adultmuster (*Atractaspis*) und die grellen juvenilen Schwanzfärbungen verschiedener Crotaliden und Viperiden (BURGER-SMITH 1950) erwähnenswert.

Es sei aber betont, dass durch intensivere Pigmentierung jede Musterung postembryonal mindestens histologisch verändert wird. Im Alter bewirkt der grössere Pigmentreichtum, der bei vielen Arten zum Altersmelanismus führt, fast immer eine Verminderung der Musterkontraste. Zudem können, wie ZENNECK und WERNER an vielen Arten demonstriert haben, bei älteren Tieren häufig sekundäre Musterveränderungen, die meist Rückbildungen sind, eintreten.

b) *Der Altersmelanismus der einheimischen Viperiden als Beispiel einer postembryonalen Veränderung.*

Vipera aspis und *berus* neigen stark zum Melanismus, während dieser bei der nahe verwandten *Vipera ammodytes* selten ist, was die bekannte Tatsache illustrieren hilft, dass innerhalb von nahe verwandten Arten die Variationsbreite der Musterformen stark differieren kann.

Wie die Abbildung 44, wo ein wenige Wochen altes Jungtier mit seiner ausgewachsenen Mutter verglichen wird, zeigt, tritt bei

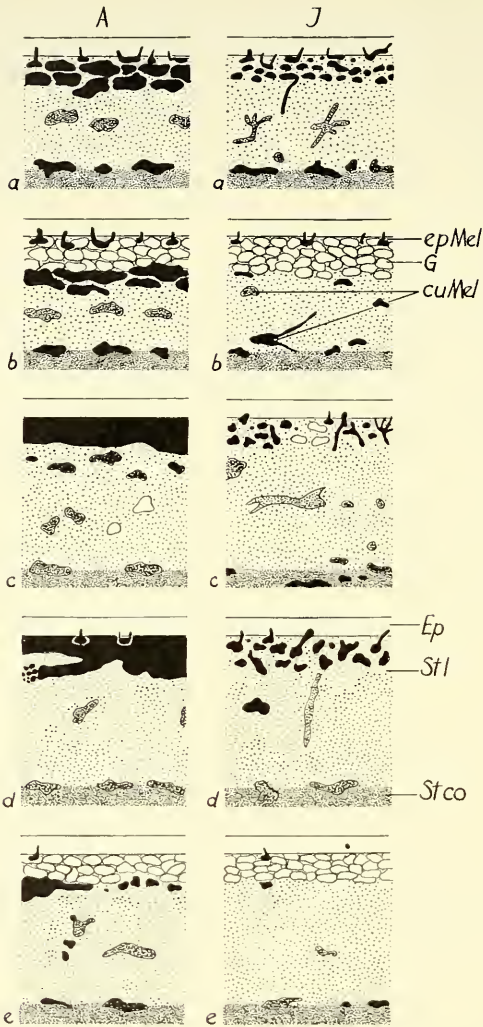


ABB. 44.

Vipera aspis: Schematische Hautschnitte verschiedener Musterzonen eines Adult- (A) und eines Jungtieres (J). Man beachte den unterschiedlichen Melanisierungsgrad der Schwazzellen. *a*) dunkler Fleck, *b*) helle Grundfarbe, *c*) medianer, *d*) lateraler Teil der Bauchschilder, *e*) heller, gegen dorsal zu gelegener Ventralfleck. Die tieferliegende extrategumentale Pigmentierung ist bei beiden Stadien stark.

Vipera aspis eine allgemeine Verdunklung durch verstärkte Melanisierung ein. Diese umfasst eine Vergrößerung der Melanophorenform, speziell der zentralen Plasmamasse (schön bei Abb. 44 *a*, *c* und *d*), ein Auftreten zusätzlicher Schwarzellen vor allem in der die Guanophoren unterlagernden Schicht (Abb. 44 *b* und *e*) und eine

besonders die noch helleren Melanocyten des tieferen Stratum laxum erfassende dunklere Pigmentierung. Durch die Vergrößerung des Melanophorenplasmas stossen die einzelnen Zellkörper an manchen

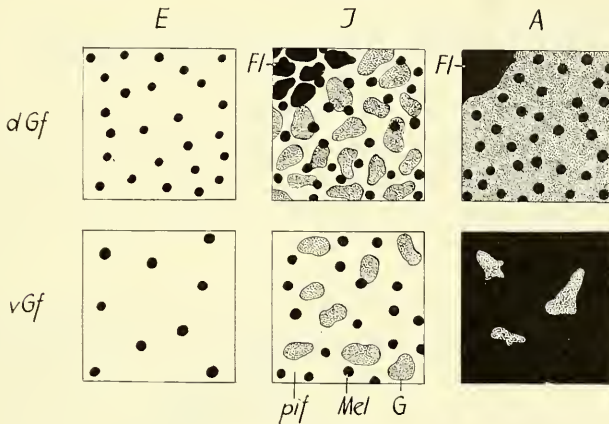


ABB. 45.

Vipera aspis: Postembryonale Umkehr des dorso-ventralen Melanisierungsgefälles (Schema). E: Embryo, J: Jungtier, A: Adulttier. Oben: Entwicklung der dorsalen Grundfarbe (d Gf); unten: Entwicklung der ventralen Grundfarbe (v Gf). -pif: pigmentfreie Hautstellen.

Stellen dicht aneinander (Abb. 44 c und d), wodurch eine einheitlich schwarz wirkende Schicht entsteht.

Im Zusammenhang mit der zunehmenden Melanisierung wird bei der erwachsenen Viper das beim Jungtier maximal differenzierte Muster (verschiedene Fleckschuppentypen, komplizierte Bauchzeichnung, spezielle, auffallende Schwanzzeichnung) wieder vereinfacht (prinzipiell nur ein Fleckschuppentyp, Bauchschilder oft fast einheitlich schwarz). Da die schwarze Bauchfärbung erst bei alten Tieren auftritt, verkehrt sich das bei Embryonen und sogar noch bei Jungtieren bestehende dorsal-ventrale Melanisierungsgefälle erst sehr spät ins Gegenteil (Abb. 45).

Bei den von uns untersuchten Exemplaren von *Vipera berus* treten unterhalb der Guanophoren adult keine neuen Melanophoren mehr auf, da diese bereits beim Neugeborenen vorhanden sind und nur noch stärker ausmelanisiert werden müssen. Die Verdunklung erfasst äusserlich allein die braunen Flecke, die tiefschwarz werden, während die Grundfarbe, im Gegensatz zu *Vipera aspis*, wo die

Verdunklung allgemein ist, durch verstärkte Guanisierung sogar noch heller wird. Damit ist bei der adulten Kreuzotter der Kontrast zwischen Grundfarbe und Muster grösser als beim Neugeborenen.

D. Zur Pigmentierung der adulten Ophidier.

a) Hautbau.

Im Gegensatz zu der embryonalen Haut sind die Schichten der Epidermis viel unregelmässiger und weniger schemahaft, da die einzelnen Kerne lange nicht mehr so gleichmässig gruppiert sind

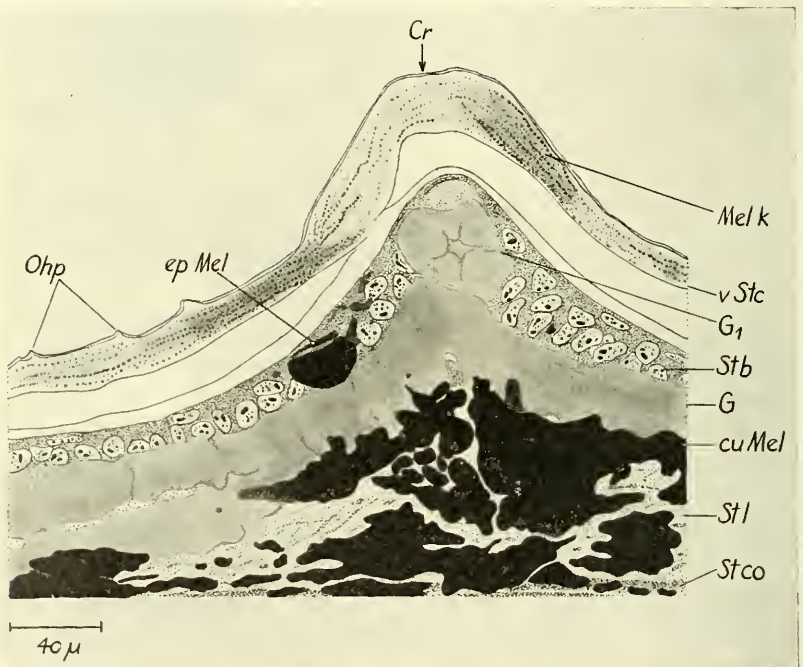


ABB. 46.

Vipera ammodytes-Adulttier: Querschnitt der Kielregion einer Dorsalschuppe mit deutlicher Oberhäutchenprofilierung (Ohp) und in die Epidermis der Crista hineinragenden Guanophoren (G_1).

(Abb. 46). Auch stehen die rundlichen oder speziell auf der Schuppenunterseite sogar flachen Basalkerne ziemlich locker. Bei allen

untersuchten Arten fanden wir wie LANGE (1931) nur selten ovale Basalkerne. Dagegen traf POCKRANDT (1936/37) bei verschiedenen Arten wie *Erythrolampus*, *Platurus*, *Cylindrophis* und *Glauconia* ovoide hohe Kerne an. Die Zahl der unverhornten Zellreihen unter der jetzt maximal dicken, auf Schnitten stets abgehobenen Hornschicht hat abgenommen. Während diese bei Jungtieren oft 5 bis 6 Schichten umfasst, lassen sich adult häufig nur noch 2 bis 3 und erst vor der Häutung 4 und mehr deutliche Zellagen unterscheiden.

Die auch bei Sauriern (BREYER 1929) vorhandene Profilierung des Oberhäutchens, die nur auf dem Kopf zu fehlen scheint, ist jetzt maximal gut zu sehen. Sie besteht je nach Art aus auch auf Schnitten deutlichen Längs- und Querleisten, aus Waben, Buckeln, borstenähnlichen Profilierungen, sowie anderen Bildungen und ist für den bei Reptilien öfters auftretenden Schillerfarbeneffekt (z. B. bei *Boa* auf dem Schwanz, bei *Python reticulatus* und *Epicrates cenchris* auf der ganzen Haut) verantwortlich (vgl. z. B. LEYDIG 1873, HOLTZINGER-TENEVER 1935, POCKRANDT 1936/37, HOGESANTOS 1953). Dies erwies sich schön an einem abgelegten Natternhemd einer jungen *Python reticulatus*, welches auch so noch schillerte.

Wie eine genauere Analyse bei *Boa constrictor imperator* zeigt, kann das Schillern, welches mit dem Lichteinfallswinkel wechselt und vor allem bläuliche und grünliche Farbtöne erscheinen lässt, über allen Musterfarben auftreten, wirkt aber über dunklen Schuppen am besten. Auch die epidermalen Leistenbildungen der Schuppenunterseite und des überdeckten Teiles der Schuppenoberseite in der Wurzelzone sind stark herausgebildet, bleiben aber für die Musterung bedeutungslos. Da die Oberhäutchen-Strukturen artverschieden sind, wären sie in beschränktem Masse systematisch verwertbar.

Der Verlauf der meist schräg-gekreuzten Fasern im breiten Stratum laxum corii (zwei- (dorsal) bis sechsmal (ventral) dicker als die Epidermis) ist jetzt wesentlich klarer als bei den Embryonalstadien. Es kommen auch konkav gegeneinander gerichtete Faserbündel (*Vipera aspis*, *Python sebae*), vom Stratum compactum ausgehende, gegen die Epidermis aufsteigende, senkrechte Fasern (speziell schön bei *Telescopus fallax*) und rechtwinklig gekreuzte, parallel zur Hautoberfläche liegende, subepidermale Fasern (z. B. *Elaphe longissima*) vor (vgl. auch die Zusammenstellung der Literatur bei LANGE 1931).

b) Zu den einzelnen Chromatophorensorten.

1. Die epidermalen Melanophoren.

Da die Musterung adult weitgehend von den Cutismelanophoren bestimmt wird, beschränkt sich die Rolle der epidermalen Melanophoren auf eine gewisse Verdunklung des Musters und die Pigmentierung der Häutungshaut.

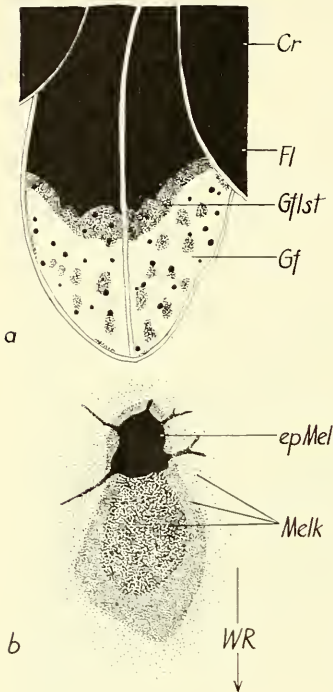


ABB. 47.

Vipera ammodytes-Adulttier: Ablagerung des epidermalen Pigmentes (schematisiert). a) Schuppe der Fleckgrenze mit zur Grenzflächensteigerung dienendem Epidermispigment. b) epidermale Schwarzzele mit ihrem in Wachstumsrichtung (WR) gegen die Schuppenspitze hin abgelagerten Epidermispigment.

Zur Pigmentierung des Natternhemdes.

Die Pigmentierung der Häutungshaut verläuft im Prinzip gleich wie die embryonale Pigmentabgabe ins erste Stratum corneum. Allerdings ist adult das abgelagerte Pigment, wie oft auch die Melanophorenausläufer, stärker in der Wachstumsrichtung der Haut gegen das distale Schuppenende zu gestreckt und die Abflachung der Pigmentnester zu einer zusammenhängenden Fläche häufig reduziert, sodass die abgelagerten Granula in Melanophorennähe konzentriert bleiben (Abb. 47 b).

Die Intensität der Melanisierung nimmt mit dem Alter sukzessive zu, sodass auch auf der abgelegten Haut die Musterung ausgezeichnet zu erkennen ist. Doch variiert, wie die folgende kleine Zusammenstellung von uns zugänglich gewesenen Natternhemden zeigt, die Menge des abgelagerten Pigmentes bei den verschiedenen Arten beträchtlich und kommen auch Formen mit fast hellen Natternhemden vor.

Schwach pigmentiertes Natternhemd:

Calabaria reinhardtii, *Natrix tessellata*, *maura*, *Coronella girondica*, *Elaphe latea*, *Psammophis sibilans*, *Boaedon lineatum*, *Cerastes cerastes*, *Akgistrodon contortrix*, *Lachesis muta*.

Mittelstark pigmentiertes Natternhemd:

Boa constrictor, *inperator*, *Natrix natrix*, *Dendraspis viridis*, *Naja tripudians*, *Vipera ammodytes*, *Vipera xanthina palaestinae*.

Stark pigmentiertes Natternhemd:

Python molurus, *sebae*, *Gongylophis conicus*, *Natrix natrix* (melanistische Form), *Coluber scalaris*, *quatuorlineatus*, *Bitis arietans*, *nasicornis*, *gabonica*, *Vipera aspis*, *berus*, *lebetina mauretanica*, *Akgistrodon piscivorus*, *Crotalus adamanteus*, *terrificus*.

Die Pigmentierungsintensität ist unabhängig von der Hautdicke; so sind sowohl die dünnen Boiden- als auch die dicken Viperidenhäute stark pigmentiert. Da das Pigment der Hornschicht durch die epidermalen Melanocyten abgelagert wird, bleiben die meist nur mit Cutismelanophoren versehenen Zwischenschuppenhäute pigmentfrei (Ausnahme z. B. *Bitis arietans*) und sind die distalen Schuppenränder und auch der Kiel, wo die epidermalen Melanocyten speziell dicht stehen, oft besonders stark pigmentiert (*Natrix natrix*, *Coronella austriaca*, *Elaphe longissima*, *Telescopus jallax*, *Vipera aspis*, *berus*, *russelli*, *Boa constrictor imperator*). Die Wiederholung der Musterformen auf der Häutungshaut ist so typisch, dass anhand der Natternhemden sogar die einzelnen Mustervarianten einer Art unterschieden werden können (Abb. 48).



ABB. 48.

Vipera berus-Adultiere: Pigmentierte Natternhemden dreier Mustervarianten.

Der Einfluss der epidermalen Melanophoren und des abgelagerten epidermalen Pigmentes auf die Musterung.

Weil auf Grundfarbenschuppen die cutalen Melanophoren meist durch eine sehr kompakte Guanophorenschicht überdeckt werden (wodurch bräunliche Farbtöne entstehen), treten die Cutismelanophoren nicht mehr direkt in Aktion. Es ist daher verständlich, dass die oberhalb der Guanophoren gelegenen epidermalen Melanophoren und ganz speziell das von ihnen abgelagerte Pigment zusätzlich verdunkelnd wirken können. Dies kann schön an Häuten mit künstlich entfernter Hornschicht demonstriert werden, die dadurch stark aufgehellt werden.

	ohne verhornte Lamelle	mit verhornter Lamelle
<i>Natrix natrix</i>	blaugrünlich	bräunlich
<i>Coronella austriaca</i>	weisslich	bräunlich
<i>Telescopus fallax</i>	weisslich	gelb-bräunlich

Auch sind Häute ohne Natternhemd von grauen und braunen *Vipera aspis*-Farbvarianten gleich, sodass die verschiedenen epidermalen Melaninsorten weitgehend für diese Farbnuancen verantwortlich gemacht werden müssen. Schliesslich kann das Epidermispigment als vollwertiges Musterelement zur Grenzflächensteigerung verwendet werden. So reicht bei den dunklen Flecken von *Vipera ammodytes* das abgelagerte Melanin in Richtung gegen das distale Schuppenende etwas über die schwarze Masse der Cutismelanophoren hinaus und ist als bräunlicher Saum auch bei makroskopischer Betrachtung am Totaltier zu erkennen (Abb. 47 a).

Zur Form der epidermalen Melanophoren.

Wie schon angedeutet, wird bei manchen Arten im Zusammenhang mit dem Funktionswechsel der epidermalen Melanophoren deren Form durch Ausläuferreduktion stark verändert (z. B. *Elaphe longissima*, *Telescopus fallax* (Abb. 49), *Crotalus terrificus*, *Vipera berus*). Dagegen bleiben bei anderen Arten zahlreiche Ausläufer und oft auch die Anastomosenbildungen erhalten (*Natrix natrix*, *Vipera*

aspis, *ammodytes*). Selbstverständlich ist der Entwicklungszustand der Haut von Einfluss; so werden anlässlich der Pigmentierung des Natternhemdes auch bei reduzierten Melanophoren wieder Ausläufer vorgetrieben.

2. Die cutalen Melanophoren.

Durch das postembryonale Auswachsen der zentralen Plasmamasse, begleitet von einer Reduktion und einer Verdickung der Ausläufer, sind die ursprünglich grazilen, vorwiegend im Stratum laxum lokalisierten Cutismelanophoren zu unförmigen Pigmentpaketen geworden (Abb. 46, 50, 51), die wesentlich grösser als die epidermalen Melanophoren sind und dementsprechend auch stärker wirken. Im einzelnen variiert, wie die Abbildung 50 zeigt, die Grösse und Form etwas; auch die Zahl der Ausläufer, welche deutlich heller als die zentrale Plasmamasse sind, ist verschieden.



ABB. 49.

Telescopus fallax-
Adultier: Reduzierte
Epidermismelano-
phoren.

3. Die Guanophoren.

Die Guanophoren sind gegenüber den embryonalen Stadien vergrössert und stabilisiert, was sich unter anderem darin zeigt, dass ihr Inhalt bei der histologischen Behandlung der Schnitte nicht mehr ausgewaschen wird. Ihre Form ist ähnlich wie bei den Cutismelanophoren; die zentrale Plasmamasse also betont und die kurzen Ausläufer breit und dick. Daneben kommen freilich auch andere Formen vor, so bei *Vipera ammodytes* körbchenförmige Guanophoren mit langen Ausläufern und häufig gut sichtbarem Kern (Abb. 52), die an die von THILENIUS (1897) bei Sauriern beschriebenen „Guaninkörbe“ erinnern. Bei *Vipera aspis* finden sich z. T. typisch sternförmige Formen. In Kielnähe schliesslich werden die Guanophoren oft halbmondförmig umgebogen. Bei *Boa constrictor imperator* können zwei Guanophorensorten mit variierendem Brechungsindex beobachtet werden, die cutal auf gleicher Höhe liegen und hell, respektive stark bräunlich wirken. Auch BIEDERMANN (1926), BALLOWITZ (1931) und SCHMIDT (1917, 1949) beschrei-

ben in ähnlicher Weise Iridocyten mit verschiedenen Granulagrößen.

An manchen Stellen bilden die Guanophoren, welche direkt unter der Basallamelle oder, wenn sie von weiteren Farbzellen

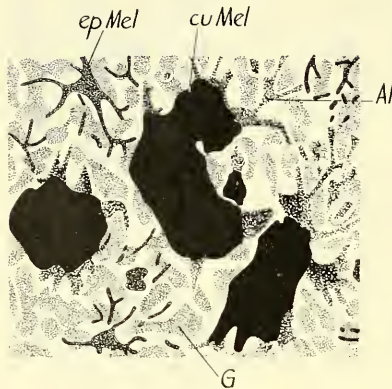


ABB. 50.

