









NH



REVUE SUISSE  
DE  
ZOOLOGIE



Q6  
1  
R 454  
+ 69  
NH  
11)  
—  
**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 DOTTRÉNS**  
Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

AVEC LA COLLABORATION DE  
**HERMANN GISIN**  
Conservateur des arthropodes  
et

**EUGÈNE BINDER**  
Conservateur des invertébrés

**TOME 69**

**GENÈVE**  
IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

—  
1962



# TABLE DES MATIÈRES

du tome 69

## Fascicule 1. Avril 1962.

N <sup>os</sup>		Pages
1.	H. GISIN. Sur la faune européenne des Collemboles IV. Avec 27 figures dans le texte . . . . .	1
2.	V. AELLEN et P. STRINATI. Nouveaux matériaux pour une faune cavernicole de la Suisse . . . . .	25
3.	R. BERNASCONI. Über einige für die Schweiz neue oder seltene höhlenbewohnende Insekten, Crustaceen und Mollusken . . . . .	67
4.	M. IMPEKOVEN. Die Jugendentwicklung des Teichrohrsängers ( <i>Acrocephalus scirpaceus</i> ). Eine Verhaltensstudie . . . . .	77
5.	M. VON ORELLI. Die Übertragung der Spermatophore von <i>Octopus vulgaris</i> und <i>Eledone</i> ( <i>Cephalopoda</i> ). Mit 1 Kunstdrucktafel und 1 Textabbildung . . . . .	193
6.	J. SCHWOERBEL. <i>Lebertia</i> ( <i>Hexalebertia</i> ) <i>sejveoides</i> n. spec., eine neue Quellmilbe aus den Alpen ( <i>Hydracarina</i> ). Mit 3 Textabbildungen . . . . .	203
7.	I. WAKLER. <i>Drosophila</i> und <i>Pseudeucoila</i> III. Selektionsversuche zur Steigerung der Resistenz der Parasiten gegen die Abwehrreaktion des Wirtes. Mit 3 graphischen Darstellungen . . . . .	209
8.	W. WITTMER. 15. Beitrag zur Kenntnis der <i>Malacodermata</i> Afrikas (Col.). Mit 16 Textabbildungen . . . . .	229

## Fascicule 2. Juillet 1962.

9.	P. A. TSCHUMI. Form- und Musterbildung bei der Tetrapodenextremität. Mit 7 Textabbildungen . . . . .	239
10.	J. SCHWARTZKOPFF. Der Gehörsinn bei Insekten und Wirbeltieren. Mit 17 Abbildungen . . . . .	256
11.	MICHAEL BALLS. Spontaneous neoplasms in amphibians. Summary . . . . .	285
12.	A. W. BLACKLER. Transfer of Primordial Germ-Cells between two Subspecies of <i>Xenopus laevis</i> . Summary . . . . .	286

Nos	Pages
13. Jacques BOVET. Mise en évidence d'un effet directionnel dans le retour au gîte des Rongeurs. Résumé . . . . .	287
14. P. S. CHEN. Trennung der freien Aminosäuren und Peptide von Seeigeleiern mittels Ionen-austauschchromatographie. Mit 1 Textabbildung und 3 Tabellen . . . . .	288
15. Edw. FLÜCKIGER und Petra OPERSCHALL. Die Funktionelle Reife der Neurohypophyse bei neonaten Nestflüchtern und Nesthoekern . . . . .	297
16. E. HADORN und D. BUCK. Über Entwicklungsleistungen transplantierter Teilstücke von Flügel-Imaginalscheiben von <i>Drosophila melanogaster</i> . Mit 5 Abbildungen . . . . .	302
17. Hans-Rudolf HAEFELFINGER. Quelques faits concernant la nutrition chez <i>Favorinus branchialis</i> (Rathke 1806) et <i>Stiliger vesiculosus</i> (Deshayes 1864), deux Mollusques Opisthobranches. Avec 4 figures dans le texte . . . . .	311
18. H. HEDIGER. Tierpsychologische Beobachtungen aus dem Terrarium des Zürcher Zoos. Mit 5 Textabbildungen . . . . .	317
19. R. KOCH und H. BURLA. Ausbreitungsleistungen von <i>Drosophila subobscura</i> und <i>Drosophila obscura</i> im Laboratoriumsversuch. Mit 8 Abbildungen . . . . .	325
20. H. MISLIN und D. RATHENOW. Experimentelle Untersuchungen über die Bewegungskoordination der Lymphangione ( <i>Cavia porcellus</i> L.). Mit 7 Textabbildungen . . . . .	334
21. U. RAHM. Biologie und Verbreitung des afrikanischen Quastentachlers <i>Atherurus africanus</i> Gray ( <i>Hystricomorpha</i> ). Mit 12 Abbildungen . . . . .	344
22. U. RAHM. Film sur <i>Micropotamogale ruwenzorii</i> ( <i>Insectivora</i> )	359
23. H. SÄGESSER und W. HUBER. Die Verkeilung der Frontalnäht beim Reh ( <i>Capreolus capreolus</i> ). Mit 6 Textabbildungen . . . . .	360
24. Bruno SORACREPPA. Oekologische Beobachtungen an Schnecken im Sihltal . . . . .	370
25. René CAMENZIND. Untersuchungen über die bisexuelle Fortpflanzung einer paedogenetischen Gallmücke. Mit einer Textabbildung . . . . .	737

### Fascicule 3. Octobre 1962.

26. Georges DUBOIS. Contribution à l'étude des Trématodes de Chiroptères. Avec 8 figures dans le texte . . . . .	400
27. Regula Dorothea GLOOR. Untersuchungen über die Wirkung der Letalfaktoren <i>l</i> 52 und <i>l</i> 8 von <i>Drosophila melanogaster</i> . Mit 20 Textabbildungen . . . . .	410

N <sup>os</sup>	Pages
28. Marguerite NARBEL-HOFSTETTER. Le croisement des espèces parthénogénétique et bisexuée chez <i>Luffia</i> (Lépidoptère Psychide). Les élevages et leur résultats. Avec 6 figures dans le texte . . . . .	465
29. G. PILLERI. Vergleichend-anatomische Untersuchungen am Gehirn von <i>Lophiomya</i> , <i>Tatera</i> , <i>Brachyuromys</i> und <i>Petro-mus</i> (Mammalia, Rodentia). Mit 6 Textabbildungen . .	481
30. Pio FIORONI. Die embryonale Entwicklung der Kölliker'schen Organe von <i>Octopus vulgaris</i> Lam. Mit 8 Textabbildungen	497
31. Friedrich F. STENGEL. Untersuchungen am Kopf, besonders am Bänderapparat, des Sterlets ( <i>Acipenser ruthenus</i> ). Mit 17 Textabbildungen . . . . .	513
32. Luise SCHMEKEL. Embryonale und frühe postembryonale Erythropoiese in Leber, Milz, Dottersack und Knochenmark der Vögel. Mit 20 Textabbildungen und 10 Tabellen	559

#### Fascicule 4. Décembre 1962.

33. Rainer MARTIN. Entwicklungszeiten des Zentralnervensystems von Nagern mit Nesthocker- und Nestflüchterontogenese ( <i>Cavia cobaya</i> Schreb. und <i>Rattus norvegicus</i> Erxleben). Mit 19 Textabbildungen . . . . .	617
34. John S. MACKIEWICZ. Systematic position of <i>Caryophyllaeus fuhrmanni</i> Szidat, 1937 and <i>Lytocestus alestesi</i> Lynsdale, 1956 (Cestoidea: Caryophyllidea) . . . . .	729
35. G. PILLERI und A. WANDELER. Zur Entwicklung der Körperform der Cetacea (Mammalia). Mit 15 Textabbildungen	737
36. Richard L. HOFFMANN. Studies on Spiroboloid Millipeds. IV. Systematic and nomenclatorial notes on the family <i>Pachybolidae</i> . With 20 text-figures . . . . .	759
37. Hermann GISIN et Maria Manuela DA GAMA. Les <i>Seira</i> des environs de Genève ( <i>Insecta, Collembola</i> ). Avec 5 figures dans le texte . . . . .	785
38. H. DURRER und W. VILLIGER. Schillerfarben der Nectarvögel ( <i>Nectariniidae</i> ). Eine elektronenmikroskopische Untersuchung an <i>Nectarinia sperata brasiliiana</i> (Gm)-Sumatra und <i>Nectarinia cuprea septentrionalis</i> (Vincent)-Luluabourg, Kasai, Kongo. Mit 4 Abbildungen, 3 Tabellen, 4 Tafeln . . . . .	801



# INDEX DES AUTEURS

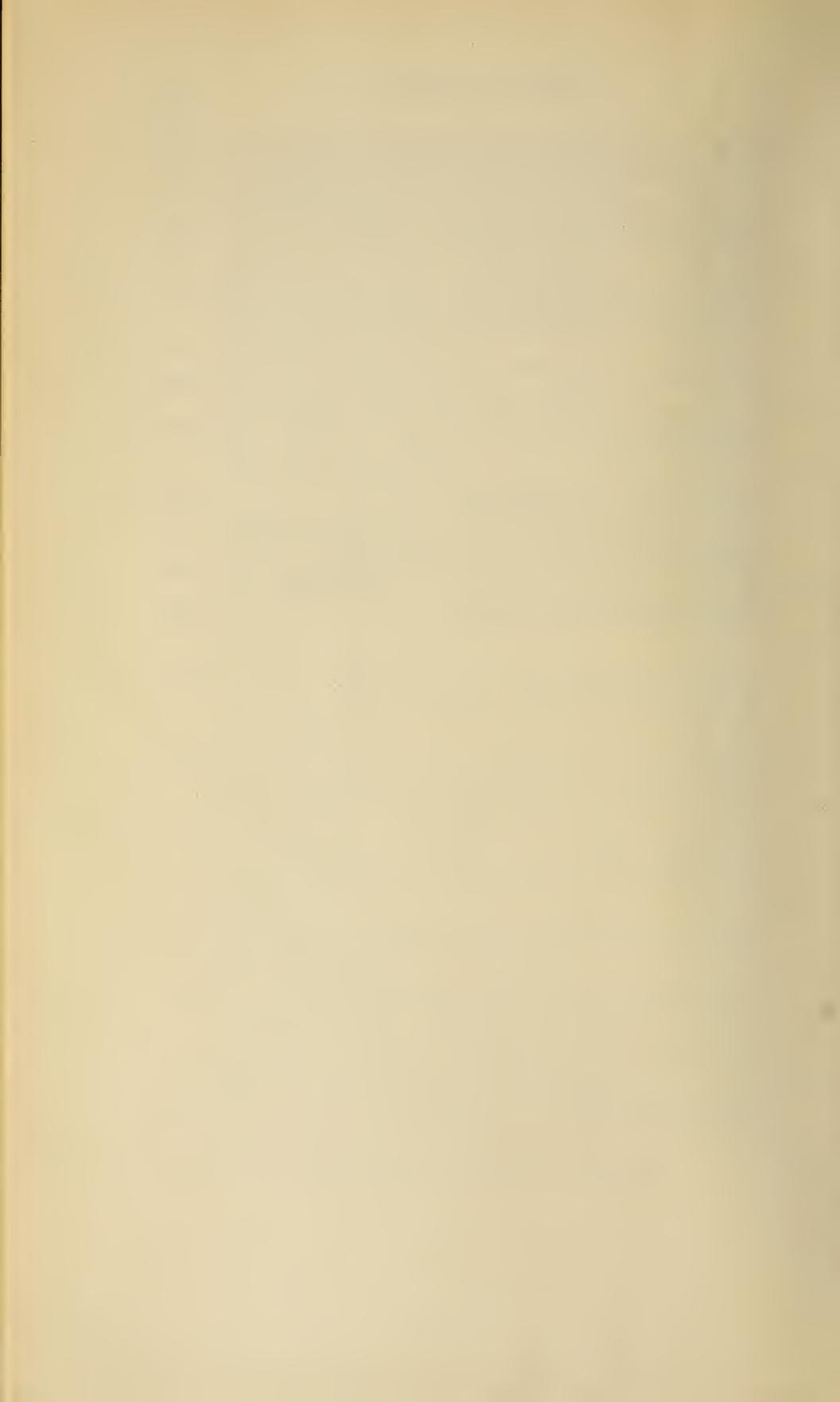
PAR

ORDRE ALPHABÉTIQUE

	Pages
AELLEN, V. et P. STRINATI. Nouveaux matériaux pour une faune cavernicole de la Suisse . . . . .	25
BALLS, Michael. Spontaneous neoplasms in amphibians. Summary . . . . .	285
BERNASCONI, R. Über einige für die Schweiz neue oder seltene höhlenbewohnende Insekten, Crustaceen und Mollusken . .	67
BLACKLER, A. W. Transfer of Primordial Germ-Cells between two Subspecies of <i>Xenopus Laevis</i> . Summary . . . . .	286
BOVET, Jacques. Mise en évidence d'un effet directionnel dans le retour au gîte des Rongeurs. Résumé . . . . .	287
CAMENZIND, René. Untersuchungen über die bisexuelle Fortpflanzung einer paedogenetischen Gallmücke. Mit einer Textabbildung . . . . .	377
CHEN, P. S. Trennung der freien Aminosäuren und Peptide von Seeigeleiern mittels Ionen-austauschchromatographie. Mit 1 Textabbildung und 3 Tabellen . . . . .	288
DUBOIS, Georges. Contribution à l'étude des Trématodes de Chiroptères. Avec 8 figures dans le texte . . . . .	400
DURRER, H. und W. VILLIGER. Schillerfarben der Nectarvögel ( <i>Nectariniidae</i> ). Eine elektronenmikroskopische Untersuchung an <i>Nectarinia sperata brasiliiana</i> (Gm)-Sumatra und <i>Nectarinia cuprea septentrionalis</i> (Vincent)-Luluabourg, Kasai, Kongo. Mit 4 Abbildungen, 3 Tabellen, 4 Tafeln . . . . .	801
FIORONI, Pio. Die embryonale Entwicklung der Kölliker'schen Organe von <i>Octopus vulgaris</i> Lam. Mit 8 Textabbildungen .	497
FLÜCKIGER, Edw. und Petra OPERSCHALL. Die funktionelle Reife der Neurohypophyse bei neonaten Nestflüchtern und Nesthockern . . . . .	297
GISIN, H. Sur la faune européenne des Collemboles IV. Avec 27 figures dans le texte . . . . .	1
GISIN, Hermann et Maria Manuela DA GAMA. Les <i>Seira</i> des environs de Genève ( <i>Insecta, Collembola</i> ). Avec 5 figures dans le texte . . . . .	785

	Pages
GLOOR, Regula Dorothea. Untersuchungen über die Wirkung der Letalfaktoren <i>l 52</i> und <i>l 8</i> von <i>Drosophila melanogaster</i> . Mit 20 Textabbildungen . . . . .	410
HADORN, E. und D. BUCK. Über Entwicklungsleistungen transplantierter Teilstücke von Flügel-Imaginalscheiben von <i>Drosophila melanogaster</i> . Mit 5 Abbildungen . . . . .	302
HAEFELFINGER, Hans-Rudolf. Quelques faits concernant la nutrition chez <i>Favorinus branchialis</i> (Rathke 1806) et <i>Stiliger vesiculosus</i> (Deshayes 1864), deux Mollusques Opisthobranches. Avec 4 figures dans le texte . . . . .	311
HEDIGER, H. Tierpsychologische Beobachtungen aus dem Terrarium des Zürcher Zoos. Mit 5 Textabbildungen . . . . .	317
HOFFMANN, Richard L. Studies on Spiroboloid Millipeds. IV. Systematic and nomenclatorial notes on the family <i>Pachybolidae</i> . With 20 text-figures . . . . .	759
IMPEKOVEN, M. Die Jugendentwicklung des Teichrohrsängers ( <i>Acrocephalus scirpaceus</i> ). Eine Verhaltensstudie . . . . .	77
KOCH R. und H. BURLA. Ausbreitungsleistungen von <i>Drosophila subobscura</i> und <i>Drosophila obscura</i> im Laboratoriumsversuch. Mit 8 Abbildungen . . . . .	325
MACKIEWICZ, John S. Systematic position of <i>Caryophyllaeus fuhrmanni</i> Szidat, 1937 and <i>Lytocestus alestesi</i> Lynsdale, 1956 ( <i>Cestoidea: Caryophyllidae</i> ) . . . . .	729
MARTIN, Rainer. Entwicklungszeiten des Zentralnervensystems von Nagern mit Nesthocker- und Nestflüchterontogenese ( <i>Cavia cobaya</i> Schreb. und <i>Rattus norvegicus</i> Erxleben). Mit 19 Textabbildungen . . . . .	617
MISLIN, H. und D. RATHENOW. Experimentelle Untersuchungen über die Bewegungskoordination der Lymphangione ( <i>Cavia porcellus</i> L.). Mit 7 Textabbildungen . . . . .	334
NARBEL-HOFSTETTER, Marguerite. Le croisement des espèces parthénogénétique et bisexuée chez <i>Luffia</i> (Lépidoptère Psychide). Les élevages et leur résultats. Avec 6 figures dans le texte . . . . .	465
VON ORELLI, M. Die Übertragung der Spermatophore von <i>Octopus vulgaris</i> und <i>Eledone</i> ( <i>Cephalopoda</i> ). Mit 1 Kunstdrucktafel und 1 Textabbildung . . . . .	193
PILLERI, G. Vergleichend-anatomische Untersuchungen am Gehirn von <i>Lophiomys</i> , <i>Tatera</i> , <i>Brachyuromys</i> und <i>Petromus</i> ( <i>Mammalia</i> , <i>Rodentia</i> ). Mit 6 Textabbildungen . . . . .	481
— und A. WANDELER. Zur Entwicklung der Körperform der <i>Cetacea</i> ( <i>Mammalia</i> ). Mit 15 Textabbildungen . . . . .	737
RAHM U. Biologie und Verbreitung des afrikanischen Quastenschlänglers <i>Atherurus africanus</i> Gray ( <i>Hystricomorpha</i> ). Mit 12 Abbildungen . . . . .	344
— Film sur <i>Micropotamogale ruwenzorii</i> ( <i>Insectivora</i> ) . . . . .	359

	Pages
SÄGESSER, H. und W. HUBER. Die Verkeilung der Frontalnaht beim Reh ( <i>Capreolus capreolus</i> ). Mit 6 Textabbildungen . . .	360
SCHMEKEL, Luise. Embryonale und frühe postembryonale Erythropoiese in Leber, Milz, Dottersack und Knochenmark der Vögel. Mit 20 Textabbildungen und 10 Tabellen . . . . .	559
SCHWARTZKOPFF, J. Der Gehörsinn bei Insekten und Wirbeltieren. Mit 17 Abbildungen . . . . .	256
SCHWOERBEL, J. <i>Lebertia (Hexalebertia) sefveoides</i> n. spec., eine neue Quellmilbe aus den Alpen ( <i>Hydracarina</i> ). Mit 3 Textabbildungen . . . . .	203
SORACREPPA, Bruno. Oekologische Beobachtungen an Schnecken im Sihltal . . . . .	370
STENGEL, Friedrich F. Untersuchungen am Kopf, besonders am Bänderapparat, des Sterlets ( <i>Acipenser ruthenus</i> ). Mit 17 Textabbildungen . . . . .	513
TSCHUMI, P. A. Form- und Musterbildung bei der Tetrapodenextremität. Mit 7 Textabbildungen . . . . .	239
WALKER, I. <i>Drosophila</i> und <i>Pseudeucoila</i> III. Selektionsversuche zur Steigerung der Resistenz des Parasiten gegen die Abwehrreaktion des Wirtes. Mit 3 graphischen Darstellungen . . .	209
WITTMER, W. 15. Beitrag zur Kenntnis der <i>Malacodermata</i> Afrikas (Col.). Mit 16 Textabbildungen . . . . .	229



590.5494

Tome 69

Fascicule 1 (N° 1-8)

Avril 1962

---

---

# 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  
1962



# REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 68. En cours de publication.

	Pages
N° 1. H. GISIN, Sur la faune européenne des Collemboles IV. (Avec 27 figures dans le texte) . . . . .	1
N° 2. V. AELLEN et P. STRINATI, Nouveaux matériaux pour une faune cavernicole de la Suisse . . . . .	25
N° 3. R. BERNASCONI, Ueber einige für die Schweiz neue oder seltene höhlenbewohnende Insekten, Crustaceen und Mollusken . . . . .	67
N° 4. M. IMPEKOVEN, Die Jugendentwicklung des Teichrohrsängers ( <i>Acrocephalus scirpaceus</i> ). Eine Verhaltensstudie . . . . .	77
N° 5. M. VON ORELLI, Die Uebertragung der Spermatophore von <i>Octopus vulgaris</i> und <i>Eledone</i> (Cephalopoda). (Mit 1 Kunstdrucktafel und 1 Textabbildung) . . . . .	193
N° 6. J. SCHWOERBEL, <i>Lebertia</i> ( <i>Hexalebertia</i> ) <i>sefveoides</i> n. spec., eine neue Quellmilbe aus den Alpen (Hydracarina). (Mit 3 Textabbildungen) . . . . .	203
N° 7. I. WALKER, <i>Drosophila</i> und <i>Pseudeucoila</i> III. Selektionsversuche zur Steigerung der Resistenz des Parasiten gegen die Abwehrreaktion des Wirtes. (Mit 3 graphischen Darstellungen) . . . . .	209
N° 8. W. WITTMER, 15. Beitrag zur Kenntnis der Malacodermata Afrikas (Col.). (Mit 16 Textabbildungen) . . . . .	229

---

## 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

# Sur la faune européenne des Collemboles IV

par

**Hermann GISIN**

Muséum d'Histoire naturelle de Genève

Avec 27 figures dans le texte

Les contributions taxonomiques suivantes ont été suscitées par l'étude de divers matériaux que des amis et des correspondants ont eu l'amabilité de me soumettre ces derniers temps. Il s'agit en particulier de cavernicoles transmis par le Centre d'études et de recherches biospéologiques du Muséum de Genève (M. V. Aellen, D<sup>r</sup> ès sc., quatre nouvelles formes), par M. J. Vornatscher, D<sup>r</sup> ès sc. (Vienne, 5 espèces nouvelles), et par l'Institut allemand d'Entomologie (Prof. H. Sachtleben, Berlin). Enfin je dois d'autres matériaux à M<sup>lle</sup> D<sup>r</sup> G. Haybach (Vienne), et à MM. Prof. H. Janetschek (Innsbruck, 1 *Bourletiella* nouveau), K. Lagerspetz (Turku), M. Mamboury (Genève), D<sup>r</sup> O. Strebel (Zweibrücken), P. Strinati (Genève, 1 *Tetracanthella* nouveau) et D<sup>r</sup> S. L. Tuxen (Copenhague).

*Hypogastrura litoralis* Linnaniemi, 1909, bona spec.

LINNANIEMI (1909, 1912) a décrit cette forme comme variété de *purpurescens*, toute en exprimant son sentiment qu'il ne s'agissait pas d'une variété « ordinaire », mais d'une forme particulière du point de vue écologique aussi bien que morphologique. D'après l'arrangement des trois ergots aux pattes II et III, qui sont tous implantés à égale distance de la griffe, la forme se rapproche évidemment plus de *Hyp. tullbergi* que de *purpurescens*.

Je dois à M. K. Lagerspetz de l'Université de Turku, le prêt des spécimens de la collection LINNANIEMI; ceux-ci proviennent de Ulvila (Pori, Finlande).

En comparant ce matériel à des *tullbergi* déterminés par LINNANIEMI provenant du Spitzberg, j'ai pu me convaincre qu'il s'agissait de deux espèces très voisines, mais néanmoins distinctes.

La taille et l'arrangement des poils sur les tergites sont semblables chez les deux espèces. Il s'agit de poils courts, les médiaux sur abd. IV sont nettement plus courts que leur écartement entre eux. Mais, tandis que les macrochètes dorsolatéraux de l'abd. VI, situés à côté des épines anales, sont toujours terminés par une faible massue chez *tullbergi*, ils sont pointus chez *litoralis*. Aux tibiotarses III de *litoralis*, il n'existe pas non plus de quatrième poil clavé (ergot), faisant partie du deuxième verticille, alors que ce poil est typique pour *tullbergi* et *boldorii*. Les dents ont 6 poils, comme chez *boldorii*, contre 5 chez *tullbergi*. Je n'ai pas pu déceler d'autres différences par rapport à *tullbergi*. La taille des spécimens examinés varie de 1,2 — 1,5 mm. Le tube ventral porte 4+4 poils et le ténaculum, 3+3 dents. La couleur est violet foncé.

D'après HAMMER (1954), *H. tullbergi* serait le Collembole le plus commun de Peary Land (au nord du Groenland). Grâce au Dr S. L. Tuxen (Copenhague), j'ai pu reviser aussi ce matériel groenlandais; je le trouve identique à *H. litoralis*.

*Neanura parva* (Stach) et *N. muscorum* (Templ.) (fig. 1-2)

Mlle G. Haybach (Vienne) m'a soumis des *Neanura* voisins de *muscorum* et de *parva*, provenant de Frankenburg (Haute-Autriche), mais ceux-ci portent sur les bosses dorsoexternes des th. I, II, III respectivement 2, 4, 4 poils (y compris le poil sensoriel fin), ce qui semble intermédiaire entre *muscorum*, qui en aurait 2, 3, 3, et *parva*, qui en aurait 2, 5, 5 — à s'en tenir aux indications de ma « Collem-bolenfauna Europas » (p. 99-100), basées elles-mêmes sur les descriptions de STACH (monographies III, 1949). En réalité, STACH lui-même varie à ce sujet: en décrivant la chétotaxie de *parva* (p. 50), il donne 2, 5, 5 poils, mais en comparant *parva* et *muscorum* (p. 51), il attribue 2, 4, 4 à l'une, 2, 3, 3 à l'autre. Sur les exemplaires de Frankenburg, il y a aussi normalement 2, 4, 4 poils (fig. 1). Ce n'est qu'exceptionnellement que j'ai observé 5 poils sur les bosses dorsoexternes des th. II et III, et alors d'un côté seulement. Portant alors mon attention sur ce détail chez *Neanura muscorum*, j'ai trouvé que la disposition normale était celle que reproduit la fig. 2:

il y a bien 3 poils sur les bosses en question, conformément aux formules, mais devant les bosses, une quatrième soie est implantée sur l'aire à grains fins; c'est là une subtilité que les formules négli-

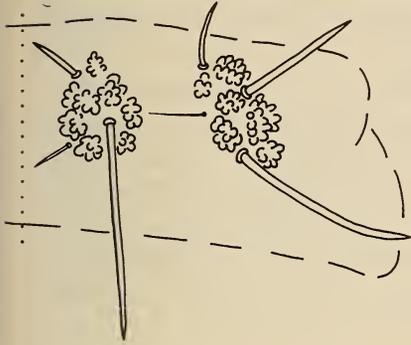


FIG. 1.

*Neanura parva*. Thorax II, bosses dorsointerne et dorsoexterne, côté droit.

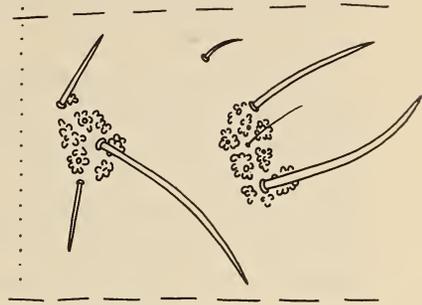


FIG. 2.

*Neanura muscorum*. Thorax II, bosses dorsointerne et dorsoexterne, côté droit.

gent, mais qu'il faut savoir en traitant de ces espèces. Sur les bosses dorsoexternes d'abd. I-III je trouve aussi 3 poils seulement, dans la règle (alors que Stach donne 4 pour *parva*).

Je ne pense pas que ces observations diminuent la justification spécifique de *N. parva*. Cette espèce n'a constamment qu'un seul poil sur la bosse dorsoexterne du bord postérieur de la tête, tandis que *N. muscorum* en a toujours deux, même les jeunes individus. Sur les bosses médiales de l'abd. V, en revanche, le nombre de poils ne saurait fournir un caractère distinctif: il varie de 2 à 3 dans les deux espèces, le troisième poil étant minuscule ou absent. *N. muscorum* a les poils moins fortement barbelés que *parva*; mais je ne parlerais pas de poils lisses, comme le fait Stach.

*Onychiurus prolatus conlatus* ssp. nov. (fig. 3-4)

Justification. — Il me semble naturel de considérer cette nouvelle forme comme une race géographique de *O. prolatus*; cette dernière habite les grottes du Jura suisse et du Chablais, tandis que la nouvelle race a été découverte dans des grottes de la Suisse orientale.

Il y a concordance entre les deux formes dans la plupart des caractères: grande taille (2,0-2,2 mm), pseudocelles:

33/022/33343, face inférieure et subcoxes 1, griffes inermes et élancées, poils présinaux insérés sur deux lignes subparallèles, épines anales élancées, tube ventral avec 2+2 poils, th. I sans poils « m » (la chétotaxie de ce segment est toutefois sujette à une très grande variabilité, aussi bien chez *prolatus* s.str. que chez *conlatus*), postantennal avec environ 25 tubercules ovales, contigus.