Boa imperator-Jungtier (Totalhaut in Durchlicht): Grosse Cutismelanocyten.

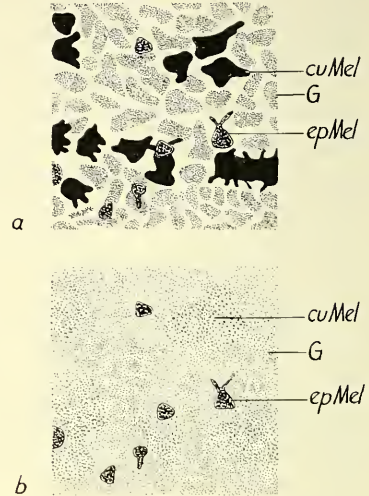


ABB. 51.

Boa imperator-Jungtier (Totalhaut): Schematische Ansicht der Farbzellen in Durch-(a) und Aufsicht (b).

überlagert werden, etwas unterhalb derselben liegen, eine kompakte, zusammenhängende Schicht, wobei die einzelnen Zellkörper nicht mehr voneinander unterschieden werden können (Abb. 46).

Der Einfluss der Guanophoren auf die Musterung ist beträchtlich, was durch die Ansichten der gleichen Hautstelle in Durch- und Aufsicht (Abb. 51) demonstriert werden kann. Im Durchlicht treten die tief-schwarzen cutalen Melanophoren und die einzelnen Guanophorenkörper gesondert in Erscheinung, während im Aufsicht — was den natürlichen Verhältnissen am Tier entspricht — die Cutismelanocyten unter der jetzt kompakt und undurchsichtig wirkenden, aufgehellten Guanophoren-Masse kaum mehr zu erahnen sind. Daher bleibt auch die bei manchen Adulttieren (*Vipera aspis*, *berus*) sehr kompakte Melanisierung der Subcutis und der tieferen Körperschichten ohne Einfluss auf das äussere Erscheinungsbild der Musterung, obschon sie bei Betrachtung von der Körperinnen-

seite her die Haut oft völlig uniform schwarz erscheinen lässt. Ebenso sind die teilweise schwarze Pigmentierung der Schuppenunterseite (z. B. *Vipera ammodytes*) und die sogar bei schwach melanisierten Arten häufig auftretenden, tiefer gelegenen Melanophoren in der Wurzelzone der Schuppenenden äusserlich nicht sichtbar.



ABB. 52.

Vipera ammodytes-Adulttier (Schnitt der Dorsalhaut): körbchenförmige Guanophoren.

4. Weitere Farbzelltypen.

Weitere, über den Guanophoren gelegene Farbzelltypen mit gelbem, orangem oder rotem Pigment, welches sich bei der Fixierung sofort auflöst, seien hier nicht näher behandelt. Durch geeignete Kombination dieser Zellen mit den Melanophoren und Guanophoren können weitere Farben, vor allem Grüntöne entstehen (vgl. etwa FUCHS 1914, SCHMIDT 1917, BALLOWITZ 1931, KLAUSEWITZ 1954 ff).

c) Zur Verteilung der Pigmentzellen.

Je nach Schuppentyp liegen die Chromatophoren in einer für die betreffende Art charakteristischen Anordnung im Stratum

laxum. Dabei sind für die Musterbestimmung vor allem die oberen, subepidermalen Schichten entscheidend. Dies zeigt sich schön an den stark dreieckförmig aufgewölbten Dorsalschuppen von *Crotalus*, wo das Pigment nicht etwa in der basaleren Koriumhälfte bleibt, sondern die Aufwölbung mitmacht. Im medianen Teil der Dorsalschuppen und speziell in den Bauchschildern sind die tieferen Stratum laxum-Schichten nur locker pigmentiert. Ausser auf den schmalen lateralen Schuppenflanken, wo die Farbzellen notgedrungen stark konzentriert sind, wird nur in wenigen Fällen das ganze Stratum laxum vom Pigment ausgefüllt; so beispielsweise bei *Crotalus terrificus* auf den Dorsalschuppen der hellen Grenzflächensteigerung um die dunklen Flecke und auf den hellen Teilen der Ventralschilder. Abbildung 44 *a-e* zeigt als Beispiel Querschnitte durch die verschiedenen Musterzonen einer adulten Juraviper. Die Verhältnisse bei der Ringelnatter sind dorsal ziemlich ähnlich; ventral ist dagegen die Melanisierung oft wesentlich schwächer, und an manchen Stellen finden sich nur vereinzelt Melanophoren über dem Stratum compactum.

II. BEFUNDE AN SAURIERN

A. Ueber die Pigmententwicklung der Mauereidechse (*Lacerta muralis*).

1. Die embryonale Entwicklung.

Embryonen vom 10.-12. Tag.

Die einschichtige, unprofilierte, stark durchsichtige und noch völlig pigmentfreie Haut dieser Stadien (Abb. 53) weist die bereits bei *Natrix* beschriebenen embryonalen Merkmale und viele Kernteilungen auf und entspricht in ihrem Aufbau dem Integument entsprechend alter Schlangenembryonen.

Dagegen differiert im Zusammenhang mit der anderen Schuppenmorphologie die Anordnung der oberflächlichen Blutgefässe beträchtlich (Abb. 54 ff). Von einem oberhalb der Ansatzstellen der Extremitäten verlaufenden Hauptlängsgefäss, welches mit der Vena epigastrica der Ringelnatter verglichen werden kann, gehen nach dorsal und ventral anfänglich sehr unregelmässig angeordnete

Quergefässe aus (Abb. 55 a), die aber später (um den 14. Bruttag) mit der Herausbildung der Schuppenstrukturen und speziell der Querfalten (vgl. Abb. 61) fast regelmässig parallel gerichtet werden

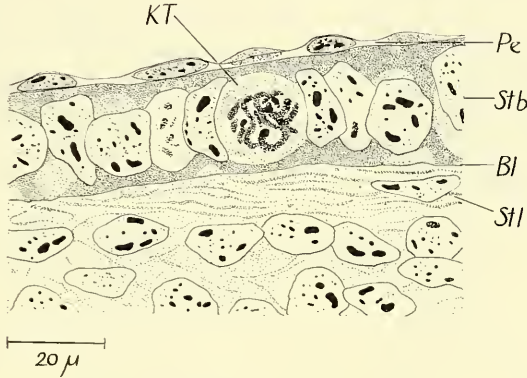


ABB. 53.

Lacerta muralis-Embryo vom 12. Bruttag (Schnitt durch laterale Dorsalschuppe): Grosse embryonale Hautkerne, Kernteilung (KT).

(Abb. 55 b). Untereinander sind diese Quergefässe durch nur an einzelnen Stellen sichtbare, zum Hauptlängsgefäss parallel verlaufende Adern verbunden. Gegen dorsal kommunizieren die Quergefässe mit einer weiteren, nur selten erkennbaren Längsader und erreichen schliesslich das dorsale Mediangefäss. Selten ist ventral von der Vena epigastrica noch ein weiteres Längsgefäss zu entdecken, das aber tiefer liegt und keine direkte Verbindung zu den Quergefässen besitzt.

Embryonen um den 12. und 13. Tag.

Bei manchen Embryonen treten in Form von kleinen, punktförmigen Erhebungen die ersten Anlagen der Dorsalschuppen auf, die im Gegensatz zu den Ophidiern vor den Bauchschildern angelegt werden.

Auf dem Hinterkopf, lateral vom Mesencephalon, stellen sich oberflächlich die ersten, locker angeordneten, sehr schwach melanierten Schwarzzellen ein, die durch ihre punktförmige zentrale Plasmamasse auffallen (Abb. 65 a). Selten dehnt sich die Pigmentierung schon nach caudal gegen den Hals zu aus.

Embryonen um den 14. und 15. Tag.

Während die Dorsalschilder zu flachen sechseckigen Platten geworden sind, werden auf dem median noch offenen Bauch die

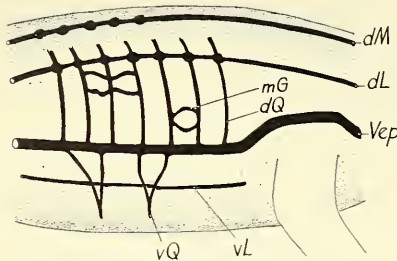


ABB. 54.

Oberflächliche Blutgefäße von *Lacerta* (schematisiert). dQ: dorsales Quergefäß, vQ: ventrales Quergefäß, mG: maschenförmige Gefäße. Übrige Bezeichnungen wie bei Abb. 2.

Während die Dorsalschilder zu flachen sechseckigen Platten geworden sind, werden auf dem median noch offenen Bauch die Ventralschilder mehr oder weniger deutlich sichtbar. Auf dem Vorderschwanz bilden sich Querfaltenringe, auf denen sich später Längsschuppen differenzieren werden; auch sind zum Teil auf den Vorderbeinen einzelne Extremitätenschuppen angedeutet.

Grosse Fortschritte hat die epidermale Pigmentierung durchgemacht. Die gesamte obere Kopfhälfte wird bis auf halbe Augenhöhe ohne Betonung der Postocularzone uniform angefärbt (Abb. 65 b). Auf dem Rumpf ist oberhalb der Vena epigastrica der Lateralstreifen erschienen, bei dem infolge der frühen Determination die später hellen Flecke bereits freigelassen sind (Abb. 66 a). Durch die Unabhängigkeit des Streifens vom Gefäßsystem wird ZENNECK'S Theorie erneut widerlegt. Etwas später deuten vorläufig sehr helle Melanophoren die Zone des Dorsalstreifens an — dessen Erscheinen kann aber bei einzelnen Embryonen bis zum 17. Tag verzögert werden — und treten die ersten Extremitätenmelanophoren auf.

Auffallend ist die sehr rasche Ausbreitung der ersten Melanophoren, wobei im Gegensatz zu den Ophidiern das cranio-caudale Pigmentierungsgefälle, das sich nur im Erscheinungsmodus der Extremitätenmelanocyten und -schuppen, sowie in der retardierten Schwanzpigmentierung äussert, nur schwach entwickelt ist. Dagegen spielt das auch an der gegen die Extremitätenenden zu gerichteten Pigmentausbreitung ersichtliche dorso-ventrale Gefälle analog wie bei den Schlangen, wobei ebenfalls — entsprechend wie die B-Flecke — zuerst der Lateralstreifen angelegt wird. Dann differenzieren auch hier die Melanisierungsgefälle auf Kopf und Rumpf, die zudem innerhalb des Kopfes bei Schlangen und Echsen verschieden verlaufen.

Embryonen vom 16.-19. Tag.

Auf der nunmehr geschlossenen Ventralseite liegen die Bauchschilder in sechs klar abgegrenzten Reihen. Dorsal treten die Rumpfquerfalten, auf denen die einzelnen Körnerschuppen aufgesetzt sind, deutlich hervor. Neben den Extremitätenschuppen, die zuerst als grosse Schilder auf den Oberseiten der Gliedmassen in Erscheinung treten, und den jetzt auf dem ganzen Schwanz vorhandenen

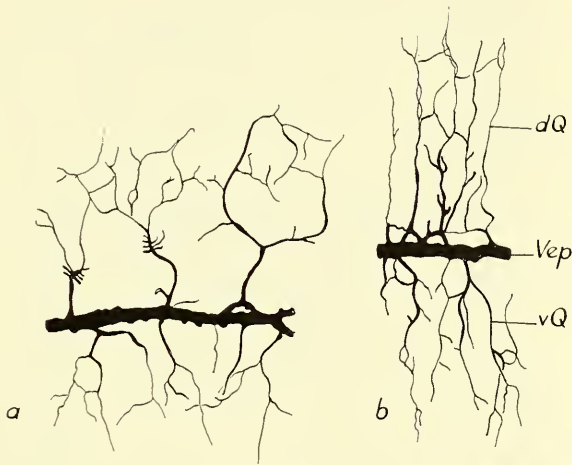


ABB. 55.

Lacerta muralis-Embryonen: a) 11. Bruttag: unregelmässige Quergefässe, b) 14. Bruttag: Parallelrichtung der Quergefässe.

Querfaltenringen zeigen sich ab dem 17. Bruttag auf dem Kopf die Grenzfurchen grösserer Schuppenkomplexe, aus welchen sich in der Folge die kleinen Einzelschuppen abgliedern werden. Im Zusammenhang mit der stärkeren Herausarbeitung der Schuppenumrisse ist die Epidermis, deren Kerne relativ unregelmässig angeordnet sind, dorsal 2-3, ventral sogar 3-4 schichtig geworden.

Mit der Anlage des freilich noch sehr hellen Marginalstreifens (Abb. 66 b und c) nach dem 17. Bruttag und den ersten, allerdings öfters noch fehlenden Spuren der Bauchzeichnung sind alle wesentlichen Musterelemente des Rumpfes vorhanden. Dagegen ist die Schwanzzeichnung noch stark im Rückstand, was ausserdem in

gewisser Masse auch für den Kopf zutrifft. Hier bleibt die ganze Oberseite — ausser der pigmentfreien Stelle über dem Parietalauge — uniform angefärbt. Neu ist der Postocularstreif mit bereits an-

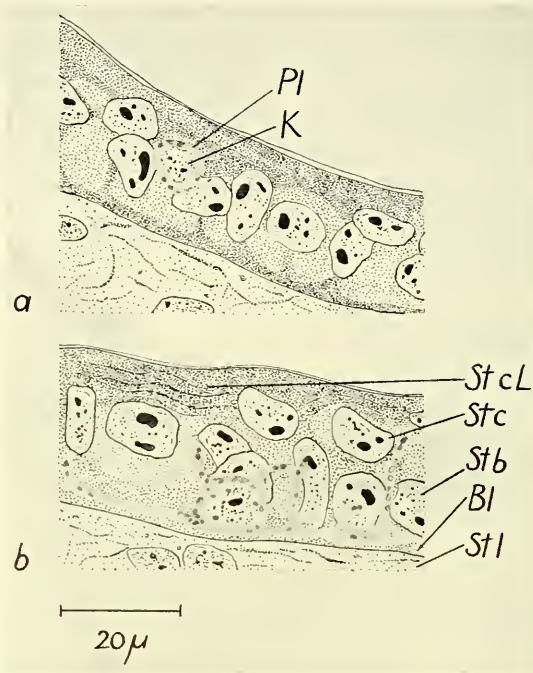


Abb. 56.

Lacerta muralis-Embryo vom 19. Bruttage (Schnitte der Dorsalhaut): Frühe Melanophoren. a) ohne Ausläufer, b) mit Ausläufern, aber noch schwacher Melanisierung.

gedeuteten Aufhellungen hinzugekommen; er erscheint, im Gegensatz zum rasch angelegten Lateralstreif, sukzessive durch neu binzutretende Melanophoren (Abb. 65 c). Bei gewissen Embryonen finden sich auch auf der Kopfunterseite, speziell auf den Kiefern und der Kehregion, einzelne, noch helle Schwarzzellen.

Infolge der sehr frühen Determination lässt sich schon jetzt mit grosser Sicherheit die mehr streifenförmige weibliche Zeichnung vom stärker gefleckten Männchenmuster scheidern (Abb. 66 a u. b) und können bereits individuelle Varianten nachgewiesen werden (p. 826 ff).

Auffallend ist das gleichzeitige Vorkommen von hellen und dunkleren, aber stets noch mit einer gut sichtbaren Kernregion versehenen Melanophoren, die auf den kleinen Körnerschuppen recht gross wirken. Der Durchmesser ihres meist rundlichen zentralen Plasmakörpers — längliche Melanocyten sind seltener — ist teilweise um die Hälfte kleiner als bei den Basalkernen (Abb. 56 a). Auf eine Schuppe entfallen etwa 8 bis 10 Melanophoren, wobei deren Kerne vorwiegend entlang der kreisförmigen Schuppenbasis angeordnet sind, während die Ausläufer die Schuppenwölbung überziehen und auch in die Zwischenschuppenhaut vorstossen. In der dünnen Epidermis verlaufen die Ausläufer meist noch parallel zur Hautoberfläche. Wie bei Schlangen (p. 774) kommen gelegentlich auch ausläuferlose „abnorme“ Melanophoren vor.

Die ersten Cutismelanophoren sind meist noch als Melanoblasten (ohne Fortsätze und mit rötlich angefärbten Propigmentgranula) oder als Melanophoren mit wenigen hellen Ausläufern anzusprechen. Uebrigens sind, im Gegensatz zu den Ophidiern, die histologischen Unterschiede zwischen den tegumentalen Melanophorenarten gering; die Cutismelanophoren zeigen häufig eine etwas grössere zentrale Plasmamasse, eine vermehrte Ausläuferzahl und vorderhand eine schwächere Pigmentierung (vgl. auch Abb. 57).

Erst um den 18. Tag treten vor allem in der Bauchfellregion die ersten, noch hellen extrategumentalen Melanophoren auf, während sich in der auch später pigmentarmen Muskulatur erst Melanoblasten vorfinden. Da, im Gegensatz zu den Schlangen, die extrategumentale Pigmentierung erst nach der Herausbildung einer klaren Hautmusterung auftritt, bleibt sie äusserlich ohne jede Wirkung.

Embryonen vom 20. bis zum 22. Tag.

Die Zahl der Epidermisschichten hat sich um eine weitere Lage vermehrt, und mit Ausnahme der Kiele auf den Schwanzschildern sind sämtliche Schuppen ausprofilirt.

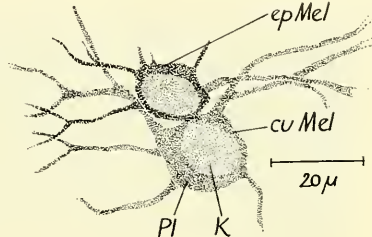


ABB. 57.

Lacerta muralis-Embryo vom 22. Bruttag: Tegumentale Melanophoren (Totalansicht).

Die bereits völlig angelegte Rumpfzeichnung wird durch die sich jetzt häufig einstellenden Cutismelanophoren, welche die Melanocytenzahl auf etwa 20 pro Körnerschuppe ansteigen lassen, durch

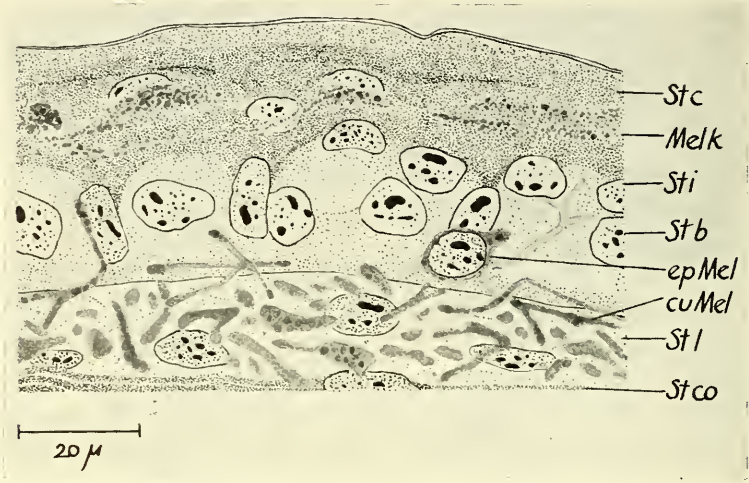


ABB. 58.

Lacerta muralis-Embryo vom 25. Bruttage: Schnitt der Dorsalhaut.

die zunehmende Melanisierungsintensität und durch die allerdings erst schwache Ablagerung von Pigmentkörnern ins noch unverhornte Stratum corneum (vgl. Abb. 58) — die lange nicht so schematisch wie bei den Schlangen verläuft — verdunkelt. Andererseits wird die Wirkung der Melaninzonen gesteigert durch die Guano-phoren, die sich von der Augenregion aus in den bereits geschilderten Gefällen (p. 751 ff), welche sich auch auf die Extremitäten erstrecken, gegen ventral und caudal hin ausbreiten. Dabei werden, wie bei *Natrix*, infolge der Hemmwirkung der Schwarzzellen zuerst nur die melaninfreien Stellen guanisiert. Während bei der ersten Melanisierung, wo die Kopfentwicklung allgemein retardiert war, die ersten Ausfärbungen auf Kopf und Rumpf autonom verliefen, können sich jetzt, wo nach dem Auftreten des Kopf-, „Marginalstreifens“ und einzelner dunkler Flecke auf dem Unterkiefer der Pigmentierungsrückstand des Kopfes weitgehend aufgehoben ist (Abb. 65 d), die Iridocyten ohne Rücksicht auf verschieden weit

entwickelte Regionen gleichmässig fortschreitend und rascher als die Melanophoren von cephal gegen caudal hin ausbreiten.

Embryonen vom 23. bis 25. Tag.

Die Epidermis hat ihre grösste Dicke erreicht (dorsal 4- und mehr-, ventral 5- und mehrschichtig) und zeigt im Stratum corneum

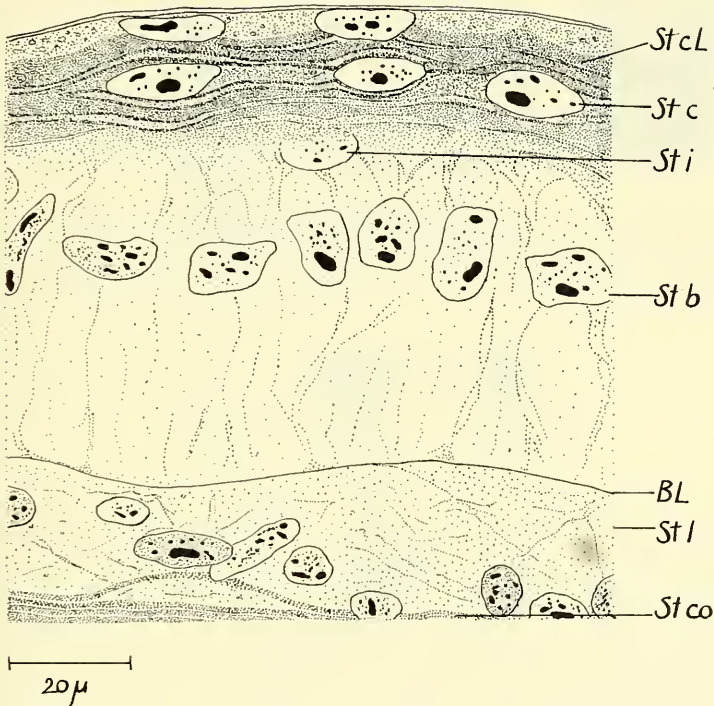


Abb. 59.

Lacerta muralis-Embryo vom 25. Bruttage: Querschnitt der dicksten Stelle einer Bauchschiene. Basalkerne in grossem Abstand von der Grenzlamelle.

von älteren Embryonen Anzeichen der bald einsetzenden Verhornung (dunkle Anfärbung, Lamellenstrukturen, stark abgeflachte Kerne). Stärker als früher treten die histologischen Unterschiede im Bau der Dorsal- und Ventralhaut hervor (Abb. 58 und 59).

Wegen der verstärkten Melanisierung sämtlicher Schwarzzelltypen und der sich auf ihrem Höhepunkt befindlichen epidermalen

Pigmentablagerung dunklen alle Musterelemente stark nach, speziell aber die bisher helleren Zonen der Bauchzeichnung und des Marginalstreifens, der später fast so düster wie der Lateralstreifen

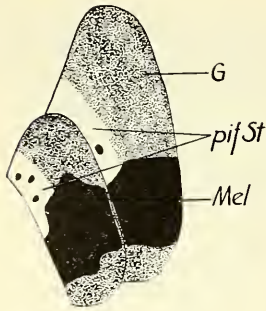


ABB. 60.

Lacerta muralis-Embryo vom 30. Bruttag: Pigmentfreie Stellen (pif St) in der Überschiebungszone der Schuppen auf der Oberseite der Vorderextremität.

werden kann. Die Guanophoren erscheinen jetzt auch auf den melanocytenhaltigen Musterteilen. Erwähnt sei schliesslich, dass die Cutismelanophoren wie bei den Ophidiern auf den grossen

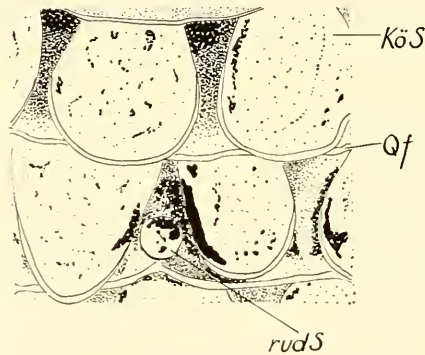


ABB. 61.

Lacerta muralis-Adulttier (Totalhaut): Auf den Querfalten (Qf) aufsitzende Körnerschuppen (KöS), eine davon rudimentär (rud S).

dorsalen Kopfschuppen und den Ventralschildern als eigenständige Musterbildner agieren können.

Embryonen vom 26. Tag bis zum Schlüpfen (30./31. Tag).

Die oberen Stratum corneum-Lagen sind zu einer dicken, aus einzelnen Lamellen aufgebauten Schicht verhornt. Ein Periderm

kann nicht mehr nachgewiesen werden; nach EGGERT (1934) soll es kurz vor dem Schlüpfen abgeworfen werden.

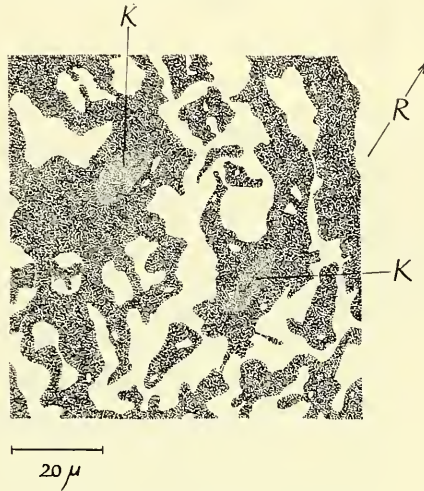


ABB. 62.
Lacerta muralis-Embryo vom 30. Bruttag: In einer Richtung (R) gestreckte extratergumentale Melanophoren mit dicken Ausläufern (Peritoneum).

Die sich bis auf die Schwanzspitze erstreckende Musterung hat sich noch mehr verdunkelt, was vor allem den jetzt flächig und kompakt wirkenden, nur noch mit wenigen und dicken Ausläufern versehenen Cutismelanophoren zu verdanken ist. Ab dem 26. Tag treten innerhalb von 4 Tagen auf dem ganzen Tier Gelb- und Rotzellen auf, die im Verein mit den übrigen Chromatophoren auch makroskopisch sichtbare grünliche, bräunliche und rötliche Farbtöne entstehen lassen. Die ganze Haut ist somit sehr dicht pigmentiert, und nur an einzelnen Stellen, wie auf den überdeckten Schuppenteilen (Abb. 60) oder über dem Parietalauge, kommen spärlich verteilte oder überhaupt keine Farbzellen vor.

Extratergumental sind schon vor dem 23. Bruttag in der dorsalen Muskulatur Melanocyten aufgetreten, die aber nur entlang den Rippen konzentrierter zu „Nestern“ vereint sein können. Die Hauptpigmentierung bleibt auf das Peritoneum beschränkt, wo sich sehr dicht gelagerte, in einer Richtung gestreckte Melanophoren mit dicken Ausläufern und Anastomosen (Abb. 62) vorfinden.

2. Zur postembryonalen Entwicklung.

Vergleichsschnitte der Haut eines schlüpfreifen Embryos (Abb. 63) und eines adulten Weibchens (Abb. 64) zeigen, dass bereits im Schlüpfmoment alle wesentlichen Hautelemente in ihrem

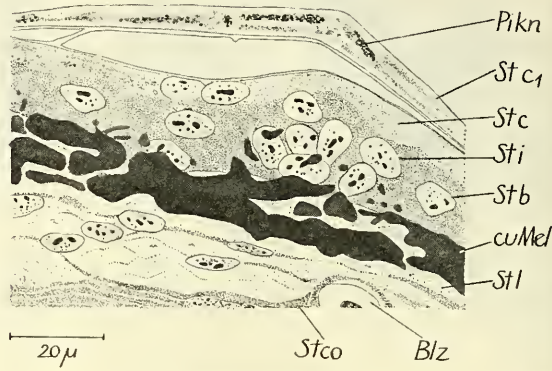


ABB. 63.
Lacerta muralis-Embryo vom 30. Bruttag (Schnitt der Dorsalhaut): Unregelmässige Anordnung der Hautkerne. Blz: Blutzelle.

endgültigen Aufbau vorhanden sind. Namentlich werden bei Sauriern die Cutismelanophoren grösstenteils schon embryonal zu ausläuferlosen „Pigmentsäcken“ umgestaltet. Postembryonal wird vor allem die Pigmentierungsintensität der einzelnen Farbzellen noch gesteigert. So wirken die ehemals dunkelbraunen tegumentalen und extrategumentalen Melanophoren tiefschwarz und lassen auch auf aufgehellten Totalpräparaten die Haut völlig undurchsichtig erscheinen. Ebenfalls sind die Iridocyten nun so kompakt, dass sie durch die histologische Behandlung der Schnitte nicht mehr ausgelaugt werden. Schliesslich wird auch die Pigmentierung der verhornten Schichten noch intensiviert; die epidermale Wiederholung der Cutiszeichnung ist also maximal deutlich geworden.

3. Zu den embryonalen Mustervariationen.

Die Variabilität der *Lacerta muralis*-Gruppe und der ihr nahe verwandten „Mittelmeereidechsen“ ist eine ausserordentlich grosse.

Unsere kurzen Angaben wollen nur demonstrieren, dass bereits embryonal nicht nur der Sexualdimorphismus der Zeichnung, sondern auch beträchtliche individuelle Variationsmöglichkeiten auftreten.

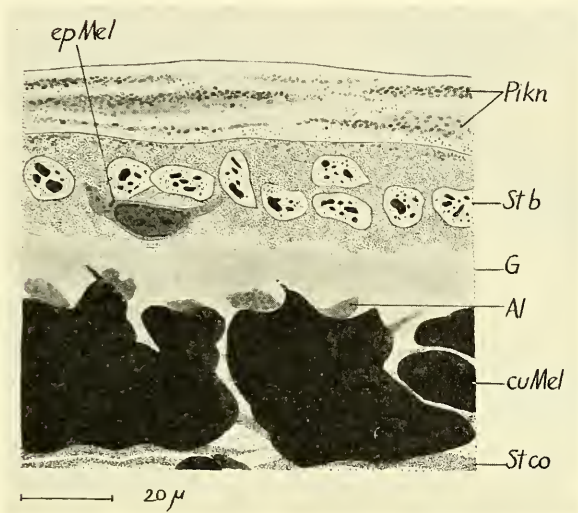


ABB. 64.

Lacerta muralis-Adulttier: Schnitt der Dorsalhaut.

Das Weibchenmuster.

Als typisch weiblich (Abb. 66 *c* und *d*) wird die Musterung bezeichnet, die dem auf Abbildung 68 gegebenen streifigen Grundmuster am nächsten kommt. Sie besitzt demnach drei dunkle, durch helle Zonen (obere und untere weisse Seitenlinie) getrennte Streifen (Dorsal-, Lateral- und Marginalstreifen), die nur durch vereinzelte Pigmentbrücken (Abb. 66 *c*) miteinander in Verbindung treten können. Innerhalb vom Lateral- und Marginalstreifen finden sich kleine, helle Punkte. Der Medianstreifen fehlt bei Embryonen oder tritt erst spät und schwach auf. Da er bei adulten Weibchen meist schön ausgebildet ist, scheint seine Ausdifferenzierung vor allem postembryonal stattzufinden.

Entsprechend der von EIMER (1881) als Präponderanz der männlichen Zeichnung bezeichneten, auch bei Ophidiern vorkommenden

Tatsache, dass Musteränderungen sich zuerst beim Männchen einstellen, sind beim Weibchen Variationen seltener. Auf verschiedene Ausgestaltungsmöglichkeiten der Dorsal- und Medianstreifen sei

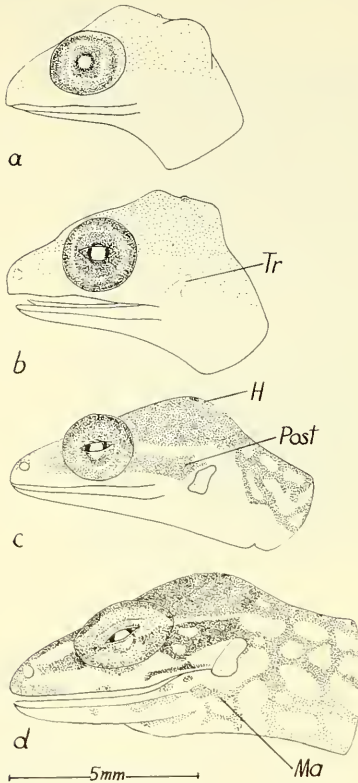


ABB. 65.

Lacerta muralis-Embryonen: Entwicklung des Kopfmusters. a) 13. Bruttag, b) 15. Bruttag, c) 18. Bruttag, d) 21. Bruttag. H: pigmentfreier Hof ums Parietalaug, Tr: Trommelfell.

66 *f-k*) die ganze Flanke der Tiere maschenförmig aufgeteilt erscheint; zudem kann sich die Maschenzeichnung ventral auf die Bauchschilder fortsetzen (Abb. 66 *g* und *k*).

Bezüglich der Fleckengestaltung, die zudem auf den Körperseiten variieren kann, herrscht eine viel grössere Variabilität als beim Weibchen. So können durch Verschmelzung der hellen Punkte

nicht näher eingegangen. Als Abgrenzung des Dorsalstreifens gegen die obere helle Seitenlinie kommen dunkle Punkte (Abb. 66 *e*) oder eine mehr oder weniger zusammenhängende schwarze Linie (Abb. 66 *d*) vor. Makroskopisch auffälliger ist die Bildung von Pigmentbrücken im Gebiet der oberen und unteren weissen Seitenlinie, wodurch diese hellen Linien zu Fleckenreihen (Abb. 66 *e*) werden; das Muster zeigt Vermännlichungstendenzen. Solche Verschmelzungen können auf eine Körperseite beschränkt sein.

Das Männchenmuster.

Die beim Weibchen durchgehenden weissen Seitenlinien sind durch viele Pigmentbrücken zu Fleckenreihen verschmolzen (Abb. 66 *g*), wobei durch Vergrösserung der Hellflecke innerhalb des Lateral- und speziell des Marginalstreifens (Abb. 66 *f* und *g*) und der Auflockerung des Dorsalstreifens durch helle Punkte (Abb.

von Lateral- und Dorsalstreifen (Abb. 66 *f*) oder von Lateral- und Marginalstreifen (Abb. 66 *k*) Querflecken, durch Zusammenwachsen von weissen Punkten innerhalb der oberen oder unteren Seitenlinie

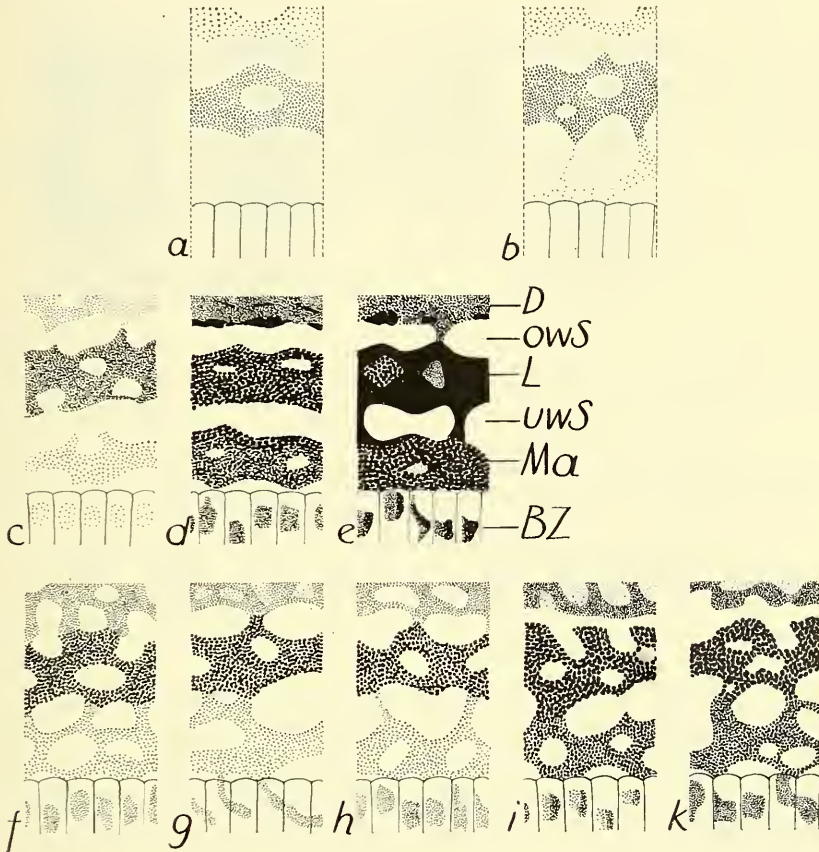


ABB. 66.

Lacerta muralis-Embryonen: Musterbilder (Lateralansicht).

1. Frühstadien: *a*) weiblich vom 18. Bruttag, *b*) männlich vom 15. Bruttag.
2. Varianten der weiblichen Musterung: *c*) 20. Bruttag, *d*) 27. Bruttag, *e*) 29. Bruttag.
3. Varianten der männlichen Musterung: *f*) 21. Bruttag, *g*) 23. Bruttag, *h*) 24. Bruttag, *i*) 27. Bruttag, *k*) 26. Bruttag.

(angedeutet in Abb. 66 *i*) Längsflecke oder Längslinien entstehen. Wenn sich die hellen Punkte des Lateralstreifens allein (Abb. 66 *i*) oder gemeinsam mit den Punkten des Dorsalstreifens (Abb. 66 *k*)

mit der oberen weissen Seitenlinie verbinden, kommt es zur Bildung durchgehender gezackter Linien. Bleiben die Hellflecke innerhalb der dunklen Streifen klein und sind besonders die Pigmentbrücken

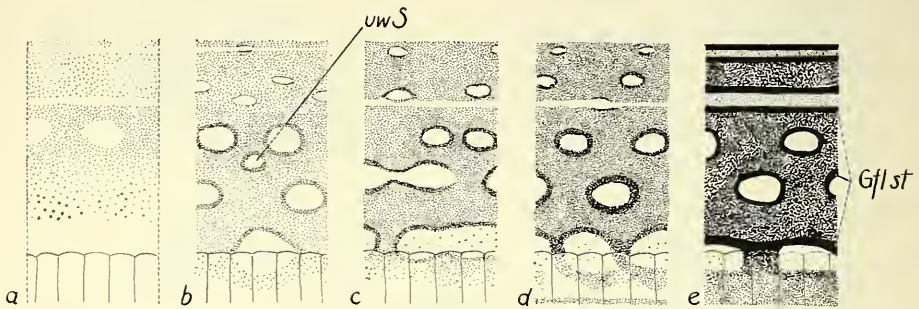


ABB. 67.

Lacerta agilis-Embryonen: Musterbilder (Lateralansicht) (Vgl. Text und Abb. 68).
 a) 16. Bruttag, b) 19. Bruttag, c) 22. Bruttag, d) 25. Bruttag, e) Jungtier.

auf den hellen Seitenlinien reduziert (Abb. 66 h), erscheint die Zeichnung gestreift und demnach weibchenähnlich.

B. Zur Entwicklung der Musterung bei anderen Saurierarten.

1. *Lacerta agilis* (Zauneidechse).

Im Erscheinen der einzelnen Farbzelltypen und Musterelemente besteht eine weitgehende zeitliche Uebereinstimmung mit den bei *Lacerta muralis* geschilderten Verhältnissen. Allerdings treten bei *Lacerta agilis* die Gelbzellen etwa 2 Tage früher auf, was aber, besonders wenn man unsere approximative Altersbestimmung der Zauneidechsenembryonen in Betracht zieht, nicht ins Gewicht fällt.

Dagegen weist die Rumpfmusterung, welche sich weitgehend vom Streifenbau der Mauereidechse losgelöst hat, eine abweichende Entwicklung auf (vgl. Abb. 67) und zeigt nur in relativ frühen Entwicklungsstadien (etwa bis zum 16. Bruttag) mauereidechsenhafte Züge (Abb. 67 a). Der hellgraue uniforme Dorsalstreif wird durch eine mediane pigmentfreie Linie in zwei Hälften geteilt; an ihn schliesst sich ventral eine dunkler pigmentierte, durch eine Reihe heller Flecke unterbrochene Lateralzone an, die sich wie bei *Lacerta*

muralis oberhalb der Vena epigastrica befindet. Ventral von der Lateralregion kommen bei den älteren Stadien locker verteilte Melanophoren vor. Durch Bildung von Pigmentbrücken im Gebiet

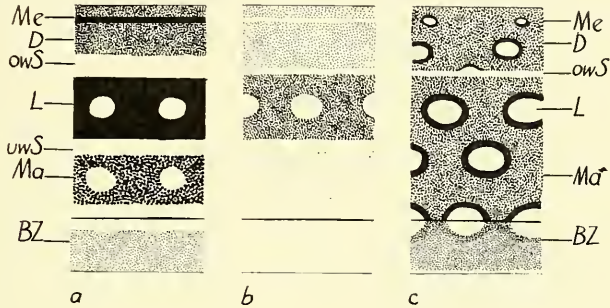


ABB. 68

Lacerta agilis-Embryonen: Versuch der Zurückführung der Musterung auf die Mauereidechsenzeichnung (Schema). *a*) *Lacerta muralis*-Musterung, *b*) frühe, mauereidechsenähnliche *Lacerta agilis*-Musterung (16. Bruttag), *c*) spätere abgewandelte *Lacerta agilis*-Musterung (25. Bruttag). Die ventralste noch vollständige Hellfleckenreihe entspricht wahrscheinlich den hellen Flecken des Mauereidechsen-Marginalstreifens, da die untere weisse Seitenlinie verloren gegangen ist und nur noch vereinzelt in Form kleiner Flecke (Abb. 67 *b*: uwS) angedeutet wird.

der oberen und unteren hellen Seitenlinien und oft auch durch das Auftreten zusätzlicher Flecke entstehen etwa am 19. Tag auf jeder Körperseite fünf und mehr Reihen heller Flecke, die mehr oder weniger regelmässig gegeneinander versetzt sind und deren unterste auf die Bauchschilder übergreift (Abb. 67 *b-e*). Dabei ist häufig bereits eine Grenzflächensteigerung durch verstärkte Randmelanisierung angedeutet, die zuerst auf der ventralsten Fleckenreihe noch fehlt. Nach dem 20. Bruttag verdunkelt sich die bisher noch hellere Dorsalzeichnung, sodass etwa nach dem 22. Tag die ganze dunkle Zeichnung einheitlich pigmentiert ist (Abb. 67 *c*). Auf die verschiedenen, bereits im Jugendkleid auftretenden Variationen in Zahl, Anordnung und Form der hellen Flecke sei nicht näher eingegangen; Abbildung 67 zeigt immerhin einige Möglichkeiten.