Diagnose différentielle.— La principale différence avec *prolatus* s.str. consiste dans un rapport de longueur différent des poils M/s de l'abd. V: 19/14 (épines anales = 10) (contre 21/9); le macrochète médial de la rangée postérieure est donc à peine 2 fois plus long que les épines anales, tandis que le microchète devant les ps. oc. dépasse nettement la longueur de celles-ci. D'autre part, l'abd. VI (fig. 3) est un peu régressé

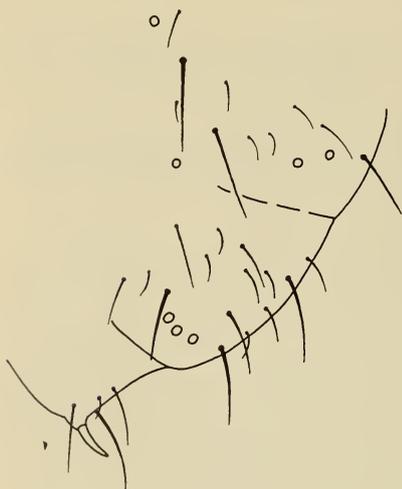


FIG. 3.

*Onychiurus prolatus conlatus* n. ssp.  
Abd. IV-VI, pseudocoelles et chétotaxie dorsale, de profil.

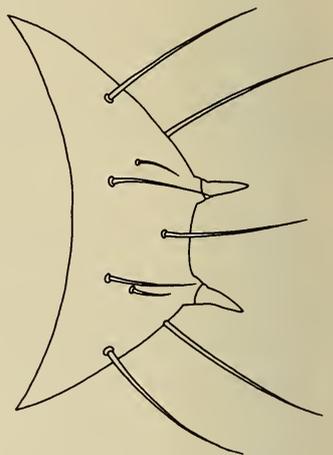


FIG. 4.

*Onychiurus prolatus conlatus* n. ssp. Abd. VI, vue dorsale.

dans ce sens que sa surface dorsale est inclinée par rapport à l'axe du corps d'environ 50° (tandis que ces deux plans sont presque parallèles chez *prolatus*). Enfin les insertions des quatre microchètes présinaux déterminent deux lignes qui convergent plus fortement que chez *prolatus* s.str. du Jura (fig. 4); cette convergence plus accentuée dans l'implantation de ces poils a été

d'ailleurs aussi été observée chez des *prolatus* de la Grande Barne de Tanay (grotte du versant valaisan des préalpes du Chablais), spécimens qui ont autrement tous les caractéristiques de la race principale; les exemplaires valaisans occupent donc une position intermédiaire aussi bien du point de vue morphologique que géographique.

Stations. — 1) Grotte Wildkirchli, Säntis, 1480 m, (fameuse station néolithique), Appenzell, 10 exempl. leg MM. Aellen, Roth et Strinati, 12-8-1960. Holotype et paratypes au Muséum de Genève (Gz 74).

2) Meierhöhle, Churfirsten, 1660 m, (St.-Gall), env. 200 m au S du Wildenmannlisloch, 3 ex. leg. Anker, 10-7-1955.

*Onychiurus lenticularius* n.sp. (fig. 5)

Justification. — Le postantennal composé, le nombre excessif de pseudocelles à la face dorsale et l'absence d'épines anales placent la nouvelle espèce dans le voisinage de *fistulosus*, *perforatus* et *bertrandi*. Elle se distingue de toutes par les sensilles non granuleux de l'organe ant. III et par un nombre plus réduit de ps. oc. à la face ventrale (0/000/1313).

Description. — Taille: 1,5-1,8 mm. Granulation cutanée presque uniforme, bases antennaires toutefois individualisées par une granulation plus fine. Ps.oc. voir fig. 5. Bases ant. avec 3 ps.oc.

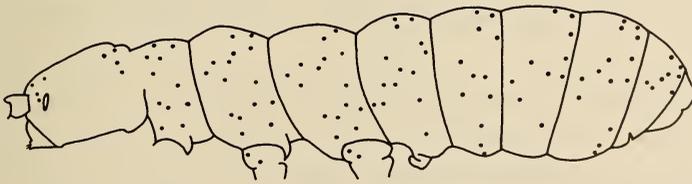


FIG. 5.

*Onychiurus lenticularius* n. sp. Répartition de pseudocelles vus de profil.

et 1 en arrière; bord postérieur de la tête constamment avec 4+4 ps.oc.; entre ces deux groupes de ps.oc., point d'autres dans la région moyenne de la tête, ce qui distingue cette espèce de *fistulosus*. Tergites thoraciques I avec 5, II-III avec 8, abdominaux avec une

dizaine de ps.oc. Abd. VI sans ps.oc. Région pleurale et subcoxale du thorax relativement très riche en ps.oc. En revanche, la face ventrale ne porte que les ps.oc. suivants: 0/000/1313. Antennes, sternites génital et anal sans ps.oc. Poils courts, sans macrochètes différenciés. Tube ventral avec, de chaque côté, une demi-douzaine de poils submarginaux et 1 poil latéral, ce dernier presque deux fois plus long que les premiers. Organe ant. III avec 5 papilles protectrices assez allongées et deux sensilles inclinés, distinctement canaliculés; la surface de ces sensilles est pratiquement lisse, parfois avec une trace d'un festonnage, mais en tout cas pas comparable avec la nette granulation de ces organes chez *fistulosus* Gisin; HANDSCHIN (1924) et DENIS (1936) parlent aussi d'une forte granulation chez leurs espèces *perforatus* et *betrandi*. Une parenté étroite entre ces quatre espèces me semble toutefois évidente, ce qui confirme une fois de plus (cf. GISIN, 1960, p. 110, note) que la granulation des sensilles ant. III n'est pas un critère sous-générique, voire générique. Griffes sans dents internes ni latérales. Empodium graduellement effilé, à peu près de la même longueur que la griffe. Je n'ai qu'un seul mâle, mal conservé, mais il ne semble pas posséder d'organes sexuels secondaires.

**Station.** — Buco della Bondaccia, grotte du Monte Fenera, Borgosesia, Piémont, Italie, 20-X-1961, 4 exempl. leg. MM. V. Aellen, P. et J. Scaramiglia et P. Strinati (types au Muséum de Genève, Md 17).

*Onychiurus gigoni* n.sp. (fig. 6-9)

**Justification.** — Cette nouvelle espèce tombe dans le groupe *handschini-cavernicola*. Elle se distingue par sa formule de pseudocelles, en particulier à la face ventrale de la tête: une paire de ps.oc. est située très en avant, près de la bouche (fig. 6); cela ne s'était jamais observé auparavant dans le genre, mais ce caractère se retrouve chez *O. haybachae*, autre espèce décrite dans ce travail. La forme allongée des griffes et des papilles de l'organe ant. III ainsi que la présence d'une lamelle empodiale indiquent qu'il s'agit probablement d'une espèce troglobie.

**Description.** — Taille: 1,6-1,8 mm. Blanc. Granulation cutanée fine, presque uniforme; bases antennaires non individualisées en dessus par un autre type de granulation. Ps.oc. dor-

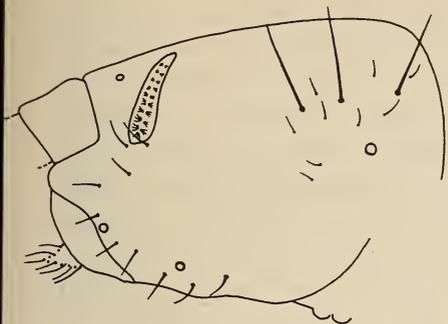


FIG. 6.

*Onychiurus gizoni* n. sp. Tête, de profil, emplacement des pseudocelles à la face ventrale de la tête et quelques poils environnants.

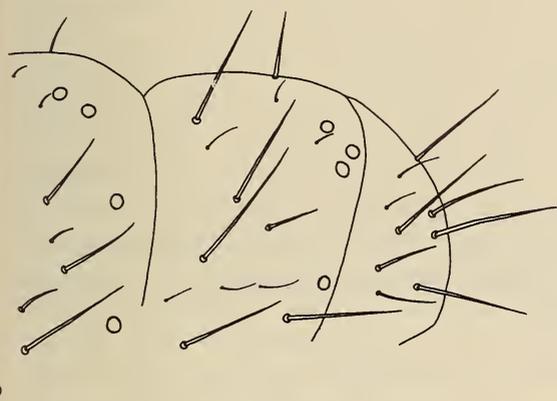


FIG. 7.

*Onychiurus gizoni* n. sp. Abd. IV-VI de profil, pseudocelles dorsaux et chétotaxie.



FIG. 8.

*Onychiurus gizoni* n. sp. Griffe III, face antérieure.

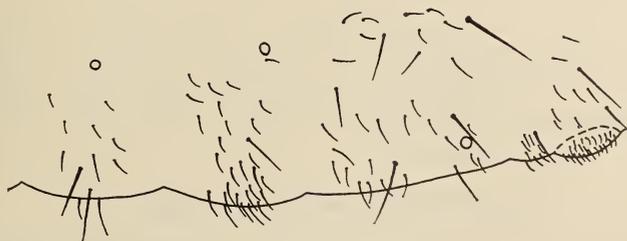


FIG. 9.

*Onychiurus gizoni* n. sp. Abd. II-V, de profil, pseudocelles ventraux et chétotaxie, mâle.

saux: 32/133/33354, ventraux : 3/011/0111, subcoxaux: 2. Les ps.oc. ventraux sur abd. II et III sont placés très latéralement (fig. 9); ceux des th. III sont plus petits que les autres, et situés près de la médiane sur le grand bourrelet postérieur. Des détails caractéristiques de la chétotaxie ressortent des fig. 6-9; abd. IV et V se signalent par la présence d'un seul macrochète dans la région entre les ps.oc. médiaux et par l'absence d'un macrochète postérieur entre le groupe de 3 ps.oc. médiaux de l'abd. V et le ps.oc. latéral.

Le pronotum porte de chaque côté 3 macrochètes, qui sont, dans l'ordre décroissant de leur taille, le latéral, le médial et le postérieur; en plus, il y a 3-4 microchètes. La chétotaxie aux environs des ps.oc. du bord postérieur de la tête est en principe comme chez *O. haybachae* (fig. 10), mais les macrochètes sont plus différenciés; en particulier, le poil qui vient latéralement après le ps.oc. externe est un macrochète presque aussi fort que les autres macrochètes de l'angle postérieur de la tête (chez *O. handschini*, la chétotaxie de cette partie du corps est d'ailleurs du même type). L'organe ant. III est protégé par 5 poils, tous implantés aux bases même des papilles, qui sont aussi au nombre de 5 et dont la forme est un cône très élancé (plus de 5 fois plus long que large); les sensilles latéraux sont lisses et canaliculés, faiblement inclinés. L'ensemble des antennes semble aussi plus allongé que chez d'autres espèces du groupe (ant./diagonale céphalique = 1/1) et en particulier l'ant. IV est plus cylindrique qu'ovoïde (2,5 fois plus long que large). Post-antennal avec une quinzaine de bosses composées. Griffes inermes, élancées; empodium à lamelle basale modérément élargie (fig. 8). Pas trace de furca, ni de tenaculum, ni d'épines anales. Le mâle n'a pas d'autres caractères sexuels secondaires qu'une légère multiplication des poils à la face ventrale de l'abd. III (fig. 9).

Station. — Grotte des Roches Bornel, Jura neuchâtelois, 795 m, 1 femelle le 30-XII-1960 (holotype, Gz 86) et 2 mâles et 1 femelle le 13-IV-1961 (Gz 93), leg. MM. Aellen, Gigon et Strinati. Types au Museum de Genève.

#### *Onychiurus haybachae* n.sp. (fig. 10)

Justification. — C'est une espèce voisine de *gigoni* et de *handschini*, toutes deux cavernicoles du Jura suisse. Elle partage avec *gigoni* la répartition des pseudocelles à la face dorsale, ainsi que

la présence, insolite, d'une paire de ps.oc. bucaux (cf. fig. 6). A la face ventrale de l'abdomen, le nombre des ps.oc. est plus grand que chez toutes les espèces voisines: 3222.

**Description.** — Taille: 1,4-1,8 mm. Blanc. Bases antennaires nettement individualisées par une granulation plus fine et plus serrée. Ps.oc. dorsaux: 32/133/33354, ventraux: 3/011/3222, subcoxes: 2. La disposition des ps.oc. est comme chez *gigoni* en ce qui concerne la face dorsale et la face ventrale de la tête (fig. 6-7). Il est à noter que, sur abd. IV, les ps.oc. externes des deux groupes médiaux de trois ps.oc. sont très éloignés des autres (plus d'une vingtaine de grains cutanés d'écart), comme chez *gigoni*, contrairement à l'implantation rapprochée de ces 3+3 ps.oc. chez *handschini* (fig. 257 in GISIN 1960). A la face ventrale des th. II et III, les ps.oc. sont placés sur le grand bourrelet postérieur chez *gigoni*, mais sur le bourrelet transversal moyen chez *haybachae* et *handschini* (fig. 256 in GISIN 1960). Sur le sternite abd. I, les 3+3 ps.oc. sont placés comme chez *handschini* et *silvarius* (fig. 256, 273 in GISIN 1960). Aux abd. IV et V, la chétotaxie n'est pas celle de *gigoni*, mais celle, plus habituelle, de *handschini* (cf. fig. 257 in GISIN 1960). Aux environs des ps.oc. du bord postérieur de la tête, la chétotaxie est celle représentée à la fig. 10; vers

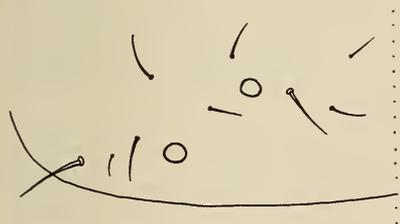


FIG. 10.

*Onychiurus haybachae* n. sp. Bord postérieur de la tête, moitié gauche (ligne pointillée = médiane).

la médiane, les poils sont assez constants, mais latéralement du ps.oc. externe, il y a souvent des microchètes surnuméraires. Organe ant. III à 2 sensilles courbés, canaliculés, pratiquement lisses, et à 5 papilles légèrement coniques, mais pas aussi allongées que chez *gigoni*, et protégées par 5 poils. Ant. / diagonale céphalique = 22 / 29. Ant. IV ovoïde. Postantennal avec une quinzaine de bosses composées. Griffes sans dents, ni latérales ni internes; elles sont plutôt élancées, mais pas autant que chez *gigoni*. L'appendice empodial a une lamelle basale plus étroite que *gigoni* et *handschini*; il s'agit d'un

développement intermédiaire entre celui du groupe *handschini-cavernicola* et celui du groupe *silvarius*, et il faut convenir que le caractère « lamelle empodiale » est impropre à définir deux groupes naturels et tranchés. Pas trace ni de furca ni d'épines anales. Pas d'organe ventral mâle. Tant les mâles que les femelles ont le sternite abd. III beaucoup plus densément pileux que *handschini* (à peu près comme *gigoni*, v. fig. 9).

**Station.** — Herdengelhöhle bei Lunz, Basse-Autriche, une dizaine d'exemplaires, 13-VIII-1952 et 22-VII-1952, leg. Dr J. Vornatscher (types au Muséum de Genève, Id 7-8).

*Onychiurus cavernicola* Stach, 1934 (fig. 11)

**Taxonomie.** — Depuis la première description de cette espèce par STACH, celle-ci n'a plus été réétudiée. J'en ai eu maintenant l'occasion grâce à un abondant matériel récolté par le Dr J. Vornatscher.

D'après STACH, le nombre des pseudocelles serait le suivant: face dorsale 32/133/33343, face ventrale 1/000/0111, subcoxes 1. Mais plusieurs pseudocelles ont dû échapper à l'auteur polonais, car je trouve constamment: 34/133/33353, 2/000/0112, subcoxes 2. Stach n'a pas observé, en particulier, les 2+2 ps.oc. extérieurs au bord postérieur de la tête qui sont placés très en arrière (fig. 11); le ps.oc. habituel de la face ventrale de la tête, ainsi que l'antéro-latéral de l'abd. IV, les deuxièmes sur le sternite abd. IV et sur les subcoxes avaient aussi passé inaperçus.

**Stations.** — Jusqu'à présent, on ne connaissait l'espèce que de deux grottes du bord septentrional des Alpes orientales (Türkenloch bei Klein-Zell, Rettenwandhöhle) d'où STACH possédait son matériel, ainsi que de la Fritz-Otto-Höhle im Kaiser (JANETSCHKE, 1950).

M. Vornatscher l'a capturé de nouveau en nombreux exemplaires dans le Gipsloch, an der Hohen Wand, Basse-Autriche, 15-XII-1957.

*Onychiurus vornatscheri* Stach, 1946 (fig. 12)

**Taxonomie.** — Depuis la première découverte de l'espèce, elle n'a plus été retrouvée ni réétudiée. Sur des topotypes récoltés par M. Vornatscher dans la Oetscherhöhle, j'ai observé la répartition

suivante des pseudocelles: face dorsale 33/133/33333, face ventrale 2/---/1212, subcoxes 2. Le troisième ps.oc. de l'abd. V avait sans doute échappé à STACH, car il indique deux seulement pour ce

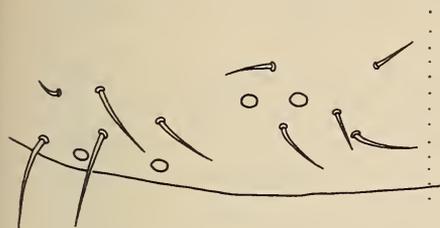


FIG. 11.

*Onychiurus cavernicola*. Bord postérieur de la tête, moitié gauche.

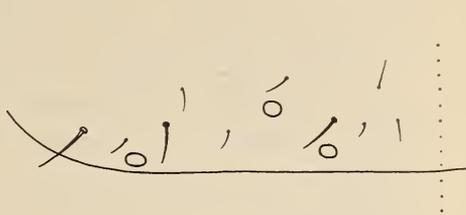


FIG. 12.

*Onychiurus vornatscheri*. Bord postérieur de la tête, moitié gauche.

segment. Je donne une figure du bord postérieur de la tête (fig. 12). On verra que les différences par rapport à *O. cavernicola* et *haybachae* sont fondamentales, mais que la disposition des ps.oc. et des poils est comparable à ce qu'elle est chez *O. granulatus*; en particulier, on retrouve les 3+3 poils médiaux à la rangée postérieure, devant les ps.oc. internes. Sans doute *vornatscheri* est à rapprocher de *granulosus*. Le développement d'une lamelle empodiale est un caractère polyphyletique, apparemment en relation avec la spécialisation troglobie.

Stations. — Oetscherhöhle, Basse-Autriche, 1951, 5 exempl. leg. Dr J. Vornatscher.

Herdengelhöhle bei Lunz, Basse-Autriche, 13-VIII-1951 et 22-VII-1952, une douzaine d'exempl. leg. Dr. J. Vornatscher.

Höhle an der Unterschäftleralm (Carinthie), 16-VII-1959, 8 exempl. leg. Dr J. Vornatscher.

#### *Onychiurus granulatus* Stach (fig. 13-14)

Taxonomie. — Après avoir décrit cette espèce en 1930, STACH l'a redécrit encore à deux reprises (1934, 1954), donnant chaque fois un nombre un peu différent de pseudocelles sans infirmer expressément ses données antérieures. Mes exemplaires concordent avec la plus récente des descriptions de STACH: face dorsale 33/133/33333, face ventrale 1/011/1212, subcoxes 2. La mise en synonymie par STACH (1954) de *pseudogranulosus* Gisin avec *granulosus* est tout à fait insoutenable, comme je l'ai déjà exposé

en 1955 (Mitt. schweiz.ent.Ges. 28: 142) et je puis le confirmer maintenant en apportant des compléments d'informations. Ceux-ci me rassurent en même temps quant à la validité probable des espèces cavernicoles voisine décrites des environs de *Postumia* (*postumicus*, *canzianus* et *anellii*).

Le lot dont je dispose de *granulosus* ne renferme qu'un seul mâle accompagnant six femelles. A première vue, on dirait que ce mâle ne présente pas d'organe ventral, aucun des poils du tube ventral n'étant épaissi. Mais en comparant l'orientation des poils marginaux du tube ventral chez les femelles et le mâle, je me suis rendu compte que les 3+3 poils postérieurs chez le mâle représentent des poils particuliers: ils sont dressés ou recourbés en arrière et placés un peu à part (fig. 13); on peut admettre que



FIG. 13.

*Onychiurus granulosus*. Tube ventral d'un mâle, de profil.

l'aspect et ces poils et spécialement leur épaisseur peut varier, éventuellement en fonction de l'âge des individus (mon mâle mesure 1,8 mm).

Il se confirme (cf. GISIN 1955) que le pronotum porte 6+6 poils (fig. 14), et quelquefois encore des poils supplémentaires (toujours 5+5 poils chez *pseudogranulosus*). La chétotaxie du bord postérieur de la tête est aussi caractéristique, les 3+3 poils médiaux en rangée postérieure sont constants, tandis qu'il y a une certaine variation pour les poils entourant les ps.oc. extérieurs. Le nombre des bosses au postantennal est le plus souvent problématique à fixer, car il semble y avoir des fusions ou des divisions indistinctes; dans plus d'un cas, je n'aurais pas hésité à compter 12 ou 14 bosses, mais l'ensemble de l'organe reste toujours relativement court, ce qui est caractéristique pour le groupe d'espèces en question. Les poils du dos sont pointus et pas du tout obtus comme chez *pseudogranulosus*. Je trouve la dent interne des griffes plus souvent présente qu'absente, mais il est typique qu'elle est située un peu avant le milieu de la crête interne (contrairement à *canzianus*).

Station. — Katerloch, bei Weiz (Styrie), 4-1-1957, 7 exempl. leg. Dr J. Vornatscher.

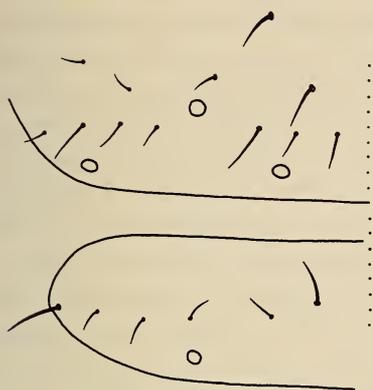


FIG. 14.

*Onychiurus granulatus*. Bord postérieur de la tête et Thorax I, moitié gauche.

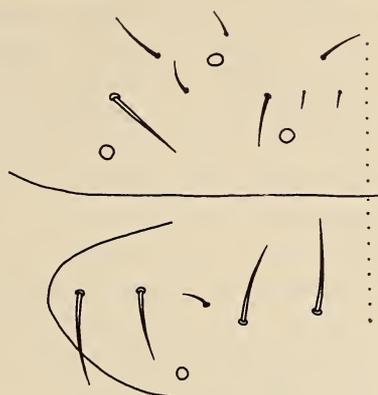


FIG. 15.

*Onychiurus postumicus*. Bord postérieur de la tête et Thorax I, moitié gauche.

*Onychiurus postumicus* Bonet (fig. 15)

Taxonomie. — Seuls BONET (1931) et STACH (1934) ont vu et décrit cette espèce apparemment propre à la grotte de Postumia. Les caractères distinctifs invoqués par STACH par comparaison avec *granulosus* peuvent paraître suspects, en particulier après mes observations citées ci-dessus à propos de cette dernière espèce (nombre de bosses au postantennal, forme des poils transformés à l'organe ventral mâle). Je me suis néanmoins convaincu du bien-fondé de *postumicus* ayant découvert des différences inédites entre les deux espèces.

Je confirme que les bases antennaires ne sont guère individualisées par une granulation plus fine, contrairement à celles de *granulosus*. L'organe ant. III possède 5 papilles et 2 sensilles fortement granuleux. Je renonce à compter les bosses du postantennal, les conditions me semblant aussi mal définies et variables que chez *granulosus*; il est vrai que mon matériel est particulièrement macéré. Pseudocelles à la face dorsale 33/133/33333; ni BONET, ni STACH ne donnent la répartition à la face ventrale: j'en trouve

1/011/1212, comme chez *granulosus*; aux subcoxes, BONET indique 2, STACH 1, il y a sans doute toujours 2. Les poils du dos sont effilés, et non obtus comme chez *pseudogranulosus*. En revanche, la chétotaxie du pronotum est comparable à celle de cette dernière espèce: 4 macrochètes et 1 microchète de chaque côté (fig. 15). Au bord postérieur de la tête, la différenciation des macrochètes est aussi beaucoup plus prononcée que chez *granulosus*. Griffes inermes. Parmi 25 femelles, je n'ai trouvé que 2 mâles. Aucun de ceux-ci n'a de poils foliacés tels que STACH les décrit; mais chez mes deux exemplaires, les 2+2 poils homologues sont néanmoins un peu différenciés: ils sont dressés, courts et légèrement plus épais que les autres poils du tube ventral. Il semble caractéristique aussi qu'il n'y en ait que 2 de chaque côté, alors qu'il en existe 3 ou 4 chez *granulosus*. La variation de la forme des poils de l'organe ventral mâle a déjà été observée chez d'autres espèces d'*Onychiurus*, par exemple *O. circulans*, *ghidinii*, *granulosus*.

Station. — Grotta Nera, près Postumia, sur du bois et sur l'eau; sans date; collection C. Börner du Deutsches Entomologisches Institut, Berlin.

*Onychiurus austriarius* n.sp. (fig. 16)

Justification. — C'est apparemment un vicariant géographique de *O. cebennarius*, un cavernicole des Cévennes. *O. austriarius* n.sp. ne s'en distingue essentiellement que par la présence de 2+2 ps.oc. à la face ventrale de l'abd. III; la formule de ps.oc. ventraux est donc celle de *O. silvarius*, chef de file auquel on rattachera peut-être un jour ces formes troglobies comme sous-espèces.

Description. — Taille: 1,5-2,7 mm. Bases antennaires individualisées par une granulation un peu plus fine. Ps.oc. dorsaux: 32/133/33354, ventraux: 3/011/3222, subcoxes 2. Sur chaque côté de l'abd. IV, il y a deux ps.oc. médiaux séparés par 3 grains eutanés, puis suit le troisième ps.oc. à une vingtaine de grains, soit un écart relativement très grand, presque aussi grand que celui qui sépare ce ps.oc. du latéral postérieur. La disposition des ps.oc. de l'abd. V et des poils environnants ressort de la fig. 16. La longueur relative de ces poils est assez constante; ainsi le poil médial à côté du ps.oc. médial est deux fois aussi long que le sensille placé devant

ce ps.oc. (il est donc plus long que chez *silvarius* mais plus court que chez *cebennarius*). Postantennal avec une quinzaine de bosses composées. Organe ant. III avec 5 papilles de longueur moyenne et 2 sensilles lisses, inclinés, canaliculés. Griffes sans dent interne, avec de minuscules dents latérales. Empodium régulièrement effilé, atteignant l'apex de la griffe. Ni rudiment de furca ni épines anales. Certains mâles ont les poils situés entre les ps.oc. médiaux du sternite abd. III très légèrement épaissis.

**Station.** — Koppenbrüllerhöhle, près Obertraun (Haute-Autriche), 16-VIII-1952 une centaine d'exemplaires et le 28-VII-1951 une trentaine d'ex. leg. Dr J. Vornatscher (types au Muséum de Genève, Id 18/19).

*Onychiurus trisilvarius* n.sp. (fig. 17-18)

**Justification.** — Le nom spécifique veut rappeler que la nouvelle espèce est voisine de *silvarius*, mais s'en distingue, entre autre, par la présence de 3+3 pseudocelles au bord postérieur de la tête (2+2 chez *silvarius*) et de deux groupes médiaux de 3 pseudocelles (2 chez *silvarius*) à l'abd. V. La formule des ps.oc. dorsaux serait donc comme chez *arminiarius* Gisin, 1960, décrit également d'une grotte de Basse-Autriche; mais à la face ventrale, les ps.oc. sont autrement distribués que chez toutes les autres espèces: 3/011/3211. L'absence d'un organe ventral mâle et la chétotaxie servent également à caractériser l'espèce.

**Description.** — Taille: 1,6-2,4 mm. Blanc. Bases antennaires nettement individualisées par une granulation plus fine et plus serrée. Ps.oc. dorsaux: 33/133/33354, ventraux: 3/011/3211, subcoxes: 2. Les 3 ps.oc. de chaque côté du bord postérieur de la tête ne sont pas équidistants, comme chez *arminiarius*, mais le ps.oc. externe est plus écarté (fig. 17). Le troisième ps.oc. de l'abd. IV est très écarté du groupe médial (env. 20 grains cutanés de distance, fig. 18). La chétotaxie des abd. IV et V est remarquable par la forte différenciation des microchètes et des macrochètes (fig. 18); il n'y a

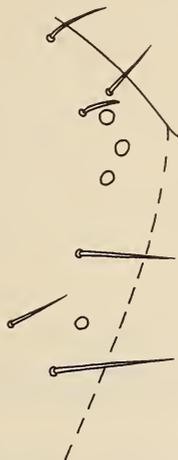


FIG. 16.

*Onychiurus austriarius* n. sp.  
Région des pseudocelles dorsaux sur abd. V, de profil.

pas de macrochètes en rangée postérieure à l'abd. V entre le ps.oc. latéral et le groupe médial des 3 ps.oc. qui forment un triangle à peu près rectangle. La chétotaxie du pronotum est celle de *silvarius*

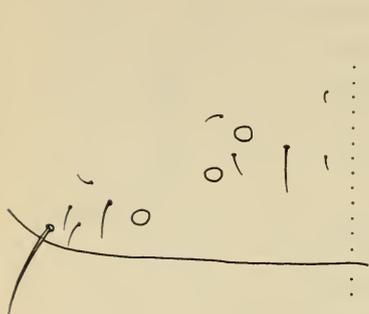


FIG. 17.

*Onychiurus trisilvarius* n. sp. Bord postérieur de la tête, moitié gauche.

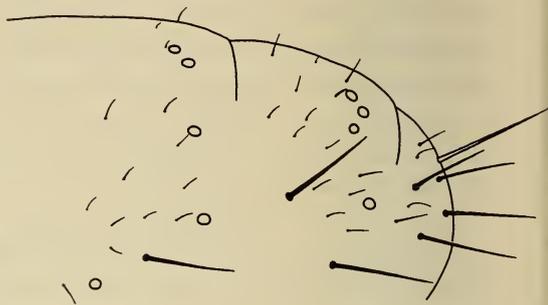


FIG. 18.

*Onychiurus trisilvarius* n. sp. Abd. IV-VI, de profil; pseudocelles dorsaux et chétotaxie.

(fig. 271 in Gisin 1960). A la face ventrale, les ps.oc. des th. II et III sont situés sur le bourrelet transversal moyen, comme chez *silvarius*. Au sternite abd. III, c'est la paire médiale de ps.oc. qui manque, par rapport à *silvarius*, tandis qu'au sternite IV, c'est au contraire la paire latérale qui fait défaut. Organe ant. III avec 5 papilles modérément allongées, 5 poils protecteurs, et 2 sensilles lisses, inclinés, canaliculés. Postantennal avec environ 18 bosses composées. Griffes sans dent interne, mais avec de petites dents latérales (visibles en vue dorsale); empodium graduellement effilé. Ni furca, ni épines anales. Mâle sans organe central, je n'ai pas non plus observé que les poils du sternite abd. III soient renforcés, comme chez *silvarius*.

Station. — Wilhelminenhöhle près Lunz (Basse-Autriche), 14-VII-1956, 12 exempl. leg. Dr J. Vornatscher (types au Muséum de Genève, Id 10).

*Onychiurus quadrisilvarius* n.sp. (fig. 19)

Justification. — C'est une forme très voisine de *trisilvarius*, dont elle diffère par les caractères suivants: 1° 4+4 ps.oc. au bord postérieur de la tête (au lieu de 3+3). 2° Pas de poil entre les 2 ps.oc. rapprochés de chaque côté du bord postérieur de la tête

(fig. 19, contre fig. 17). 3° Le troisième ps.oc. de l'abd. IV est moins écarté des deux médiaux que chez *trisilvarius* (écart de 10 grains cutanés environ, au lieu de 20 grains); en revanche, l'externe du

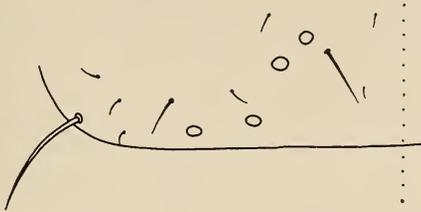


FIG. 19.

*Onychiurus quadrisilvarius* n. sp. Bord  
postérieur de la tête, moitié gauche.

groupe médial des 3 ps.oc. sur abd. V est plus écarté des deux autres (les écarts sont respectivement, environ 5-6 grains et 2-3 grains). 4° Face ventrale de la tête avec 2+2 ps.oc. (contre 3+3). 5° Taille plus grande.

**Description.** — Taille: 2,4-3,6 mm. Ps.oc. dorsaux: 34/133/33354, ventraux: 2/011/3211, subcoxes: 2. A la face ventrale de la tête, c'est la paire médiale postérieure de ps.oc. qui manque. A part les différences relevées ci-dessus, le reste de la description serait la répétition de celle de *O. trisilvarius*, et j'y renvoie.

**Station.** — Katerloch, près de Weiz (Styrie), 4-I-1957 7 exempl., 30-VI-1956 4 exempl., et 2-I-1954 12 exempl. leg. Dr J. Vornatscher (types au Muséum de Genève, Id 15-17).

*Onychiurus subcirculans* n.sp. (fig. 20)

**Justification.** — Je n'observe que deux différences essentielles entre cette nouvelle forme et *circulans*: 1° La face ventrale de l'abd. III porte 2+2 pseudocelles, soit une paire médiale et une paire latérale (seule cette dernière existe chez *circulans*). 2° Les macrochètes de la face dorsale sont beaucoup moins longs par rapport au microchètes; par exemple, les macrochètes dorso-latéraux de l'abd. VI n'atteignent jamais l'extrémité des épines anales (alors qu'ils la dépassent chez *circulans*, cf. fig. 20 et 21).

**Détails descriptifs.** — Taille: 1,7-2,4 mm. Incolore. Dos de l'abd. VI parallèle à l'axe du corps. Granulation cutanée

plus grossière que chez *circulans*, assez régulière sur l'abdomen, mais avec des grains plus fins aux bords antérieurs et postérieurs des tergites thoraciques et de la tête. Ps.oc. dorsaux: 32/133/33353 (même disposition que chez *circulans*), ventraux: 3/011/3222 (tous distincts, sauf la paire médial d'abd. I qui est plus faible),

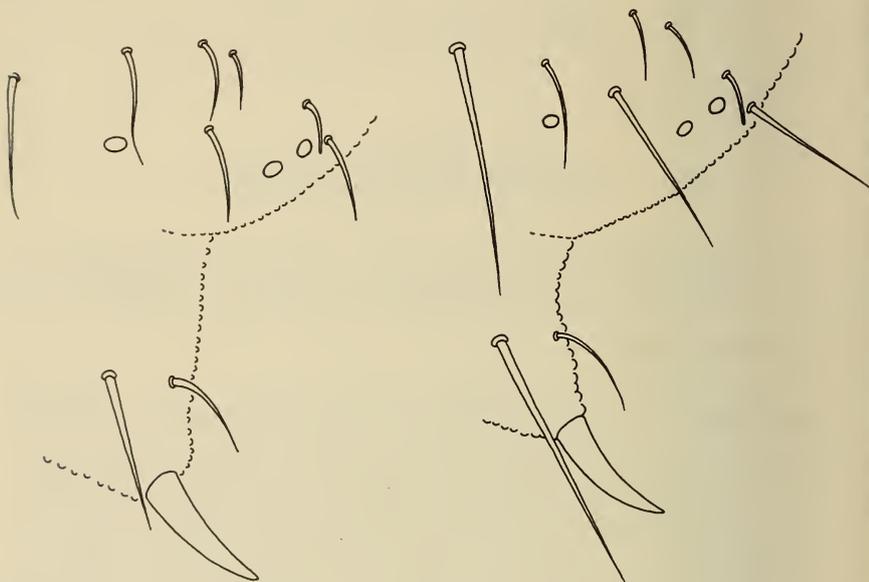


FIG. 20.

*Onychiurus subcirculans* n. sp. Parties dorsales des abd. V et VI, de profil.

FIG. 21.

*Onychiurus circulans*. Parties dorsales des abd. V et VI, de profil.

subcoxes: 2. Organe ant. III avec 5 papilles de forme ordinaire, et 2 sensilles lisses, inclinés. Tubercules composés du postantennal très rapprochés. Griffes inermes, empodium effilé. Epines anales, voir fig. 20, presque aussi longues que les griffes. Organe ventral mâle comme chez *circulans*, c.-à-d. sur la médiane, il y a 2 poils pointus au bord postérieur de l'abd. II, et une bonne demi-douzaine de poils semblables au bord antérieur de l'abd. III.

Station. — Grotte de Castelcivita près Salerno, Italie du Sud, 13-X-1958, une quinzaine d'exemplaires leg. Ch. Roth. (Types au Muséum de Genève, Md 10).

## A PROPOS D'UNE NOTE RÉCENTE DE PACLT SUR

*Tullbergia crassiuspis* Gisin

PACLT (Opusc.ent. 26, 1961: 38-40) vient de rencontrer pour la première fois *Tullbergia crassiuspis* en Tchécoslovaquie, et prétend que depuis mes trouvailles en Suisse, plus personne n'avait signalé cette espèce. Or, j'indique dans ma « Collebolenfauna Europas » (GISIN 1960) la répartition suivante: Suisse septentrionale, Allemagne, Ecosse. Voici mes références:

BOCKEMÜHL, J. Zool. Jahrb. (Syst.) 84, 1956: 136 (Tübingen);

SHEALS, J. G. Journ.anim.Ecol. 26, 1957: 126 (Glasgow). J'avais moi-même identifié le matériel de SHEALS.

Dans une note infrapaginale du même travail, PACLT rappelle que STREBEL (Acta zool.cracov. 2, 1957: 471) a mentionné *T. tricuspis* en Allemagne. Je n'avais pas tenu compte de cette indication dans ma « Collebolenfauna Europas », pensant que STREBEL ignorait à l'époque la description de *T. ramicuspis* Gisin, 1953, espèce avec laquelle il aurait pu y avoir confusion. Vérification faite sur le matériel original, prêté aimablement par M. O. STREBEL, il se révèle maintenant que c'était effectivement *T. ramicuspis*. Il s'ensuit que *T. tricuspis* n'est pas encore connu d'Allemagne.

*Tetracanthella cassagnai* n.sp. (fig. 22)

Justification. — La nouvelle espèce est très voisine de *T. tuberculata* Cassagnau; elle s'en distingue essentiellement par l'absence d'un poil au ténaculum, par la longueur des macrochètes, et par la réticulation des tergites thoraciques et abdominaux I-II qui est du même type que celle de l'abd. III, alors qu'elle est plus fine sur les segments antérieurs chez *tuberculata*.

Description. — Taille: 0,9-1,4 mm. Bleu foncé. Réticulation dorsale fine, avec des cellules plus grandes dans la région médiane des tergites thoraciques et abdominaux; la taille des cellules et leur étendue augmentent régulièrement d'avant en arrière, mais je n'ai jamais observé des plages lisses. Des zones concentriques de petites réticulations ne sont pas typiquement développées; elles ne comprennent en général qu'un seul rang circulaire, souvent incomplet ou manquant tout à fait. Abd. I,

II, III avec 2, 2, 3 macrochètes de chaque côté. Macrochètes médiaux de l'abd. II plus de 3 fois plus longs que les microchètes environnants (un peu plus de 2 fois plus longs seulement chez *tuberculata*). 6+6 yeux; sur des exemplaires dépigmentés, on observe encore 2+2 vestiges d'yeux, aux emplacements des cornéules G et H, sous forme de petites plages lisses aux contours variables et irréguliers, mais toujours beaucoup plus petites que les yeux fonctionnels. Postantennal  $2\frac{1}{2}$  fois aussi long qu'un diamètre d'une cornéule. Empodium dépassant un peu le milieu de la

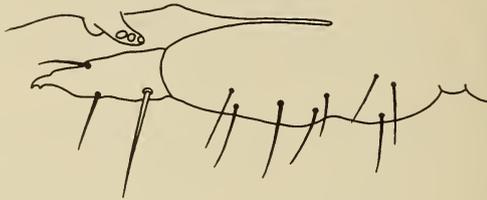


FIG. 22.

*Tetracanthella cassagnai* n. sp. Furca  
et tenaculum, de profil.

griffe. Tibiotarses I, II, III avec 1, 2, 2 ergots dorsaux. Rétinacle avec 3+3 dents, sans poil (fig. 22). Furca voir fig. 22. Il manque souvent une paire de poils au manubrium. Epines anales de forme normale, jamais crochues.

Station. — Pied du Salève, près du Coin (Haute-Savoie), pente Sud, devant l'entrée de la grotte de la Balme; plusieurs exemplaires leg. P. Strinati, 2-II-1952. (Types au Muséum de Genève, Kb 52).

*Entomobrya purpurascens* (Pack.)

Deux mentions explicites seulement de cette espèce en Europe, dans la littérature: un grand nombre d'exemplaires dans une maison près de Paris signalés par DENIS (1934) sous le nom de *Entomobrya subpurpurascens* Denis, et d'innombrables spécimens dans un viel établi en bois dans une carrière souterraine de la région parisienne cités par BALAZUC ET AL. (Vie et Milieu, 2, 1951: 317) sous le nom de *Entomobrya guthriei* (= *subpurpurascens*). CHRISTIANSEN (1958) a vu les spécimens de DENIS et affirme leur identité avec *E. purpurascens*, forme décrite de l'Amérique du

Nord, ce qui fait dire cet auteur qu'en Europe l'espèce est introduite par l'homme.

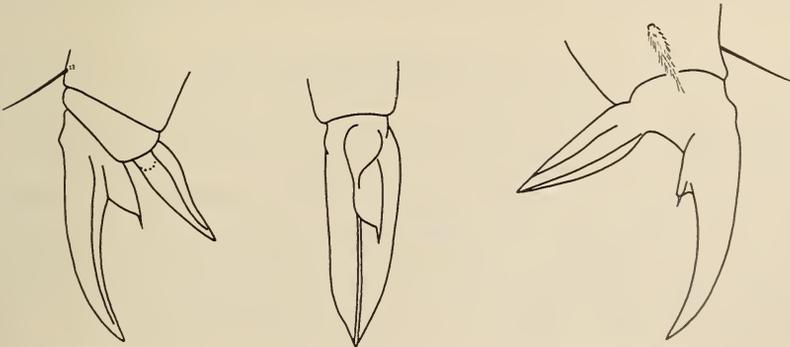
Et voici une nouvelle trouvaille en masse, très comparable à celle de Paris :

Genève, en pleine ville, quartier des Eaux-Vives, maison locative située pas loin d'un grand peuplier, des centaines de spécimens dans une cuvette placée sous un chauffe-eau dans la salle de bains, début de septembre 1961, leg. M. Mamboury. Ces exemplaires appartiennent à la forme B de CHRISTIANSEN, c.-à-d. le pigment violet forme des bandes transversales aux bords postérieurs des segments.

Malgré cette nouvelle station de l'espèce dans une maison, la thèse de l'introduction artificielle en Europe nécessite confirmation, en relation avec la revision de l'espèce voisine et problématique que représente *Entomobrya myrmecophila* Reuter.

*Pseudosinella feneriensis* n.sp. (fig. 23-26)

Justification. — La nouvelle espèce se distingue de toutes les autres par la présence, aux griffes, d'une grande et unique dent interne de forme insolite: cette dent est en effet terminée par une pointe acérée, assez longue et bien individualisée de la partie foliacée (fig. 23-25). On peut penser qu'il s'agit d'une



*Pseudosinella feneriensis* n. sp.

FIG. 23.

Griffe I, face antérieure, un peu tournée vers la face ventrale.

FIG. 24.

Griffe II, crête interne, face ventrale (appendice ventral supprimé).

FIG. 25.

Griffe III, de profil, face antérieure.

particularité d'un troglobie évolué; toutefois, les autres caractères de l'espèce (habitus, longueur des antennes, organe ant. III, mucron) ne témoignent pas d'une adaptation générale très poussée à la vie cavernicole.

**Description.** — Taille: env. 1,5 mm. Blanc. De minuscules grains, visibles aux forts grossissements seulement, de pigment bleu disséminés sur le corps. Aveugle. Habitus d'un *Pseudosinella* terricole. Th. II/III/Abd. I/II/III/IV = 20/10/7/9/10/27. Diagonale céphalique / ant. = 12/17. Ant. I/II/III/IV = 4/9/7/14. Griffes sans dent médiane, et seule la dent postérieure de la paire habituelle

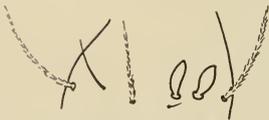


FIG. 26.  
*Pseudosinella feneriensis* n. sp.  
Organe ant. III.

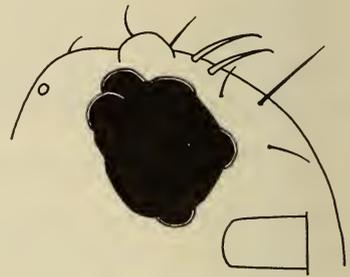


FIG. 27.  
*Bourletiella diffusa* n. sp. Tête du mâle,  
partie supérieure avec les poils épaissis,  
de profil.

est développée. Suivant l'orientation de la griffe, cette dent se présente très différemment (fig. 23-25), mais on remarque toujours la curieuse pointe terminale; le plan de la dent est presque perpendiculaire à celui de la griffe, de sorte que la dent n'apparaît que peu si on regarde la griffe de profil (fig. 25). Sensilles de l'organe ant. III ovoïdes (fig. 26). Ergot dorsal des tibiotarses fin, pointu (fig. 23, 25). Mucron de forme normale, les deux dents de grandeur égale, épine basale distincte. Région non annelée des dents 3 fois plus longue que le mucron. Ténaculum avec 4+4 dents.

**Station.** — 1) Buco della Bondaccia, grotte du Monte Fenera, Borgosesia, Piémont, Italie, 20-X-1961, 4 exempl. leg. MM. V. Aellen, P. & J. Scaramiglia, et P. Strinati. (Types au Muséum de Genève, Md 17).

2) Grotta Chiara, ibidem, 2 exemplaires (Md 19).

*Bourletiella (Heterosminthurus) diffusa* n.sp. (fig. 27)

**Justification.** — Les femelles de cette nouvelle espèce ne semblent différer de *B. bilineata* que par la pigmentation qui est diffuse sur l'ensemble de la tête et du corps. Le mâle, en revanche, porte sur le dos les curieuses productions globuleuses caractéristiques des mâles de *B. nonlineata* Gisin. Mais sur le front, le mâle de *diffusa* a 2 paires de poils épaissis (fig. 27), alors que *nonlineata* n'en possède qu'une seule paire.

**Description.** — Femelles: 1-1,2 mm; Mâle: 1,0 mm. Tête et dos de l'abdomen bleu violet, face ventrale et extrémité plus claires, souvent presque incolores, antennes uniformément violacées. Habitus, yeux, pattes, abd. VI et furca des femelles comme chez *B. bilineata*. Poil subapical de la face dorsale des dents moitié aussi long que le mucron. Mâle avec 2+2 poils frontaux épaissis (fig. 27) et, dans la région occipitale, avec 1+1 poils transformés en globules semblables à ceux qui remplacent les poils sur la partie antérieure du dos jusqu'au niveau des trichobothries abdominales (*nonlineata* a les mêmes globules sur le dos, mais point sur la tête).

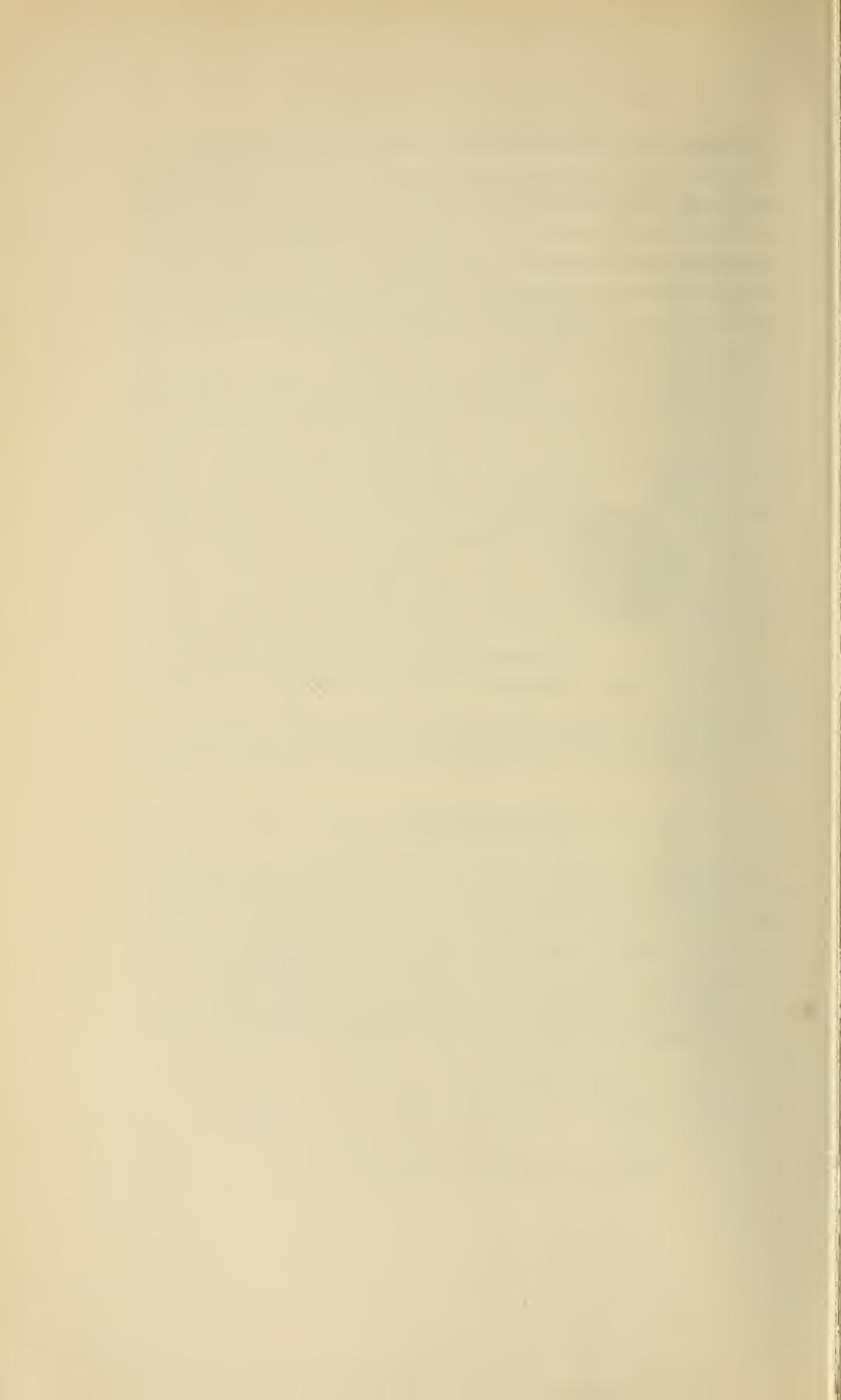
**Stations.** — Rossrücken (Zillertaler Alpen, Tirol), Curvuletum, 2820 m (1 mâle, holotypes, au Muséum de Genève), et 2400 m (8 femelles).

Hornkees (au-dessus de la Berlinerhütte, Zillertaler Alpen), au bord du glacier, 2030 m, 1 femelle. Leg. Prof. H. Janetschek, 1946.

## ZUSAMMENFASSUNG

Beschreibung von 10 neuen Arten, worunter 8 kavernikole (7 *Onychirus* und 1 *Pseudosinella*), 1 *Tetracanthella* und 1 *Bourletiella* aus Jura, Alpen und Appennin. Dazu 1 neue Unterart (von *Onychirus prolatus*). Revisionsbeiträge zu *Hypogastrura litoralis*, *Neanura parva*, *Onychirus cavernicola*, *vornatscheri*, *granulosus* und *postumicus*. Zur Kenntnis der geographischen Verbreitung von *Tullbergia crassiscuspis*, *T. tricuspis* und *Entomobrya purpurascens*.

---



# Nouveaux matériaux pour une faune cavernicole de la Suisse

par

**V. AELLEN et P. STRINATI**

Muséum d'Histoire naturelle, Genève.

Lorsqu'en 1956, nous avons publié nos « *Matériaux pour une faune cavernicole de la Suisse* », nous étions parfaitement conscients qu'une telle liste devrait être complétée un jour ou l'autre, lorsque de nouveaux matériaux auraient été récoltés et identifiés. Nous nous décidons aujourd'hui à publier cette suite, car les recherches fauniques dans les grottes de la Suisse ont apporté tellement de faits nouveaux que notre première liste est complètement dépassée. Alors qu'en 1956, nous avions du matériel de 74 grottes, nous pouvons maintenant en citer trois fois plus, soit 210, réparties dans tous les cantons et toutes les régions de la Suisse. Le nombre des espèces et des sous-espèces animales identifiées a aussi presque triplé, puisque de 128, nous passons aujourd'hui à 338. Comme quelques erreurs ou imprécisions, soit d'identifications, soit dans la situation des grottes, s'étaient inévitablement glissées dans notre premier travail, nous avons cru bien faire en reprenant toutes les données. On peut donc dire que la présente liste annule la précédente.

La très grande majorité de ces 210 grottes ont été visitées par nous-mêmes. Nous n'avons pas vu les suivantes, dont la matériel nous a été aimablement envoyé: BE 32 gouffre de la Tuilerie de la Chaux-d'Abel (R. Gigon), NE 25 grotte de la Dîme (Club Jurasien = CJ), NE 27 grotte aux Amblytèles (CJ, Spéléo-Club des Montagnes Neuchâteloises = SCMN), NE 31 grotte des Recrettes (W. Matthey, SCMN), NE 32 gouffre Burkhard (SCMN), NE 37 exsurgence de la Rasse (SCMN), NE 38 grotte des Roussottes (Ch.

Guyot), NE 39 grotte des Liapes (CJ), NE 40 grotte Stettler (CJ), NE 41 grotte du Crozot (M. Schnyder), NE 43 grotte du Chapeau de Napoléon (J. P. Jéquier), NE 45 grotte de Moron-Est (SCMN), NE 48 gouffre Schupbach (CJ), VD 1 gouffre de Potraux (Soc. Suisse Spéléol. sect. Genève), VD 16 grotte des Pares (M. Audétat), VS 11 grotte Petcheu (Ch. Roth), TI 15 Abisso Buffoli (J. Carl).

Pour rassembler les récoltes occasionnelles d'animaux, faites par les spéléologues, nous avons créé, avec Ch. H. Roth, un organisme central, le Centre d'Etudes et de Recherches Biospéologiques (CERB), dont le siège se trouve au Muséum d'Histoire naturelle de Genève. Nous avons invité les sociétés de spéléologie et leurs membres à récolter des animaux cavernicoles et à nous les envoyer. Le rôle du CERB est encore de trier les récoltes, de les adresser aux divers spécialistes et d'informer les collecteurs des identifications, dès que nous avons connaissance. C'est ainsi que nous avons le plaisir de remercier ici les personnes et groupements suivants, en plus de ceux figurant après les noms des grottes que nous n'avons pas visitées (voir ci-dessus): MM. Cl. Besuchet, L. Chopard, P. A. Chopard, P. Constant, A. Geiser, A. Grobet, G. Pilleri, A. Sermet, A. Strausak, A. Thiébaud, H. Visser't Hooft, Ostschweizerische Gesellschaft für Höhlenforschung (OGH), Groupe Raoul Simonin.

Dans l'ensemble, nous avons adopté le même plan que celui de notre travail de 1956. Cependant, pour alléger le texte, nous avons renoncé à indiquer, après chaque trouvaille, la référence bibliographique éventuelle; par contre, des astérisques (\*) signalent toutes les trouvailles inédites. Nous n'avons pas jugé nécessaire de citer à nouveau les travaux antérieurs à 1956, dont les références figurent dans notre première liste.

A l'intérieur de chaque groupe systématique, les espèces sont citées par ordre alphabétique. Comme dans notre travail de 1956, nous n'incluons pas les parasites des chauves-souris, à l'exception des tiques qui mènent une vie partiellement libre et errent alors dans les grottes. Le système de numérotage des grottes, que nous avons inauguré, a été poursuivi. Cependant, pour le canton du Tessin, nous avons décidé, d'entente avec G. Cotti, d'adopter le numérotage particulier de notre collègue (COTTI et FERRINI, 1961).

Enfin, c'est un agréable devoir de remercier très vivement les spécialistes suivants, qui ont examiné notre matériel:

M<sup>mes</sup> L. Juberthie—Jupeau (Symphyla), P. Manfredi (Diplopoda), MM. D. R. Arthur (Acari Ixodidae), A. Baddonnel (Psocoptera), M. Bänninger (Coleoptera Nebria), J. Balazuc (Amphipoda), L. Barbé (Amphipoda), P. de Beauchamp (Turbellaria), J. Beaucournu (Acari Ixodidae), Cl. Besuchet (Coleoptera, Hymenoptera), E. Binder (Mollusca), J. Bitsch (Thysanura, Trichoptera), †P. A. Chappuis (Isopoda Asellota), H. Coiffait (Coleoptera), J. Cooreman (Acari), B. Condé (Diplura), J. M. Demange (Myriapoda), E. Dresco (Opiliones, Araneina), †J. Favre (Mollusca), Ch. Ferrière (Hymenoptera), B. Frochot (Trichoptera), H. Gisin (Collembola), J. Jarrige (Coleoptera Staphylinidae), L. Matile (Diptera), G. Mermod (Mollusca), J. L. Perret (Hirudinea), H. Ribaut (Myriapoda), W. Sauter (Lepidoptera), O. Scheerpeltz (Coleoptera Staphylinidae), U. Scheller (Symphyla), F. Schmid (Trichoptera), O. Schubart (Myriapoda), M. Straskraba (Amphipoda), M. Vachon (Pseudoscorpionidea), A. Vandel (Isopoda Oniscoidea).