Wie Abbildung 68 zeigt, besteht speziell bei Frühstadien eine weitgehende Aehnlichkeit mit der Mauereidechsenzeichnung, spe-

ziell der weiblichen, und zwar sowohl in der Anlage und den Beziehungen zu den Hautblutgefässen, als auch ontogenetisch, da bei beiden Formen der Marginalstreifen zuletzt auftritt. Die im einzelnen stark variierenden Fleckenzeichnungen älterer Embryonen weisen aber darauf hin, dass sich *Lacerta agilis* schon weitgehend vom wahrscheinlich primäreren Streifenschema der Mauereidechse gelöst hat.

Bei älteren Embryonen wirken, nachdem die ursprünglich hellere Dorsalzone komplett nachgedunkelt ist, die dunklen Musterzonen als Grundfarbe, differieren also von *Lacerta muralis*, wo sie eindeutig als Zeichnung agieren. Damit berühren wir die so problematisch erscheinende Frage der Definierung von Zeichnung und Grundfarbe. Wenn wir mit WERNER und andern (vgl. p. 860) die drei dunklen Fleckenreihen oder Längslinien als primäres Reptiliengrundmuster annehmen, ist alles, was aus diesen Zonen entstanden ist, als Zeichnung zu bezeichnen. Daher wären bei *Lacerta agilis* die aus den hellen Zwischenzonen gebildeten hellen Flecke als Grundfarbe, der dunkle Untergrund als Zeichnung zu werten. Hingegen kann z. B. TORNIER (1897), der primär eine uniforme Schwarzfärbung voraussetzt, bei *Lygodactylus picturatus* die hellen Musterelemente als Zeichnung benennen. Manche Autoren brauchen die Begriffe, wie es ihnen gerade passt. Da bei den meisten Reptilienarten weder die ontogenetische, geschweige denn die phylogenetische Entwicklung der Musterung bekannt ist, erscheint uns die Methode der Benennung der Elemente nach ihrer Wirkung und nicht nach ihrer Herkunft durchaus vertretbar und wird auch von uns angewendet. So bezeichnen wir hier die aus dem Zusammenspiel der dunklen Musterelemente resultierende dunkle Färbung als Grundfarbe und die hellen Flecke als Zeichnung. Es sei in diesem Zusammenhang auf die an anderer Stelle (p. 805) erwähnte, von einer eigenartigen Dynamik der Evolution zeugende Erscheinung der Musterumkehr hingewiesen.

Auch die Genese der Kopfzeichnung zeigt Besonderheiten, wobei aber der embryonale Musterumbau lange nicht so deutlich wie auf dem Rumpf sichtbar wird. Am 15. Bruttag ist die ganze obere Kopfhälfte einheitlich pigmentiert (Abb. 69 a) und zeigt zu dieser Zeit wie die Rumpfmusterung eine grosse Ähnlichkeit mit der entsprechend alten Mauereidechsenzeichnung (vgl. Abb. 65 a). Später, um den 18. Tag herum, tritt die Postocularzone zeitweilig

etwas stärker hervor (Abb. 69 *b*), verschwindet aber bald wieder, sodass es nie zur Herausbildung von eigentlichen Kopfstreifenzonen kommt. Auch sind die sich später unterhalb der Postocularstreifen

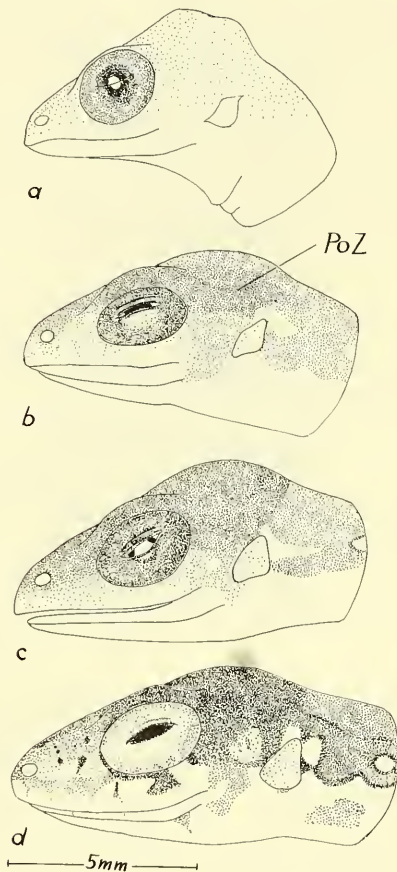


ABB. 69.

Lacerta agilis-Embryonen: Entwicklung des Kopfmusters (vgl. Text). *a*) 15. Bruttag, *b*) 19. Bruttag, *c*) 20. Bruttag, *d*) 25. Bruttag. Po Z: temporär verstärkt pigmentierte Postocularzone.

bildenden Musterelemente sehr unregelmässig (Abb. 69 *b-d*) und lassen sich nicht direkt mit den Kopfmarginallstreifen von *Lacerta muralis* vergleichen. Erwähnt seien schliesslich die sich auf der Nasal- und Oberlippenschilderregion herausbildenden, unregelmässig angelegten dunklen Zeichnungsformen auf aufgehelltem, stark guanisiertem Grund (Abb. 69 *d*) und die durch Cutismelanophoren gebildeten sekundären Flecken auf den grossen dorsalen Kopfschildern.

In der weiteren Entwicklung wird das nicht sexualdimorphe Jugendkleid im Verlauf von zwei Jahren ins Adultkleid umgewandelt. Neben der Verminderung der Zahl der Fleckenreihen auf eine mediane und eine bis zwei laterale Reihen durch Verschmelzung (SCHREIBER 1912) findet eine sekundäre Aufteilung der uniform dunklen Färbung in verschieden gefärbte Längsbänder statt, die nach DUERIGEN (1897) erst nach dem Winterschlaf, also im zweiten Jahr, erscheinen sollen. Immerhin konnten wir bei unseren Neugeborenen bereits eine stärker bräunliche Tönung der Dorsalregion feststellen. Erst im dritten Jahr ist mit dem Auftreten des typischen Grüns der Männchen die Musterentwicklung völlig beendet.

2. *Lacerta viridis* (Smaragdeidechse).

Wie die nachfolgende Uebersicht der wichtigsten Pigmentierungsvorgänge zeigt, besteht in Bezug auf die Sukzession der Farbzelltypen eine völlige Uebereinstimmung mit *Lacerta muralis*.

16. Bruttag:	Oberkopf melanisiert (Abb. 71a)
18. »	Schuppenanlagen
21. »	median-dorsaler Rumpf melanisiert
23. »	Rumpf bis zur Vena epigastrica melanisiert
25. »	Rumpf bis auf den dorsalen Rand der Bauchschilder melanisiert; deutliche Cutismelanophoren; erste Guanophoren in der Augenregion
30. »	Guanophoren auf allen Musterelementen
35. »	Auftreten der weiteren Farbzelltypen (zuerst in Kehlgion)

Die Pigmentierung der Smaragdeidechse, deren Brutdauer meist 43-45 Tage beträgt, ist anfänglich um 3 Tage zurück (man vergleiche etwa das Auftreten des Pigmentes auf dem Kopf), ein Rückstand, der sich später, wie das Erscheinen der weiteren Chromatophorentypen demonstriert, auf über 6 Tage vergrößert. Somit hat die gegenüber der Mauereidechse bis um 14 Tage verlängerte Brutdauer — analog wie bei *Leimadophis* — nur eine relativ geringe Retardierung der Pigmentgenese zur Folge.

Trotz den entwicklungsgeschichtlichen Gemeinsamkeiten ist die Musterung von Anfang an artverschieden. Bei der Mehrzahl der Embryonen ist der dorsale Rumpf uniform braun, die Ventralseite uniform hell (Abb. 70 a-c). Auch auf dem gleichmässig pigmentierten Kopf fehlt jede Streifung (Abb. 71). Die Tatsache der primär uniformen, nicht etwa durch das Zusammenwachsen von embryonalen Flecken oder Längslinien entstandenen *Lacerta viridis*-

Zeichnung hat übrigens VON FEJÉRVÁRY (1914) bewogen, als ursprüngliches Eidechsenmuster eine einheitlich dunkle Färbung anzunehmen. Ein hellgelber Ring umgibt bei älteren Embryonen

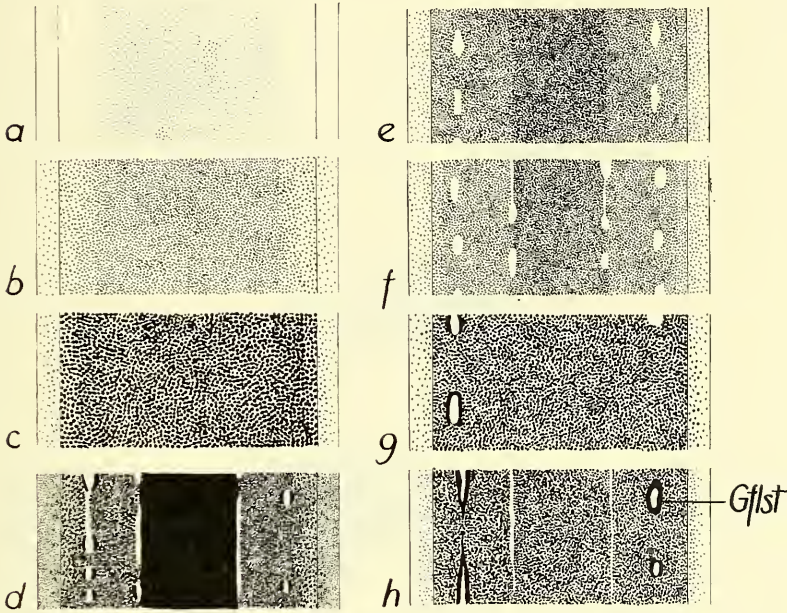


ABB. 70.

Lacerta viridis: Entwicklung der Rumpfmusterung (Dorsalansicht) (vgl. Text). a—c) direkte Entwicklung zum uniformen Schlüpfmuster (Embryonen vom 23., 25. und 44. Bruttag), d) postembryonal entstandenes Streifenmuster eines einjährigen Jungtieres, e—h) Beispiele für schon embryonal angelegte Flecken- und Streifenzeichnungen (Embryonen vom 31., 32., 41. und 44. Bruttag.)

als einziges belebendes Element die Augenregion; auch das Trommelfell kann gelb umrandet sein. Um den 34. Bruttag schliesslich treten am Hals anfänglich gelbliche Farbzellen auf, die aber bald in der Region der adult blauen Kehlfärbung ein intensives Olivgrün erzeugen, das sich bis zu den Vorderextremitäten erstreckt. Nach den meisten Autoren soll bei Reptilien Grün immer als Summationseffekt von Pigmentgelb und Strukturblau entstehen. Diese letztere Komponente erfordert demnach Melanin als dunklen Grund. Das an völlig melanophorenfreien Orten auftretende Kehlgrün junger Smaragdeidechsen unterstützt die Ansicht von BOULENGER (1913),

SCHMIDT (1913) u. a., die auch für das Vorkommen eines eigenständigen, nicht durch Kombinationswirkung verschiedener Chromatophorensorten bedingten Pigmentgrüns eintritt. Umstritten bleibt dagegen die Natur der brilliant schillernden grünen und

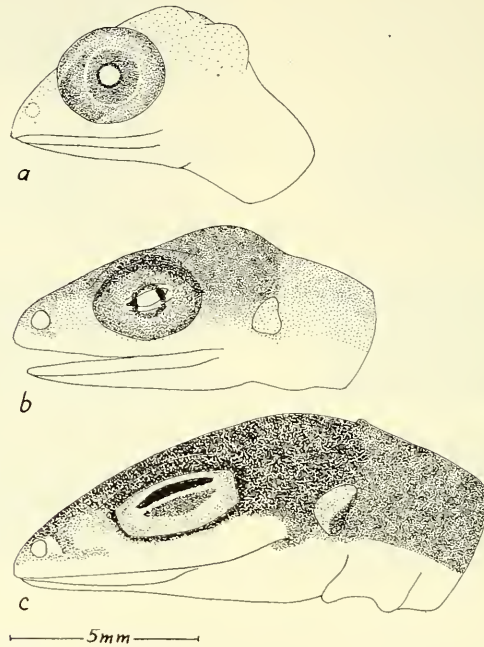


ABB. 71.

Lacerta viridis-Embryonen: Entwicklung des Kopfmusters. Von Anfang an uniforme Zeichnung ohne transitorischen Postocularstreifen. a) 18. Bruttag, b) 27. Bruttag, c) 42. Bruttag.

rötlichen Farbtöne, die dorsal und ventral auf dunklem und hellem Untergrund vorkommen. Da diese Farben längere Zeit dem Fixierungsformol widerstehen, scheint es sich um wahrscheinlich durch die Guanophoren mitbedingte Schillerstrukturen zu handeln.

Neben dem eben beschriebenen, in der Literatur allein zitierten uniformen Schlüpfmuster können bei manchen Exemplaren die späteren, teilweise mit Grenzflächensteigerung versehenen Fleckenreihen und Längslinien (Abb. 70 d) schon embryonal angelegt

werden (Abb. 70 e-h), womit sich für die individuellen Muster-
 genesen zahlreiche Variationsmöglichkeiten ergeben. Doch sind,
 wie unsere Zusammenstellung der Schlüpfmustersvarianten demon-
 striert, uniforme Juvenilkleider am häufigsten:

Erstes Juvenilkleid	Anzahl der Tiere
uniform	23
ventrale Fleckenreihe angedeutet	5
ventrale Fleckenreihe deutlich	1
ventrale Fleckenreihe deutlich, obere weisse Seitenlinie angedeutet	4
ventrale Fleckenreihe und obere weisse Seitenlinie deut- lich	3
ventrale Fleckenreihe und obere weisse Seitenlinie an- gedeutet	2
ventrale Fleckenreihe angedeutet, obere weisse Seiten- linie deutlich; dieses Tier war median-dorsal dunkler melanisiert	1

Aus dem ersten Jugendkleid entwickelt sich im Verlauf von drei
 Jahren über zwei weitere Jugendkleider das Adultkleid (DÜERIGEN
 1897, SCHREIBER 1912). Im Normalfall erscheinen während des
 ersten postembryonalen Jahres auf dem Rücken beidseitig je eine
 gegen ventral gelegene, bezüglich ihrer Lage zur Vena epigastrica
 der unteren weissen Seitenlinie entsprechende Fleckenreihe und je
 ein dorsaler heller Streifen, der mit der oberen Seitenlinie verglichen
 werden kann (vgl. Abb. 70 d). Bisweilen wird auch ein unscharfer
 Medianstreif sichtbar. Im Sommer des 2. Jahres werden die Seiten
 grün und treten Längsstreifen auf, während schliesslich im 3. Jahr
 mit der Herausbildung der Geschlechtsunterschiede der Färbung
 das Adultkleid fertiggestellt wird, wobei sich speziell bei nördlichen
 Formen öfters sekundär wieder eine mehr oder weniger uniforme
 Grünfärbung einstellt (SCHREIBER 1912). Auf die zahlreichen adul-
 ten Mustervarianten kann nicht näher eingegangen werden; doch
 sei betont, dass auch beim weiblichen Geschlecht häufig Formen mit
 blauer Kehle vorkommen, was beispielsweise bei unseren sämtlichen
 aus dem Tessin stammenden Weibchen zutraf.

3. *Lacerta vivipara* (Bergeidechse).

Diese in der Färbung weitaus beständigste Art zeigt nur geringe
 Variationen, und die Geschlechtsunterschiede der Färbung sind

auffallend gering; beim Männchen wirkt die gelbrote Bauchfärbung stärker. Die Adulttiere zeichnen sich durch breite, dunkle laterale Streifen aus; innerhalb des braunen Dorsalstreifens liegt ein oft

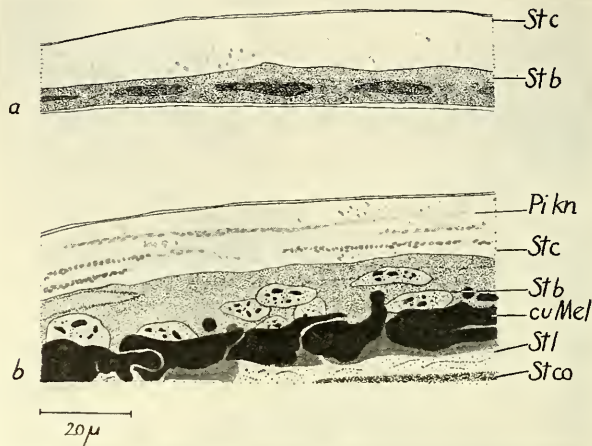


ABB. 72.

Anguis fragilis-Neugeborenes (Schnitte der Dorsalhaut):
 a) maximal flache Epidermis des Schuppenrandes, b) mediane Schuppenzone mit flachen Basalzellen.

unterbrochener Medianstreifen. Zusätzlich treten gelbe und schwarze Punkte und Flecken in stark variierender Verteilung auf. Speziell die weibliche Musterung gleicht stark der Zeichnung weiblicher Mauereidechsen.

Die dorsale Grundfarbe der Neugeborenen (die vom ovoviviparen Weibchen direkt zur Welt gebracht werden) ist uniform schwarz oder dunkelbraun; Spuren eines dunklen Medianstreifens sind oft, zwei Reihen von dunklen lateralen Flecken, die von einem hellen Hof umgeben sind, meist vorhanden. Die schwärzliche Ventralseite zeigt einen Stich ins Blaue oder Grünliche. Postembryonal, allerdings erst im nächsten Frühjahr, wenn die Jungtiere etwa acht Monate alt sind, setzt dorsal eine Aufhellung ein, die sich im Laufe des Sommers auch auf die Ventralseite erstreckt. Gleich-

zeitig treten die ersten Andeutungen der Adultmusterung auf, die aber erst im nächstfolgenden Jahr fertig differenziert ist.

4. *Anguis fragilis* (Blindschleiche).

Auch diese Art besitzt umfangreiche postembryonale Musterveränderungen. Die neugeborenen Schleichen zeigen auf ihrer Oberseite ein hell grau-weisslich glänzendes Dorsalband, welches durch eine, gelegentlich auch zwei mediane, dunkle, wellenförmige Linien aufgelockert wird. Die Lateralpartie und der Bauch sind tiefschwarz. Die sehr flachen, relieflosen Schuppen tragen nach SCHMIDT (1914) wesentlich zum Schillereffekt der medianen Partien bei. Auf Hautschnitten fallen die ausgesprochen flachen, in zwei bis vier Schichten gelagerten Epidermalkerne sofort auf; nur in der Schuppenmitte sind sie teilweise rundlich (Abb. 72 *b*). Am Schuppenrand, wo die unverhornte Epidermis stellenweise viermal dünner als die Hornschichten ist, finden sich maximal abgeflachte Kerne, die bis sechsmal länger als hoch sind (Abb. 72 *a*). Im ebenfalls dünnen Korium liegen schon beim Neugeborenen die Farbzellen als dicht gedrängte Masse. Wesentlich ist, dass der gesamte Hautbau im Dienste der Färbung speziell durchstrukturiert wird. Am neugeborenen Jungen lässt sich besonders schlagend die Unabhängigkeit zwischen tegumentaler und extrategumentaler Pigmentierung demonstrieren: Die extrategumentale Pigmentierung ist, wie bei Schlangen, median dorsal am stärksten und nimmt an den Flanken in ventraler Richtung stark ab; die Melanisierungsintensität der einzelnen Körperzonen ist also gerade umgekehrt wie bei den tegumentalen Melanophoren. Die postembryonal während des ersten Lebensjahres stattfindende Bildung der Knochenschuppen bleibt ohne Einfluss auf die Pigmentierung (SCHMIDT 1914).

Im Laufe des ersten Jahres, z. T. erst im zweiten, hellen sich die Tiere ventral und auf den Flanken auf, sodass es zur Auflösung der Flankenstreifen und zur Bildung von einzelnen Längslinien oder Punktreihen kommt; gleichzeitig findet eine Umfärbung des hellen Dorsalstreifens ins Bräunliche statt. Auch verschwindet langsam die mediane Längslinie. Adult treten mannigfaltige Mustervarianten auf; besonders auffällig sind die speziell bei Männchen häufigen blauen Flecke oder Punkte. Geschlechtsunterschiede der Färbung, die erst im dritten oder vierten Jahr in Erscheinung treten (ROL-

LINAT 1934), sind minim, sodass eine Geschlechtsdiagnose mittels der Färbung als äusserst schwierig erscheint.

5. *Calotes mystaceus* (Agamidae).

Der Embryo vom 36. Bruttag ist schon weit entwickelt; die auf dem ganzen Tier (auch auf dem Kopf) auffallend kleinen Schuppen sind wohl ausgebildet. Der rundliche Kopf zeigt agamentypische



ABB. 73.