### LISTE DES GROTTES

La parution des nouvelles cartes topographiques de la Suisse, soit la « Carte nationale de la Suisse », au 1 : 25.000 (n° 1011 à 1394) et au 1 : 50.000 (n° 205 à 297) et la difficulté de se procurer les anciennes cartes de l' « Atlas topographique de la Suisse » nous ont incités à pointer toutes les grottes sur la « Carte nationale » et à calculer à nouveau les coordonnées et les altitudes. On ne s'étonnera donc pas de constater des différences, à ce sujet, entre notre travail de 1956 et celui-ci.

#### CANTON D'ARGOVIE

AG 1 *Höhlen auf der Ramsfluh*, commune d'Erlinsbach — feuille n° 1089 Aarau: 642.380/252.520, alt. 685 m et 642.410/252.540, alt. 675 m.

#### CANTON D'APPENZELL

AP 1 *Wildkirchli*, commune de Schwende — feuille n° 1115 Sântis: 749.470/239.010, alt. 1480 m.

## CANTON DE BERNE

- BE 1 *Grotte de la Fenêtre*, commune de La Ferrière — feuille n° 1124 Les Bois: 556.880/223.700, alt. 760 m.
- BE 2 *Grotte de la Faille*, commune de La Ferrière — feuille n° 1124 Les Bois: 557.070/224.120, alt. 680 m.
- BE 3 *Grotte de Réclère*, commune de Réclère — feuille n° 1084 Damvant: 560.360/245.510, alt. 655 m.
- BE 4 *Grotte de la Charbonnière*, commune de Sonvilier — feuille n° 1124 Les Bois: 561.850/220.780, alt. 1050 m.
- BE 5 *Grotte Bleue*, commune de Renan — feuille n° 1144 Val de Ruz: 562.000/217.970, alt. 1210 m.
- BE 6 *Grotte de la Musaraigne*, commune de Sonvilier — feuille n° 1124 Les Bois: 562.220/218.090, alt. 1220 m.
- BE 7 *Grotte de l'Echelette*, commune de Sonvilier — feuille n° 1124 Les Bois: 562.240/218.100, alt. 1220 m.
- BE 8 *Grotte de Milandre*, commune de Boncourt — feuille n° 1065 Bonfol: 568.150/259.450, alt. 410 m.
- BE 9 *Grotte de Saint-Brais I*, commune de Glovelier — feuille n° 1105 Bellelay: 577.570/240.240, alt. 970 m. (= grotte de Saint-Antoine).
- BE 10 *Grotte de Lajoux*, commune de Lajoux — feuille n° 1105 Bellelay: 578.090/237.100, alt. 970 m.
- BE 11 *Creux d'Entier*, commune de Châtelat — feuille n° 1105 Bellelay: 580.620/236.340, alt. 965 m.
- BE 12 *Grotte des Blanches Fontaines*, commune d'Undervelier — feuille n° 1105 Bellelay: 583.650/237.800, alt. 580 m.
- BE 13 *Gitziloch*, commune de Court — feuille n° 1106 Moutier: 592.610/233.080, alt. 900 m env.
- BE 14 *Grotte de Chéfano*, commune de Roches — feuille n° 1106 Moutier: 595.850/240.000, alt. 800 m env. (= grotte sur le Vevay).
- BE 15 *Grotte du Tunnel*, commune de Court — feuille n° 1106 Moutier: 593.030/232.910, alt. 660 m.
- BE 16 *Beatushöhle*, commune de Beatenberg — feuille n° 254 Interlaken: 626.250/170.450, alt. 690 m.
- BE 17 *Pechhöhle*, commune de Röschenz — feuille n° 1066 Rodersdorf: 601.750/254.400, alt. 555 m.

- BE 18 *Grotte du Bec de Corbeau*, commune de Saicourt — feuille n° 1105 Bellelay: 579.580/232.460, alt. 1045 m. (= cave au Cros).
- BE 19 *Grotte de Crémines I*, commune de Crémines — feuille n° 1106 Moutier: 600.220/236.240, alt. 750 m.
- BE 20 *Grotte de Crémines II*, commune de Crémines — feuille n° 1106 Moutier: 600.290/236.130, alt. 760 m.
- BE 21 *Grotte de Crémines III*, commune de Crémines — feuille n° 1106 Moutier: 600.320/236.060, alt. 770 m.
- BE 22 *Bâme du Frère Colas*, commune de Saint-Ursanne — feuille n° 1085 St Ursanne: 578.020/243.850, alt. 730 m.
- BE 23 *Höhleloch*, commune de Twann — feuille n° 1145 Bielersee: 578.440/216.160, alt. 520 m.
- BE 24 *Grotte de Twann*, commune de Twann — feuille n° 1145 Bielersee: 578.210/215.890, alt. 475 m.
- BE 25 *Grotte de la Rouge-Eau*, commune de Saicourt — feuille n° 1105 Bellelay: 580.720/233.410, alt. 930 m.
- BE 26 *Gouffre de la Rouge-Eau*, commune de Saicourt — feuille n° 1105 Bellelay: 580.720/233.470, alt. 920 m.
- BE 27 *Grottes du Château*, commune de Saint-Ursanne — feuille n° 1085 St Ursanne: 578.590/246.310, alt. 515 m. (= grotte de Saint-Ursanne).
- BE 28 *Grotte de Sainte-Colombe*, commune d'Undervelier — feuille n° 1105 Bellelay: 583.410/239.560, alt. 531 m. (= grotte d'Undervelier).
- BE 29 *Gouffre du Cul des Prés*, commune de La Ferrière — feuille n° 1124 Les Bois: 557.030/223.430, alt. 770 m.
- BE 30 *Grotte de Saint-Brais II*, commune de Glovelier — feuille n° 1105 Bellelay: 577.510/240.290, alt. 970 m.
- BE 31 *Grotte des Moines*, commune de Pleigne — feuille n° 1086 Delémont: 585.300/251.690, alt. 620 m.
- BE 32 *Gouffre de la Tuilerie de la Chaux-d'Abel*, commune de Sonvilier — feuille n° 1124 Les Bois: 562.320/225.150, alt. 1000 m.
- BE 33 *Silberloch*, commune de Röschenz — feuille n° 1066 Rodersdorf: 601.750/254.410, alt. 555 m.
- BE 34 *Grotte de la Vauchotte I*, commune de Goumois — feuille n° 1104 Saignelégier: 563.450/235.270, alt. 665 m env.

- BE 35 *Grotte de Vautenaivre*, commune de Goumois — feuille n° 1104 Saignelégier: 564.370/236.170, alt. 730 m env.
- BE 36 *Grotte de Vorbourg*, commune de Delémont — feuille n° 1086 Delémont: 593.990/247.570, alt. 430 m.
- BE 37 *Grand creux de Montfaucon*, commune du Bémont — feuille n° 1105 Bellelay: 569.070/235.700, alt. 1000 m. (= gouffre du Grand Creux).
- BE 38 *Bärenlöcher*, commune de Laufen — feuille n° 1087 Passwang: 602.730/251.740, alt. 460 m.
- BE 39 *Chorbalm*, commune de Lauterbrunnen — feuille n° 254 Interlaken: 636.650/159.240, alt. 870 m.
- BE 40 *Grotte du Condor*, commune de Laufen — feuille n° 1087 Passwang: 602.550/250.010, alt. 390 m.
- BE 41 *Grotte de Corcelles*, commune de Corcelles — feuille n° 1107 Balsthal: 602.700/238.220, alt. 780 m.
- BE 42 *Grotte de l'Envers*, commune de Tramelan — feuille n° 1125 Chasseral: 573.960/229.150, alt. 980 m.
- BE 43 *Höhle bei Faulensee*, commune de Spiez — feuille n° 253 Gantrisch: 619.520/169.920, alt. 600 m.
- BE 44 *Ibachhöhle*, commune de Brislach — feuille n° 1087 Passwang: 609.710/252.740, alt. 390 m.
- BE 45 *Kohlerhöhle*, commune de Brislach — feuille n° 1087 Passwang: 609.800/253.480, alt. 375 m.
- BE 46 *Höhle bei Krauchthal*, commune de Krauchthal — feuille n° 1147 Burgdorf: 610.120/206.560, alt. 640 m.
- BE 47 *Zwerglichilchli*, commune d'Oberwil im Simmental — feuille n° 253 Gantrisch: 601.200/168.600, alt. 1120 m.
- BE 48 *Grotte de La Neuveville*, commune de La Neuveville — feuille n° 1145 Bielersee: 573.830/213.080, alt. 485 m.
- BE 49 *Baume des Prés de Mijoux*, commune de Nods — feuille n° 1125 Chasseral: 573.770/220.540, alt. 1170 m.
- BE 50 *Schälloch*, commune de Brislach — feuille n° 1067 Arlesheim: 608.370/254.080, alt. 360 m.
- BE 51 *Höhle beim Schnurenloch*, commune d'Oberwil im Simmental — feuille n° 253 Gantrisch: 601.100/168.630 alt. 1220 m.

## CANTON DE BÂLE

- BL 1 *Bruderloch*, commune de Tecknau — feuille n° 1068 Sis-sach: 635.020/254.210, alt. 500 m.

- BL 2 *Teufelsküche*, commune de Wenslingen — feuille n° 1068  
Sissach: 635.160/254.840, alt. 540 m.
- BL 3 *Arlesheimer Höhle I*, commune d'Arlesheim — feuille n°  
1067 Arlesheim: 614.340/260.330, alt. 450 m.
- BL 4 *Arlesheimer Höhle II*, commune d'Arlesheim — feuille n°  
1067 Arlesheim: 614.340/260.390, alt. 455 m.
- BL 5 *Höhle am Schalberg*, commune de Pfeffingen — feuille  
n° 1067 Arlesheim: 609.700/209.200, alt. 425 m.

## CANTON DE FRIBOURG

- FR 1 *Grotte du Glacier*, commune de Montbovon — feuille n° 1264  
Montreux: 565.390/143.080, alt. 1820 m. (= grottes de  
Naye).
- FR 2 *Souterrain du Vully*, commune de Bas-Vully — feuille  
n° 1165 Murten: 573.890/201.470, alt. 650 m.

## CANTON DE GENÈVE

- GE 1 *Grottes du Bois des Frères*, commune de Vernier — feuille  
n° 1300 Chancy: 496.240/118.700, alt. 395 et 496.320/  
118.700, alt. 405 m.
- GE 2 *Grotte du Pont Butin*, commune de Lancy — feuille n° 1300  
Chancy: 497.380/117.520, alt. 390 m.
- GE 3 *Grotte de la Roulavaz galerie 1*, commune de Dardagny —  
feuille n° 1300 Chancy: 487.960/117.800, alt. 423 m.
- GE 4 *Grotte de la Roulavaz galerie 2*, commune de Dardagny —  
feuille n° 1300 Chancy: 487.950/117.780, alt. 419 m.
- GE 5 *Grotte de la Roulavaz galerie 6*, commune de Dardagny —  
feuille n° 1300 Chancy: 487.690/117.730, alt. 418 m.

## CANTON DE GLARIS

- GL 1 *Grosses Mamilchloch*, commune d'Ennenda — feuille n°  
1153 Klöntal: 724.350/211.980, alt. 680 m.
- GL 2 *Kleines Mamilchloch*, commune d'Ennenda — feuille n°  
1153 Klöntal: 724.370/211.920, alt. 680 m.

## CANTON DES GRISONS

- GR 1 *Cuvel La S-chala I*, commune de Sent — feuille n° 249  
Tarasp: 824.430/187.580, alt. 1390 m. env. (= Höhle  
bei La S-chala).

- GR 2 *Cuvel La S-chala II*, commune de Sent = feuille n° 249  
Tarasp: 824.440/187.530, alt. 1400 m. env.

## CANTON DE LUCERNE

- LU 1 *Grubisbalm*, commune de Vitznau — feuille n° 1151 Rigi:  
679.700/208.820, alt. 900 m.
- LU 2 *Neuenburgerhöhle*, commune de Flühli — feuille n° 1189  
Sörenberg: 640.300/185.180, alt. 1700 m.

## CANTON DE NEUCHÂTEL

- NE 1 *Grotte de Vers-chez-le-Brandt*, commune des Verrières —  
feuille n° 1162 Les Verrières: 526.420/198.970, alt.  
1160 m.
- NE 2 *Grotte aux Fées de Noirvaux*, commune de La Côte-aux-  
Fées — feuille n° 1182 Ste Croix: 529.260/190.240,  
alt. 1040 m. (= baume de Noirvaux).
- NE 3 *Baume de Longeaigue*, commune de Buttes — feuille n° 1182  
Ste Croix 529.900/191.580, alt. 815 m.
- NE 4 *Grotte de la Baume*, commune de Saint-Sulpice — feuille  
n° 1163 Travers: 532.720/199.060, alt. 1170 m.
- NE 5 *Grotte-résurgence de l'Ubena*, commune de Saint-Sulpice —  
feuille n° 1163 Travers: 534.010/196.360, alt. 930 m.
- NE 6 *Grotte des Services Industriels*, commune de Fleurier —  
feuille n° 1183 Grandson: 534.350/193.650, alt. 770 m.  
(= grotte de la Raisse = grotte de Fleurier).
- NE 7 *Grotte de la Sourde*, commune de Môtiers — feuille n° 1163  
Travers: 537.470/195.120, alt. 760 m.
- NE 8 *Grotte de Môtiers*, commune de Môtiers — feuille n° 1163  
Travers: 537.620/195.260, alt. 780 m. (= grotte de la  
Cascade = grotte à Jean-Jacques).
- NE 9 *Grotte des Faux-Monnayeurs*, commune des Brenets —  
feuille n° 1143 Le Locle: 545.100/214.970, alt. 890 m.
- NE 10 *Grotte de Moron-Ouest*, commune des Planchettes — feuille  
n° 1143 Le Locle: 547.250/215.830, alt. 695 m. (= grotte  
de Moron = grotte de la Tuffière).
- NE 11 *Grotte aux Filles*, commune de Saint-Aubin-Sauges —  
feuille n° 1183 Grandson: 548.800/193.110, alt. 435 m.

- NE 12 *Grotte de Prépunel*, commune de Brot-Dessous — feuille n° 1163 Travers: 549.100/202.470, alt. 1130 m (= grotte des Chaumes = grotte de Thomasset).
- NE 13 *Grotte de Cotencher*, commune de Rochefort — feuille n° 1164 Neuchâtel: 551.610/201.600, alt. 660 m.
- NE 14 *Grotte du Chemin de Fer*, commune de Boudry — feuille n° 1164 Neuchâtel: 551.690/201.560, alt. 610 m. (= grotte de Bourguet = grotte de Rochefort).
- NE 15 *Grotte de Ver*, commune de Boudry — feuille n° 1164 Neuchâtel: 552.220/201.230, alt. 540 m.
- NE 16 *Grotte du Four*, commune de Boudry — feuille n° 1164 Neuchâtel: 552.380/201.330, alt. 520 m.
- NE 17 *Grotte de la Prise de Pierre*, commune de Boudry — feuille n° 1164 Neuchâtel: 552.600/201.430, alt. 540 m.
- NE 18 *Puits des Buges occidental*, commune de Boudry — feuille n° 1164 Neuchâtel: 552.820/201.670, alt. 565 m.
- NE 19 *Puits des Buges oriental*, commune de Boudry — feuille n° 1164 Neuchâtel: 552.860/201.680, alt. 565 m. (= grotte de Trois Rods).
- NE 20 *Grotte du Lierre*, commune de La Chaux-de-Fonds — feuille n° 1124 Les Bois: 553.450/221.300, alt. 670 m.
- NE 21 *Grotte du Bichon*, commune de La Chaux-de-Fonds — feuille n° 1124 Les Bois: 555.220/222.470, alt. 850 m.
- NE 22 *Grotte de la Roche aux Crocs*, commune de Fontaines — feuille n° 1144 Val de Ruz: 555.140/213.100, alt. 1200 m.
- NE 23 *Grotte de l'Ours*, commune de La Chaux-de-Fonds — feuille n° 1124 Les Bois: 555.670/219.830, alt. 980 m.
- NE 24 *Grotte du Sable*, commune de La Chaux-de-Fonds — feuille n° 1124 Les Bois: 555.750/219.850, alt. 960 m.
- NE 25 *Grotte de la Dime*, commune de La Chaux-de-Fonds — feuille n° 1124 Les Bois: 557.010/220.720, alt. 970 m.
- NE 26 *Grotte de Pertuis*, commune de Chézard-Saint-Martin — feuille n° 1144 Val de Ruz: 561.800/216.070, alt. 1060 m. (= baume à Noé).
- NE 27 *Grotte aux Amblytèles*, commune de Dombresson — feuille n° 1144 Val de Ruz: 561.950/216.020, alt. 1100 m.
- NE 28 *Grotte des Plaints*, commune de Couvet — feuille n° 1163 Travers: 538.230/199.910, alt. 1080 m.

- NE 29 *Grotte des Cambudes I*, commune de Couvet — feuille n° 1163 Travers: 538.300/199.920, alt. 1050 m.
- NE 30 *Grotte des Cambudes II*, commune de Couvet — feuille n° 1163 Travers: 538.370/199.980, alt. 1060 m.
- NE 31 *Grotte des Recrettes*, commune des Brenets — feuille n° 1143 Le Locle: 546.820/215.350, alt. 1020 m.
- NE 32 *Gouffre Burkhard*, commune de Dombresson — feuille n° 1144 Val de Ruz: 562.420/216.420, alt. 1120 m.  
( = gouffre de la Combe Mauley).
- NE 33 *Grotte des Grands Bochats*, commune de La Chaux-du-Milieu — feuille n° 1143 Le Locle: 544.610/206.630, alt. 1130 m.
- NE 34 *Glacière de Monlési*, commune de Boveresse — feuille n° 1163 Travers: 535.000/198.900, alt. 1130 m.
- NE 35 *Grotte du Petit Tunnel de Noirvaux*, commune de La Côte-aux-Fées — feuille n° 1182 Ste Croix: 529.370/190.220, alt. 945 m.
- NE 36 *Grotte du Plan des Auges*, commune de Buttes — feuille n° 1183 Grandson: 533.080/192.380, alt. 1050 m.
- NE 37 *Exsurgence de la Rasse*, commune de La Chaux-de-Fonds — feuille n° 1124 Les Bois: 555.480/223.120, alt. 625 m.
- NE 38 *Grotte des Roussottes*, commune du Cerneux-Péquignot — feuille n° 1143 Le Locle : 543.120/209.620, alt. 1200 m.
- NE 39 *Grotte des Liapes*, commune de La Chaux-de-Fonds — feuille n° 1124 Les Bois: 555.700/219.850, alt. 980 m.
- NE 40 *Grotte Stettler*, commune de La Chaux-de-Fonds — feuille n° 1124 Les Bois: 555.730/220.080, alt. 990 m.
- NE 41 *Grotte du Crozot*, commune du Locle — feuille n° 1143 Le Locle: 544.400/209.870, alt. 1060 m.
- NE 42 *Grotte des Roches Bornel*, commune des Brenets — feuille n° 1143 Le Locle: 544.600/214.550, alt. 795 m.
- NE 43 *Grotte du Chapeau de Napoléon*, commune de Saint-Sulpice — feuille n° 1163 Travers: 533.900/195.150, alt. 910 m.  
env.
- NE 44 *Baume du Landeron*, commune de Landeron-Combes — feuille n° 1145 Bielersee: 571.370/212.400, alt. 495 m.
- NE 45 *Grotte de Moron-Est*, commune des Planchettes — feuille n° 1143 Le Locle: 547.270/215.830, alt. 700 m.

- NE 46 *Grotte de la Toffière*, commune des Brenets — feuille n° 1143  
Le Locle: 544.440/213.920, alt. 750 m.
- NE 47 *Grotte de la Tourne*, commune de Rochefort feuille n° 1164  
Neuchâtel: 551.200/204.410, alt. 1010 m.
- NE 48 *Gouffre Schupbach*, commune de La Chaux-de-Fonds —  
feuille n° 1124 Les Bois : 555.400/221.680, alt. 1005 m.  
( = gouffre Hainard).

## CANTON DE SAINT-GALL

- SG 1 *Kristallhöhle*, commune d'Oberriet — feuille n° 1095 Gais:  
758.410/243.450, alt. 620 m.
- SG 2 *Wildenmannlisloch*, commune d'Alt Sankt Johann — feuille  
n° 1134 Walensee: 737.730/225.690, alt. 1640 m.
- SG 3 *Wildenmannlischli*, commune de Buchs — feuille n° 1135  
Buchs: 752.740/224.650, alt. 865 m.
- SG 4 *Höhle bei Freienbach*, commune d'Oberriet — feuille n° 1095  
Gais: 758.970/242.070, alt. 580 m.

## CANTON DE SCHAFFHOUSE

- SH 1 *Freudentalhöhle*, commune de Schaffhausen — feuille n°  
1032 Diessenhofen: 690.000/287.410, alt. 530 m.
- SH 2 *Höhle Vorder-Eichen*, commune de Thayngen — feuille  
n° 1032 Diessenhofen: 693.830/288.600, alt. 440 m.

## CANTON DE SOLEURE

- SO 1 *Nidlenloch*, commune d'Oberdorf — feuille n° 1107 Balst-  
hal: 603.530/233.410, alt. 1265 m.
- SO 2 *Glitzersteinhöhle*, commune de Gempen — feuille n° 1067  
Arlesheim: 615.720/258.130, alt. 630 m. ( = Gempen-  
höhle = Ingelsteinerhöhle).
- SO 3 *Milchlöchli*, commune de Hochwald — feuille n° 1067  
Arlesheim: 614.820/257.330, alt. 680 m.
- SO 4 *Fensterloch*, commune de Gempen — feuille n° 1067 Arles-  
heim: 615.630/258.140, alt. 630 m. ( = Dornacher  
Höhle).
- SO 5 *Heidenlochhöhle*, commune de Wangen b. Olten — feuille  
n° 1108 Murgenthal: 633.620/241.050, alt. 660 m.

- SO 6 *Höhle bei Erschwil*, commune d'Erschwil — feuille n° 1087  
Passwang: 608.090/245.480, alt. 860 m. (= Erschwiler  
Höhle).
- SO 7 *Heidenküche*, commune de Himmelried — feuille n° 1087  
Passwang: 609.860/253.470, alt. 390 m.
- SO 8 *Schindelbodenhöhle*, commune de Himmelried — feuille  
n° 1087 Passwang: 609.760/252.730, alt. 400 m.
- SO 9 *Müliholenfelshöhle*, commune d'Erschwil — feuille n° 1087  
Passwang: 607.290/247.340, alt. 565 m.

## CANTON DE SCHWYZ

- SZ 1 *Hölloch*, commune du Muotathal — feuille n° 1172 Muo-  
tatal: 702.720/203.710, alt. 740 m.
- SZ 2 *Lauloch*, commune du Muotathal — feuille n° 1172 Muo-  
tatal: 697.400/205.280, alt. 810 m.

## CANTON DE THURGOVIE

- TH 1 *Bruderloch*, commune de Schönholzerswilen — feuille  
n° 1074 Bischofszell: 727.240/263.830, alt. 595 m.

## CANTON DU TESSIN

- TI 1 *Grotta del Tesoro*, commune de Carona — feuille n° 1353  
Lugano: 716.350/92.230, alt. 580 m. (= Tesuron =  
grotta dei Magnani).
- TI 6 *Grotta dei Tre Buchi*, commune de Mendrisio — feuille  
n° 1373 Mendrisio: 720.430/82.050, alt. 570 m. (= Tri  
Böcc).
- TI 15 *Abisso Buffoli*, commune de Brè — feuille n° 1353 Lugano:  
719.610/96.320, alt. 820 m. (= Fiadaduu dal Laac  
= grotta di Brè I).
- TI 16 *Grotta del Mago*, commune de Rancate — feuille n° 1373  
Mendrisio: 718.800/82.450, alt. 360 m.
- TI 27 *Böcc da la Ratategna*, commune de Tremona — feuille n° 1373  
Mendrisio: 718.210/82.360, alt. 590 m. (= grotta del  
Casino).
- TI 32 *Grotta del Demanio*, commune de Morbio-Superiore —  
feuille n° 1373 Mendrisio: 723.000/80.500, alt. 415 m.

- TI 83 *Tana del Speruch*, commune de Cabbio — feuille n° 1373  
Mendrisio: 724.480/83.390, alt. 560 m.
- TI 90 *Crepacchi di Tremona*, commune de Tremona — feuille  
n° 1373 Mendrisio: 718.175-200/82.600-800, alt. 570 à  
610 m.

## CANTON D'URI

- UR 1 *Kridenloch*, commune d'Unterschächen — feuille n° 246  
Klausenpass: 701.320/190.530, alt. 1250 m. env.

## CANTON D'UNTERWALD

- UW 1 *Fikenloch*, commune de Kerns — feuille n° 1190 Melchtal:  
670.460/182.840, alt. 2406 m.

## CANTON DE VAUD

- VD 1 *Gouffre de Potraux*, commune de La Rippe — feuille  
n° 1260 Col de la Faucille: 497.450/141.550, alt. 1450 m.
- VD 2 *Grotte de la Citerne des Pralies*, commune de Saint-Cergue —  
feuille n° 1261 Nyon: 499.060/145.020, alt. 1185 m.  
( = gouffre de Cuvaloup = gouffre des Pralies).
- VD 3 *Grotte du Biblanc*, commune du Chenit — feuille n° 1241  
Marchairuz: 503.800/157.270, alt. 1120 m.
- VD 4 *Chaudière d'Enfer*, commune de L'Abbaye — feuille n° 1221  
Le Sentier: 514.650/166.800, alt. 1090 m. ( = grotte de  
L'Abbaye).
- VD 5 *Gouffre de la Chaudière d'Enfer*, commune de l'Abbaye —  
feuille n° 1221 Le Sentier: 514.560/166.760, alt. 1050 m.
- VD 6 *Grotte aux Fées supérieure de Vallorbe*, commune de Val-  
lorbe — feuille n° 1202 Orbe: 516.050/172.640, alt.  
840 m.
- VD 7 *Grotte aux Fées inférieure de Vallorbe*, commune de Val-  
lorbe — feuille n° 1202 Orbe: 516.090/172.630, alt.  
820 m.
- VD 8 *Grotte du Ruisseau*, commune de Vaulion — feuille n° 1202  
Orbe: 519.030/170.510, alt. 1020 m. ( = grotte du Gros  
Fort).
- VD 9 *Cave aux Fées*, commune de Romainmôtier — feuille  
n° 1202 Orbe: 526.060/171.950, alt. 660 m.

- VD 10 *Grotte de l'Arnon*, commune de Sainte-Croix — feuille n° 1182 Ste Croix: 531.610/184.710, alt. 660 m. (= grotte du Menuisier).
- VD 11 *Grotte de Covatannaz*, commune de Sainte-Croix — feuille n° 1182 Ste Croix: 531.180/185.300, alt. 820 m. et 531.000/185.300, alt. 790 m. La grotte du Fontanet VD 11 (= grotte des Lacs) et la grotte du Vertige VD 13 communiquent entre elles; c'est pour cette raison que nous les avons réunies sous un seul nom et un seul numéro. Cf. AUDÉTAT, *Stalactite 4* (3): 9-10, 1954.
- VD 12 *Grotte de la Grande Poule*, commune de Sainte-Croix — feuille n° 1182 Ste Croix: 531.150/185.320, alt. 850 m.
- VD 13 Voir VD 11.
- VD 14 *Grotte du Grand Fontanet*, commune de Vugelles-La Mothe — feuille n° 1183 Grandson: 533.370/185.830, alt. 600 m. (= grotte 1 de La Mothe).
- VD 15 *Grotte de Vugelles-La Mothe*, commune de Vugelles-La Mothe — feuille n° 1183 Grandson: 533.400/185.850, alt. 600 m. (= grotte 2 de La Mothe).
- VD 16 *Grotte des Pares*, commune de Roche — feuille n° 1264 Montreux: 561.750/134.950, alt. 850 m.
- VD 17 Sous ce numéro, nous avons classé, dans notre liste de 1956, la grotte du Glacier. En réalité, celle-ci est située dans le canton de Fribourg et figure, ci-dessus, à FR 1.
- VD 18 *Gouffre-glacier du Col d'Arrenaz*, commune de Montreux — Veytaux — feuille n° 1264 Montreux: 565.550/142.680, alt. 1880 m.
- VD 19 *Grotte d'Ollon I*, commune d'Ollon — feuille n° 272 St Maurice: 566.000/127.630, alt. 500 m. (= grotte des Morisaz).
- VD 20 *Grotte d'Ollon II*, commune d'Ollon — feuille n° 272 St Maurice: 566.320/127.830, alt. 580 m.
- VD 21 *Grotte des Dentaux*, commune de Villeneuve — feuille n° 1264 Montreux: 563.620/141.540, alt. 1640 m.
- VD 22 *Tanne à Brissac*, commune de Villeneuve — feuille n° 1264 Montreux: 563.580/141.530, alt. 1640 m.
- VD 23 *Cave à Blanchard*, commune de Vaulion — feuille n° 1222 Cossonay: 517.150/169.660, alt. 1200 m.