Calotes mystaceus-Embryo vom 36. Bruttag (vgl. Text). PA: Parietalaugue

Formen, wenn ihm auch die kammartigen Fortsätze auf Hinterkopf und Hals noch fehlen, die wahrscheinlich erst postembryonal in Verbindung mit der Geschlechtsreife ausgestaltet werden. Im Vergleich mit den Lacertidenembryonen ist die Rumpfzeichnung (Abb. 73), die in Form von breiten Querflecken, die sich gegen die Ventralschilder zu in einzelne dünne Streifen aufteilen, angelegt ist, grundverschieden. Die Tendenz zur Querstreifung zeigt sich eben-

falls auf den Extremitäten, speziell auf den Vorderbeinen, wo die dunklen Pigmentmanschetten besonders auffallend sind. Auch die Kopfmusterung, welche aus vom Augemittelpunkt ausgehenden

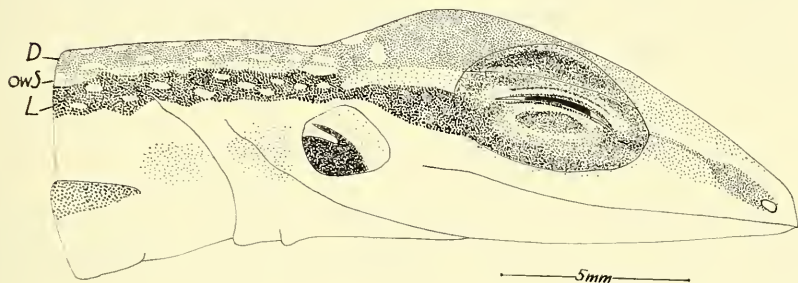


ABB. 74.

Ameiva bifrontata-Embryo vom 55. Bruttag (vgl. Text).

radiären Pigmentstreifen besteht, weist absolut eigene Züge auf; nur die Schuppen des Hinterkopfes sind wie bei Lacertiliern uniform pigmentiert, wobei aber hier die sehr ausgedehnte Zwischenschuppenhaut zwischen den einzelnen Schildern ein helles, kleinmaschiges Auflockerungsnetz entstehen lässt. Auch auf dem Rumpf ist die Zwischenschuppenhaut breit und wird durch die hindurchschimmernden unterliegenden Körperschichten orange angefärbt, was der ganzen, schon stark von Guanophoren besetzten Haut einen orange-weisslichen Schimmer verleiht. Die Tendenz zur Querstreifung ist so ausgeprägt, dass mit einiger Sicherheit geschlossen werden darf, dass diese von Anfang an so und nicht über den Umweg einer Längsstreifenzeichnung angelegt wird.

Dem Adulttier, das einen intensiven Farbwechsel zeigt, fehlen die Querstreifen. In der Ruhe sind auf dem beige-bräunlichen, zum Teil auch hellblauen Rumpf Flecke kaum sichtbar; im Zustand starker Erregung treten pro Rumpfseite je eine Reihe rhombischer, von einem sich auch auf den Kopf fortsetzenden gelben Rand umgebener Flecke auf, die gegen caudal zu kleiner und undeutlicher werden. Einigermassen konstant bleibt nur die Kopfmusterung, welche auf einem uniform dunklen Grund, der aber in der Erregungs-

phase dunkelblau wird, einen subocularen gelblichen Streifen aufweist. Die radiär angeordneten embryonalen Kopfstreifen sind völlig verschwunden. Nur auf dem Schwanz findet sich die Ringelung der embryonalen Schwanzmusterung wieder. Extrategumental ist, wie bei *Lacerta*, das Bauchfell stark (tiefschwarz) pigmentiert.

Es wäre aufschlussreich, an Hand einer kompletten Serie den genauen Vorgang des Musterumbaus verfolgen zu können.

6. *Ameiva bifrontata* (Tejidae).

Die Musterung eines Embryos vom 55. Bruttag (Abb. 74), der schon typisch ameivenhaft erscheint (vor allem charakterisiert durch die Form des grossen Kopfes, auf dem übrigens kein Parietalauge sichtbar ist), erinnert stark an *Lacerta muralis*, indem auch hier drei Streifenzonen unterschieden werden können, wobei ebenfalls der Lateralstreif weitaus am dunkelsten ist und sich direkt auf den Kopf fortsetzt. Alle Streifen des Rumpfes sowie die Extremitätenpigmentierung werden durch helle ovale Flecken aufgelockert. Die Ventralseite ist hell. Auffallend ist am bereits stark guanisierten Embryo das ausgesprochen braun getönte Melanin. Die postembryonalen Veränderungen sind gering. Die bezüglich ihrer Gestalt schwach differenzierte Art hat, gleich wie die einheimische Mauereidechse, auch in der Musterung die primären Züge beibehalten.

TABELLE I

Übersicht der Haut- und Pigmententwicklung von *Natrix natrix* (Brutdauer 34-36 Tage).
Bei zwei gleichzeitigen Angaben für die Zahl der Epidermisschichten gilt die untere für die Ventralhaut,
5 + m schichtig; 5 und mehr Epidermisschichten.

Bruttag	Epidermis	Schuppen	exteg. Mel.	Kopfmusterung	Rumpfmusterung	Pigmentzellen
10—	1 (2) schichtig + Periderm	1. Bauchschilder 1. Dorsalschuppen	Ohrblase unter Wirbel ventrales Bindegewebe	Postocularstreifen angedeutet	1. Melanophoren	1. Epidermismelanophoren
15—	2 schichtig	1. Schwanzschuppen Bauch zu 1. Kopfschilder (Schnauze)	dorsale Muskulatur	Hinterkopf pigmentiert Nasal—+Supraocularpigment	uniforme Musterung B-Flecke A-Flecke	1. Cutismelanophoren Cutismel. häufig
20—	2—3 } schichtig 3—4 }	Hinterkopfschilder ventrale Zwischenschuppenfalten alle Schwanzschuppen alle Kopfschilder	voll entwickelt	Oberkopf uniform pig., supra- labiale Schuppenzeichnung Postocularstreifen ver- schwimmt	C—Flecke alle Rumpfflecke	1. Guanophoren
25—	5 + m } schichtig 7 + m }				alle Schwanzflecke 1. Bauchzeichnung	Pigmentablagerungsbeginn
30—	Verhornung			letzte Musterdetails	deutl. Bauchzeichnung	Pigmentablagerung beendet 1. Gelbzellen

TABELLE II
Übersicht der Haut- und Pigmententwicklung von Natrix tessellata (Bruttdauer 34 Tage).

Bruttag	Epidermis	Schuppen	exteg Mel	Kopfmusterung	Rumpfmusterung	Pigmentzellen
10—	1 (2) schichtig + Periderm	1. Bandschilder 1. Dorsalschuppen	weit verbreitet (inkl. Muskulatur)		1. Melanophoren	1. Epidermismelanophoren
15—	2 (3) schichtig	1. Schwanzschuppen 1. Kopfschilder (Schwanz) Bauch zu, Hinterkopfschilder	vollentwickelt	Postocularstreifen + Nasalpigment angedeutet	uniforme Musterung	1. Cutismelanophoren
20—		ventrale Zwischenschuppen fallen; alle Schwanzschuppen alle Kopfschilder			B—Flecke A—Flecke	Cutis mel. häufig
25—	4—5 schichtig			Oberkopf uniform pigmentiert	C—Flecke 1. Bauchzeichnung	1. Guanophoren Pigmentablagerungsbeginn
30—	$\left. \begin{matrix} 6+m \\ 6+m \end{matrix} \right\}$ schichtig Verhornung			letzte Musterdetails	dentl. Bauchzeichnung	Pigmentablagerung beendet

TABELLE III

Übersicht der Haut- und Pigmententwicklung von *Leimadophis poecilogyrus* (Brutdauer 44 Tage).
Im Gegensatz zu den vorhergehenden basiert diese Tabelle nur auf einer Embryonalserie.

Bruttag	Epidermis	Schuppen	exteg. Mel.	Kopfmusterung	Rumpfmusterung	Pigmentzellen
13—	1 schichtig + Periderm	noch fehlend				
19—		Bauchschilder 1. Dorsalschilder	gut entwickelt	extrategumentaler Post-ocularstreifen		
24—	2—3 schichtig	Schwanzschilder ventrale Zwischen- schuppenfaltten, Vie- le Kopfschilder		deutl. Postocularstreifen Nasal-Hinterkopfpigment	B-Flecken mit Quer- verbindungen	Epidermismel. häufig Cutismel. häufig
26—						
29—	3 (4) schichtig			Oberkopf uniform pig., su- pralabiale Schuppenzeich- nung	komplizierte Muster- ung inkl. C-Flecke 1. Bauchzeichnung	1. Guanophoren
32—					deutl. Schwanzzeich- nung	1. Gelbzellen
35—	4 + m schichtig Verhornung	alle Kopfschilder		letzte Musterdetails	deutl. Bauchzeich- nung	

TABELLE IV

Vergleich der Entwicklung der Kopfschilder und der Kopfzeichnung von *Natrix natrix*, *Natrix tessellata* und *Leimadophis poecilogyrus*.

Zur Bezeichnung der Kopfschilder werden die Abkürzungen von *Abb. 34* verwendet.

	NATRIX NATRIX			NATRIX TESSELLATA			LEIMADOPHIS POECILGYRUS		
Bruttag	Schuppen	Pigment	Schuppen	Pigment	Schuppen	Pigment	Schuppen	Pigment	
15	Na, Iua, Prf, Supoc	1. Epidermismelanophoren: post-ocular 1. Nasalpigment deutl. heller + dunkler Halbmond	Schuppen der Nasalregion Sbl Fro	1. Epidermismelanophoren: nasal 1. Epidermismelanophoren: post-ocular ganzer Oberkopf (ausser Pa) pigmentiert. Oberkopf uniform pigmentiert. Schuppenzeichnung der Spl + Sbl deutl. Cutismelanophoren	noch fehlend	extralegmentaler Postocularstreifen			
20	Fr, obere Proc + Poc, Spl, Fro alle Kopfschilder (ausser Pa)	ganzer Oberkopf (ausser Pa) pigm. 1. Cutismelanophoren: nasal deutliche Schuppenzeichnung der Spl, Oberkopf uniform pigmentiert 1. Guanophoren (Augenregion)	alle Kopfschilder	deutl. Kehlfleck, 1. Guanophoren					
25	alle Kopfschilder	Schuppenzeichnung der Sbl starke Cutismelanisierung		nasale Schuppenzeichnung starke Cutismelanisierung		ganzer Oberkopf (ausser Pa) pigm.			
30		letzte Musterdetails: dunkle Schuppenzeichnungen in Na, Spl, Ten + Augenregion. Kopf undurchsichtig 1. Gelbzellen		alle Schuppenzeichnungen deutl. Kopf undurchsichtig	alle Kopfschilder (ausser Pa)	Postocularstreifen noch betont		Schuppenzeichnung der Spl, deutliche Cutismelanophoren, 1. Guanophoren, Aufhellungen auf Ten + den caudaleren Schuppen	
35					alle Kopfschilder	Pigmentierung der Pa, Schuppenzeichnung der Sbl, 1. Gelbzellen		letzte Musterdetails: Aufhellungen der Na + Proc'region, schwarze Augenbrille, Kopf undurchsichtig	

TABELLE V
Übersicht der Haut- und Pigmententwicklung von *Lacerta muralis* (Brutdauer 30-33 Tage).

Bruttag	Epidermis	Schuppen	exleg. Mel.	Kopfmusterung	Rumpfmusterung	Pigmentzellen
10—	1 (2) schichtig + Periderm	1. Dorsalschuppen		1. Melanophoren lateral vom Gehirn		1. Epidermismelanophoren
15—		1. Bauchschilder Schwanzquerfalten		Oberkopf uniform pigmentiert Postocularstreifen	Lateralstreifen Dorsalstreifen 1. Melanophoren auf den Extremitäten	1. Cutismelanophoren
20—		Rumpfquerfalten Extremitätenschuppen 1. Kopfschilder Hinterkopfschilder	unter Wirbel	„Marginalstreifen“	Marginalstreifen 1. Bauchzeichnung deutl. Bauchzeichnung	Cutismel. häutig 1. Guanophoren Pigmentablagerungsbeginn
25—		alle Kopfschilder alle Schwanzschuppen, ventrale Zwischen- schuppenfalten	stark entwickelt			Pigmentablagerung beendet 1. Gelbzellen
30—						Gelbzellen häutig

III. DISKUSSION DER ERGEBNISSE

A. ALLGEMEINES ZUR SQUAMATENPIGMENTIERUNG

Bei allen Reptilien ist das Pigment stets an spezielle, aus der Neuralleiste stammende Pigmentzellen gebunden und kommt nie extrazellulär vor. Wie auch unsere Untersuchungen zeigten, sind dabei die tegumentalen Chromatophoren genetisch, ontogenetisch und morphologisch von den extrategumentalen Melanophoren eindeutig gesondert. Die verschiedenen Farbmuster werden letztlich durch eine geringe Zahl identischer Farbzellsorten aufgebaut, welche in typischer Lagerung in mehreren Schichten übereinander liegen und die Farben allein oder durch Kombination der Wirkung von mehreren Pigmenten entstehen lassen. Es ist daher verständlich, dass bei Schlangen und Eidechsen die Pigmententwicklung prinzipiell übereinstimmt, namentlich was die typische Sukzession der einzelnen Chromatophorentypen anbelangt (vgl. Tabellen I-V). Somit lässt sich die tegumentale Pigmentgenese der Squamaten in allgemein gültige, charakteristische Phasen einteilen:

1. Etwa nach dem ersten Drittel der Embryonalperiode setzt, eingeleitet durch zahlreiche Kernteilungen, die Aktivierung des Hautwachstums und die Entwicklung der Pigmentzellen ein.

2. Die ersten, von der Neuralleiste heranwandernden tegumentalen Melanoblasten dringen in die dünne, ein- bis zweischichtige Epidermis des noch schuppenlosen Hinterkopfes ein und beginnen sofort mit der Melanisierung. Auf dem Rumpf erfolgt die Ausbreitung der vorerst musterbestimmenden epidermalen Melanophoren — entsprechend der Ausdifferenzierung der Neuralleiste — in zwei typischen transitorischen Gefällen (dorsal-ventral, cephal-caudal), die für alle tegumentalen Farbzelltypen gelten, wobei aber die Ausbreitung der Guanophoren durch die Melanocyten beeinflusst wird. Dagegen gehorcht die Wanderung der extrategumentalen Melanophoren besonderen Gesetzen, womit sich die Eigenständigkeit dieser Pigmentzellen erneut manifestiert.

3. Im Gegensatz zum raschen Auftreten der ersten Musteranlage erfolgt der weitere Ausbau fließend. Nach den Cutismelanophoren, die musterbestimmend werden, erscheinen die Guanophoren, die aber vorerst nur die melanophorenfreien Stellen pigmen-

tieren. Am spätesten, bei Ophidiern oft erst postembryonal, werden die weiteren, farbigen Chromatophorentypen ausgebildet.

4. Die Pigmentierung des Stratum corneum der Häutungshaut stimmt in allen prinzipiellen Vorgängen, wie der Veränderung der epidermalen Melanophoren, der Ablagerung der Pigmentkörnernester und deren Abflachung unter dem Einfluss der Verhornung, sowie der Wiederholung der Cutiszeichnung in der Epidermis bei allen Squamaten überein.

Trotz dieser generellen Uebereinstimmung kommen im zeitlichen Auftreten der einzelnen Elemente gewisse Unterschiede vor. So erscheint bei Sauriern das erste tegumentale Pigment fast gleichzeitig auf Kopf und Rumpf, während bei Ophidiern der Vorderumpf erst etwa 2 Tage nach der Ausdifferenzierung der ersten Kopfmelanophoren angefärbt wird. Zudem sind innerhalb der Squamaten die Pigmentierungsgefälle auf dem Kopf verschieden gerichtet. Auch treten bei *Lacerta muralis* die einzelnen dorsalen Musterelemente, die Bauchzeichnung und namentlich die embryonal auch stärker entwickelten Gelbzellen etwas früher als bei den Natricinen auf. Grösser sind die Differenzen bei der extrategumentalen Pigmentierung, die bei Echsen später auftritt und vor allem ventral stark ist. Nur *Anguis fragilis* zeigt wie die Schlangen eine starke Pigmentierung der dorsalen Muskelbündel. Es ist möglich, dass der spezielle Muskelbau infolge der Extremitätenlosigkeit von Einfluss auf die Pigmentausbreitung gewesen ist.

Die Hautorgane zeigen grössere Verschiedenheiten. So sind, im Gegensatz zu den ventralen Plattenreihen der Eidechsen, die Schlangenbauchschilder zu einheitlichen Platten geworden. Ihr stark abgeleiteter Bau demonstriert sich auch in der Ontogenese, da hier die Bauchschienen, im Gegensatz zu den entsprechenden Schuppen der Saurier, vor den Dorsalschuppen erscheinen. Auf zahlreiche kleinere Unterschiede kann nicht mehr näher eingegangen werden; nur sei noch erwähnt, dass auch im Häutungsvorgang auffallende Verschiedenheiten bestehen (WERNER 1894).

Der klarere, schemahaftere Aufbau der umfangreicheren, flacheren und dickeren Schlangenschuppen bewirkt, dass hier Lagerung und Funktion der verschiedenen Pigmentlagen klarer zu Tage treten und namentlich die epidermalen und cutalen Schwarzzellen morphologisch schärfer geschieden sind.

Abgesehen von den in der Natur der Pigmentzellen begründeten Gemeinsamkeiten variiert aber die Sukzession und Determination der einzelnen Kleider. Die fast nie sexualdimorphe Ophidiernusterung wird — genetisch und ohne massgebenden Hormoneinfluss determiniert — von Anfang an fest angelegt und meist keinen grossen postembryonalen Veränderungen unterworfen. Auch bei Eidechsen, deren Zeichnung oft geschlechtsverschieden ist, kommen Fälle direkter Entwicklung vor (*Lacerta muralis*). Doch zeigt die Mehrzahl indirekte Mustergenese. Sie lassen unter dem Einfluss der Sexualhormone, indirekt abhängig von Hypophysenhormonen (REGAMEY 1935, DRZEWICKI 1937), über eines oder mehrere Jugendkleider ein meist stark abgeändertes Adultmuster entstehen (vgl. Tabelle VI). Dabei können sogar schon embryonal Musteränderungen stattfinden und komplizierte Wirkungen wie die Grenzflächensteigerung entstehen.

TABELLE VI

Übersicht der verschiedenen Typen der Musterentwicklung bei Reptilien.

Embryonalentwicklung	Direkte Entwicklung zum Adultkleid	Direkte Entwicklung zum Jugendkleid	Indirekte Entwicklung zum Jugendkleid mit embryonalen Musteränderungen
Schlüpfen	Jugendkleid = Adultkleid	Jugendkleid	
Post-embryonale Entwicklung		Entwicklung des Adultkleides über eine oder mehrere Stufen	
Adult		Adultkleid	

Der Aufbau der Musterung wird stark von der Körperform beeinflusst. So gestatten die Extremitäten der Eidechsen nur auf einem kurzen Körperabschnitt reine, völlig unbeeinflusste Rumpfzeichnungen. Bei den Schlangen dagegen, wo sich auch ontogenetisch keine Reste einer Extremitätenzeichnung mehr feststellen lassen, werden auf dem langen, gleichförmigen Rumpf regelmässige,

ungestörte, in sich metamere Musterbilder angelegt. Auf Hinterumpf und Schwanz, wo sich der Körperquerschnitt sukzessive vermindert, muss sich die Zeichnung anpassen, was seinen Niederschlag in den oft speziellen Schwanzmusterungen findet. Ähnliche Probleme stellen sich auch beim Uebergang der Rumpf- in die Hinterkopfzeichnung.

Im Gegensatz zum Rumpf, wo von Anfang an die arttypische Zeichnung erkennbar ist, werden auf dem Kopf zuerst bei allen Arten ähnliche, unspezifische Frühmuster aufgebaut. Diese Tatsache demonstriert von neuem die von uns stets betonte Autonomie der Kopfzeichnung, die sich ja auch in den eigenständigen, auf verschiedenen Ausbreitungszentren beruhenden Pigmentierungsgefällen und der anfänglichen Retardierung der Pigmentierung gegenüber dem Rumpf äussert. Uebrigens bestätigen auch Musteranalysen an Adulttieren die von HAECKER (1890) und ZENNECK (1898) bestrittene Eigenständigkeit des Kopfmusters, da dieses wesentlich konstanter als die oft varierende Rumpfzeichnung ist (WERNER). Diese Frühmuster zeichnen sich bei Schlangen durch den bald auftretenden Postocularstreif aus, der auch bei Arten mit später uniformer Kopfoberseite angelegt wird (*Natrix natrix*, *tessellata*, *Elaphe longissima*, *Leimadophis poecilogyrus*, etc.). Dagegen zeigen bei den Eidechsen die weitgehend identischen Frühstadien (ca. 15. Bruttag) eine uniforme Pigmentierung des Oberkopfes, während der Postocularstreif, der ebenfalls immer vorhanden oder zumindest angedeutet ist (*Lacerta agilis*), etwas später erscheint. Da der Postocularstreif mindestens in der Ontogenese stets vorkommt, wird WERNER'S Theorie, die in ihm ein „uraltetes Gemeingut der Plagiotremen“ sieht, auch in embryologischer Hinsicht gestützt.

Die genauere Kenntnis der Reptilienzeichnung und ihres ontogenetischen Werdeganges zeigt uns also, dass die Muster der Eidechsen und Schlangen verschiedene Entstehungswege einschlagen und verschieden determiniert sein können. Der morphologische Eigenwert der arttypischen Zeichnungen widerspiegelt sich aber auch in der wechselnden biologischen Bedeutung der Farbkleider. Auf die speziell bei Schlangen häufigen mimetischen Erscheinungen und die kryptische Rolle der Musterung, die auch gestaltliche Veränderungen nach sich ziehen kann, sei nicht näher eingegangen. Dagegen müssen kurz die semantischen Wirkungen und die Rolle der Musterung im Dienste des Ausdrucks gestreift werden.

Eidechsen zeigen mannigfaltige Sonderbildungen auf der Kopf-, Rücken- und Schwanzpartie. Besonders kompliziert kann die Kehlgion sein, die oft durch Aufblähen in die hier sehr ausgeprägten Ausdruckserscheinungen einbezogen wird. Häufig wird auch die Flankenmusterung speziell betont und ist von besonderer Bedeutung als Organ des Ausdrucks. Der physiologische Farbwechsel, welcher durch verschiedenen Ballungszustand des Pigmentes in den Chromatophoren Veränderungen von Farbe und Musterung bewirkt, bietet zahlreiche zusätzliche Möglichkeiten. Bei den Schlangen, denen bei ihrer einfachen Körperform zum grossen Teil besondere anatomische Ausgestaltungen fehlen, erstreckt sich das Muster meist ohne Betonung der Flanken gleichwertig über die ganze Dorsalseite. Auch fehlt ihnen, wenn man von gewissen meist durch Temperatureinflüsse bedingten Farbänderungen absieht, weitgehend ein spontaner Farbwechsel. Zudem mangeln den Ophiidern die Extremitäten, deren fein modulierte Bewegungen bei Eidechsen mit in die Ausdruckserscheinungen (Treteln, Heben, Senken, Schrägstellen oder Schaukeln des Körpers, etc.) eingebaut werden. Daher müssen die Darstellungsmöglichkeiten der Schlangen modifiziert werden, was in verschiedenen typischen Präsentierungen zum Ausdruck kommt (MERTENS 1946). Dabei spielen die dorsalen und ventralen Musterflächen eine besondere Rolle, was sich beim Spreizen der Halsregion der Elapiden, wo spezielle dorsale (Brillenschlange) oder ventrale Zeichnungen zu Tage treten, beim Einnehmen der Rückenlage zur Darbietung der Ventralmusterung und beim Zeigen der Schwanzunterseite eindrücklich manifestiert.

B. ALLGEMEINES ZU DEN MELANOPHOREN

Wie das vorhergehende Kapitel zeigt, weist die Entwicklung der einzelnen Farbzelltypen, namentlich der Melanophoren, zahlreiche reptilientypische Züge auf, die durch den spezifischen Hautbau und durch Erscheinungen wie die Pigmentierung der Häutungshaut mitbestimmt werden. Im Anschluss daran seien noch einige weitere morphologische Besonderheiten hervorgehoben.

Als erstes darf an die reichen individuellen Ausgestaltungsmöglichkeiten der Chromatophoren erinnert werden, die wie bei den Anamniern (vgl. etwa BALLOWITZ 1931) infolge der relativ einfachen, wenig Korrelationen erheischenden Hautentwicklung ver-

wirklicht werden können. Es verlaufen ja — wenn man von der ausgesprochenen Affinität der ersten Melanoblasten zur Epidermis (Problem der Grenzlamelle, p. 756) und der epidermalen Pigmentabgabe ins Stratum corneum absieht — Haut- und Schuppenentwicklung weitgehend autonom.

So kann bei Stadien früher Pigmentierung die Reihenfolge der weiteren Entwicklungsschritte differieren, da Verzweigungsgrad, Granulazahl und Melanisierungsbeginn nicht in direkter Beziehung stehen. Erwähnt sei ferner die bei Sauriern und Ophidiern zu einem verschiedenen Zeitpunkt einsetzende Umwandlung der Cutismelanophoren in ausläuferarme Pigmentsäcke.

Für den ausgeprägten Polymorphismus der Melanophorenform sind bei den Reptilien Einflüsse des umgebenden Gewebes, welches auch auf die Melanisierung und Pigmentausbreitung einwirken kann, mitverantwortlich, wie es unter anderem die stark von der Schuppentopographie bestimmte Form der epidermalen Melanocyten (Anastomosennetze nur am Schuppenrand) und der Formenreichtum der Bindegewebsmelanophoren demonstrieren. Oefters finden sich freilich „abnorm“ geformte Melanocyten (p. 774), die auf gelegentliche Störungen in der Formbildung hinzuweisen scheinen. Besonders determinierend sind aber die speziell bei epidermalen Schwarzellen häufig wechselnden Funktionsphasen, die zwei Möglichkeiten der Veränderung bewirken:

1. Es ändert sich die Zellform, vorzüglich nach Zahl, Lage und Richtung der Ausläufer. Den auffälligsten Formwechsel erzeugt die von Ausläuferbildung und späterer -degeneration begleitete Pigmentabgabe ins Stratum corneum (vgl. p. 781 und 789, sowie WATTERSON 1942 und DANNEEL-WEISSENFELS 1953). Auch bei der Mitose von ausdifferenzierten Pigmentzellen, die bei Squamaten allerdings meist zu fehlen scheint, werden die Ausläufer eingezogen (FLEMMING 1890, WENDT 1958 u. a.). Hingegen ist in der kompakten Reptilienhaut die bei Amphibien beobachtete rasche, amöboide Veränderung der Melanophorenform (HOOKER 1914, HOLMES 1913 ff, SCHMIDT 1919) nicht möglich.

2. Daneben kann die Verteilung der Granula innerhalb des konstant bleibenden Melanophorenkörpers variiert werden; auf dieser Möglichkeit beruht der bei manchen Reptilien häufige Farbwechsel (PARKER 1948, u. a.).

Die unterschiedliche Grösse der Melaningranula, die bei Reptilien wahrscheinlich in speziellen Pigmentbildungszentren entstehen (p. 786), erhöht gleichfalls den Formenreichtum (vgl. auch SCHMIDT's Befunde an *Uroplatus* (1913)). Dabei besteht einerseits eine gewisse Abhängigkeit vom Melanophorentyp; so sind in den Cutismelanophoren und besonders in den extrategumentalen Schwarzzellen die Granula gross, während bei älteren Epidermismelanophoren häufig diffus verteiltes Melanin vorkommt. Andererseits kann die Granulagrösse unabhängig variieren, was bei der epidermalen Pigmentablagerung drastisch zu Tage tritt.

Auch in anderen Vertebratenklassen können verschiedene grosse Melaninkörner vorkommen. So hat WEISSENFELS (1956) grosse Pigmentkugeln in den Melanoblasten von Seidenhuhnembryonen beschrieben und GUETTES (1953 *a*) im Kaninchenaugene neben runden Pigmentkörnern längliche Pigmentstäbchen gefunden. Auch beim Entenembryo kommen drei Melanocytensorten mit verschiedenen geformten Melaninkörnern vor, wovon nur eine zur Pigmentierung der Feder verwendet wird (KOECKE 1959).

C. ZUR PIGMENTIERUNG DER SAUROPSIDEN

Seit Th. H. HUXLEY werden, vor allem auf Grund von osteologischen und entwicklungsgeschichtlichen Gemeinsamkeiten, die Reptilien und Vögel oft als Sauropsiden zusammengefasst. Es ist daher aufschlussreich, zu erfahren, wie weit die beiden Vertebratenklassen in ihrer Pigmententwicklung übereinstimmen. Zu diesem Vorhaben ist es nötig, zuerst eine kurze Uebersicht der Pigmentgenese der Vögel zu geben.

Bekannt sind nur genauere Daten von Nestflüchtern, und es fehlen leider nähere Angaben über Vögel vom Nesthockertyp, welche ihr Pigment vor allem postembryonal entwickeln (MENKES-DELEANU 1954). WILLIER-RAWLES (1940) fanden beim Huhn nach 62-stündiger Brutdauer die ersten Melanoblasten. Doch erfolgt die Hauptwanderungsphase zwischen der 80. und 91. Brutstunde mit einem deutlichen Maximum in der 82. Stunde. Dabei gelangt eine kleine Zahl von Melanoblasten aus dem Mesenchym ins Flügel-ectoderm (WATTERSON 1942), wo aus diesen Melanophoren-„Mutterzellen“ durch Teilung zahlreiche Schwarzzellen entstehen. Die Melanoblasten der Hinterbeine wandern später um die 132.

Stunde ein. Die Melanisierung setzt erst am 7. Bruttag ein (Fox 1949), wobei die braunen und schwarzen Melanine bereits getrennt sind (HAMILTON 1940). Die Melanophoren bilden um den 8. Tag eine uniforme Pigmentierung, ordnen sich aber nach dem Auftreten von klar getrennten Federanlagen (ab dem 9. Tag) um den 10. Tag zu longitudinalen Reihen entlang der Achsen der Dunenstrahlen um (WATTERSON). Kurz darauf wird das Melanin in die Feder abgelagert, wobei zuerst die peripheren Radienzellen und später von den gleichen Melanocyten auch die Rami pigmentiert werden.

Die Ente zeigt eine ähnliche Entwicklung, nur ist die Melanisierung etwas später anzusetzen (KOECKE 1957). Bei der Flusseechwalbe (*Sterna hirundo*), die in manchen Merkmalen schon gegen den Nesthockertyp tendiert, wird erst nach der Bildung der Federanlagen (9. Bruttag) in zwei Pigmentschüben am 12. und 15.-16. Bruttag melanisiert (HOFFMANN 1953).

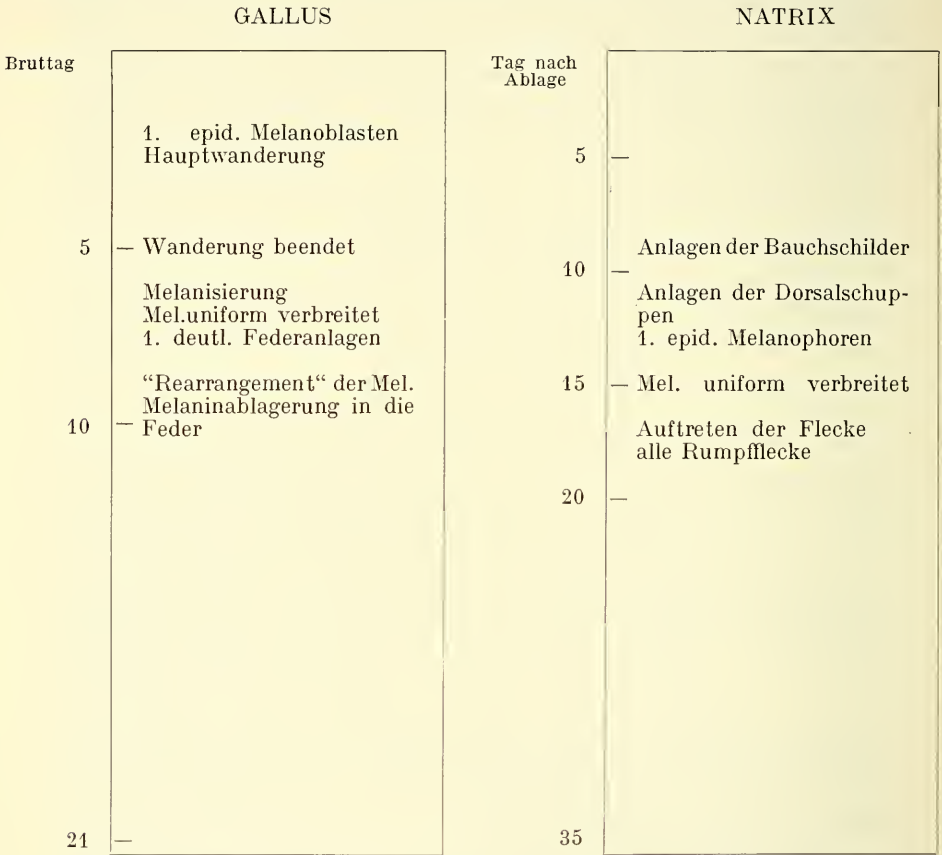
Ein Vergleich zwischen Huhn und Natricinen ist berechtigt, da beide Formen Nestflüchter sind und die sekundären Abwandlungen des Nesthockers fehlen (vgl. Tabelle VII). Uebereinstimmend treten die ersten tegumentalen Melanophoren in der Epidermis auf — was auch bei Säugern bestätigt werden konnte (DANNEEL-WEISSENFELS 1953) — und erfolgt die entscheidende Anlage der Musterelemente in der ersten Hälfte der Embryonalperiode. Im Einzelnen bestehen aber viele Unterschiede. So beginnt beim Huhn, im Vergleich mit der Gesamtentwicklungsdauer, die Melanoblastenwanderung wesentlich früher, was wahrscheinlich damit zusammenhängt, dass nur wenige Melanoblasten wandern, sich aber in der über dreitägigen Zeitspanne zwischen Wanderung und Melanisierung mehrfach teilen. Im Gegensatz dazu erfolgt bei Reptilien die Wanderung, welche vor allem bei den Cutismelanophoren nicht auf einen bestimmten Zeitpunkt der Hautentwicklung abgestimmt sein muss, später und über eine lange Zeit, wobei sich aber Wanderung und Melanisierung unmittelbar folgen.

Bei den Reptilien verlaufen, wie wir es mehrfach gezeigt haben, Haut- und Pigmententwicklung relativ autonom. Die Haut bildet ein durchgehendes Musterfeld, wobei die einzelnen Schuppen keine autonome Stellung einnehmen. Dagegen bestehen bei den Vögeln strenge Entwicklungskorrelationen, da sämtliches Pigment der Feder vor deren Verhornung eingelagert werden muss. Zudem ist bei der Vogelzeichnung neben federautonomen, durch Gene und

Einflüsse des umgebenden Gewebes bedingten Faktoren auch die stark der hormonalen Steuerung unterworfenen Feldposition (d. h. die Lage des Federfollikels in der Gesamthaut) von grosser Bedeutung.

TABELLE VII

Vergleich der frühen Haut- und Pigmententwicklung von Huhn und Ringelnatter.



Bei Reptilien bleibt die musterbestimmende Cutispigmentschicht dauernd intakt und wird von den periodischen Häutungsvorgängen nicht beeinflusst. Im Gegensatz dazu muss bei der Vogelmauser neben den Federn stets auch deren gesamte Pigmentierung völlig neu aufgebaut werden, wobei selbstverständlich wiederum

ein eng verzahntes Zusammenspiel zwischen Haut- und Schwarzzellen, welche aus dem ziemlich ausserhalb der Feder gelegenen Reservoir der Dermalpapille in die Federbasis vorstossen, erforderlich ist (FOULKS 1943, WANG 1943). Es sei aber erwähnt, dass trotz diesen beträchtlichen Unterschieden hinsichtlich der Pigmentablagerung und des Musteraufbaus die Vogelmauser und die Häutung der Reptilien im Grunde analoge Vorgänge darstellen.

Nach der Verhornung der Feder kann sich die Zeichnung nicht mehr ändern. Ganz geringfügige Modifikationen können allerdings infolge der durch die Abnutzung der Federn beeinflussten Hornstruktur entstehen; auch können sich in ganz vereinzelt Fällen photolabile, leicht umwandelbare Pigmente unter Lichteinfluss verändern (MAYAUD 1950). Die Unveränderlichkeit der Feder bedingt, dass sämtliche Musterumwandlungen und namentlich auch das periodische Auftreten des Brunstkleides, welches bei Eidechsen meist auf Farbwechslerscheinungen beruht (WERNER 1895, KLAUSEWITZ 1953), an eine neue Federgeneration gebunden und damit mit einer Mauser verknüpft sind. Aus denselben Gründen ist bei Vögeln ein physiologischer Farbwechsel völlig unmöglich.

Es zeigt sich also, dass bei den Sauropsiden in der Genese und der definitiven Ausgestaltung sowohl der Pigmentzellen als auch der eigentlichen Hautorgane beträchtliche Unterschiede bestehen. Unsere entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen können demnach die Auffassung von JEFFRIES (1883), BLASZYK (1935) und PORTMANN (1959) stützen helfen, die im Gegensatz zu vielen anderen Autoren für eine unabhängige Entstehung der Schuppen, Federn und Haare eintritt.

D. ZUR STELLUNG DER REPTILIENPIGMENTIERUNG INNERHALB DER WIRBELTIERE

Der Musteraufbau der Vertebraten zeigt neben allgemeinen Gemeinsamkeiten, wie der Herkunft der Pigmentzellen aus der Neuralleiste und den damit zusammenhängenden Pigmentierungsgefällen, ein grosses Spektrum besonderer Verwirklichungen. Es können hier nur einige Grundlagen und ihre entwicklungsgeschichtlichen Voraussetzungen dargestellt werden.

Mit zunehmender Organisationshöhe besteht die eindeutige Tendenz, das Pigment in die äussersten Körperschichten zu ver-

lagern (vgl. WEIDENREICH 1912), was sich einerseits in einer Konzentrierung des tegumentalen Pigmentes in die Epidermis, andererseits in einer Reduktion der extrategumentalen Melanisierung äussert (Tabelle VIII). Bei den Anamniern liegt die Hauptmasse der Farbzellen noch dermal (BERTIN 1958, BALLOWITZ 1931); immerhin können Melanophoren und Gelbzellen, speziell bei Selachiern und Salamandern auch epidermal vorkommen. Dagegen befindet sich bei Warmblütern — wo nur noch die in verschiedenen Varianten vorhandenen Melanine an spezielle Pigmentzellen gebunden sind — das Pigment zum Grossteil in den Haaren und Federn und ist somit epidermal. Dabei bedingt die Lagerung des Pigmentes in den verhornten Epidermisschichten ein enges entwicklungsgeschichtliches Zusammenspielen zwischen Farb- und Hautorganen, die beide ihren Einfluss auf die endgültige Ausgestaltung der Zeichnung ausüben.

TABELLE VIII

Vergleich der Amniotenpigmentierungen (vgl. Text).

	ep Mel.		cu Mel.	exteg Mel.	Zusammenhang zwischen Haut- und Pigmententwicklung
	Funktion	Rolle für Musterung			
REPTILIA . .	Pigmentierung der Häutungshaut	—	+	+	—
AVES . . .	Pigmentierung der Federn	+	— (+)	—	+
MAMMALIA .	Pigmentierung der Haare	+	+ (—)	—	+

Die Reptilienmusterung nimmt sowohl in morphologischer als auch in embryologischer Hinsicht eine Zwischenstellung ein. Die epidermalen Melanocyten der höheren Amnioten spielen auch bei den Squamaten eine funktionell ähnliche Rolle, die aber hier nur embryonal musterbestimmend wirkt und sich später auf die Pig-

mentierung des für das Musterbild weitgehend bedeutungslosen Natternhemdes beschränkt. Adult ist die dermale Pigmentschicht Hauptträger der Zeichnung, doch ist durch die bevorzugte Lage der Farbzellen im subepidermalen Teil des Stratum laxum corii der Zug nach aussen bereits angedeutet. Die Uebergangsstellung der Kriechtierzeichnung zeigt sich auch darin, dass hier der für viele Anamnier typische spontane Farbwechsel noch in einzelnen Fällen spielen kann, während er bei den Warmblütern durch die Bindung des musterbestimmenden Pigmentes an verhornte Strukturen verunmöglicht wird. Diese Verarmung der Ausdrucksmöglichkeiten, die sich für Homoiotherme ergibt, wird aber durch die Einbeziehung des Blutes als veränderliches färberisches Hautelement und den Ausbau einer modulationsreichen mimischen Gesichtsmuskulatur mehr als ausgeglichen.

Bei den Anamniern und Reptilien sind im wesentlichen nur die Farbzellen an der Musterung beteiligt, wobei freilich in den Blaustrukturen, den sogenannten chromatischen Organen und in den Leuchtorganen der Fische bereits schon äusserst komplizierte Bildungen realisiert sein können. Doch wird der Höhepunkt der optischen Gestaltung bei den Warmblütern, speziell den Vögeln, erreicht, indem hier die Entwicklungskorrelationen zwischen Farbzellen und Hautorganen dazu ausgenützt werden, um im Dienste der äusseren Erscheinung gewisse Epidermisstrukturen stark abzuwandeln. Dabei tritt beim Umbau einzelner Federteile (Ramii, Radii; vgl. z. B. PORTMANN 1948, 1959, SCHMIDT 1949) zu Trägern von Strukturfarben- und Schillereffekten das folgenreiche Problem der Aufteilung eines Organs in Darstellungs- und Flugstruktur auf.