- VD 24 *Grotte du Bois du Corps de Garde*, commune de Saint-Cergue — feuille n° 1261 Nyon: 500.250/144.450, alt. 1170 m.
- VD 25 *Grotte de la Cluse des Entonnoirs*, commune du Lieu — feuille n° 1221 Le Sentier: 509.290/164.920, alt. 1040 m.
- VD 26 *Baume Ouest du Marchairuz*, commune de Gimel — feuille n° 1241 Marchairuz: 508.600/155.970, alt. 1450 m.
- VD 27 *Baume Est du Marchairuz*, commune de Gimel — feuille n° 1241 Marchairuz: 508.620/156.000, alt. 1450 m.
- VD 28 *Grotte aux Ours*, commune de Montricher — feuille n° 1222 Cossonay: 515.660/162.390, alt. 1425 m. (= grotte à Chenuz).
- VD 29 *Grotte du Pontet I*, commune de Sainte-Croix — feuille n° 1182 Ste Croix : 532.470/185.330, alt. 775 m.
- VD 30 *Grotte du Pontet II*, commune de Vuiteboeuf — feuille n° 1183 Grandson: 532.520/185.330, alt. 755 m. (= grottes à Jules).
- VD 31 *Grotte du Puits de Vaultion*, commune de Vaultion — feuille n° 1202 Orbe: 519.030/170.250, alt. 1025 m. (= grotte du Puits = grotte de la Pernon).
- VD 32 *Baume de la Route*, commune du Chenit — feuille n° 1241 Marchairuz: 504.100/155.530, alt. 1370 m.
- VD 33 *Glacière de Saint-Livres*, commune de Bière — feuille n° 1241 Marchairuz: 512.410/157.750, alt. 1365 m. (= glacière du Pré-St Livres).
- VD 34 *Puits de la Venoge*, commune de L'Isle — feuille n° 1222 Cossonay: 520.410/163.720, alt. 715 m.
- VD 35 *Trou du Siphon*, commune de Vaultion — feuille n° 1222 Cossonay: 517.170/169.600, alt. 1160 m.
- VD 36 *Grottes des Bioles*, commune d'Arzier — feuille n° 1241 Marchairuz: 502.490/148.570, alt. 1280 m. et 502.500/148.550, alt. 1280 m. (= baume Nord des Bioles = Eglise-des-Bioles).
- VD 37 *Carrières souterraines d'Oleyres*, commune d'Oleyres — feuille n° 1185 Fribourg: 569.800/189.430, alt. 545 m.
- VD 38 *Grotte de la Grande-Rolaz*, commune du Chenit — feuille n° 1241 Marchairuz: 507.790/157.480, alt. 1345 m. (= baume du Bovairon).

- VD 39 *Gouffre du Chevrier*, commune de Leysin — feuille n° 1265  
Les Mosses: 567.740/135.870, alt. 1830 m.
- VD 40 *Grotte Froide de Bryon*, commune de Leysin — feuille  
n° 1265 Les Mosses: 567.740/135.900, alt. 1830 m.
- VD 41 *Grotte de la Lunette*, commune de Leysin — feuille n° 1265  
Les Mosses: 567.740/135.910, alt. 1830 m.
- VD 42 *Creux Noir*, commune de Sainte-Croix — feuille n° 1182  
Ste Croix: 523.400/184.100, alt. 1135 m.
- VD 43 *Cave Noire*, commune de Baulmes — feuille n° 1182 Ste  
Croix: 527.930/183.660, alt. 1420 m.
- VD 44 *Grande baume du Pré d'Aubonne*, commune de Gimel —  
feuille n° 1241 Marchairuz: 509.510/155.900, alt. 1390 m.
- VD 45 *Grotte de la Vaux*, commune de Villars-Burquin — feuille  
n° 1183 Grandson: 537.730/192.020, alt. 1300 m.
- VD 46 *Grotte Vonette Douguet*, commune de Vallorbe — feuille  
n° 1202 Orbe: 515.860/172.430, alt. 930 m.
- VD 47 *Salines de Bex galerie du Bouillet*, commune de Bex —  
feuille n° 272 St Maurice: 568.320/125.290, alt. 620 m.
- VD 48 *Glacière de la Genolière*, commune d'Arzier — feuille  
n° 1241 Marchairuz: 499.060/146.870, alt. 1340 m.
- VD 49 *Glacière de Saint-George*, commune de St George — feuille  
n° 1241 Marchairuz: 508.070/153.430, alt. 1290 m.
- VD 50 *Galerie du Petit Lac*, commune de Montreux-Veytaux —  
feuille n° 1264 Montreux: 565.100/142.700, alt. 1850 m.

## CANTON DU VALAIS

- VS 1 *Grotte de Saint-Martin*, commune de Massongex — feuille  
n° 1304 Val d'Illiez: 566.090/119.430, alt. 540 m.
- VS 2 *Grotte du Poteux*, commune de Saillon — feuille n° 272  
St Maurice: 579.600/113.360, alt. 550 m.
- VS 3 *Grotte de Combiola*, commune de St Martin — feuille n° 273  
Montana: 598.250/115.200, alt. 705 m.
- VS 4 *Lac souterrain de Saint-Léonard*, commune de St Léonard —  
feuille n° 273 Montana: 599.000/122.830, alt. 540 m.
- VS 5 *Grotte aux Fées de Saint-Maurice*, commune de St Maurice —  
feuille n° 1304 Val d'Illiez: 566.250/119.200, alt. 510 m.
- VS 6 *Grotte des Cases*, commune de St Maurice — feuille n° 1304  
Val d'Illiez: 565.810/117.840, alt. 490 m.

- VS 7 *Grotte Adrien Avanthey*, commune de Champéry — feuille n° 1304 Val d'Illicz: 552.370/109.970, alt. 1780 m.  
 VS 8 *Grotte des Crosses*, commune de Vouvry — feuille n° 272 St Maurice: 552.260/133.340, alt. 1740 m.  
 VS 9 *Barmes de Tanay*, commune de Vouvry — feuille n° 272 St. Maurice: 551.920/133.150, alt. 1780 m.  
 VS 10 *Ruli-Puli Loch*, commune de Leuk — feuille n° 273 Montana: 616.500/129.260, alt. 795 m.  
 VS 11 *Grotte Petcheu*, commune d'Orsières — feuille n° 282 Martigny: 575.500/97.050, alt. 1450 m.

## CANTON DE Zoug

- ZG 1 *Höllgrotten*, commune de Menzingen — feuille n° 1131 Zug: 684.790/226.710, alt. 520 m. et 684.770/226.650, alt. 515 m. (= grottes de Baar = Adlerhöhle + Bärenhöhle).

## CANTON DE ZURICH

- ZH 1 *Drachenhöhle*, commune de Küsnacht — feuille n° 1091 Zürich: 688.420/242.310, alt. 545 m.  
 ZH 2 *Fledermaushöhle*, commune de Küsnacht — feuille n° 1091 Zürich: 688.470/242.350, alt. 545 m.  
 ZH 3 *Erdmännliloch*, commune de Bachs — feuille n° 1051 Eglisau: 673.350/266.210, alt. 520 m.

## FAUNE

**Turbellaria**

- indéterminés BE 6\*, NE 1, NE 14\*, NE 26, NE 48\*, SZ 1, VD 33\*, VD 38\*, VS 9\*.  
*Dendrocoelium infernale* Steinm. SZ 2.  
*Fonticola* sp. BE 13\*, NE 14.

**Oligochaeta**

- indéterminés BE 16\*, BE 39\*, BE 48\*, BE 49\*, BE 50\*, GL 1\*, NE 14, NE 15\*, NE 16, NE 31\*, SG 2\*, SO 3\*, SO 8\*, SZ 1\*, UR 1\*, UW 1\*, VD 4\*, VD 21\*, VD 50\*, VS 3\*, VS 8\*, VS 9\*, VD 10\*.

**Hirudinea**

*Trocheta bykowskii* Gedr. NE 1.

**Gastropoda Pulmonata***Carychium tridentatum*

Risso GL 1\*.

*Clausilia biplicata* Mont. SG 3\*.

*Clausilia lineolata* Held. AG 1\*.

*Clausilia plicatula* Drap. VS 4.

*Discus rotundatus* Müll. BE 16\*, BE 22\*, BE 40\*, BE 41\*,  
NE 21, SZ 2\*, TH 1\*, TI 16\*,  
VD 44\*.

*Ena montana* Drap. BE 49\*.

*Euconulus fulvus* Müll. NE 37.

*Helicigona arbustorum* L. NE 21.

*Helicigona arbustorum*, f.  
*alpicola* Charp. FR 1, VD 18.

*Helicigona cingulata* Stud. TI 90\*.

*Helicigona lapicida* L. NE 25, NE 39\*, SO 5\*, VD 24\*.

*Helicodonta angigyra*  
Ziegl. TI 27\*, TI 90\*.

*Helicodonta obvoluta*  
Müll. BE 41\*, SO 9\*.

*Insulivitrina glacialis*  
Forb. VD 49\*, VS 8\*, VS 9\*.

*Isognomostoma isogno-*  
*mostomum* Gmel. ZG 1\*.

*Lymnaea truncatula* Müll. SG 3\*.

*Oxychilus cellarius* Müll. BE 23, BE 34, BL 1\*, NE 14, NE 21,  
NE 26, NE 42\*, SH 2\*, SO 3\*, SO 9\*,  
TH 1\*, VD 29\*.

*Oxychilus glabrus* Stud. SH 2\*.

*Oxychilus helveticus* Blum BE 9, BE 44\*, NE 42, VD 44\*, ZG 1\*,  
ZH 1\*.

*Oxychilus lucidus* Drap. BE 48\*, NE 11\*.

*Pyramidula rupestris*  
Drap. NE 10.

*Trichia hispida* L. BE 29\*, VD 25\*, VD 49\*.

*Vitrea contracta* Westerl. SG 3\*.

**Gastropoda Prosobranchia***Cochlostoma septemspirale*

- Razoum. NE 21, NE 37.  
*Lartetia charpyi* Palad. NE 10, NE 37.  
*Lartetia helvetica* Cless. BE 8.  
*Valvata minuta* Drap. NE 10.  
*Valvata piscinalis* Müll. NE 37.

**Bivalva**

- Pisidium casertanum* Poli SZ 2\*.  
*Pisidium ? hibernicum*  
 Westerl. NE 37.

**Amphipoda**

- Gammarus pulex fossarum*  
 Koch BL 1\*, VD 8\*, ZG 1\*.  
*Gammarus pungens* Milne-  
 Edw. TI 16\*.  
*Niphargus* sp. BE 4, NE 20, SO 6, VD 13, VD 16,  
 VD 26\*, VS 7\*.  
*Niphargus a. aquilex*  
 Schiödte BE 13.  
*Niphargus foreli setiferus*  
 Schell. NE 1\*, NE 8\*, NE 14\*, NE 26\*,  
 VD 7\*, VD 38.  
*Niphargus foreli thienemannii* Schell. AP 1\*, SG 2\*(1).  
*Niphargus k. kochianus*  
 Bate NE 14.  
*Niphargus longicaudatus*  
*rhenorhodanensis* Schell. BE 2, BE 7\*, NE 1, NE 14, NE 37,  
 NE 43\*, NE 47\*, SZ 1, SZ 2, VD 8\*,  
 VD 12, VS 1, VS 5, ZG 1.  
*Niphargus orcinus virei*  
 Chevr. BE 8, BE 12, NE 10, NE 45, SZ 1,  
 VD 4, VD 8, VD 12.

<sup>1</sup> BARBÉ (1961) a identifié des *Niphargus* de cette grotte sous le nom de *N. foreli setiferus*.

*Niphargus stygius*

Schiödte

VD 39\*.

**Isopoda**

## Oniscoidea indéterminés

AG 1\*, BE 40\*, BE 41\*, NE 11\*,  
SG 4\*, SH 1\*, SO 6\*, TH 1\*, TI 32\*,  
TI 83\*, VD 47\*, ZH 3\*.

## Asellota indéterminés

SG 3\*, VD 39\*.

*Androniscus calcivagus*

Verh.

TI 27.

*Androniscus dentiger*

Verh.

BE 48\*, GE 2\*, TI 15\*.

*Androniscus roseus* Koch

ZG 1\*.

*Androniscus subterraneus*

Carl

T1 16.

*Asellus aquaticus* L.

NE 10.

*Asellus cavaticus* Leyd.

BE 13\*, BE 16, NE 1, SG 1, SZ 1, SZ 2.

*Cylisticus convexus*

De Geer

VS 3, VS 10\*.

*Leucocyphoniscus verru-*  
*ciger* Verh.

TI 16.

*Oniscus asellus* L.BE 44\*, BL 4\*, GE 5\*, NE 14\*, SO 8\*,  
VS 5\*.*Porcellio spinipennis mon-*  
*tanus* Budde-Lund

NE 26.

*Trichoniscoides p. pul-*  
*chellus* Legr.

VS 5\*.

*Trichoniscus p. pusillus*

Brandt

SO 8\*.

*Trichoniscus pusillus pro-*  
*visorius* Racov.

NE 14, VD 20\*.

**Symphyla***Scutigere* sp.

VD 2\*.

*Scutigere* *immaculata*

Newp.

BE 7, GE 1,

*Symphylella major* Scheller

VD 4.

*Symphylella vulgaris*

Hansen

BE 7.

**Diplopoda**

indéterminés	BE 13, BE 34*, NE 43*, VD 8.
<i>Atractosoma gibberosum</i>	
Verh.	TI 15, TI 16.
<i>Blaniulus</i> sp.	NE 14*.
<i>Blaniulus guttulatus</i> Bosc	BE 37*.
<i>Boreoiulus simplex</i> Brol.	NE 12.
<i>Brachychaeteuma</i> sp.	BE 8, VS 7*.
<i>Brachydesmus superus</i>	
Latz.	BL 1.
Craspedosomatidae indé-	
terminés	BE 30*, NE 8*.
<i>Glomeris conspersa</i> Koch	SG 3*.
<i>Glomeris helvetica</i> Verh.	AG 1*, VD 43*.
<i>Leptoiulus</i> sp.	VD 49*.
<i>Macheiriophoron</i> sp.	BE 3, BE 24, BL 1, VD 24, VS 1, VS 6.
<i>Macheiriophoron aelleni</i>	
Schub.	ZG 1.
<i>Macheiriophoron s. silvati-</i>	
<i>cum</i> Rothenb.	GE 1.
<i>Mastigonodesmus</i> sp.	VD 29*.
<i>Metaleptophyllum nanum</i>	
Latz.	GE 5*.
<i>Orthochordeumella</i> sp.	BE 16.
<i>Polydesmus</i> sp.	BE 30*, BE 34*, LU 1*.
<i>Polydesmus angustus</i>	
Latz.	BE 35*, FR 2*, NE 2*, NE 14.
<i>Polydesmus h. helveticus</i>	
Verh.	BE 9, BE 18, BE 24, BE 35*, BE 40*, BE 50*, BL 1, GL 1, NE 12, NE 14*, NE 26, SG 1, SG 2, SH 1, SO 8, SO 9, VD 9*, ZG 1.
<i>Polydesmus rothi</i> Manfr.	SO 2, SO 3.
<i>Polydesmus t. testaceus</i>	
Koch	NE 14*, VS 1, VS 6.
<i>Tachypodoiulus albipes</i>	
Koch	FR 2*, GE 3*, LU 2*, NE 26, SH 2*, VS 9*.

**Chilopoda**

<i>Bothropolys leptopus</i>	
Latz.	UR 1*.
Geophilidae indéterminés	BE 10*.
<i>Lithobius</i> sp.	BE 24, BE 50*, BL 1, TI 27*, VS 10.
<i>Lithobius aeruginosus</i>	
Koch	NE 26, VD 24.
<i>Lithobius aulacopus</i> Latz.	BE 4, BE 9, BL 3*, GE 1, NE 21*, SG 3*, SO 9*.
<i>Lithobius crassipes</i> Koch	SO 5*.
<i>Lithobius forficatus</i> Koch	NE 14*.
<i>Lithobius piceus verhoeffi</i>	
Dem.	BE 13, TI 32*.
<i>Lithobius tricuspis</i> Mein.	BE 13, BE 44*, GL 1*, LU 1*, VD 8.
<i>Scolioplanes acuminatus</i>	
Leach	BE 9.
<i>Scolioplanes transsilvanica</i>	
Verh.	VD 24*.

**Pseudoscorpionidea**

indéterminés	NE 43*, SG 4*. VD 10*, VD 24*
<i>Chthonius tenuis</i> Koch	BE 23.
<i>Chthonius tetrachelatus</i>	
Preysl.	BE 48*.
<i>Neobisium</i> sp.	BE 33*, BE 40*, BE 42*, BE 50*, SO 3*, SO 9*, VD 39*, VD 43*.
<i>Neobisium</i> nov. sp. (1)	NE 10.
<i>Neobisium jugorum troglodytes</i> Beier	BE 27.
<i>Neobisium simoni</i> Koch	VD 23*.
<i>Pseudoblothrus strinatii</i>	
Vachon	BE 10, BE 37, NE 12*, NE 26, LU 2*.

**Opiliones**

indéterminés	AG 1*, BE 14*, BE 27*, BE 35*, BE 38*, BE 39*, BE 41*, BE 44*, BE 50*, BE 51*, BL 1*, BL 2*.
--------------	--

<sup>1</sup> Cf. GIGON et AELLEN, 1960: 89.

BL 4\*, GE 5\*, GL 1\*, GR 1\*, GR 2\*,  
 LU 1\*, NE 25\*, NE 33\*, NE 35\*,  
 NE 43\*, NE 44\*, NE 46\*, SG 3\*,  
 SG 4\*, SO 5\*, SO 6\*, SO 8\*, TH 1\*,  
 TI 90\*, UR 1\*, VD 19\*, VD 22\*,  
 VD 24\*, VD 30\*, VD 31\*, VD 32\*,  
 VD 41\*, VD 45\*, VD 46\*, VS 8\*,  
 VS 11\*.

*Ischyropsalis* sp.

SG 3\*, SG 4\*.

*Liobunum* sp.

VS 1.

*Liobunum limbatum* Koch

NE 3.

*Nelima aurantiaca* Sim.

BE 3, BE 4\*, BE 6, BE 7, BE 8, BE 9,  
 BE 18\*, BE 21\*, BE 22, BE 23,  
 BE 25\*, BE 28\*, NE 4, NE 7\*,  
 NE 9, NE 12\*, NE 14\*, NE 20,  
 NE 21, NE 26, NE 31, SG 1\*, SZ 2\*,  
 TI 1, VD 3, VD 4, VD 6, VD 7,  
 VD 9, VD 10, VD 11, VD 12, VD 15,  
 VD 23\*, VD 29\*, VD 35\*, ZG 1.

*Nemastoma chrysomelas*

Herm.

BE 13\*, BE 23\*, VD 2\*, VD 21\*.

*Nemastoma dentipalpe*

Auss.

BE 8.

### Araneina

indéterminés

AG 1\*, AP 1\*, BE 7\*, BE 15\*, BE 20\*,  
 BE 28\*, BE 33\*, BE 38\*, BE 39\*,  
 BE 40\*, BE 41\*, BE 42\*, BE 43\*,  
 BE 44\*, BE 45\*, BE 46\*, BE 47\*,  
 BE 48\*, BE 49\*, BE 50\*, BE 51\*,  
 BL 3\*, BL 4\*, BL 5\*, FR 2\*, GE 2\*,  
 GE 3\*, GE 4\*, GE 5\*, GL 1\*, GL 2\*,  
 GR 1\*, GR 2\*, LU 1\*, LU 2\*, NE 1\*,  
 NE 4\*, NE 11\*, NE 13\*, NE 15\*,  
 NE 20\*, NE 43\*, NE 44\*, NE 46\*,  
 NE 47\*, SG 3\*, SG 4\*, SH 1\*, SH 2\*,  
 SO 6\*, SO 8\*, SO 9\*, TH 1\*, TI 27\*,  
 TI 32\*, TI 83\*, UR 1\*, VD 7\*,  
 VD 20\*, VD 22\*, VD 29\*, VD 30\*,

- VD 38\*, VD 39\*, VD 41\*, VD 43\*,  
 VD 46\*, VD 47\*, VD 49\*, VS 3\*,  
 VS 9\*, VS 11\*, ZH 3\*.
- Amaurobius* sp. NE 26.  
*Amaurobius ferox* Walck. VS 1.  
*Apostenus fuscus* Westr. NE 35\*.  
*Blaniargus* sp. BE 9.  
*Blaniargus herbigrada*  
 Blackw. BE 2, NE 8.  
*Clubiona compta* Koch BE 34\*.  
*Leptyphantes leprosus*  
 Ohl. VD 24\*, VS 2.  
*Leptyphantes pallidus*  
 Cambr. BE 3, BE 4, BE 10\*, BE 18\*, SO 2\*,  
 VD 7\*.
- Lioecranum rupicola* Walck. VS 1.  
*Meta menardi* Latr. BE 1, BE 3, BE 4, BE 8, BE 9, BE 10\*,  
 BE 12\*, BE 13\*, BE 14, BE 17\*,  
 BE 18\*, BE 19\*, BE 20\*, BE 21\*,  
 BE 22, BE 23\*, BE 24\*, BE 25\*,  
 BE 26\*, BE 27\*, BE 30\*, BE 31\*,  
 BE 34\*, BE 35\*, BE 36\*, BL 1\*,  
 BL 2\*, GE 1, NE 3, NE 5, NE 7\*,  
 NE 8\*, NE 9, NE 10, NE 12\*,  
 NE 14, NE 21, NE 25, NE 26,  
 NE 28\*, NE 29\*, NE 30\*, NE 35\*,  
 NE 39, NE 40\*, NE 42\*, SG 1\*,  
 SO 2, SO 3\*, SO 4\*, SO 5\*, SZ 1\*,  
 SZ 2\*, TI 27, TI 90\*, VD 7, VD 9,  
 VD 14\*, VD 21\*, VD 23\*, VD 31\*,  
 VS 1, VS 2, VS 3, VS 5\*, VS 6\*,  
 VS 8\*, VS 10, ZG 1, ZH 1\*.
- Meta mengei* Blackw. NE 26.  
*Meta merianae* Scop. BE 1, BE 3, BE 8, BE 12\*, BE 16\*,  
 BE 23, BL 2\*, NE 9, SO 5\*, TI 16,  
 VD 8, VD 10, VD 14\*, VD 15,  
 VD 31\*, VS 6\*.
- Microneta viaria* Blackw. VD 31\*.  
*Nesticus* sp. BE 24\*.

<i>Nesticus cellulanus</i> Oliv.	BE 13*, BE 21*, BL 1*, BL 2*, VD 29*, ZG 1*.
<i>Nesticus e. eremita</i> Sim.	VS 10.
<i>Nesticus eremita italica</i> Cap.	TI 16, TI 27, TI 90*, VD 19, VS 6*.
<i>Porrhoma</i> sp.	BE 2, BE 9, NE 8, VD 9, VD 19.
<i>Robertus lividus</i> Blackw.	BL 2.
<i>Tegenaria</i> sp.	VS 2.
<i>Tegenaria atrica</i> Koch	VD 15.
<i>Tegenaria silvestris</i> Koch	NE 3, NE 26, VD 24*.
<i>Tegenaria torpida</i> Koch	BE 3*.

**Acari**

i indéterminés	AG 1*, AP 1*, BE 4*, BE 30*, BE 34*, BE 36*, BE 37*, BE 39*, BE 49*, FR 1*, GE 4*, GL 1*, LU 1*, LU 2*, NE 1*, NE 14*, NE 20*, NE 42*, NE 43* NE 44*, NE 47, SG 2*, SG 4*, SO 9*, TH 1*, TI 32*, UR 1*, VD 4*, VD 9*, VD 23*, VD 29*, VD 38*, VD 39*, VD 43*, VD 49*, VS 2*.
<i>Belba</i> sp.	VS 2.
<i>Bimichaelia</i> sp.	SZ 1.
<i>Cyrtolaelaps mucronatus</i> Can.	NE 14.
<i>Damaeus riparius</i> Nic.	VS 8.
<i>Eugamasus</i> sp.	BE 3.
<i>Eugamasus loricatus</i> Wank.	BE 6, BE 10, BL 1, GE 1, GE 2, NE 1, NE 8, NE 14, NE 26, NE 33, SO 2, SZ 1, VD 4, VD 6, VD 7, VD 30, VS 1, VS 5, VS 8.
<i>Eugamasus m. magnus</i> Kram.	BE 8, NE 26.
<i>Eugamasus magnus berlesi</i> Willm.	VD 6, VD 7.
<i>Eugamasus magnus tra-</i> <i>gardhi</i> Oud.	BE 10, NE 14.

*Euryparasitus emarginatus*

Koch BE 9.

*Ixodes vespertilionis* Koch BE 24, BE 34, BE 35, GE 1, SG 1,  
SO 3\*, SO 6\*, VD 29.*Johnstoniana helvetica*

Coor. BE 23.

*Linopodes motatorius* L. GE 1, GE 2, NE 20, SO 3, VD 20, ZG 1.*Parasitus* sp. NE 8\*.*Pergamsus* sp. SO 2\*.*Pergamasus crassipes* L. BE 16.*Phaulodiaspis advena*

Trag. NE 1\*, NE 14, VD 30.

*Poecilochirus carabi* Can. BE 13.*Rhagidia diversicolor* Koch ZG 1.*Rhagidia gelida* Thor. BE 14.*Rhagidia gineti* Coor. VS 7 (1).*Rhagidia mordax grandis*

Willm. BE 18, NE 12.

*Rhagidia pratensis* Koch NE 13.*Rhagidia reflexa* Koch BE 16, GE 2.*Rhagidia spelaea* Wank. NE 15, SG 1, SZ 1, VD 6, VD 7, VS 2.*Rhagidia strasseri* Will. BE 3, NE 4, SZ 1, SZ 2, VD 6.*Rhagidia terricola* Koch GE 1.*Thoribdella brevicornis*

Coor. SZ 2.

*Thoribdella subterranea*

Coor. SO 3.

*Typhlothrombium aelleni*

Coor. BE 7, NE 33.

*Veigiaia transisalae* Oud. BE 9, NE 12, SO 3.**Diplura***Hystrichocampa pelletieri*

Condé NE 10.

<sup>1</sup> Dans le travail de COOREMAN (1959), une erreur s'est glissée à propos de la grotte d'Aventhet (= Adrien Avanthey, VS 7). Celle-ci n'est pas située dans le Jura bernois, mais dans les préalpes du Chablais, canton du Valais. La date n'est pas 7.IV.1957, mais 10.VIII.1958.

*Plusiocampa bourgoini*

Condé BE 10, BE 35, BE 42\*, NE 1\*, NE 10,  
NE 20, NE 21, NE 26, NE 31,  
NE 42, NE 47, SO 1.

*Plusiocampa caprai* Condé GR 1\*.

*Plusiocampa sollaudi*

Denis BE 3, BE 8, BE 9, BE 10, BE 35,  
BE 37\*, BL 1, BL 2, NE 8, NE 12\*,  
NE 13\*, NE 14, NE 26, NE 42\*,  
NE 47, SO 1, SO 2\*, SO 3\*, SO 9\*,  
VD 7, VD 12, VD 23\*, VD 28\*,  
VD 29\*.

**Thysanura**

indéterminés NE 43\*, SG 4\*, VS 1\*, VS 2\*.

*Dilta* sp. GL 1\*, VD 11\*.

*Machilis* sp. NE 3\*, VD 24\*.

*Trigoniophthalmus alter-*  
*natus* Silv. TI 83\*, TI 90\*.

**Collembola***Arrhopalites pygmaeus*

Wank. BE 3, BE 7, BE 16\*, BE 34, BE 39\*,  
GR 1\*, NE 1, NE 7, NE 8, NE 14,  
NE 15, NE 26, NE 42\*, NE 47,  
SZ 1\*, TI 32\*, VD 24\*, VD 38\*,  
VS 1, VS 10\*, VS 11\*, ZG 1\*.

*Entomobrya pazaristei*

Denis BE 39\*.

*Folsomia candida* Will.

var. *distincta* Bagn. LU 1\*, VS 1\*, VS 2, VS 4, VS 6\*, VS  
10\*.

*Folsomia contrapunctata*

Xenem. VD 21.

*Heteromurus nitidus*

Templ. GE 1\*, GE 2\*, GL 1\*, SO 9\*, VD 47,  
VS 1, VS 2, VS 3, VS 4, VS 5\*,  
VS 6\*, VS 10\*, ZG 1\*.