E. ALLGEMEINE MUSTERFRAGEN

Obwohl bisher die ontogenetische Musterentwicklung unbekannt war, versuchten manche Autoren, vorwiegend auf Grund von allerdings z. T. sehr umfangreichen Befunden an Adultmustern die verschiedenen Reptilienzeichnungen auf ein Grundkleid zurückzuführen. Diese Bestrebungen galten sowohl einer morphologischen Typenforschung wie auch im Sinne der Evolutionsforschung der Ermittlung einer faktischen Urform. Dabei beschränkte man sich oft nicht auf eine kleinere systematische Gruppe, sondern suchte nach der Urmusterung der Reptilien oder sogar nach Gemeinsam-

keiten mit den übrigen Vertebraten (WERNER, TORNIER) oder selbst mit Avertebraten (vgl. die Literaturzusammenstellung bei VON LINDEN 1900). Die Uebersicht gibt nur die hauptsächlichen Auffassungen:

Urmusterung	Objekt (innerhalb Reptilia)	Autor
helle Urform	Lacertiden	VON BEDRIAGA 1874
dunkle, melanistische Urform	Reptilien Lacertiden	TORNIER 1897 VON FEJÉRVÁRY 1914 MERTENS 1915
Längsstreifen	Lacertiden Cnemidophorus	EIMER 1881 COPE 1893
Fleckenreihen	Reptilien Reptilien Lacertiden	BOULENGER 1913 WERNER 1890 ff VON MÉHELY 1907
Fleckenreihen oder Längs- streifen	Ophidier Boiden	VON HARNACK 1953 ZENNECK 1898

Unsere beschränkten embryologischen Untersuchungen zeigen, dass schon im Familienrahmen ganz verschiedene Ontogeneseformen vorkommen. Eine Ausnahme bildet nur die Kopfmusterung, wo ja weitgehend ähnliche Frühmuster vorkommen und die Postocularzone eine dominierende Rolle spielt. Bei der Rumpfmusterung hingegen fanden wir bei Sauriern neben längsgestreiften auch uniforme und quergestreifte Erstzeichnungen; auch treten neben Fällen direkter Entwicklung mannigfaltige embryonale und vor allem postembryonale Umwandlungen auf. Ebenfalls bei den Adultkleidern herrscht eine grosse Mannigfaltigkeit. Dabei werden beispielsweise die Fleckenreihen der Ringelnatter und die Längsbänder der Mauereidechse von Anfang an so angelegt.

Diese Befunde ermöglichen eine neue Deutung des Squamatenmusters. Die auch embryonal bereits stark unterschiedlichen rezenten Schlangen- und Eidechsenzeichnungen müssen als Endpunkte eines langen Evolutionsweges gewertet werden. Ein auf heutigen Zuständen basierender Schluss auf ein typisches Reptilienurmuster erscheint daher als gewagt. Zudem bezeugen die zu ähnlichen Adultmustern führenden, artspezifisch verschieden verlaufenden Mustergenese (Lacertiden) — die im Sinne NAUCK's (vgl. SEWERTZOFF 1931) als Produkte einer umwegigen Entwicklung verstanden werden können — dass die Idee eines generellen Rep-

tilienurmusters wohl aufgegeben werden muss. Dagegen erlaubt die genaue Kenntnis einer Gruppe oft die Unterscheidung von primären und sekundären Formstufen der Musterung; so sind z. B. die von VON HARNACK bei *Micrurus*-Arten genauer erforschten rythmisch variierenden Bänderfolgen sicher sekundär.

Unsere Untersuchungen haben bei Reptilien eine frühe, von Anfang an auf die differierenden Endzustände hin ausgerichtete Musteranlage nachweisen können. Die Tatsache der eigenständigen, unabhängigen Zeichnungsentwicklung erlaubte uns, zahlreiche Erklärungsversuche, die in der Musterentwicklung nur einen bei-läufigen Prozess von weit wichtigeren Bildungsvorgängen sehen und die Abhängigkeiten zu Nervensystem, Blutgefäßsystem, Hautwachstumsrichtungen und allgemeinen Körpermetamerien in den Vordergrund stellen, kritisch zu durchleuchten. Die frühe Determination zeigt auch, dass Autoren, die allein die stoffwechselphysiologische Tätigkeit der Chromatophoren sehen (vgl. etwa ZIEGLER-GUENDER 1956) nur einen Aspekt des Fragenkomplexes beleuchten. Gleichfalls können rein entwicklungsphysiologisch ausgerichtete Analysen die Zeichnungsphänomene nicht voll erfassen, was z. B. HENKE (1935), der die Mustertypen auf verschiedene Rythmen zurückführt, selbst betont.

Manche Indizien weisen auf eine gewisse Rolle von Ausseneinflüssen auf die Zeichnung hin. So konnten auch wir bei schlecht ernährten *Leimadophis*-Jungtieren eine deutliche Retardierung im Erscheinen der Gelbzellen feststellen. Speziell diese Chromatophoren scheinen von der Ernährung abhängig zu sein, was schon alte Untersuchungen VON WITTICH's (1854) an Amphibien bezeugen. Auch die mangelhafte gelbe Rachenfärbung von Vogeljungten, die in der Basler Zoologischen Anstalt aufgezogen wurden, beweist, dass zur Ausbildung einer normalen Gelbfärbung in der Nahrung bestimmte Stoffe enthalten sein müssen. Andere namhafte Umgebungseinflüsse, die sich unter anderem darin zeigen, dass Formen mit einem weiten Verbreitungsgebiet in der Regel zahlreichere Mustervarianten ausbilden (vgl. FUCHS 1944), lassen sich nicht direkt erfassen. Dies demonstrieren auch die zahlreichen Deutungsversuche des Inselelmanismus, der vor allem bei mediterranen Inselelchsen auch von kleineren anatomischen Eigenheiten und einer Aenderung der Nachkommenzahl begleitet wird (KRAMER 1946, 1951). Wir glauben, dass eine genaue Kenntnis der embryonalen

Musterentwicklung der Inselformen wesentlich zu einer Klärung des Bildes beitragen könnte.

Doch wurde in einer grossen Zahl stark lamarkistisch beeinflusster Arbeiten die Rolle der Umgebungseinflüsse sicher zu stark betont. So wurden vor allem Bodenfarben, Vegetation, Licht, Feuchtigkeit und auch die Ernährung als für die Zeichnung determinierende Faktoren in Betracht gezogen (vgl. z. B. KNAUER 1879 *a*, EIMER 1881, WERNER, ZENNECK 1898, TORNIER, FUCHS 1914). Ein Problem für sich und der Mittelpunkt zahlreicher Diskussionen bildet das Auftreten von mimetischen Formen (MERTENS 1957), wobei Mimikry freilich auch anders denn als selektive Anpassungserscheinung gedeutet werden kann (SUEFFERT 1935, HEIKERTINGER 1954).

Viele der von uns zitierten Autoren sehen die Umweltfaktoren nicht direkt agierend, sondern in Darwin'schem Sinne als indirekt tätige, selektive Ausscheider ungeeigneter Färbungen, die neben der sexuellen Zuchtwahl (KNAUER 1879) musterbestimmend wirken. Doch kann dadurch die Entstehung der Mannigfaltigkeit der Farbkleider nicht erklärt werden, da ja durch Selektion nur bereits Vorhandenes gesiebt wird. Zudem erfasst man mit den bisher geltend gemachten Anpassungsbeziehungen der Musterung nur deren kryptische Funktion, während ihre semantische Bedeutung und die Rolle als Organ sozialer Beziehungen unerklärt bleibt. Auch weist die von uns besonders eindrucklich an *Lacerta muralis* aufgezeigte, bereits embryonal stattfindende Aufteilung in verschiedene Mustervarietäten — mindestens bei den von uns untersuchten Arten — auf eine autochthone, unabhängig von Ausseneinflüssen stattfindende Variantenbildung hin.

Alle bisher zitierten Theorien lassen die Zeichnung stets sekundär als unvermeidliches Nebenprodukt von Entwicklungsvorgängen entstehen, die als weit wichtiger angesehen werden. Schon SEMPER (1880) hat aber darauf hingewiesen, dass die Hautorgane nicht nur der Zweckmässigkeit unterworfen sind; auch GROSSER ist bereits 1906 für die eigenen Gesetze der Hautzeichnung, die unabhängig von Körpermetamerien regieren, eingetreten. Doch wird erst von SUEFFERT (1932 ff) die Hauptfunktion der Färbung in der „visuellen“ Wirkung eines „äusseren Organes“, die über ein „sehendes Auge“ agiert, klargestellt. BUYTENDIJK (1928 ff) gesteht der Musterung einen „Darstellungs-“ oder „demonstrativen Seinswert“

zu. Vor allem aber hebt PORTMANN (1957 ff) die Bedeutung der Erscheinung als „Selbstdarstellung“ der besonderen „Innerlichkeit“ der tierlichen Gestalt besonders hervor. Dieses wesentliche Merkmal der Organismen geht über eine bloße Schutz- oder Warnwirkung der Färbung hinaus und ist in ihrer Bedeutung den stoffwechselphysiologischen Erhaltungs- und Vermehrungsprozessen mindestens gleichzustellen.

Auch unsere Untersuchungen an Reptilienmustern stützen diese Auffassung der Tiergestalt. Die Tatsache, dass die Pigmentierungsanlagen schon von Beginn an Musterformen aufweisen, führt zur Deutung, dass die Kriechtierzeichnung als eigenständiges Glied des Tierganzen wie jedes andere Organ durch komplizierte ontogenetische Strukturen von Anfang an auf ihre spätere Rolle hin ausgerichtet wird.

IV. ZUSAMMENFASSUNG

1. Die Arbeit schildert kurz die Haut- und Schuppenentwicklung der Schlangen und Eidechsen. Von den drei unabhängigen Pigmentbereichen der Squamaten wird die Entwicklung der extrategumentalen Melanophoren im Ueberblick dargestellt, während auf die Genese des tegumentalen Pigmentes genauer eingegangen wird, speziell detailliert bei *Natrix natrix* und *Lacerta muralis*. Die davon sehr unabhängige Augenpigmentierung bleibt unberücksichtigt.

2. Auf Grund von histologischen Befunden und den zwei Hauptpigmentierungsgefällen (cephal-caudal, dorsal-ventral) darf auch bei Reptilien auf die einheitliche Entstehung sämtlicher Pigmentzellen aus der Neuralleiste geschlossen werden.

3. Die rasch einwandernden und melanisierenden epidermalen Melanophoren bauen zu Beginn der zweiten Hälfte der Embryonalperiode, unabhängig von Körpermetamerien, Blutgefäßen und relativ ohne Beziehung zu den Schuppenstrukturen, die basale Musteranlage auf.

4. Später werden die nacheinander erscheinenden, in der Cutis lokalisierten weiteren Farbzelltypen (Cutismelanophoren, Guanophoren, Gelbzellen) zu den eigentlichen Trägern des Erscheinungs-

bildes, während sich die Rolle der epidermalen Melanocyten im wesentlichen auf die Pigmentierung der Häutungshaut beschränkt.

5. Das ohne epidermale Vorzeichnung entstehende, rein cutale Ventralmuster erscheint erst spät.

6. Innerhalb der Vertebraten ist die Reptilienmusterung zwischen die vorwiegend cutalen Anamnierpigmentierungen und die epidermalen Zeichnungen der Vögel und Säuger zu stellen.

7. Die epidermale Musteranlage entspricht entweder dem Definitivmuster (*Lacerta muralis*, Natrixeinen) oder aber einer Uebergangszeichnung, die, oft unter Einfluss der Sexualhormone, über eine oder mehrere Stufen ins endgültige Farbkleid umgewandelt wird (übrige einheimische Lacertiden).

8. Während bei den untersuchten Arten die Rumpfmusterungen von Anfang an differieren, durchlaufen die Kopfzeichnungen eine unspezifische Frühphase.

9. Durch die in der ersten Anlage bereits ganz verschiedenen Frühzeichnungen (Längs- oder Querstreifen, Fleckenreihen, uniforme Pigmentierung) wird die Theorie eines einheitlichen Squamaten-Urmusters widerlegt.

10. Die für *Lacerta muralis* und *Natrix natrix* beschriebenen, bereits schon embryonal reichhaltigen Mustervarietäten lassen die Idee von direkten Einflüssen von Aussenfaktoren auf die Variantenbildung der Farbkleider problematisch erscheinen.

11. Die Tatsache der erblich festgelegten, auf das Endziel „Musterorgan“ ausgerichteten Pigmententwicklung stützt auch in ontogenetischer Hinsicht die Auffassung, welche in der Zeichnung ein weitgehend autonomes Glied des Tierganzen sieht.

VERZEICHNIS DER ABKUERZUNGEN

a) *Hautbau*

BL	=	Basallamelle, Grenzlamelle
BS	=	Bauchschiene
Cr	=	Crista, Schuppenkiel
Cu	=	Cutis, Korium
DS	=	Dorsalschuppe
Ep	=	Epidermis
Pe	=	Periderm, Deckschicht
St b	=	Stratum basale, germinativum, Malpighii
St c	=	Stratum corneum
v St c	=	verhorntes Stratum corneum
St c L	=	Stratum corneum-Lamelle
St co	=	Stratum compactum corii
St i	=	Stratum intermedium
St l	=	Stratum laxum corii

b) *Pigmentzellen*

An	=	Anastomose zwischen Melanophoren
Al	=	Melanophorenausläufer
G	=	Guanophor, Iridocyte
K	=	Kern des Melanophors
Mel	=	Melanophor, Melanocyte, Schwarzzele
Melbl	=	Melanoblast, potentieller Melanophor
Melk	=	Melaninkörner, Melaningranula
cu Mel	=	Cutismelanophor
ep Mel	=	Epidermismelanophor
exteg Mel	=	extrategumentaler Melanophor
teg Mel	=	tegumentaler Melanophor
Pl	=	Plasma des Melanophors
Pikn	=	Pigmentkörnernest

c) *Musterung*

BZ	=	Bauchzeichnung
Fl	=	Fleck
Gf	=	Grundfarbe
Gflst	=	Grenzflächensteigerung
Post	=	Postocularstreif

Ophidier

A :	}	= die drei Fleckenzonen
B :		
C :		
d Hm	=	dunkler Halbmond
h Hm	=	heller Halbmond

Saurier

D	=	Dorsalstreifen
L	=	Lateralstreifen
Ma	=	Marginalstreifen
Me	=	Medianstreifen
o w S	=	obere weiße Seitenlinie
u w S	=	untere weiße Seitenlinie

LITERATURVERZEICHNIS

- BALLOWITZ, E. 1931. *Die Pigmentzellen, Chromatophoren und ihre Vereinigungen (chromat. Organe) in der Haut der Fische, Amphibien und Reptilien im Hinblick auf Färbung und Farbmuster der Haut.* In: Hdb. vgl. Anat. W'tiere (Bolk, Göppert, Kallius, Lubosch), 1, Wien, Berlin: 505-520.
- BARDEN, R. B. 1942. *The origin and development of the chromatophores of the amphibian eye.* J. exper. Zool., 90: 479-519.
- BEDRIAGA, J. VON. 1874. *Über die Entstehung der Farben bei den Eidechsen.* Jena.
- BENOIT, J. 1950. *Reproduction, caractères sexuels et hormones. Déterminisme du cycle sexuel saisonnier.* In: *Traité de Zoologie* (Grassé), 15 (oiseaux), Paris: 384-478.
- BERTIN, L. 1958. *Peau et pigmentation.* In: *Traité de Zoologie* (Grassé), 13 (Agnathes et Poissons), Paris: 433-458.
- BIEDERMANN, W. 1926-28. *Vergleichende Physiologie des Integumentes der Wirbeltiere.* *Ergeb. Biol.*, 1-4; Bd. 1: 91-342, Bd. 3: 354-541, Bd. 4: 360-680.
- BLASZYK, P. 1935. *Untersuchungen über die Stammesgeschichte der Vogelschuppen und Federn und über die Abhängigkeit ihrer Ausbildung am Vogelfuss von der Funktion.* I und II. *Gegenbaur's Morph. Jb.*, 75: 483-567.
- BOLK, L. 1910. *Beobachtungen über Entwicklung und Lagerung von Pigmentzellen bei Knochenfischembryonen.* *Arch. mikr. Anat.*, 75: 414-434.
- BORCEA, M. J. 1909. *Sur l'origine du cœur, des cellules vasculaires migratrices et des cellules pigmentaires chez les Téléostéens.* *C. R. Acad. Sci. Paris* 149: 688-689.
- BOULENGER, E. G. 1913. *Snakes of Europe.* London.
- BREYER, H. 1929. *Über Hautsinnesorgane und Häutung bei Lacertiden.* *Zool. Jb. (Anat.)*, 51: 549-580.
- BURGER, W. L. and P. W. SMITH. 1950. *The coloration of the tail tip of young Fer-de-Lances.* *Science* 112: 431-433.
- BUYTENDIJK, F. J. J. 1928. *Anschauliche Kennzeichen des Organischen.* *Philos. Anz.* 2: 391-402.
- 1938. *Wege zum Verständnis der Tiere.* Zürich, Leipzig.
- BYTINSKI - SALZ, H. 1936. *Chromatophorenstudien. II. Struktur und Determination des adepidermalen Melanophorennetzes bei Bombina.* *Arch. exp. Zellforsch.* 22: 132-170.
- COPE, E. D. 1893. *A synopsis of the species of the Teiid Genus Cnemidophorus.* *Trans. Americ. Phil. Soc.*, N. S. 17.

- DANNEEL, R. 1957. *Die ersten Melanoblasten der Neunaugenlarve*. Naturwissenschaften 44: 46-47.
- und N. WEISSENFELS. 1953. *Die Herkunft der Melanoblasten in den Haaren des Menschen und ihr Verbleib beim Haarwechsel*. Biol. Zbl. 72: 630-643.
- DE LANNEY, L. E. 1941. *The rôle of ectoderm in pigment production, studied by transplantation and hybridisation*. J. exp. Zool. 87: 323-341.
- DETWILER, S. R. 1937. *Observations upon the migration of neural crest cells, and upon the development of the spinal ganglia and vertebral arches in Amblystoma*. Am. J. Anat., 61: 63-94.
- DRZEWICKI, S. 1937. *L'inversion sexuelle de la peau de lézard (Lacerta agilis L.) par la méthode de la transplantation*. C. R. Soc. Biol. Paris 126: 1034-1035.
- DUERIGEN, B. 1897. *Deutschlands Amphibien und Reptilien*. Magdeburg.
- DU SHANE, G. P. 1943. *Embryology of vertebrate pigment cells*. Part. I Amphibia. Quart. Rev. Biol. 18: 109-127.
- 1944. *Embryology of vertebrate pigment cells*. Part II. Birds. Quart. Rev. Biol. 19: 98-117.
- EGGERT, B. 1934. *Die embryonale Differenzierung der Schilddrüse und des ultimobranchialen Körpers von Lacerta agilis L. und Lacerta vivipara Jacq.* Z. wiss. Zool. 145: 687-710.
- EIMER, G. H. T. 1881. *Untersuchungen über das Variiren der Mauereidechse als ein Beitrag zur Theorie von der Entwicklung aus konstitutionellen Ursachen, sowie zum Darwinismus*. Arch. Natges. 47 (1): 239-517.
- FEJÉRVÁRY, G. J. VON. 1914. *Über die Entwicklung des Farbenkleides bei den Lacerten. Gedanken zu einer phylogenetisch-ontogenetischen Studie*. Zool. Anz., 43: 533-537.
- FLEMMING, W. 1890. *Über die Teilung von Pigmentzellen und Kapillarepithelzellen. Ungleichzeitigkeit der Kernteilung und Zelltrennung*. Arch. mikr. Anat. 35: 275-286.
- FOULKS, J. G. 1943. *An analysis of the source of melanophores in regenerating feathers*. Physiol. Zool. 16: 351-380.
- FOX, M. H. 1949. *Analysis of some phases of melanoblast migration in the Barred Plymouth Rock embryos*. Physiol. Zool. 22: 1-22.
- FUCHS, R. F. 1914. *Der Farbenwechsel und die chromatose Hautfunktion der Tiere*. In: Hdb. vgl. Physiol. (Winterstein) 3 (1): 1189-1656.
- GROSSER, O. 1906. *Metamere Bildungen der Haut der Wirbeltiere*. Z. wiss. Zool. 80: 56-79.
- GUENDER, J. 1953. *Über den papierchromatographischen und fluoreszenz-mikroskopischen Nachweis von Pterin und Riboflavin bei Amphibien und Reptilien*. Naturwissenschaften 40: 20.

- CUENDER, J. *Histologische Lokalisation von Ribonucleoproteiden als Substrat von Pterin in der Haut der Amphibien*. Verh. dtsh. zool. Ges. 48: 447-452.
- 1954a. *Nachweis und Lokalisation von Pterinen und Riboflavinen in der Haut von Amphibien und Reptilien*. Z. vgl. Physiol. 36: 78-114.
- 1955. *Quantitative Untersuchung über die Entwicklung der Pterine und des Riboflavins in der Haut und im Auge von Bufo bufo*. Z. Naturforsch. 10b: 20-21.
- GUETTES, E. 1953. *Über die Beeinflussung der Pigmentgenese im Auge des Hühnerembryos durch Röntgenstrahlen und über die Herkunft der Pigmentgranula*. Z. Zellforsch. 39: 260-275.
- 1953a. *Die Herkunft des Augenpigmentes beim Kaninchenembryo*. Z. Zellforsch. 39: 168-202.
- HAACKE, W. 1890. *Über Metamerenbildung am Säugethierkleide*. Ber. Senkenb. natforsch. Ges., Frankfurt.
- HAECKER, V. 1918. *Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse (Phä-nogenetik)*. Jena.
- HAMILTON, H. L. 1940. *A study of the physiological properties of melanophores with special reference to their role in feather coloration*. Anat. Rec. 78: 525-547.
- HARNACK, M. VON. 1953. *Die Hautzeichnungen der Schlangen*. Z. Morph. Oekol. Tiere 41: 513-573.
- HEIKERTINGER, F. 1954. *Das Rätsel der Mimikry und seine Lösung. Eine kritische Darstellung des Werdens und der Widerlegung der Tiertrachthythesen*. Jena.
- HENKE, K. 1935. *Entwicklung und Bau tierischer Zeichnungsmuster*. Zool. Anz. Suppl. 8: 176-224.
- HOERSTADIUS, S. 1950. *The neural crest*. London.
- HOFFMANN, L. 1953. *Form und Entstehung des Zeichnungsmusters dunenjunger Flusseeeschwalben (Sterna hirundo)*. Rev. suisse Zool. 60: 653-706.
- HOGUE, A. R., und P. S. SANTOS. 1953. *Submicroscopic structure of "Stratum corneum" of snakes*. Science. 118: 410-411.
- HOLMDAHL, D. E. 1928. *Die Entstehung und weitere Entwicklung der Neuralleiste (Ganglienleiste) bei Vögeln und Säugetieren*. Z. mikr. anat. Forsch. 14: 99-208.
- HOLMES, A. 1913. *Observations on isolated living pigment cells from the larvae of amphibians*. Univ. Calif. Publ. Zool. 11: 143-151.
- 1913a. *The movements and reactions of the isolated melanophores of the frog*. Univ. Calif. Publ. Zool. 13: 167-174.
- HOLTZINGER-TENEVER, H. 1935. *Über Strukturbilder des Natternhemdes bei Schlangen. Ein Hilfsmittel zur Systematik*. Zool. Anz., Suppl. 8: 83-92.