- Hypogastrura attenuata*  
Cass. UW 1.
- Hypogastrura bengtssoni*  
Agr. BE 4, BE 39\*, BE 49\*, SG 4\*.
- Hypogastrura purpurescens*  
Lubb. BE 39\*, GL 2\*, NE 14.
- Isotoma sensibilis* Tullb. VS 8\*.
- Isotomurus* sp. VD 28\*.
- Isotomurus alticola* Carl LU 2\*, NE 1, NE 8, NE 10, NE 26,  
SG 1\*, SG 2\*, SG 3\*, SZ 2\*, VD 4,  
VD 7, VD 33\*, VS 9\*.
- Lepidocyrtus curvicollis*  
Bourl. BE 48\*, FR 2\*, GE 1\*, GE 5\*, GR 1\*,  
NE 14\*, TI 27\*, VD 47\*, VS 5\*,  
VS 6\*, VS 8\*, VS 10\*.
- Lepidocyrtus paradoxus* Uzel BE 39\*.
- Mesachorutes ojcoviensis*  
Stach NE 14.
- Neelus incertus* Börn. VD 4\*.
- Oncopodura crassicornis*  
Shoeb. NE 28\*.
- Onychiurus alticola* Bagn. BE 13, NE 8.
- Onychiurus antheuili*  
*aelleni* Gisin NE 47, VD 26, VD 38.
- Onychiurus armatus*  
Tullb. NE 10.
- Onychiurus burmeisteri*  
Lubb. AP 1\*, BE 14, BE 34, BE 35, BL 1\*,  
BL 2\*, GR 1\*, LU 1\*, SG 2\*,  
SH 1\*, SO 2, SO 6\*, ZG 1\*.
- Onychiurus circulans*  
Gisin FR 2\*, NE 14\*, VD 15, VD 37\*,  
VS 10\*.
- Onychiurus cribrosus* Gisin FR 1\*, VD 21.
- Onychiurus dissimulans*  
Gisin GE 2\*.
- Onychiurus dunarius* Gisin BE 16, VS 1\*, VS 5\*.
- Onychiurus fistulosus*  
Gisin BE 9, BE 16, BE 21, BE 24, BE 30\*,

	BE 34*, NE 10, NE 20, NE 42*, NE 46*, SO 2, SZ 2, ZG 1.
<i>Onychiurus gigoni</i> Gisin	NE 42.
<i>Onychiurus glebatus</i> Gisin	BE 16.
<i>Onychiurus handschini</i> Denis	BE 8, NE 12*, NE 14, SG 1.
<i>Onychiurus imperfectus</i> Denis	VS 1.
<i>Onychiurus inferni</i> Gisin	SZ 1.
<i>Onychiurus</i> aff. <i>inferni</i> Gisin	BE 39*.
<i>Onychiurus p. prolatus</i> Gisin	BE 6, BE 7, BE 18, BE 49*, NE 2, NE 4, NE 7, NE 15, NE 26, NE 28*, NE 36*, VD 7, VD 42*, VS 7*, VS 9.
<i>Onychiurus prolatus con-</i> <i>latus</i> Gisin	AP 1.
<i>Onychiurus silvarius</i> Gisin	BE 3, BE 4, BE 8, BE 10, BE 31*, BE 50*, BL 2*, GL 1*, NE 1, NE 2, NE 8, NE 13*, NE 15, NE 26, NE 36*, NE 47, SG 3*, SO 3*, VD 4*, VD 6, VD 7, VD 20*, VD 30*, VD 38*, VD 39*, VD 43*, VS 5*.
<i>Onychiurus subcribrosus</i> Gisin	SZ 1.
<i>Onychiurus triparallatus</i> Gisin	LU 2*, UW 1.
<i>Orchesella</i> sp.	BE 47*, VS 8*.
<i>Orchesella alpigena</i> Latz.	BE 39*.
<i>Orchesella devergens</i> Hands.	SG 4*.
<i>Orchesella quinquefasciata</i> Bourl.	VS 8*.
<i>Pseudosinella</i> sp.	BE 19*.
<i>Pseudosinella duodecimo-</i> <i>cellata</i> Hands.	AP 1*, GR 1*, SG 2, SG 3*.
<i>Pseudosinella duodecim-</i> <i>punctata</i> Denis	BE 7, BE 16*, BL 1*, GE 1*, NE 12*,

NE 15, SO 3\*, SO 6\*, SO 9\*, TH 1\*,  
TI 1, TI 27, VD 43\*, ZG 1\*.

*Pseudosinella sexoculata*

Schött

GE 2\*.

*Pseudosinella v. vandeli*

Denis

BE 3, BE 4, BE 7, BE 8, BE 9, BE 10,  
BE 14, BE 30\*, BE 31\*, BE 33\*,  
BE 34, BE 35, BE 37\*, BE 50\*,  
BL 1\*, FR 1\*, NE 1, NE 8, NE 12\*,  
NE 13\*, NE 14, NE 15\*, NE 20,  
NE 26, NE 33\*, NE 36\*, NE 42,  
NE 43\*, NE 47, SO 2, SO 6\*, VD 4,  
VD 23\*, VD 29\*.

*Pseudosinella vandeli*

*alpina* Gisin

SZ 1, TI 16, TI 32\*, TI 83, VD 39\*.

*Schaefferia emucronata*

Abs.

BE 13, BE 31\*, GL 1\*, NE 1, NE 8,  
NE 12\*, NE 20, NE 42\*, SG 4\*,  
SO 3, TI 1, VD 7.

*Schaefferia sexoculata*

Gisin

FR 1\*, LU 2\*, VD 21.

*Schaefferia subterranea*

Carl

TI 83.

*Sinella caeca* Schött

VS 4\*.

*Tomocerus baudoti* Denis

VD 39\*.

*Tomocerus flavescens*

Tullb.

BE 41\*, GR 1\*, SG 4\*, SO 6\*, LU 2\*,  
BE 30\*, BE 40\*, BE 45\*, GE 5\*,  
SG 3\*, TH 1\*, VD 7\*, VD 10,  
VD 49\*.

*Tomocerus unidentatus*

Börn.

VD 6\*, VD 24\*, VD 38\*.

*Tullbergia krausbaueri*

Börn.

BE 39\*.

**Psocoptera**

indéterminés

NE 14\*.

*Psyllipsocus ramburi des-*  
*structor* End.

ZH 3\*.

*Psyllipsocus ramburi troglodytes* End. VD 47\*, VS 2, VS 3, VS 10\*.

### Coleoptera

indéterminés NE 43\*, VD 39\*.  
*Abax ater* Villa BE 24\*, NE 3, NE 14, VD 7.  
*Abax parallelus* Duft BL 3\*.  
*Acrotrichis intermedia* Gillm. VD 2\*.  
*Ancyrophorus aureus* Fauv. NE 8.  
*Aphidecta obliterated* L. NE 31\*.  
*Atheta* aff. *nitidula* Kr. BE 10.  
*Atheta orcina* Fauv. BE 48\*.  
*Atheta strinatii* Jarr. VS 2.  
*Atheta subcavicola* Bris. VS 4\*.  
*Blaps mucronata* Latr. VS 2\*.  
*Bolboceras armiger* Scop. BE 13.  
*Boldoria robiati* Reitt. TI 32\*.  
*Bothriopterus oblongopunctatus* Fabr. BE 8\*.  
*Bryaxis collaris* Baudi BE 47\*.  
*Bryaxis sculpticornis* Guill. BE 34.  
*Calathus melanocephalus* L. BE 32\*.  
*Carabus arvensis silvaticus* Dej. BE 13.  
*Catops kirbyi* Sp. BE 13\*.  
*Catops picipes* Fabr. NE 14.  
*Catops subfuscus* Kelln. BE 33\*.  
*Catops tristis* Panz. BE 4\*, BE 49\*.  
*Choleva bicolor* Jeann. BE 25\*, NE 12\*.  
*Choleva cisteloides* Fröhl. VD 9, VD 14, VD 24\*, TI 1.  
*Choleva glauca* Britt. VD 33\*.  
*Choleva spadicea* Sturm BE 3, VD 7.  
*Choleva sturmi* Bris. TI 32\*, TI 83\*.  
*Coprophilus striatulus* Fabr. BL 2\*.

<i>Corticaria</i> sp.	BE 39*.
<i>Corticaria fulva</i> Com.	VS 2*.
<i>Cychnus attenuatus</i> Fabr.	BE 13.
<i>Euconnus pubicollis</i> Müll.	AG 1*.
<i>Hypera nigrirostris</i> Fabr.	NE 1*.
<i>Leptinus testaceus</i> Müll.	BE 9, BE 31*, BE 34, VD 10, VS 6*.
<i>Leptusa</i> aff. <i>difformis</i> Rey	VD 2*.
<i>Leptusa globulicollis</i> Rey	BE 35
<i>Lesteva longelytrata</i> Goeze	BE 8, BE 49*, NE 1*.
<i>Lesteva pubescens</i> sub- <i>aptera</i> Rey	VD 7, VD 8.
<i>Mycetaea hirta</i> Marsh.	VD 47.
<i>Nebria cordicollis tenuis-</i> <i>sima</i> Bänn.	LU 2*.
<i>Nebria raezteri</i> Bänn.	BE 49*, VD 32*, VD 45*.
<i>Neuraphes rubicundus</i> Schaum	GE 2*.
<i>Niptus unicolor</i> Pill.	BE 22*.
<i>Ocalea badia</i> Er.	NE 26.
<i>Ocalea picata</i> Steph.	VD 7*.
<i>Omalius validum</i> Kr.	BE 10, BE 13, BE 49*, VD 24*.
<i>Oreophilus morio</i> Duft.	VS 2.
<i>Oxypoda annularis</i> Sahlb.	VD 2*.
<i>Oxytelus rugosus</i> Fabr.	NE 44*.
<i>Oxytelus sculpturatus</i> Gray.	BL 1.
<i>Proteinus brachypterus</i> Fabr.	VD 2*, TI 32*.
<i>Proteinus ovalis</i> Steph.	BE 33*.
<i>Pterostichus cristatus</i> <i>parumpunctatus</i> Germ.	BE 40*.
<i>Pterostichus hagenbachi</i> Sturm	NE 20, VD 7.
<i>Ptinus pusillus</i> Sturm	VS 2.
<i>Plomaphagus variicornis</i> Rosenh.	BE 36*.
<i>Quedius fumatus</i> Steph.	VD 2*.
<i>Quedius mesomelinus</i> Marsh.	BE 3, BE 4, BE 9, BE 10, BE 27,

BE 36\*, BE 47\*, BE 48\*, BE 49\*,  
BE 50\*, GE 4\*, GR 1\*, NE 8, NE 11,  
NE 14, NE 26, SG 4\*, SO 7\*,  
SO 9\*, TH 1\*, VD 11, VD 12, VD 29\*,  
VS 2\*.

*Royerella villardi matheyi*  
Jeann.

BE 10.

*Royerella villardi sermeti*  
Jeann.

BE 4, BE 35, BE 37, BE 42\*, NE 1,  
NE 4, NE 6, NE 12\*, NE 20, NE 26,  
NE 31, NE 33\*, NE 42, NE 43\*,  
NE 47, VD 4, VD 7, VD 11, VD 28\*,  
VD 29\*, VD 38\*.

*Stictotarsus duodecimpus-*  
*tulatus* Fabr.

NE 10.

*Trichaphaenops sollaudi*  
*sermeti* Jeann.

VD 7.

*Trichotichnus nitens* Heer

BE 29\*.

### Hymenoptera

*Amblyteles armatorius*  
Först.

BE 13, NE 22, NE 26, NE 27, SO 1.

*Amblyteles infractorius* L.

NE 26.

*Amblyteles qu. quadripunc-*  
*torius* Müll.

FR 2\*, NE 14, NE 15, NE 20, SG 4\*,  
TH 1\*, VD 6, VD 8.

*Amblyteles quadripunc-*  
*torius indecoratus* Berth.

BE 13.

*Amblyteles subsericans*  
Grav.

VD 1.

*Phaenoserphus viator* Hal.

BE 42\*, VD 24\*.

*Ponera coarctata* Latr.

VS 3.

### Panorpata

*Boreus hyemalis* L.

NE 34\*.

### Trichoptera

indéterminés

FR 1\*, LU 2\*, NE 43\*, NE 47\*,  
SG 4\*.

- Mesophylax* sp. AG 1\*, VD 45\*.
- Mesophylax aspersus*  
Ramb. BE 49\*, NE 1\*, SH 1\*, VD 12.
- Mesophylax impunctatus*  
Mcl. VD 9, VD 28\*, VD 36\*.
- Micropterna fissa* Mcl. BE 41\*, NE 12\*, TI 32\*, VD 7\*.
- Micropterna nycterobia*  
Mcl. BE 9, FR 1\*, SG 2, VD 21\*, VD 26\*,  
VD 28\*, VD 44\*.
- Micropterna sequax* Mcl. BE 49\*.
- Micropterna testacea* Gm. FR 1, VD 7\*, VD 21\*, VD 27\*, VD 28\*,  
VD 40\*, VD 43\*.
- Plectrocnemia* sp. SG 3\*.
- Stenophylax mucronatus*  
Mcl. VD 7\*.
- Stenophylax permistus*  
Mcl. BE 7, BE 10, BE 18\*, BE 19\*, BE 30\*,  
BE 31\*, BE 32\*, BE 33\*, BE 34,  
BE 35, BE 41\*, BE 49\*, NE 1,  
NE 2, NE 12\*, NE 15, NE 20, NE 21,  
NE 28\*, NE 35\*, NE 44\*, SH 1\*,  
SO 3\*, SO 6\*, TI 32\*, VD 4\*, VD 7,  
VD 9, VD 12, VD 23\*, VD 25\*,  
VD 27\*, VD 28\*, VD 29\*, VD 31\*,  
VD 32\*, VD 38\*, VD 43\*.
- Stenophylax v. vibex*  
Curt. BE 9, NE 15, TI 32\*, VD 28\*, VD 44\*.
- Stenophylax vibex*  
*speluncarum* Mcl. SH 1\*, VD 4\*.

**Lepidoptera**

- Acrolepia granitella* Tr. TI 32\*.
- Perizoma alchemillata* L. VS 8\*.
- Scoliopteryx libatrix* L. BE 1, BE 2, BE 5\*, BE 6\*, BE 7,  
BE 9, BE 13, BE 35\*, BE 49\*, BL 1\*,  
FR 2\*, NE 1, NE 4, NE 7\*, NE 8,  
NE 10, NE 11\*, NE 13, NE 15,  
NE 20, NE 21, NE 26, NE 39, NE 40,  
SG 1\*, SO 1\*, VD 3, VD 5, VD 6,

- VD 7, VD 8, VD 9, VD 10, VD 11,  
 VD 12, VD 21\*, VD 22\*, VD 24\*,  
 VD 30\*, VD 31\*, VD 32\*, VS 2.
- Triphosa dubitata* L. BE 1, BE 2, BE 3\*, BE 4, BE 5\*,  
 BE 6\*, BE 7, BE 8, BE 9, BE 10,  
 BE 13, BE 14, BE 18\*, BE 25\*,  
 BE 30\*, BE 34, BE 35\*, BE 39\*,  
 BE 49\*, BL 4, FR 1\*, GL 1\*, GR 1\*,  
 GR 2\*, LU 2\*, NE 1, NE 4, NE 8,  
 NE 9, NE 10, NE 13, NE 14, NE 15,  
 NE 20, NE 21, NE 25, NE 26,  
 NE 30\*, NE 31, NE 39, NE 42\*,  
 NE 47, SG 1\*, SG 2\*, SG 3\*, SG 4\*,  
 SO 1, SO 2, SO 3\*, SZ 2\*, UR 1\*,  
 VD 3, VD 4, VD 6, VD 7, VD 8,  
 VD 9, VD 10, VD 11, VD 12,  
 VD 14\*, VD 21\*, VD 22\*, VD 23\*,  
 VD 24\*, VD 28\*, VD 29\*, VD 31\*,  
 VD 33\*, VD 34\*, VD 35\*, VD 38\*,  
 VD 39\*, VD 41\*, VD 45\*, VD 46\*,  
 VD 48\*, VS 1\*, VS 2, VS 8\*, VS 9\*,  
 VS 10\*, ZG 1\*.
- Triphosa sabaudiata* Dup. BE 13, BE 17\*, BE 39\*, SO 1\*, SO 4\*,  
 VD 9, VS 5\*.

### Diptera

- indéterminés BE 2, BE 4, BE 47\*, FR 1\*, GR 1\*,  
 GR 2\*, LU 2\*, NE 11, NE 12, NE 14,  
 NE 20, NE 21\*, NE 43\*, SG 4\*,  
 VD 6, VD 7, VD 10\*, VD 48\*,  
 VD 49\*, VD 50\*, VS 1\*, VS 2, ZH 3\*.
- Amoebalera caesia* Meig. NE 1\*, VD 4\*, VD 7\*, VD 21\*, VD 40\*,  
 VD 44\*, VD 45\*.
- Amoebalera spectabilis*  
 Loew TI 32\*.
- Bolitophila coronata*  
 Mayer VD 43\*, VD 45\*.
- Bolitophila hybrida* Meig. BE 41\*.

Cecidomyiidae indéterminés	AP 1*, BL 4*, GE 4*, SO 8*.
Chironomidae indéterminés	GE 5*, NE 1*.
<i>Clinocera</i> sp.	NE 46*.
<i>Culex pipiens</i> L.	BE 38*, BE 39*, BE 46*, BE 48*, BL 3*, BL 4*, NE 42*, TH 1*.
<i>Cypsela nigra</i> Meig.	VD 43*.
<i>Cypsela nitida</i> Meig.	AG 1*, BE 42*, SG 3*, VD 24*, VD 40*.
Dolichopodidae indéterminés	SG 3*.
<i>Eccoptomera emarginata</i> Loew	AP 1*, NE 1*, NE 42*, VD 24*.
<i>Eccoptomera longiseta</i> Meig.	BE 39*.
<i>Eccoptomera obscura</i> Meig.	BE 3.
<i>Eccoptomera ornata</i> Loew	VD 21*.
<i>Eccoptomera pallescens</i> Meig.	SG 3*, VD 4*, VD 40*, VD 41*.
<i>Erioptera flavipennis</i> Stäg.	BE 48*.
<i>Eristalis tenax</i> L.	NE 14, NE 15.
<i>Exechia</i> sp.	BE 49*, NE 1*, VD 21*, VD 24*, VD 40*, VD 44*.
<i>Exechia exigua</i> Lunds.	VD 46*.
<i>Exechia furcata</i> Lunds.	BE 38*, VD 45*.
<i>Exechia subulata</i> Winn.	VD 8*.
<i>Fungivora lineola</i> Meig.	FR 2*, NE 42*.
<i>Fungivora ornata</i> Steph.	VD 45*.
<i>Helomyza modesta</i> Meig.	NE 47.
<i>Helomyza serrata</i> L.	BL 3*, NE 26*, NE 31, NE 42*, TI 32*, VD 7*, VD 21*, VD 43*.
<i>Leptocera bequaerti</i> Vill.	SG 3*, TI 32*.
<i>Leptocera fungicola</i> Halid.	GE 4*.
<i>Leptocera racovitzai</i> Bezzi	NE 14*.
<i>Leptocera silvatica</i> Meig.	AG 1*, SG 3*, SH 1*, VD 4*, VD 40*.
<i>Leptocera talparum</i> Rich.	VD 4*.
<i>Leptocera</i> (?) <i>verticillata</i> Ströbl	NE 44*.

- Limnobia nigropunctata*  
Schum. GE 3\*.
- Limnobia nubeculosa*  
Meig. AG 1\*, BE 39\*, BE 49\*, GE 5\*, GL 1\*,  
NE 1\*, SG 3\*, SH 1\*, SO 9\*, TI 32\*,  
TI 83\*, VD 45\*.
- Lycoria* sp. BE 40\*, SZ 1\*.
- Lycoria trochanterata* Zett. SH 1\*.
- Messala cinerea* Meig. NE 1\*, NE 26\*, TI 32\*, VD 8\*,  
VD 45\*.
- Messala saundersi* Curt. FR 2\*.
- Messala spinigera* Edw. SO 6\*.
- Metriocnemus* sp. SG 3\*.
- Mycetophilidae indéterminés  
BE 48\*, VD 41\*.
- Neuroctena anilis* Rond. SH 2\*.
- Phoridae indéterminés  
BE 48\*, NE 26\*, NE 42\*, NE 43\*,  
SG 3\*, TI 32\*, VD 21\*.
- Psychodidae indéterminés  
BE 41\*, GE 4\*, UR 1\*, VD 21\*.
- Rhymosia* sp. NE 46\*.
- Rhymosia dziedzeckii*  
Edw. SO 6\*.
- Rhymosia fasciata* Meig. BE 46\*, FR 2\*, TH 1\*.
- Rhymosia fenestralis* Meig. BE 41\*, BE 49\*, GE 5\*, NE 44\*, SO 8\*,  
TI 32\*.
- Sciara* sp. BE 39\*, VD 41\*.
- Sciara bicolor* Meig. VD 7\*.
- Sciara brunnipis* Meig. AP 1\*, BE 49\*, NE 26\*, TI 83\*,  
VD 29\*, VS 2\*.
- Sciara pusilla* Meig. AP 1\*.
- Sciara vivida* Winn. SH 1\*.
- Scoliocentra villosa* Meig. FR 2\*, VD 43\*.
- Speoptea leptogaster*  
Winn. BE 3, BE 35, BE 39\*, BE 48\*, BL 1\*,  
GL 1\*, LU 1\*, NE 8\*, SH 1\*,  
SO 6\*, SZ 2\*, TI 83\*, VD 6, VD 39\*,  
VS 8\*.
- Thelida atricornis* Meig. BE 45\*, NE 41\*, NE 46\*.
- Theobaldia* sp. GL 1\*.

<i>Tipulidae</i> indéterminés	GE 5*.
<i>Trichocera</i> sp.	UR 1*.
<i>Trichocera maculipennis</i> Meig.	BE 43*, BE 49*, NE 14*, VD 7*, VD 21*, VD 43*, VD 44*.
<i>Trichocera regelationis</i> L.	BE 49*, BL 4*.
<i>Trichodonta flavicauda</i> Lunds.	VD 41*.

### Chiroptera

<i>Barbastella barbastellus</i> Schreb.	BE 2, BE 5*, BE 6, BE 7, BE 9, NE 10, NE 15, NE 20, NE 26, NE 27, NE 38, VD 4, VD 6, VD 7, VS 2.
<i>Eptesicus n. nilssoni</i> Keys. et Bl.	BE 2, BE 7, VD 6, VD 7.
<i>Eptesicus s. serotinus</i> Schreb.	BE 2, NE 15, NE 23, NE 27, VD 6.
<i>Miniopterus s. schreibersi</i> Kuhl	NE 8, NE 11, NE 14, NE 15, NE 16, VD 37*, VS 2.
<i>Myotis bechsteini</i> Kuhl	NE 26, NE 27, NE 42*. VD 12.
<i>Myotis d. daubentoni</i> Kuhl	BE 3, BE 5, BE 7, NE 1, NE 8, NE 14, NE 15, NE 22, NE 26, NE 27, NE 31, VD 7, VD 26*.
<i>Myotis e. emarginatus</i> Geoff.	NE 10, NE 20, NE 27, VD 24.
<i>Myotis m. myotis</i> Borkh.	BE 3, BE 4, BE 5, BE 7, BE 9, BE 10, BE 11*, BE 35, BL 1*, BL 2*, NE 1, NE 3*, NE 13, NE 14, NE 15, NE 20, NE 21, NE 22, NE 24, NE 26, NE 27, NE 31, NE 42*, NE 46, SO 1, UR 1*, VD 4*, VD 6, VD 7*, VD 8, VD 11, VD 31*, VD 32*, VD 39*, VS 2, ZH 2.

*Myotis m. mystacinus*

Kuhl

BE 1, BE 2, BE 5, BE 6, BE 7, BE 35,  
 LU 2\*, NE 1, NE 4, NE 9, NE 10,  
 NE 15, NE 20, NE 21, NE 26,  
 NE 27, NE 32, SO 1\*, VD 6, VD 7,  
 VD 8\*, VD 23, VD 28\*, VD 33.

*Myotis n. nattereri* Kuhl

BE 2, NE 26, NE 27.

*Pipistrellus p. pipistrellus*

Schreb.

BE 39\*, NE 15, VS 2.

*Plecotus a. auritus* L. (1)

BE 1, BE 2, BE 5, BE 6, BE 7, BE 9,  
 BE 35, LU 2\*, NE 1, NE 4, NE 13,  
 NE 15, NE 20, NE 22, NE 23,  
 NE 26, NE 27, NE 32, NE 34,  
 NE 38, SO 1, VD 4\*, VD 6, VD 23\*,  
 ZH 1.

*Rhinolophus f. ferrume-*  
*quinum* Schreb.

BE 3, BE 9, BE 13, BE 35, BL 1\*,  
 BL 2\*, GE 1, NE 10, NE 13, NE 14,  
 NE 15, NE 18, NE 20, SO 6, TI 1,  
 TI 6, TI 16, VS 2, VS 4\*, VS 10\*.

*Rhinolophus h. hippo-*  
*sideros* Bechst.

BE 1, BE 3, BE 4, BE 6, BE 7,  
 BE 8, BE 9, BE 11, BE 17\*, BE 18\*,  
 BE 19\*, BE 22\*, BE 27\*, BE 30\*,  
 BE 34, BE 35, BE 39\*, BE 48\*,  
 BL 1\*, BL 2\*, BL 5\*, FR 2\*, GE 1,  
 GE 2, GE 5\*, NE 1, NE 2, NE 5\*,  
 NE 7, NE 8, NE 10, NE 11, NE 12,  
 NE 13, NE 14, NE 15, NE 16,  
 NE 17, NE 18, NE 19, NE 20,  
 NE 21, NE 22, NE 26, NE 27,  
 NE 31, NE 33\*, NE 42, NE 47,  
 SG 1, SO 6\*, SZ 2, TI 16, VD 4\*,  
 VD 6, VD 7, VD 8\*, VD 11, VD 12,  
 VD 29\*, VD 30\*, VD 37\*, VS 1\*,  
 VS 2, VS 3, VS 6, ZG 1, ZH 1, ZH 2.

<sup>1</sup> Il est possible que quelques-unes des trouvailles se rapportent à *Plecotus austriacus* Fischer, récemment réhabilité.

BIBLIOGRAPHIE <sup>1</sup>

- AELLEN, V. 1956. *La faune actuelle de la grotte du Bichon*. In: R. GIGON. *La grotte préhistorique du Bichon (La Chaux-de-Fonds, Neuchâtel)*. Arch. suisses Anthrop. gén. 21 (2): 108-111.
- 1960. *Notes sur les puces des chauves-souris, principalement de la Suisse (Siphonaptera: Ischnopsyllidae)*. Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat. 83: 41-61.
- et P. STRINATI. 1956. *Matériaux pour une faune cavernicole de la Suisse*. Rev. suisse Zool. 63: 183-202.
- ALTHERR, E. 1938. *La faune des mines de Bex, avec étude spéciale des Nématodes*. Rev. suisse Zool. 45: 567-720.
- ANTONIETTI, A. 1961. *Les grottes de la Tourne*. Cavernes (Bull. Spél. Cl. Mont. neuchâtel.) 5 (1): 5-12.
- ARTHUR, D. R. 1956. *The Ixodes ticks of Chiroptera (Ixodoidea, Ixodidae)*. J. Parasit. 42: 180-196.
- BALAZUC, J. 1954. *Les Amphipodes troglobies et phréatobies de la faune gallo-rhénane*. Arch. Zool. exp. gén. 91: 153-193.
- 1957. *Notes sur les Amphipodes souterrains*. Notes biospéol. 12: 67-80.
- BARBÉ, L. 1961. *Formes nouvelles ou mal connues de Niphargus*. Ann. Spéol. 16 (2): 229-234.
- BERNASCONI, R. et S. BIANCHI. 1960. *Deuxième note sur quelques nouvelles cavités du Tessin méridional*. Stalactite (Org. Soc. suisse Spéol.) 4 (5): 137-147.
- CONDÉ, B. 1955. *Matériaux pour une monographie des Diploures Campoideidés*. Mém. Mus. Hist. nat. Paris (N.S.) A Zool. 12: 1-202.
- COOREMAN, J. 1959. *Notes sur quelques acariens de la faune cavernicole (2<sup>e</sup> série)*. Bull. Inst. Sci. nat. Belg. 35 (34): 1-40.
- COTTI, G. 1957. *Le grotte del Ticino II. Note biologiche I*. Boll. Soc. ticin. Sci. nat. 52: 7-36.
- et D. FERRINI. 1961. *Le grotte del Ticino IV. Note abiologiche I*. Boll. Soc. ticin. Sci. nat. 54: 97-212.
- DELAMARE-DEBOUTTEVILLE, C. et H. GISIN. 1951. *Collemboles cavernicoles de la Lombardie récoltés par M. Mario Pavan*. Rass. speleol. ital. 3 (4): 133-136.
- DEMANGE, J. M. 1958. *Sur quelques Myriapodes cavernicoles de France et de Suisse*. Rev. suisse Zool. 65: 843-855.
- DRESCO, E. 1957. *Description d'une espèce nouvelle de Tegenaria et remarques sur Tegenaria saeva Black. et atrica C. Koch (Araneae, Agelenidae)*. Vie et Milieu 8: 211-220.