- HOOKEE, D. 1914. *Amoeboid movement in the corial melanophores of Rana*. Amer. J. Anat. 16: 237-250.
- HUMM, F. D. 1942. *The growth and migration of cultured melanophores from the neural crest when grafted into the embryo*. J. exp. Zool. 90: 101-125.
- JEFFRIES, J. A. 1883. *The epidermal system of birds*. Proc. Boston. Soc. nat. Hist. 22: 203-241.
- KAWAMURA, T. 1934. *Über die Melanophoren in der embryonalen Epidermis von Conturnix conturnix japonica Temminck et Schlegel*. J. Sci. Hiroshima Univ. 3: 87-97.
- KLAUSEWITZ, W. 1953. *Die Korrelation von Verhaltenspsychologie und Farbenphysiologie bei Agama cynogaster atricollis*. Z. Tierpsych. 10: 169-180.
- 1954. *Die Chromatophoren einer abnormal gefärbten Lacerta vivipara Jacquin*. Zool. Anz., 152: 42-44.
- 1954a. *Histologische Untersuchungen über das Farbkleid des mittel-amerikanischen Zaunleguans, Sceloporus m. malachiticus*. Zool. Anz. 152: 199-206.
- KNAUER, F. 1879. *Körperfärbung bei Reptilien und Amphibien im Sinne der geschlechtlichen Zuchtwahl*. Zool. Anz. 2: 253-256.
- 1879a. *Schutzfärbungen bei europäischen Reptilien und Amphibien*. Zool. Anz. 2: 84-86.
- KOECKE, H. U. 1957. *Die frühe Differenzierung erster Melanocyten beim Entenembryo*. Experientia 13: 294-295.
- 1959. *Die Potenzen verschiedener Neuralleistenabschnitte zur Entwicklung von Melanoblasten (Anas domestica)*. Zool. Anz., Suppv. 22: 339-345.
- 1959a. *Die Differenzierung der Melanoblasten zu Melanocyten und die Bildung des Melanins in vivo beim Entenembryo (Khaki Campell)*. Z. Zellforsch. 50: 238-274.
- 1960. *Untersuchungen über die regionalen Potenzen der Neuralleiste zur Bildung von Melanoblasten bei der Hausente (Anas domestica)*. Roux' Arch. EntwMech., 151: 612-659.
- KOSHIDA, L. 1960. *Argentaffin detection of melanin granules in development*. Jap. J. Zool. 12: 513-517.
- 1960a. *Detection of immatures melanocytes in the skin of amphibian larvae and chick embryos by argentaffin reaction*. Jap. J. Zool. 12: 519-526.
- KRIEG, H. 1922. *Die Prinzipien der Streifenzeichnung bei Säugetieren, abgeleitet aus Untersuchungen an Einhufern*. Vortr. Aufsätze EntwMech. (Roux) H. 30.
- LANGER, B. 1931. *Integument der Sauropsiden*. In: Hbd. vgl. Anat. W'tiere (Bolk, Göppert, Kallius, Lubosch), 1, Wien, Berlin: 375-448.

- LEYDIG, F. 1873. *Über die äusseren Bedeckungen der Amphibien und Reptilien. Neue Beiträge. Erster Artikel. Die Haut einheimischer Ophidier.* Arch. mikr. Anat. 9: 753-794.
- LINDEN, M. VON. 1900. *Die ontogenetische Entwicklung der Zeichnung unserer einheimischen Molche.* Biol. Zbl. 20: 144-167, 226-241.
- LUBNOW, E. 1957. *Die Pigmentierung des japanischen Seidenhuhns.* Biol. Zbl. 76: 316-342.
- MAURER, F. 1895. *Die Epidermis und ihre Abkömmlinge.* Leipzig.
- MAYAUD, N. 1950. *Téguments et phanères.* In: *Traité de Zoologie* (Grassé), 15 (oiseaux), Paris: 4-77.
- MÉHELY, L. VON. 1907. *Archäo- und Neolacerten.* Ann. Mus. Nat. Hung. 5.
- MENKES, B. et M. DELEANU. 1954. *Recherches sur la formation et le développement des tissus hybrides des embryons dans différentes conditions expérimentales.* Comunicare prezentata in Sesiunea sectiunii de stiinta medicala a Academiei R.P.R. din 22-24 ianuarie: 593-606.
- MERTENS, R. 1915. *Zur Frage des Melanismus bei Eidechsen aus der Lacerta muralis-Gruppe.* Biol. Zbl. 35: 77-81.
- 1946. *Die Warn- und Drohreaktionen der Reptilien.* Abh. Senckenberg. natforsch. Ges. 471: 1-103.
- 1957. *Gibt es eine Mimikry bei Korallenschlangen?* Natur und Volk 87: 56-66.
- MURISIER, P. 1921. *Le pigment mélanique de la Truite (Salmo lacustris L.) et le mécanisme de sa variation quantitative sous l'influence de la lumière.* Rev. suisse Zool. 28: 45-98, 149-196.
- NICKERSON, M. 1944. *An experimental analysis of barred pattern formation in feathers.* J. exp. Zool. 95: 361-367.
- NIU, M. C. 1947. *The axial organisation of the neural crest, studied with particular reference to its pigmentary component.* J. exp. Zool. 105: 79-113.
- O'DONOGHUE, C. H. 1912. *The circulatory system of the common Grass-Snake (Tropidonotus natrix).* Proc. Zool. Soc. London: 612-647.
- PARKER, G. H. 1948. *Animal colour changes and their neurohumors.* Cambridge.
- PETER, K. 1904. *N. T. zur Entwicklungsgeschichte der Zauneidechse (Lacerta agilis).* In: *Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte der W'tiere.* Jena.
- POCKRANDT, D. 1936/37. *Beiträge zur Histologie der Schlangenhaut.* Zool. Jb. (Anat.) 62: 275-322.
- PORTMANN, A. 1957. *Die Erscheinung der lebendigen Gestalten im Lichtfelde.* In: *Wesen und Wirklichkeit des Menschen.* Festschrift für Hellmuth Plessner. Göttingen: 29-41.

- PORTMANN, A. 1958. *Die Selbstdarstellung als Motiv der lebendigen Formbildung*. In: Geist und Werk. Zürich.
- 1959. *Vergleichende Morphologie der Wirbeltiere*. 2. Aufl., Basel.
- 1960. *Die Tiergestalt*. 2. Aufl., Basel.
- PROVAZEK, S. 1900. *Beitrag zur Pigmentfrage*. Zool. Anz. 23: 477-480.
- RATHKE, H. 1839. *Entwicklungsgeschichte der Natter (Coluber natrix)*. Königsberg.
- RAVEN, C. P. 1932. *Zur Entwicklung der Ganglienleiste. I. Die Kinematik der Ganglienleistenentwicklung bei den Urodelen*. Roux' Arch. EntwMech. 125: 210-292.
- 1936. *Zur Entwicklung der Ganglienleiste. V. Über die Differenzierung des Rumpfganglienleistenmaterials*. Roux' Arch. EntwMech. 134: 122-146.
- RAWLES, M. E. 1948. *Origin of melanophores and their role in development of color patterns in vertebrates*. Physiol. Rev. 28: 383-408.
- 1960. *The integumentary system*. In: Biology and comparative physiology of birds (Marshall), 1, New York, London: 189-240.
- REAMS, W. M. 1956. *An experimental study of the development of pigment cells in the coelomic lining of the chick embryo*. J. Morphol. 99: 513-548.
- REGAMEY, J. 1935. *Les caractères sexuels du Lézard (Lacerta agilis L.)*. Rev. suisse Zool. 42: 87-168.
- RIS, H. 1941. *An experimental study of the origin of melanophores in birds*. Physiol. Zool. 14: 48-66.
- ROLLINAT, R. 1934. *La vie des Reptiles de la France centrale*. Paris.
- RYNBERK, G. VAN. 1906. *Über den durch Chromatophoren bedingten Farbwechsel der Tiere (sog. chromatische Hautfunktion)*. Ergeb. Physiol. 5: 347-571.
- SCHMIDT, W. J. 1913. *Studien am Integument der Reptilien IV. Uroplatus finbriatus (Schneid.) und die Geckoniden*. Zool. Jb. (Anat.) 36: 377-464.
- 1914. *Studien am Integument der Reptilien. V. Anguiden*. Zool. Jb. (Anat.) 38: 1-102.
- 1917. *Die Chromatophoren der Reptilienhaut*. Arch. mikr. Anat., Abt. I 90: 98-259.
- 1919. *Vollzieht sich Ballung und Expansion des Pigmentes in den Melanophoren von Rana nach Art anöboider Bewegungen oder durch intrazelluläre Körnchenströmung*. Biol. Zbl. 39: 140-144.
- 1949. *Altes und Neues über Strukturfarben im Tierreich*. Giessener Natwiss. Vorträge, H. 6.

- SCHREIBER, E. 1912. *Herpetologia europaea*. 2. Aufl. Jena.
- SEMPER, K. 1880. *Die natürlichen Existenzbedingungen der Tiere*. Internat. wiss. Bibl., 39/40, Leipzig.
- SEWERTZOFF, A. N. 1931. *Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution*. Jena.
- STARCK, D. 1955. *Embryologie*. Stuttgart.
- STEARNER, S. P. 1946. *Pigmentation studies in salamanders, with especial reference to the changes at metamorphosis*. *Physiol. Zool.* 19: 375-404.
- STEMMLER, C. 1944. *Brutpflege bei Schlangen*. *Leben Umwelt* 1: 177-184.
- 1956. *Schwarze Jurapivern*. *Z. Vivaristik*, 2.
- SUEFFERT, F. 1932. *Phänomene visueller Anpassung*. I. bis III. *Mitteilung. Z. Morph. Oekol. Tiere* 26: 147-316.
- 1935. *Neue Arbeit an den Fragen der visuellen Anpassung*. *Zool. Anz. Suppvoll.* 8: 248-295.
- THILENIUS, W. 1897. *Der Farbenwechsel von Varanus griseus, Uromastix acanthinurus und Agama inermis*. *Schwalbes Morph. Arb.* 7: 515-545.
- TORNIER, G. 1897. *Die Kriechthiere Deutsch-Ostafrikas. Beiträge zur Systematik und Descendenzlehre*. Berlin.
- TWITTY, V. C. 1936. *Correlated genetic and embryological experiments on Triturus*. I. *Hybridisation: Development of three species of Triturus and their hybrid combinations*. II. *Transplantation: The embryological basis of species differences in pigment pattern*. *J. exp. Zool.* 74: 239-302.
- 1942. *The role of genetic differentials in the embryonic development of amphibia*. *Biol. Symposia* 6: 291-310.
- 1945. *The developmental analysis of specific pigment patterns*. *J. exp. Zool.* 99: 141-178.
- 1949. *Developmental analysis of amphibian pigmentation*. *Growth Symposium* 9: 133-161.
- and D. BODENSTEIN. 1939. *Correlated genetic and embryological experiments on Triturus*. III. *Further transplantation experiments on pigment development*. IV. *The study of pigment cell behavior in vitro*. *J. exp. Zool.* 81: 357-398.
- 1944. *The effect of temporal and regional differentials on the development of grafted chromatophores*. *J. exp. Zool.* 95: 213-231.
- VASNECOV, V. 1934. *Über die Entwicklung des Musters bei den Knochenfischen*. *Trav. Lab. Morph. év. Leningrad* 2: 1-81.
- VILTER, V. 1941. *Polarisation dorso-ventrale de la livrée pigmentaire, sa physiologie et ses origines*. *Bull. Mus. Hist. nat. Marseille* 1: 157-187.

- WAGENER, G. 1959. *Die Entstehung der Scheckung bei der Haubenratte.* Biol. Zbl. 78: 451-460.
- WANG, H. 1943. *The morphogenetic functions of the epidermal and dermal components in the papilla in feather regeneration.* Physiol. Zool. 16: 325-350.
- WATTERSON, R. L. 1942. *The morphogenesis of down feathers with special reference to the developmental history of melanophores.* Physiol. Zool. 15: 234-259.
- WEIDENREICH, F. 1912. *Die Lokalisation des Pigmentes und ihre Bedeutung in Ontogenie und Phylogenie der Wirbeltiere.* Z. Morph. Anthropol., Sh 2: 59-140.
- WEISSENFELS, N. 1956. *Licht-, phasenkontrast- und elektronenmikroskopische Untersuchungen über die Entstehung der Propigmentgranula in Melanoblastenkulturen.* Z. Zellforsch. 45: 60-73.
- WENDT, E. 1958. *Das Verhalten der Melanoblasten verschiedener Hühnerassen (Seidenhuhn und Leghorn) in Gewebekulturen.* Roux' Arch. EntwMech. 150: 495-508.
- WERNER, F. 1890. *Untersuchungen über die Zeichnungen der Schlangen.* Wien.
- 1891. *Biologische Studien an Reptilien.* Biol. Zbl. 11: 694-700.
- 1892. *Untersuchungen über die Zeichnung der Wirbeltiere.* Zool. Jb. (Syst.) 6: 155-229.
- 1894. *Untersuchungen über die Zeichnung der Wirbeltiere.* Zool. Jb. (Syst.) 7: 365-410.
- 1895. *Über sekundäre Geschlechtsunterschiede bei Reptilien.* Biol. Zbl. 15: 125-140.
- 1929. *Kriechtiere, Reptilia.* In: Die Tierwelt Mitteleuropas (Brohmer, Ehrmann, Ulmer), 7, Leipzig: 37-50.
- WILLIER, B. H. 1941. *An analysis of feather color pattern produced by grafting melanophores during embryonic development.* Amer. Nat. 75: 136-146.
- 1950. *Specialisations in the response of pigment cells to sex hormones as exemplified in the fowl.* Arch. Anat. micr. Morph. exp. 39: 451-466.
- 1953. *Basic mechanisms in the differentiation of pigment cells.* J. Embryol. exp. Morph. 1: 297-299.
- and M. E. RAWLES. 1940. *The control of feather color pattern by melanophores grafted from one embryo to another of a different breed of fowl.* Physiol. Zool. 13: 177-199.
- WINKLER, C. 1903. *Über die Rumpfermatome, ein experimenteller Beitrag zur Lehre der Segmentalinnervation der Haut.* Mschr. Psychiat. Neurol. 13: 161-176.

- WITTICH, VON. 1954. *Die grüne Farbe der Haut unserer Frösche, ihre physiologischen und pathologischen Veränderungen.* Arch. Anat. Physiol. wiss. Med.: 41-59.
- ZENNECK, J. 1894. *Die Anlage der Zeichnung und deren physiologische Ursachen bei Ringelnatterembryonen.* Z. wiss. Zool. 58: 364-393.
- 1898. *Die Zeichnung der Boiden.* Z. wiss. Zool. 64: 1-384.
- ZIEGLER-GUENDER, J. 1956. *Pterine: Pigmente und Wirkstoffe im Tierreich.* Biol. Rev. 31: 313-348.
-

N° 19.	Hans Rudolf HAEFELFINGER. <i>Hervia costai</i> (n. nom.), ein wieder entdeckter Opisthobranchier des Mittelmeeres. Mit 6 Textabbildungen und 1 Tabelle	207
N° 20.	Elisabeth HAUSCHTECK. Die Chromosomen von fünf Ameisenarten. Mit 5 Textabbildungen	218
N° 21.	R. MATTHEY et A. MEYLAN. Le polymorphisme chromosomique de <i>Sorex araneus</i> L. (Mamm. Insectivora). Etude de deux portées de 5 et 9 petits. Avec 5 figures et un tableau dans le texte	223
N° 22.	H. MISLIN. Zur Funktionsanalyse der Lymphgefässmotorik (<i>Cavia porcellus</i> L.) Mit 5 Textabbildungen	228
N° 23.	J.-P. RIBAUT. Un nouveau moyen pour étudier la prédation dans les nichées: L'œuf postiche. Avec 2 photographies dans le texte	238
N° 24.	R. SCHLOETH. Einige Verhaltensweisen im Hirschrudel (Schweiz. Nationalpark)	241
N° 25.	W. STINGELIN. Grössenunterschiede des sensiblen Trigeminskerns bei verschiedenen Vögeln. Mit 1 Textabbildung	247
N° 26.	I. WALKER. <i>Drosophila</i> und <i>Pseudeucoila</i> II. Schwierigkeiten beim Nachweis eines Selektionserfolges. Mit 3 Textabbildungen	252
N° 27.	R. MATTHEY. Etudes de Cytogénétique chez les <i>Muridae</i> : <i>Reilhradontomys megalotis</i> Allen, <i>Hypogeomys antimena</i> Grandid. et <i>Neofiber alleni</i> True. Résumé	263
N° 28.	Helmut ALTNER. Über die Collembolenfauna des Mittelmeergebietes. I. Collembolen von der Insel Stromboli. Mit 8 Textabbildungen	265
N° 29.	Georges DUBOIS. Contribution à l'étude des Trématodes de Chiroptères. Le genre <i>Acanthatrium</i> Faust 1919. Avec 10 figures dans le texte	273
N° 30.	Georges DUBOIS. Rectification de la clé de détermination des espèces du sous-genre <i>Lecithodendrium</i> Looss 1896 (Trematodes)	303
N° 31.	A. FAIN et V. AELLEN. Les acariens psoriques parasites des chauves-souris. XX. Un cas d'hyperparasitisme par <i>Nycteridocoptes poppei</i> . Nouvelles observations sur l'évolution cyclique de la gale sarcoptique chez les chiroptères. Avec 5 photos dans le texte	305
N° 32.	J. GALLERA. Dissociation expérimentale entre la morphogenèse et la différenciation de l'ébauche neurale chez les Amphibiens. Avec 6 figures dans le texte	311
N° 33.	Hans-Rudolf HAEFELFINGER. Beiträge zur Kenntnis von <i>Pellodoris atromaculata</i> Bergh 1880 (<i>Mollusca</i> , <i>Opisthobranchiata</i>). Mit 9 Textabbildungen	331
N° 34.	Marcus SCHNITTER. Zur Genetik und Entwicklungsphysiologie des Faktors "letal scheiben defekt" (1 sd) bei <i>Drosophila melanogaster</i> . Mit 29 Textabbildungen	345
N° 35.	Ulf SCHELLER. Cave Symphyla from Switzerland. With one figure	419
N° 36.	G. PILLERI. Über das Gehirn von <i>Hypogeomys antimena</i> Grandidier 1869 (<i>Rodentia</i> , <i>Nesomyiinae</i>). Mit 3 Textabbildungen	425
N° 37.	G. PILLERI. Das Gehirn der <i>Macrotarsomys</i> (<i>Rodentia</i> , <i>Nesomyiinae</i>). Mit 4 Textabbildungen	433
N° 38.	Claude BESUCHET. Revision des <i>Claviger</i> ibériques (<i>Coleopt.</i> <i>Pselaphidae</i>)	443
N° 39.	U. BÜRGIN-WYSS. Die Rückenanhänge von <i>Trinchesia coerulea</i> (Montagu). Eine morphologische Studie über Farbmuster bei Nudibranchiern. Mit 49 Textabbildungen und einer Farbtafel	461
N° 40.	Hans Rudolf GEIGER. Untersuchungen über freie Aminosäuren während der Adultentwicklung von <i>Culex pipiens</i> und <i>Culex fatigans</i> und deren Einfluss auf die Eireifung. Mit 14 Textabbildungen	583
N° 41.	Eugen KRAMER. Variation, Sexualdimorphismus, Wachstum und Taxonomie von <i>Vipera ursinii</i> (Bonaparte, 1835) und <i>Vipera kaznakovi</i> Nikolskij, 1909. Mit 9 Textabbildungen und 3 Tafeln.	627
N° 42.	P. FIORONI. Zur Pigment- und Muskelentwicklung bei Squamaten Reptilien. Mit 74 Textabbildungen und 8 Tabellen	727



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.—
Fasc. 2. PHYLLOPODES par Th. STINGELIN	» 12.—
Fasc. 3. ARAIGNÉES par R. DE LESSERT	» 42.—
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	» 38.—
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.—
Fasc. 16. HIRUDINÉES, BRANCHIOBDELLES et POLYCHÊTES par E. ANDRÉ	» 17.50
Fasc. 17. CESTODES par O. FUHRMANN	» 30.—
Fasc. 18. GASTÉROPODES par G. MERMOD	» 68.—

LES OISEAUX DU PORT DE GENÈVE EN HIVER

par F. DE SCHAECK

Avec 46 figures dans le texte.

Fr. 6.—

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.—

COLLEMBOLENFAUNA EUROPAS von H. GISIN

312 Seiten, 554 Abbildungen

Fr. 24.—