<sup>1</sup> Pendant l'impression de ce travail a paru l'article de E. DRESCO: *Araignées cavernicoles de Suisse*. Ann. Spéol. 16(4): 371-379, 1961 (achevé d'imprimer le 17 mars 1962),

- 1959 a. *Catalogue raisonné des araignées et des opilions des grottes du canton du Tessin (Suisse)*. Ann. Spéol. 14 (3-4): 359-390.
- 1959 b. *Sur quelques espèces du genre Robertus (Araneae, Theridiidae). Description de R. alpinus et R. cardesensis spp. nov.* Bull. Mus. Hist. nat. Paris 31: 242-247.
- DUBOIS, G. 1960. *Contribution à l'étude des Trématodes de Chiroptères*. Rev. suisse Zool. 67: 1-80.
- EGLIN, W. 1949. *Von der Tierwelt der Glitzersteinhöhle Ingelsiefluh bei Gempfen (Solothurn)*. Leben und Umwelt, Basel 5: 177-185.
- FELBER, J. 1908. *Die Trichopteren von Basel und Umgebung mit Berücksichtigung der Trichopteren-Fauna der Schweiz*. Arch. Naturg. 74 (1): 199-282.
- FURRER, M. 1957. *Oekologische und systematische Uebersicht über die Chiropterenfauna der Schweiz*. Laupen/Bern: 1-87.
- GALLAY, F. 1957 a. *La grotte des Recrettes*. Cavernes (Bull. Spél. Cl. Mont. neuchâtel.) 1 (1): 4-6.
- 1957 b. *La grotte des Recrettes*. Stalactite (Org. Soc. suisse Spéol.) 7 (5): 199-203.
- GIGON, R. 1958 a. *Les grottes de Moron*. Cavernes (Bull. Spél. Cl. Mont. neuchâtel.) 2 (1): 2-6.
- 1958 b. *Une espèce de Niphargus nouvelle pour notre pays*. Cavernes (Bull. Spél. Cl. Mont. neuchâtel.) 2 (2): 27.
- 1959 a. *Grotte de Vautenaivre*. Cavernes (Bull. Spél. Cl. Mont. neuchâtel.) 3 (3): 50-52.
- 1959 b. *Grotte de la Vauchotte*. Cavernes (Bull. Spél. Cl. Mont. neuchâtel.) 3 (3): 53-55.
- 1959 c. *Grotte des Roches Bornel*. Cavernes (Bull. Spél. Cl. Mont. neuchâtel.) 3 (4): 69-71.
- 1959 d. *Exurgence de la Rasse*. Cavernes (Bull. Spél. Cl. Mont. neuchâtel.) 3 (4): 71-72.
- et V. AELLEN. 1960. *Contribution à la spéléologie du bassin suisse du Doubs*. Stalactite (Org. Soc. suisse Spéol.) 4 (4): 79-123.
- et R. VON KAENEL. *Pertuis II*. Cavernes (Bull. Spél. Cl. Mont. neuchâtel.) 3 (1): 6-15.
- GISIN, H. 1943. *Oekologie und Lebensgemeinschaften der Collembolen im Schweizerischen Exkursionsgebiet Basels*. Rev. suisse Zool. 50: 131-224.
- 1950. *Quelques collemboles cavernicoles d'Italie du Nord*. Boll. Soc. ent. ital. 80: 93-95.
- 1956. *Nouvelles contributions au démembrement des espèces d'Onychiurus (Collembola)*. Mitt. schweiz. ent. Ges. 29: 329-352.
- 1957. *Sur la faune européenne des Collemboles I*. Rev. suisse Zool. 64: 475-496.

- GISIN, H. 1960 a. *Collemboles cavernicoles de la Suisse, du Jura français, de la Haute-Savoie et de la Bourgogne*. Rev. suisse Zool. 67: 81-99.
- 1960 b. *Sur la faune européenne des Collemboles III*. Rev. suisse Zool. 67: 309-322.
- 1962. *Sur la faune européenne des Collemboles IV*. Rev. suisse Zool. 69: 1-23.
- GROBET, A. 1957. *Ruli-Puli Loch*. Stalactite (Org. Soc. suisse Spéléol.) 7 (4): 178-179.
- GUYOT, Ch. 1959. *Grotte des Roussottes*. Cavernes (Bull. Spél. Cl. Mont. neuchâtel.) 3 (4): 76-77.
- HEINE, J. 1898. *Ausflug nach den Arlesheimer Höhlen*. Mitt. Mülhauser Ent. Ver. 13: 8-9.
- JÉQUIER, J. P. 1961. *Les restes osseux de la grotte aux Amblytèles*. Cavernes (Bull. Spél. Cl. Mont. neuchâtel.) 5 (1): 1-4.
- MANFREDI, P. 1957. *Due nuovi Diplopodi cavernicoli della Svizzera*. Mitt. schweiz. ent. Ges. 30: 161-164.
- SCHELLER, U. 1961. *Cave Symphyla from Switzerland*. Rev. suisse Zool. 68: 419-424.
- SCHUBART, O. 1960. *Ueber einige Höhlen-Diplopoden der Schweiz und Frankreichs*. Rev. suisse Zool. 67: 561-588.
- STRINATI, P. 1957. *La faune de la grotte de Lajoux (Jura Bernois)*. Rass. speleol. ital. 9: 61-64.
- 1958. *Höhleloch (Twann, Jura bernois)*. Stalactite (Org. Soc. suisse Spéléol.) 8 (1): 229-231.
- TRIPET, J. P. 1959 a. *Activités*. Cavernes (Bull. Spél. Cl. Mont. neuchâtel.) 3 (1): 18-23.
- 1959 b. *Activités*. Cavernes (Bull. Spél. Cl. Mont. neuchâtel.) 3 (3): 63-67.
- et R. GIGON. 1958. *Compte-rendu des sorties*. Cavernes (Bull. Spél. Cl. Mont. neuchâtel.) 2 (2): 24-27.
- 1960. *Activités*. Cavernes (Bull. Spél. Cl. Mont. neuchâtel.) 4 (1): 11-14.
- VANDEL, A. 1960. *Les espèces d'Androniscus Verhoeff 1908 appartenant au sous-genre Dentigeroniscus Arcangeli 1940 (Crustacés: Isopodes terrestres)*. Ann. Spéléol. 15: 553-584.
-

# Über einige für die Schweiz neue oder seltene höhlenbewohnende Insekten, Crustaceen und Mollusken

von

**R. BERNASCONI**

Jurastrasse 9, Bern.

Es wird über 15 seltene cavernicole Arten, die im Laufe der letzten vier Jahren biospeläologischen Untersuchungen in Schweizer Höhlen gefunden wurden, berichtet. Von diesen 15 Arten sind 7 für die Schweiz neu.

Ich spreche meinen besten Dank an folgende Spezialisten aus, die das gesammelte Material untersuchten und bestimmten: Dr. E. Binder, Genf und J. Bole, Ljubljana (Mollusca), Dr. H. Coiffait, Toulouse (Coleoptera), Prof. B. Condé, Nancy (Diplura), Dr. H. Gisin, Genf (Collembola), Prof. Dr. H. Janetschek, Innsbruck (Thysanura), B. Sket, Ljubljana (Amphipoda), Prof. A. Vandel Toulouse (Isopoda).

## LISTE DER FUNDSTELLEN

## Südlicher Tessin:

Grotta del mago, Rancate (Mte. S. Giorgio)	360 m	Höhe
Quelle bei Pozzo, Riva S. Vitale (Mte. S. Giorgio)	720 m	„
Tana del sperüc, Cabbio (Mte. Bisbino)	560 m	„
Buco della cinta, Cabbio (Mte. Bisbino)	850 m	„
Buco del Dosso Giümèra, Cabbio (Mte. Bisbino)	640 m	„
Grotta del demanio, Morbio sup. (Mte. Bisbino)	430 m	„
Grotta del castelletto, Melano (Mte. Generoso)	530 m	„

## Voralpen und Alpen:

Hohlbühlresurgenz, Interlaken (BE)	565 m	„
Beatushöhle, Beatenberg (BE)	685 m	„

Gemsloch, Siegriswil (Siegriswiler Rothorn, BE)	1820 m	„
Graberloch, Siegriswil (Siegriswiler Rothorn, BE)	1750 m	„
Schafloch, Siegriswil (Siegriswiler Rothorn, BE)	1790 m	„
Mamilchloch, Oberwil (Simmental, BE)	1150 m	„
Fikenloch, Kerns (Graustock, OW)	2600 m	„
Neuenburgerhöhle, Wylstannen (Schrattenfluh, LU)	1700 m	„
Funtaina Chistaina, Ramosch (Engadin, GR)	1840 m	„
Cuvel La S-chala, Sur En (Engadin, GR)	1410 m	„
Murtariel Stollen II und III, Sur (GR)	1870 m	„

## Jura:

Baume de Longeaigue, Buttes (V. de Travers, NE)	880 m	„
Grotte du chemin de fer, Boudry (V. de Travers, NE)	610 m	„

## INSECTA

**Thysanura — Machilidae***Machilis alpicola* Janetschek.

Mamilchloch                      XII/1958                      (1 Exemplar ♀)

Diese für die Schweiz neue Art war nur aus zwei französischen Fundstellen, dem Dauphiné (1953) und der Haute-Savoie (1955) bekannt, wo sie bis zu fast 2000 m Höhe aufsteigt. Als troglonexene Art überwinterte sie im Mamilchloch, vermischt mit zahlreicheren *Trigoniophthalmus alternatus* Silv.

Lit. persönliche Mitteilung von Prof. Janetschek.

**Diplura — Campodeidae***Hystrichocampa pelletieri* Condé.

Baume de Longeaigue    IX/1957                      (1 Exemplar ♀)

Die monotypische Gattung *Hystrichocampa* ist in Höhlen des französischen Mittel- und Nord-Jura endemisch. In der Schweiz wurde sie aus der Grotte de Moron (Neuenburger Jura) bekannt (AELLEN). Seitdem die Fauna dieser Höhle durch den Doubsstausee ausgerottet wurde, ist die im Val de Travers situierte Baume de Longeaigue die bisher einzig bekannte Schweizer Fundstelle dieser Art, wo sie mit *Plusiocampa sollaudi* Denis gesellt vorkommt.

Lit. AELLEN 1952; CONDÉ 1955; BERNASCONI 1957; persönliche Mitteilung von Dr. V. AELLEN.

**Collembola***Onychiurus triparallatus* Gisin.

Gemslenloch	VIII/1960	(3 Exemplare)
Neuenburgerhöhle	VI/1961	(einige Exemplare <sup>1</sup> )

Diese Art wurde 1959 zum erstenmal im Fikenloch gefunden (AELLEN, STRINATI, ROTH). Neun Exemplare dieser Art konnte ich in der gleichen Höhle VIII/1960 wieder finden, sowie neuerdings im Gemslenloch und in der Neuenburgerhöhle.

Lit. GISIN 1960 a.

*Onychiurus alticola* Bagnall.

Graberloch	VIII/1960	(2 Exemplare)
------------	-----------	---------------

Diese seltene Art ist aus zwei Höhlen des Berner- resp. Neuenburger-Jura, sowie aus einigen Fundstellen in den Hochalpen (Tirol und Dolomiten) bekannt. Diese sonst in den Hochalpen im Boden freilebende Art kommt im sehr feuchten Graberloch (1750 m Höhe) unter nassen Steinen vor.

Lit. GISIN 1960 b.

*Schaefferia sexoculata* Gisin.

Schafloch	VIII/1960	(6 Exemplare)
Neuenburgerhöhle	VI/1961	(einige Exemplare <sup>1</sup> )

Auch diese seltene Art, die in den Hochalpen freilebend ist (Engadin 2650 m Höhe), lebt in tieferen Stufen in Höhlen: Schneckenloch (Vorarlberg 1270 m Höhe), Grotte des Dentaux (Waadtländer Voralpen 1600 m Höhe), und neuerdings Schafloch (Berner Voralpen 1780 m Höhe) und Neuenburgerhöhle (Schrattenfluh, Luzerner Voralpen 1700 m Höhe).

Lit. GISIN 1960 b.

*Pseudosinella concii* Gisin.

Fikenloch	VIII/1960	(3 Exemplare)
-----------	-----------	---------------

1950 beschrieb GISIN diese neue Art, von der nur ein einziges Exemplar aus einer norditalienischen Höhle (Venezia Tridentina)

<sup>1</sup> Gemeinsam mit den Herren Dr. AELLEN, ROTH und STRINATI vom C.E.R.B., Genf, gefunden.

gefunden wurde. Das Fikenloch wird somit zum zweiten Fundort dieser interessanten Art, die sehr wahrscheinlich zu den Troglobionten zu zählen ist. Sie kommt mit *Onychiurus triparallatus* Gisin gesellt auf morschem Holz und Lehm vor.

Lit. GISIN 1960.

*Pseudosinella duodecimocellata* Handschin.

Funtaina Chistaina	IX/1961	(1 Exemplar)
Cuvel La S-chala	IX/1961	(5 Exemplare)
Murtariel Stollen	IX/1961	(9 Exemplare)

Es ist eine östliche Art, die aus Höhlen Bulgariens und Tyrol bekannt ist. In der Schweiz wurde sie in einer Höhle am Churfürsten (St. Gallen; 1640 m Höhe) gefunden. Diese drei neue bündner Funde zeigen dass die Art offenbar in der Ostschweiz allgemein verbreitet ist.

Lit. GISIN 1960 a.

**Coleoptera — Catopidae**

*Catops longulus* Kellner.

Schafloch	VIII/1960	(2 Exemplare ♀)
-----------	-----------	-----------------

Unter Schafexkrementen, mit zahlreicheren *Catops fuscus* Panz. ♂ und ♀ gesellig, konnten zwei Exemplare dieser seltenen Art gefunden werden. Diese über ganz Mittel- und Nordeuropa jedoch immer nur selten verbreitete Art zeigt eine besondere Vorliebe für Höhlen und kommt gelegentlich auch unter totem Laub oder Hasennestern vor.

Lit. JEANNEL 1936.

*Boldoria (Pseudoboldoria) robiati* Reit.

Buco della cinta	IX/1959, VII/1960, X/1960	(mehrere Exemplare, meist ♀)
Buco del Dosso Giümèra	IX/1959, III/1960	(mehrere Exemplare, meist ♀)
Tana del sperüc	IX/1959, X/1960	(wenige Exemplare, meist ♀)
Grotta del demanio	<sup>1</sup>	

<sup>1</sup> Persönliche Mitteilung von Dr. V. AELLEN, Genf. Fund 1♂.

Diese Art wurde schon 1889 von REITTER aus einer Höhle am Comersee als *Bathyscia robiati* beschrieben. Ihre Verbreitung erstreckt sich auf der italienischen Südseite des Mte. Bisbino (3 Höhlen oberhalb des Comersees). Mit diesen vier neuen Fundorten erstreckt sie sich auch auf die schweizerische Nordseite dieses Gebirges. Am etwas nördlicher liegenden Mte Generoso scheint die Art bis jetzt zu fehlen. 1947 zitierte FONTANA diese Art auf dem Mte Bisbino ohne weiteren Angaben und POCHON übernahm dieses Zitat. Trotz wiederholten Besuchen auf diesem Berge, jedoch nur auf schweizer Seite, gelang es mir nie diese Art wiederzufinden. Eine Kontrolle in der Sammlung FONTANA<sup>1</sup> erlaubte mir festzustellen, dass das einzige, als *Bathyscia robiati* Reit. im Katalog vermerkte Exemplar, in der Sammlung fehlte. Andererseits stammen die drei angeblich ebenfalls auf dem Mte Bisbino gefundenen und ebenfalls höhlenbewohnenden, im Katalog als *Antisphodrus schreibersi* Küst. (vermutlich = *A. insubricus* Gangl. var. *lombardus* Bari) vermerkten Exemplare aus einer Höhle der Brianza (Buco del Piombo).

An Hand dieser Tatsachen erscheint es recht zweifelhaft, dass FONTANA dazumals diese beiden Höhlentiere auf dem Bisbino gefunden hat. Übrigens ist heute noch die *Antisphodrus*-Art im Tessin noch nicht gefunden worden.

*Pseudoboldoria robiati* findet man in diesen Höhlen in Lehm-spalten, auch unter Steinen, oder frei sich bewegend, dann aber meistens um organischen Detritus herum. Sie scheint sehr an Feuchtigkeit gebunden zu sein: nach 5—10 Minuten sterben die aus der Höhle lebendig herausgeholtene Exemplare. In der Tana del sperüc, wo die Art sehr spärlich vorkommt, muss sie wahrscheinlich in den tieferen Spalten leben. Während einer plötzlichen Überschwemmung in dieser als Resurgenz funktionierenden Höhle im Herbst 1960 konnte ich einige *Boldoria* beobachten, die vom aufsteigenden Wasser aus den tieferen Spalten herausgetrieben und nach einer kurzen Ruhepause auf einigen noch nicht überfluteten Steinen endlich vom Wasserstrom mitgerissen wurden. Die Gattungen *Boldoria* Jeannel im südlichen Tessin und *Royerella* Jeannel im Jura sind bis heute die beiden einzigen Gattungen der BATHYSCINI in den Schweizer Höhlen.

<sup>1</sup> Herrn Prof. O. PANZERA, Konservator des Museo cantonale di storia naturale in Lugano, der mir diese Sammlung zur Verfügung stellte, danke ich bestens.

Lit. REITTER 1889; FONTANA 1947; PAVAN und RONCHETTI 1950; POCHON 1952; BERNASCONI und BIANCHI 1960.

## CRUSTACEA

### Isopoda — Sphaeromidae

*Monolistra (Typhlosphaeroma) pavani* Arc.

Tana del sperüc	II/1960	(1 Exemplar, Pullus)
Grotta del castelletto	1	

Das Verbreitungsareal dieses interessanten Troglobiont, der bisher nur aus dem Buco del Piombo (Brianza) bekannt war, erstreckt sich nun westlich bis in das südliche Tessin (Mte Bisbino und Mte Generoso). Die Familie der SPHAEROMIDAE, die im französischen Jura und Bourgogne mit der Gattung *Caecosphaeroma* Dollfuss, in Karniolien mit der Gattung *Microlistra* Raco. und in der südlichen Alpenkette sowie im nördlichen adriatischen Karstareal mit der in den drei Untergattungen *Monolistra* s. str., *Pseudomonolistra* Abs. und *Typhlosphaeroma* Raco. zerfallende Gattung *Monolistra* Gerst. vertreten ist, ist somit für die Schweiz neu.

Die im französischen Jura lebende Art *Caecosphaeroma virei* Dollfuss ist im Schweizer Jura noch nicht gefunden worden; diese Art scheint somit die Limiten der Riss-Vergletscherungen nicht zu überschreiten, ein analoger Fall also mit dem ebenfalls troglobionten Isopoden *Trichoniscoides mixtus* Raco.

Lit. ARCANGELI 1941/42; BERNASCONI und BIANCHI 1960.

### Isopoda — Trichoniscidae<sup>2</sup>

*Haplophthalmus perezii* Legrand.

Grotte du chemin de fer	I/1958	(einige Exemplare)
-------------------------	--------	--------------------

Früher unter dem Sammelnamen *H. mengei* Zedd. eingeschlossen, wird heute diese Art zu den Troglobionten gestellt (FRANCISCOLO,

<sup>1</sup> Persönliche Mitteilung von Prof. A. VANDEL. Fund von D. FERRINI, 3 erwachsene Exemplare.

<sup>2</sup> Zu den TRICHONISCIDAE sei hier ein weiterer Fund erwähnt, der weder neu noch selten für die Schweiz ist, sondern in der älteren Systematik mit anderen Namen bezeichnet resp. verwechselt wurde. Dies ist: *Trichoniscus pusillus pusillus* Brandt (TRICHONISCIDAE — TRICHONISCINI), Räuberhöhle, Niederried (Kt. Bern), VIII/1959. Diese troglonexene Art ist über ganz Europa und Nordamerika verbreitet. Aus der Grotte du chemin de fer ist *Tr. pusillus provisorius* Raco. bekannt. — Lit. LEGRAND, STROUHAL und VANDEL, in: Bull. Soc. zool. France, 75, 1950.

M.: in: Ann. Mus. Stor. nat. Genova 67, 1955). Sie kommt in Frankreich, Norditalien, sowie Carinthien und Slowakei (= *H. verhoeffi*) vor, und darf wohl für die Schweiz neu sein.

In der Grotte du chemin de fer kommt sie auf Lehm unter Steinen vor.

Lit. LEGRAND 1942.

### Amphipoda — Gammaridae

*Niphargopsis casparyi* Pratz.

Hohlbühlresurgenz XI/1959, II/1960 (mehrere Exemplare)

Diese für unsere Gegenden einzige Art dieser Gattung ist nach BALAZUC in den quaternären Randschichten der nördlichen und westlichen Alpenseite in Schachtbrunnen und Grundwasser verbreitet, so in Frankreich (Bas-Rhin, Isère), Deutschland (Freiburg, München) und Oesterreich (Bregenz, Wien). In der Schweiz ist *N. casparyi* aus einem Schachtbrunnen bei Basel bekannt.

Nach diesem Fund scheint es, dass diese Art auch in sekundärem Gestein und zwar in echt karstischem Gewässer vorkommt.

*N. casparyi*, sowie *Lartetia charpyi*, wurde mittels der in der Hohlbühlresurgenz eingebauten Auffangstation erbeutet<sup>1</sup>.

Lit. BALAZUC 1956.

*Niphargus foreli* ssp. *thienemanni* Schell.

Beatushöhle II/1959 (1 Exemplar ♀ grav.)

Die Gattung *Niphargus* ist in Schweizer Höhlen durch zahlreiche Arten bekannt: *N. orcinus* ssp. *virei* Chevr. (Jura und Hölloch), *N. aquilex* Schiödt (bis jetzt im Jura), *N. puteanus* Koch (Oltingen, Ergholz), *N. longicaudatus* ssp. *rhenorhodanensis* Schell. (Jura), *N. kochianus* Bate (Jura) und schliesslich *N. foreli* Humbert, der in den Tiefen der grossen subalpinen Seen lebt. Seine ssp. *thienemanni* war bisher aus Frankreich (Doubs, Gard), sowie aus den bayrischen Alpen bekannt, wo sie in unterirdischen Bächen oder Quellen vorkommt.

*N. foreli thienemanni* wurde in der Beatushöhle in einem Seitengang mit stehendem Wasser gefunden. In der direkt unter dem

<sup>1</sup> Ich danke Herrn F. KNUCHEL, Interlaken, für die Ueberwachung dieser Station bestens.

Wasserspiegel stehenden Lehmschicht waren mehrere kleine Ausgrabungen, die auf Niphargusnester deuteten, festzustellen, aus denen jedoch nur zwei Exemplare gefunden, und eines gefangen, werden konnten. Aus der Tatsache, dass im Beatenbach, trotz wiederholten Besuchen, kein *N. foreli thienemanni* zu finden war, aber dass dieser in Lehmnestern zu finden ist, könnte man auf eine eher stark Thygmotropismus-positive Art schliessen, wie dies besonders bei *N. longicaudatus rhenorhodanensis* der Fall ist.

Lit. BALAZUC 1956.

## MOLLUSCA

### Prosobranchia — Hydrobiidae

*Bythinella (Frauenfeldia) lacheineri* ssp. *minutissima* Schmidt.

Grotta del mago	I/1960	(2 Exemplare)
Quelle bei Pozzo	X/1960	(6 Exemplare)

*Frauenfeldia lacheineri* Charp. kommt in den zwei Abarten *lacheineri* s. str. und *minutissima* Schmidt in unterirdischen Gewässern von Süd-bis Mitteleuropa vor.

Die Verbreitung erstreckt sich von Bosnien und kroatischen Karst bis in den Piemont, über Carniolien und Steiermark. Die Untergattung *Frauenfeldia* Cless. ist für die Schweiz neu, während die Untergattung *Bythinella* Moquin-Tandon s. str. mit der Art *B. abbreviata* Michaud im Waadtländer Jura schon bekannt ist.

Aus der Resurgenz der Grotta del mago wurden zwei tote Exemplare während einer Hochwasserperiode erbeutet; später wurde diese Art in einer kleinen Quelle in zahlreicheren und zum Teil lebenden Exemplare wiedergefunden.

Lit. EHRMANN 1956.

*Lartetia charpyi* Palad.

Hohlbühlresurgenz	II/1960	(1 Exemplar)
-------------------	---------	--------------

Diese im französischen Jura zerstreute Höhlenschnecke wurde 1952 in einer Schweizer Höhle des Neuneburger Juras gefunden (AELLEN), sowie später in einer Resurgenz (GIGON et AELLEN). Im Basler und Berner Jura ist *L. helvetica* Cless. (= ? *L. häussleri* Cless.) beheimatet, die deutsche *L. sterkiiana* Cless. dringt bis in den Schaffhauser Jura hinein. Es darf wohl das erste Mal sein,

dass eine *Lartetia*-Art auch in den Voralpen gefunden wird, was das Verbreitungsareal der *L. charpyi* nach Osten erweitert.

Übrigens lebt in den unterirdischen Gewässern der Ostalpen (von Oesterreich an) die verwandte Gattung *Paladhiliopsis* Paulovič.

Bis jetzt wurde nur ein einziges Exemplar von *L. charpyi* während einer Hochwasserperiode gefunden.

Lit. EHRMANN 1956.

### SUMMARY

The paper deals with 15 rare cavernicolous species, 7 of which are new for Switzerland. With the exception of *Machilis alpicola* all are eucavernicolous (troglobia and eutroglophilous). The conclusions are as follows:

A new family (*Sphaeromidae*), 3 new genera, respectively sub-genera (*Frauenfeldia*, *Typhlosphaeroma* and *Pseudoboldoria*), 7 new species (*Frauenfeldia minutissima*, *Typhlosphaeroma pavani*, *Pseudoboldoria robiati*, *Haplophthalmus perezii*, *Niphargus foreli thienemanni*, *Machilis alpicola*, *Pseudosinella concii*).

The first three above species were found in Southern Ticino, *Haplophthalmus perezii* in the Jura and the last three in the pre-alpine region.

Are also indicated 12 new localities for rare cavernicolous species.

### RÉSUMÉ

Il est question de quinze espèces cavernicoles rares dont sept nouvelles pour la Suisse. A l'exception de *Machilis alpicola* toutes sont eucavernicoles (= troglobies et eutroglophiles). Les résultats sont les suivants:

Une nouvelle famille (*Sphaeromidae*), trois nouveaux genres, respectivement sous-genres (*Frauenfeldia*, *Typhlosphaeroma* et *Pseudoboldoria*), sept nouvelles espèces (*Frauenfeldia minutissima*, *Typhlosphaeroma pavani*, *Pseudoboldoria robiati*, *Haplophthalmus perezii*, *Niphargus foreli thienemanni*, *Machilis alpicola*, *Pseudosinella concii*).

Les trois premières espèces ont été trouvées au Tessin méridional, *Haplophthalmus perezii* dans le Jura et les trois dernières dans les préalpes.

Sont citées en outre douze nouvelles stations d'espèces cavernicoles rares.

## BIBLIOGRAPHIE

- AELLEN, V. *La faune de la grotte de Moron (Jura suisse)*. Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat. 75: 139-151, 1952.
- ARCANGELI, A. *Monolistra (Typhloschaeroma) pavani, nuova specie di Isopodo sferomide cavernicolo*. Boll. Mus. Zool. Anat. comp. Torino, 49: 7-10, 1941/42.
- BALAZUC, J. *Les Amphipodes troglobies et phréatobies de la faune gallo-rhénane*. Arch. Zool. exp. gén., 91: 153-193, 1954.
- BERNASCONI, R. *Faune de la baume de Longeaigne*. Cavernes, La Chaux-de-Fonds (Bull. Spéléo.-Cl. Mont. neuchâtel.), 1(2): 26-27, 1957.
- et S. BIANCHI. *Deuxième note sur quelques nouvelles cavités du Tessin méridional*. Stalactite, Sion (Org. Soc. suisse Spéléol.), 4 (5): 137-147, 1960.
- CONDÉ, B. *Matériaux pour une monographie des Diploures Campodéidés*. Mém. Mus. Hist. nat. Paris, N.S. 1 12: 1-202, 1955.
- EHRMANN, P. *Mollusken (Weichtiere)*. Die Tierwelt Mitteleuropas, 2 (1): 1-264, 1956.
- FONTANA, P. *Contribuzione alla Fauna coleotterologica ticinese. Seconda edizione ampliata ed aggiornata*. Boll. Soc. ticin. Sci. nat., 42: 16-94, 1947.
- GIGON, R. et V. AELLEN. *Contribution à la spéléologie du bassin suisse du Doubs*. Stalactite, Sion (org. Soc. suisse Spéléol.), 4 (4): 79-123, 1960.
- GISIN, H. *Collemboles cavernicoles de la Suisse, du Jura français, de la Haute-Savoie et de la Bourgogne*. Rev. suisse Zool., 67: 81-99, 1960 a.
- *Collembolenfauna Europas*. Genève, 1-312, 1960 b.
- JEANNEL, R. *Monographie des Catopidae*. Mém. Mus. Hist. nat. Paris, N.S. 1: 1-433, 1936.
- LEGRAND, J. J. *Les isopodes terrestres des environs de Paris. I. Description de quelques formes nouvelles*. Bull. Soc. zool. France, 67: 153-161, 1942.
- PAVAN, M. et G. RONCHETTI. *Sistematica, iconografia e distribuzione geografica del genere Boldoria (Col. Catopidae)*. Mem. Soc. ent. ital., Genova, 29: 97-103, 1950.
- POCHON, H. *Höhleninsekten*. Stalactite, Sion (Org. Soc. suisse Spéléol.), 2 (7): 6-8, 1952.
- REITTER, E. *Drei neue Silphiden aus Italien*. Ann. Mus. Stor. nat. Genova, (2) 7: 293-294, 1889.

# Die Jugendentwicklung des Teichrohrsängers (*Acrocephalus scirpaceus*)

## Eine Verhaltensstudie

von

**Monica IMPEKOVEN**

Zoologische Anstalt der Universität Basel

### INHALT

	Seite
Einleitung . . . . .	79
Material und Methode. . . . .	80
I. <i>Quantitative Angaben über die Körperentwicklung</i> . . . . .	83
II. <i>Die Entwicklung des Verhaltens</i> . . . . .	89
A. Die Brutzeit . . . . .	89
B. Die Nestlingszeit . . . . .	89
1. Das Schlüpfen . . . . .	89
a) Schlüpfdauer . . . . .	89
b) Schlüpfvorgang . . . . .	89
c) Beteiligung der Altvögel . . . . .	90
2. Das Sperrverhalten . . . . .	90
a) Erste Sperreaktionen . . . . .	91
b) Sperrauslösende Reize . . . . .	93
c) Spontanes Sperren . . . . .	101
d) Die Sperrbewegung . . . . .	101
3. Anteilnahme von Männchen und Weibchen an der Fütterung und Futterübertragung . . . . .	104
4. Lage und Haltung im Nest . . . . .	110
5. Die Körperpflege . . . . .	111
6. Das Schreckverhalten . . . . .	114

	Seite
C. Das Verlassen des Nestes . . . . .	116
1. Alter und Disposition . . . . .	116
2. Aeussere Auslöser . . . . .	117
3. Vorgang des Ausfliegens und erste Fortbewegungsversuche . . . . .	120
4. Gegenseitiges Verhalten unter Geschwistern . . . . .	123
5. Entfernung vom Nest . . . . .	123
6. Umstellung von Alt- und Jungvogel . . . . .	124
7. Die Kotabgabe . . . . .	126
D. Vom Ausfliegen bis zur Erreichung der Selbständigkeit . . . . .	129
1. Das Bettelverhalten . . . . .	129
a) Die Lokomotion als neue Komponente des Sperrverhaltens . . . . .	130
b) Sperrauflösende Reize . . . . .	131
c) Dauer und Abbau des Sperrverhaltens . . . . .	132
d) Bettelreaktionen unter Geschwistern . . . . .	137
2. Der selbständige Nahrungserwerb . . . . .	138
a) Erste Phase: Erkundungspicken . . . . .	139
b) Zweite Phase: Beginn der selbständigen Nahrungsaufnahme . . . . .	141
3. Die Körperpflege . . . . .	146
4. Das Schreckverhalten . . . . .	146
5. Das Drohen . . . . .	147
6. Das Jagen . . . . .	147
E. Die Lautäusserungen . . . . .	148
1. Der erste Laut „tsi“ . . . . .	149
2. Die Sperrlaute „tsi“, „tschiis“ und „tschöö“ . . . . .	150
3. Der Ortungs- und Stimmföhlungs-laut „tschö“ . . . . .	151
4. Der Erregungs-laut „trr“ . . . . .	153
5. Der Mischlaut „tschr“ . . . . .	154
6. Das „tsi“ als Einschlaf-laut . . . . .	156
7. Der Zusammenrück-laut „dsidsi“ . . . . .	156
8. Der Schreck-laut „tschä“ . . . . .	157
9. Der Schmerz-laut „tschä“ . . . . .	158
10. Die Alarm-laute „skrrt“, „tscheck“, „skrrä“ . . . . .	158
11. Die Angriffs- und Flucht-laute „tjök“, „tix“ und „huit“ . . . . .	159
12. Der Jugend-gesang . . . . .	160
13. Der Balz-laut „gsi“ . . . . .	161
14. Einige Bemerkungen zum Territorium-gesang . . . . .	161
15. Gesang des Weibchens . . . . .	163
F. Das Fortpflanzungsverhalten . . . . .	164

	Seite
1. Revierverteidigung . . . . .	165
2. Symbolhafte Jagd des Geschlechtspartners . . . . .	166
3. Balzverhalten . . . . .	166
4. Begattung . . . . .	168
5. Nestbauverhalten . . . . .	169
6. Brutpflegeverhalten . . . . .	171
G. Die Zugsunruhe . . . . .	171
III. Zusammenfassende Betrachtungen und Vergleich mit anderen Arten . . . . .	179
Zusammenfassung . . . . .	185
Literatur. . . . .	189

## EINLEITUNG

Ueber den Teichrohrsänger (*Acrocephalus scirpaceus* H.) liegt bis jetzt erst eine ausführliche Arbeit, „Breeding Biology and Behaviour of the Reed-Warbler“ von BROWN und DAVIES (1949) vor. Neben brutbiologischen statistisch bearbeiteten Fragen gehen die Autoren auf einige Verhaltensweisen der Adultvögel während der Fortpflanzungsperiode ein. Ueber den Jungvogel existieren nur spärliche Angaben. Die Verhaltensentwicklung dieser Art genauer zu beobachten, erscheint uns von Interesse, da ihre Lebensweise durch das Biotop, den Schilfgürtel, ein besonderes Gepräge erhält. Unsere Studie stellt sich die Aufgabe, die gesamte Ontogenese des Verhaltens darzustellen und so die besonderen Züge dieser Art in das allgemeine Bild der Singvogel-Entwicklung einzufügen.

Das erste Auftreten und die Differenzierung der Verhaltensweisen wird in chronologischer Reihenfolge geschildert. Die Post-embryonalzeit lässt sich in mehrere Zeitabschnitte gliedern, deren Grenzen durch das Erscheinen und Wachstum von Organen und Reifung von Bewegungsweisen festgelegt werden, die den Vogel in neue Umweltsbeziehungen setzen. Das Verhalten von Adultvögeln interessiert uns vor allem im Zusammenhang mit der Jungenfürsorge. An anderer Stelle wird es nur erwähnt, soweit es für das Verständnis des Jugendverhaltens wichtig ist. Unsere Arbeit beschränkt sich nicht auf die Beschreibung der Präjuvenilzeit, am Ende derer der Vogel körperlich ausgewachsen ist und sich selbst erhalten kann. Sie überblickt weiterhin einen ersten Teil der

Juvenilzeit und schliesst mit dem Einsetzen der herbstlichen Zugsunruhe ab.

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. A. PORTMANN, danke ich herzlich für die Förderung meiner Arbeit durch stetes Interesse, reiche Anteilnahme und wertvolle Kritik, ebenso für die zur Verfügung gestellten Hilfskräfte und Versuchskäfige.

Ferner gilt mein Dank Herrn Dr. A. SCHIFFERLI und seinen Mitarbeitern Herren Dr. D. BURCKHARDT und Dr. U. GLUTZ für grosses Entgegenkommen während eines Aufenthaltes an der Vogelwarte Sempach und zahlreiche nützliche Winke.

Den Firmen Geigy AG. und La Roche möchte ich für die mir gratis überlassenen Präparate und Fliegen zu Fütterungszwecken bestens danken.

### MATERIAL UND METHODE

In den Brutperioden 1958, 1959 und 1960 beobachtete ich am Sempachersee im nähern Umkreis der Schweizerischen Vogelwarte aus dem Versteckzelt an 12 Nestern. (Diese werden in den nachfolgenden Kapiteln nach chronologischer Reihenfolge mit A bis L bezeichnet.) Mittels eines schräg über dem Nest aufgehängten Spiegels lassen sich die Bewegungen der Jungen in der tiefen Nestmulde verfolgen, was durch direkte Sicht bis zum 5./6. Tage nicht möglich ist (siehe Abb. 8 *a*). Ferner wurden Experimente für Sperrauslösung an andern Nestern durchgeführt. Nur eine Brut (2 Junge von Nest K) konnte nach dem Ausflugstag noch eingehend bis zum 25. Tag weiter beobachtet werden. Freilandstudien liefern nicht auf alle Problemstellungen genügend genaue Ergebnisse. Besonders nach Verlassen des Nestes sind die Jungen zudem im dichten Schilf für Beobachtungen sehr unzugänglich. Daher wurden folgende Vögel aus dem Nest genommen und künstlich aufgezogen:

1958:

(Aufzucht in der Zoologischen Anstalt Basel)

Exemplare	Gruppe	Alter bei Nestentnahme	Geschlecht
Grün			
Orange			
Gelb	<i>a</i>	3. und 4. Tag	
Weiss			

Exemplar	Gruppe	Alter bei Nestentnahme	Geschlecht
Grün			
Blau	<i>b</i>	6. und 7. Tag	
Gelb			
Weiss			
Beige	<i>c</i>	9. Tag	
Rot			
Gelb	<i>d</i>	5. Tag	
Blau			
Grün			
Blau	<i>e</i>	5. und 6. Tag	
Braun			
Rot			
Grün	<i>f</i>	5. und 6. Tag	
Gelb			
Rot			
Troubadour	isoliert	6. Tag	männlich
Braunweiss	„	5. Tag	weiblich
Schwarz	„	6. Tag	weiblich
Weiss	„	6. Tag	weiblich

Diese Vögel wurden bis zur Zugsunruhe beobachtet.

1959:

(Aufzucht in der Vogelwarte Sempach)

Drei im Thermostat geschlüpfte und mehrere dem Nest entnommene Junge wurden während einiger Nesttage beobachtet und wieder im Freiland ausgesetzt.

Folgende Vögel wurden bis zum Einsetzen der Zugsunruhe beobachtet:

Exemplar	Gruppe	Alter bei Nestentnahme	Geschlecht
Grünlinks	1	4. Tag	weiblich
Grünrechts			?
Krummbein	2 <i>a</i>	5. Tag	weiblich
Orange			„
Silber	2 <i>b</i>	10. Tag	weiblich
Ocker			
Rosa	3	6. Tag	männlich
Weiss		5. Tag	„
Grün		5. Tag	weiblich

Exemplar	Gruppe	Alter bei Nestentnahme	Geschlecht
Esti	4 isoliert	10. Tag	weiblich
Hellrot Lila	5	8. Tag	männlich, weiblich
Rot	6 isoliert	10. Tag	männlich
		ab 22. Tag mit einem Fängling zusammen	
Schwarz Grün	7	7. Tag	männlich „

Die Nestlinge wurden in Kunstnestern, bestehend aus mit Sägemehl halbgefüllten und mit Zellwatte ausgepolsterten Blumentöpfen von ca. 7,5 cm Durchmesser oder in den Naturnestern, in ebensolche Töpfe eingesetzt, unter der Wärmeplatte aufgezogen. Am 9./10. Tag wurden die Nesttöpfe in Käfige gestellt, da die Jungen von diesem Zeitpunkt an nicht mehr der Wärmung bedürfen. Die Grösse der verfügbaren Käfige betrug ca. 165 cm<sup>3</sup> für Gruppen, 50 cm<sup>3</sup> für isoliert gehaltene Vögel. Zahlreiche schräg-stehende und senkrechte dünne Holzstäbe sollten einen groben Ersatz für das Schilfbiotop bieten (Abb. 1).



Abb. 1.  
Käfiganlage.

Nestjunge wurden alle 20 Minuten bis halbe Stunde gefüttert mit ein- bis zweistündiger Mittagspause von 5.30 bis 21 Uhr, ganz kleine auch nachts alle zwei bis drei Stunden. Das Futter bestand aus frischen Ameisenpuppen (bis zum 5. Tag geschält) vermischt

mit etwas Quark und Nestrovit (Vitaminpräparat von ROCHE, Basel), vom 4. oder 5. Tag an mit Insektenweichfutter (Marke SLUIS) und geraffeltem Sepia-Schulp als Kalklieferant. Ferner wurden ab und zu Mehlkäferlarven (in den ersten Tagen ausge-drückt) und Abdomina von Heuschreckenlarven gegeben. Bei dieser Fütterungsweise entwickelten sich 0 bis 3-tägige Junge grössten-teils zu langsam. Möglicherweise ist dieser Speisezettel für die ersten Tage zu wenig variantenreich und nahrhaft (vgl. SAUER 1954, andererseits gelang nach mündlichem Bericht B. BLASE die Auf-zucht des Teichrohrsängers vom Ei ab bei Fütterung mit geschälten Ameiseneiern, Vitakalk, Speichel und etwas Hackfleisch und bei Wärmung mit einer elektrischen Birne). Noch verantwortlicher als die Fütterung scheint mir für normale Entwicklung die absolut gleichmässige Warmhaltung, was in den ersten Tagen recht schwierig ist.

Nach der Nestzeit wurden die Ameiseneier teilweise durch mageres Hackfleisch ersetzt. Vom 14./15. Tag an wurde noch jede Stunde einmal gefüttert bis zum 24. Tag, am 25. und 26. Tag noch alle zwei bis drei Stunden. Im Jahre 1958 für experimentelle Sperr-verlängerung verwendete Versuchstiere wurden während mehrerer Wochen stündlich weitergefüttert, zum Vergleich herangezogene Kontrolltiere einmal täglich. Selbständige Jungvögel bekamen Weichfutter, Mehlkäferlarven, Fliegen und teilweise Heuschrecken-larven vorgesetzt.

## I. QUANTITATIVE ANGABEN ÜBER DIE KÖRPERENTWICKLUNG

(Vgl. Abb. 2 *a-k*, Abb. 3.)

Zum vollen Verständnis der Genese des Verhaltens gehört die Kenntnis der körperlichen Entwicklung. Diese wurde im Sommer 1959 an drei Freilandbruten (8 Junge) vom 1. bis 10. Tag und an 15 Vögeln vom Tag der Nestentnahme bis gegen Ende des ersten Lebensmonats verfolgt.

Die Mittelwerte der Kurven stammen von 4 bis 19 täglichen Messungen und Wägungen.

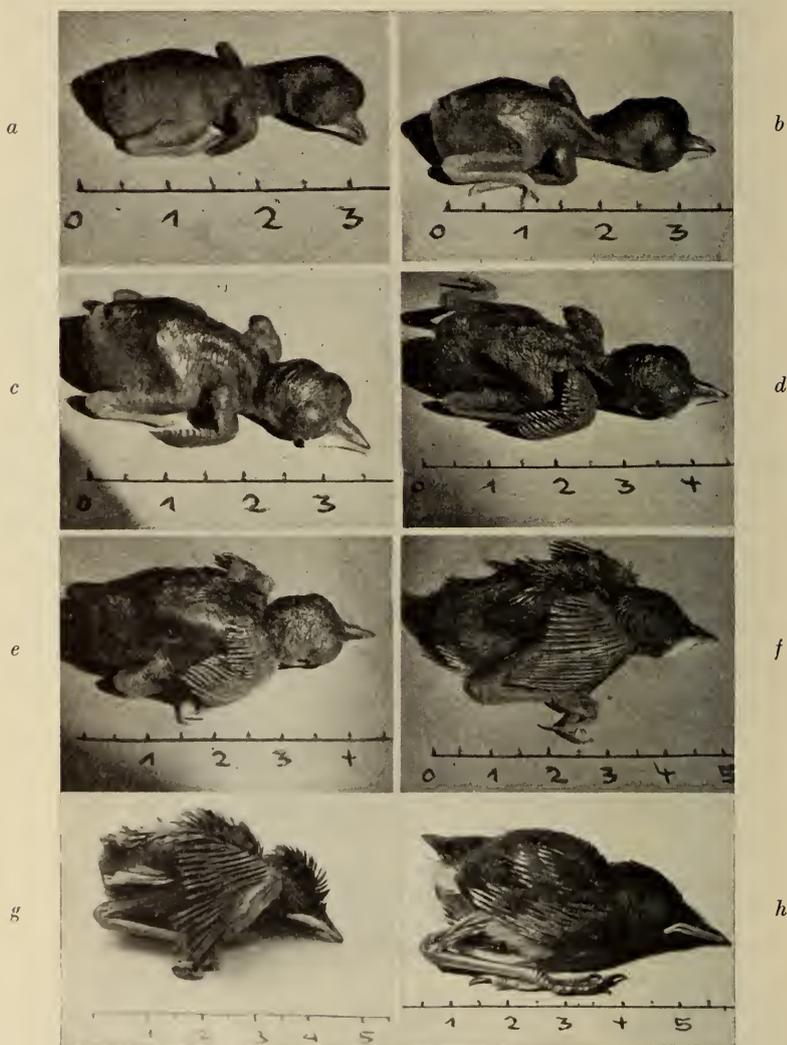


ABB. 2 A.

Die Körperentwicklung; *a*) 1. Tag; *b*) 2. Tag; *c*) 3. Tag; *d*) 4. Tag;  
*e*) 5. Tag; *f*) 6. Tage; *g*) 7. Tage; *h*) 8. Tage.

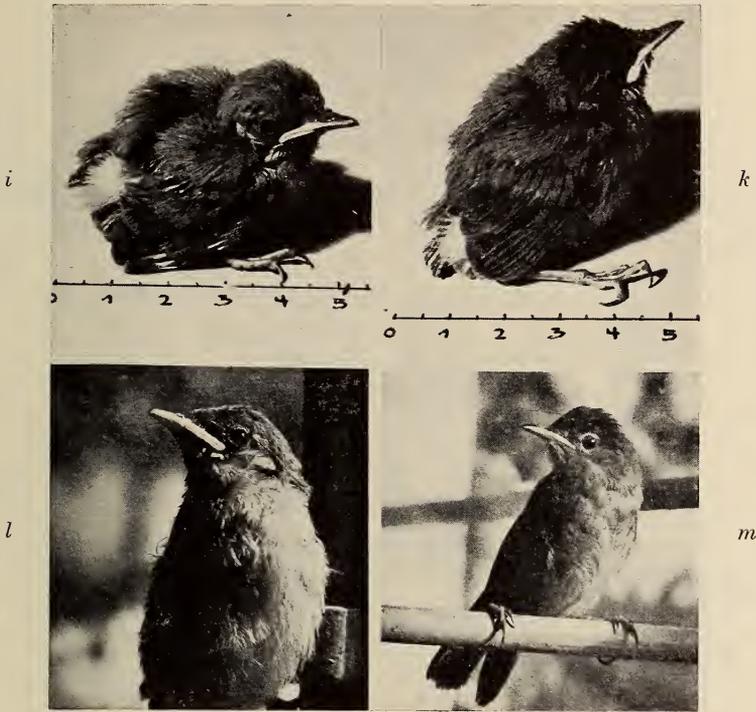


ABB. 2 B.

Die Körperentwicklung (Fortsetzung): *i*) 9 Tage; *k*) 10 Tage;  
*l*) 14. Tag; *m*) 26. Tag.

Die Messungen wurden in folgender Weise vorgenommen:  
 2. Handschwinge auf der Flügelinnenseite von der Austrittsstelle aus der Haut an, Schwanz vom Austritt der 2. Steuerfeder an, Lauf von der hintern ventralen Gelenkvertiefung zwischen Mittelzehe und Lauf, Schnabel bis zum Stirnansatz, Unterarm bei Nestlingen auf der Flügelinnenseite bis Daumenbeginn. Dazu diente eine Schublere mit Skala bis Zehntelsmillimeter, gewogen wurde auf einer kleinen Pesola-Federwaage (bis 30 gr) oder einer Briefwaage.

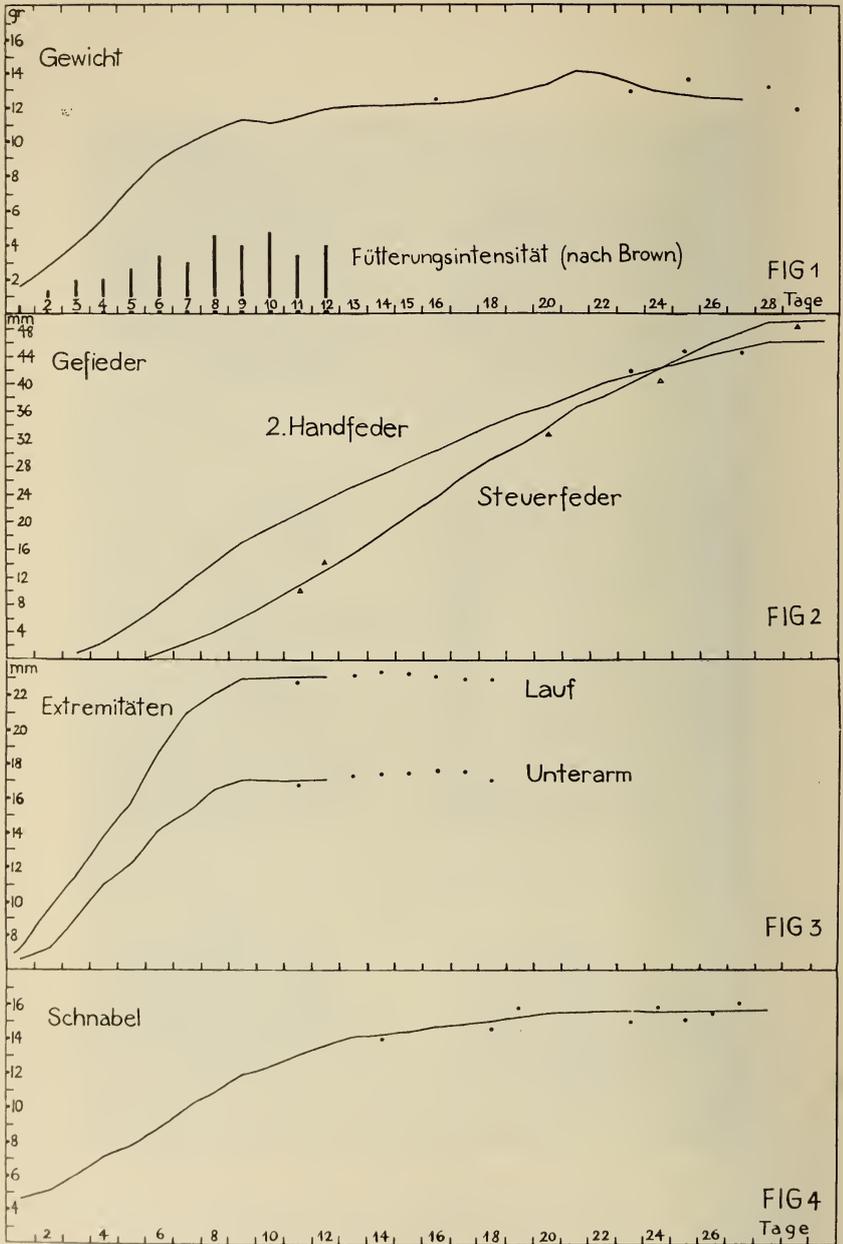


ABB. 3.  
Messungen über die Körperentwicklung.

Alter Tag	Gewicht	Gefieder	Gliedmassen	Schnabel, Wulst, Rachen	Augen	Verhalten
1.	1,2-1,5 g	nackt, ohne Primärdunen, Farbe schiefergrau an künftig befiederten Stellen (rouge 120), rötlich-schwarz an flurfreien Stellen (rouge 86).	Lauf zw. 6,5 u. 7,8 mm Farbe beige-lachs (orange 195), Unterarm 5,8-7,2 mm, Hand 5-5,6 mm.	Schnabel 4,2-4,8 mm, beige, Schnabelspitze schwärzlich (r. 250, r. 118), Wulst weiss-gelblich w. der ganzen Nestzeit (r. 320-257), Rachen leuchtend gelb (orange 215), Zungenpunkte lack-schwarz. Rachen gelborange (orange 211) w. der ganzen Nestzeit.	auch w. Sperren geschlossen.	Sperren, Koten, Schlafen.
2.	Zunahme ca. 1 gr	speckiger Glanz, Fluren schwach sichtbar.			Cornea w. Sperren erstmals sichtbar	Sperren, Koten, Schlafen.
3.	Zunahme ca. 1 gr	Blutkiele der Handschw. brechen hervor, Fluren deutlicher.	beginnende Pigmentierung des Laufs.	Beginnende Pigmentierung des Schnabels.	w. Sperren bis $\frac{1}{2}$ mm geöffnet.	Sperren, Koten, Schlafen.
4.	Zunahme ca. 1,5 gr	Blutkiele von Armschw., äussere Flügeldecken, Vorderücken, Bauch-, Brust-, Oberarm- und Oberschenkelkflur brechen aus.	Lauf rötlich-grau (r. 87, 115, 128).	Schnabeloberseite sandfarben (r. 133), Spitze etwas dunkler.	Augen können bis 1 mm geöffnet werden.	Sperren, Koten, Schlafen.
5.	Zunahme ca. 2 gr	Blutkiele von Kopf-, Hinterrücken-, Unterschenkel-, Schwanzflur am Ausbrechen. Kiele der Handschw. beginnen sich in versch. Längen zu differenzieren.				
6.	Zunahme ca. 1,5 gr	Federscheiden von Flügeldecken, Rücken-, Brust-, Oberschenkel- u. Schulterflur brechen auf Afterkranz am Ausbrechen.	Lauf grau (bleu 515).	Schnabel braungrau (rouge 114).	bis 1,5 mm	Erste Putzintentionen möglich.
7.	Zunahme ca. 1 gr	Federscheiden an Kopf, Schwingen, Hinterrücken und Unterschenkel brechen auf.		Wulst hat mit 6 Tagen grösste Breite erreicht. Langsamer Abbau (nach WACKERNAGEL 1954).		Beginn optischer und gerichteter Sperreaktionen. Erste Putz- und Entspannungsbewegungen.
8.	Zunahme ca. 1 gr	Wirken befiedert an Rücken, Brust, Schulter und Oberschenkel.	Abnehmende Wachstumsintensität.		bis 2,5 mm, auch ausserhalb der Fütterung häufig offen.	Sperreaktion nicht mehr geotaktisch gesteuert, sondern auf die Futlerquelle gerichtet. Zunehmende Beweglichkeit.
9.	Zunahme ca. $\frac{1}{2}$ gr	Federscheiden der Steuerfedern am Aufbrechen.				

Alter Tag	Gewicht	Gefieder	Gliedmassen	Schnabel, Wulst, Rachen	Augen	Verhalten
10.	Gewicht stationär	Wirken allerorts befledert.	Adultgrösse erreicht. Laut 2,2-2,6 cm. Un- ferum 1,6-1,85 cm. Hand 1,45-1,75 cm.		bis 3 mm.	Bewegungen zur Pflege und Entspannung des Körpers herabgerafft.
11.		Zum Ausflugszeitpunkt ha- ben die Schwünge ca. die halbe Länge erreicht. Die Federscheiden sind zur Hälfte aufgebrochen. Die Steuerfedern haben einen Viertel der gesamten Länge.		Abnehmendes Schna- belwachstum. Spitze am Aufhellen.		Ausfliegen möglich, erste Flattersprünge und Pickreaktionen.
12.						
13.					3,8 mm end- gültige Grösse erreicht.	
14.	erneuter Anstieg	Beginnende Befiederung von Rainen zw. und aus- sen an den Bauchfluren, an den flurfreien Flanken. Wachstum innerer Flügel- deckfedern. Befiederung von Ohr- und Augenge- gend.			Bildung eines weisslichen Federsaums an den Lidrändern.	
18.	Anstieg			Wachstum weitgehend abgeschlossen, ev. asymptotisch, weiter- wachsend. Länge ca. 1,6 cm.		Allmähliches Einsetzen erfolgreicher Nah- rungsaufnahme. Zu- nehmende Geschick- lichkeit im Hüpfen und Fliegen.
20. bis 22.	Postembryo- nales Höchst- gewicht. An- schliessend Abnahme zum Adult- gewicht von 11 bis 13 gr.	Beginn der Kleingefieder- mauser, ev. bevor das Grossgefieder ganz ausge- wachsen ist.		Zungenpunkte beginnen zu verblassen.		
25.		Wachstum von Schwung- und Steuerfedern abge- schlossen. Längste Steuer- feder 4,7-5,5 cm, zweite H'schwinge, 4,5-4,9 cm. Raine befledert.		Wulst abgebaut. Schna- belfalte hat Adult- grösse erreicht. Farbe gelblich. Rachenfarbe gelb-orange (o. 196).	Befiederung der Lidränder vollendet.	Selbständigkeit i. B. auf individuelle Erhaltung erreicht.
28. bis 30.		Bezeichnung der Fluren nach BURCKHARDT (1954)		Bezeichnung der Fär- bungen nach SEGUY (1936)		

## II. DIE ENTWICKLUNG DES VERHALTENS

### A. DIE BRUTZEIT

Nach BROWN und DAVIES (1949) beginnt das eigentliche Brutgeschäft in der Mehrzahl der Fälle am Abend vor dem Legen des zweitletzten Eis. (Nach dem Legen des zweiten Eis wird schon ca.  $\frac{1}{4}$  der Zeit gebrütet.) In den von mir beobachteten Nestern schlüpfte das erste Junge am 13. oder Ende des 12. Tages vom Legen des zweitletzten Eis an gezählt. Die durchschnittliche Brutdauer für jedes Ei eines Geleges beträgt nach genauen Beobachtungen von BROWN und DAVIES für 49 Eier 12 Tage, 9 Stunden mit einem Extrem von 12 Tagen 0 Stunden einerseits und 12 Tagen 14 Stunden andererseits. (Nach eigenen Beobachtungen schlüpfte in einem Fall, wo das Männchen während der Brutzeit abhanden kam, das erste normal entwickelte Junge erst am 15. Tage.) Die Brutintensität der Altvögel ist innerhalb gewisser Grenzen erblich festgelegt. Sie nimmt mit fortschreitender Brutdauer zu. Das Weibchen übernimmt den grössern Teil des Brutgeschäftes.

### B. DIE NESTLINGSZEIT

#### 1. *Das Schlüpfen.*

##### a) *Schlüpfdauer.*

Nach BROWN und DAVIES überschreitet das Zeitintervall zwischen dem ersten Knacken und dem Hervorkommen des Jungen selten eine Stunde oder zwei und ist oft sehr viel kleiner (wörtlich übersetzt). Eigene Beobachtungen bestätigen dies.

Schlüpfdauer vom ersten sichtbaren Pickloch bis zur völligen Befreiung von beiden Schalenhälften:

Freiland:	Thermostat:
1. 17 Min.	1 Std. 7 Min.
2. weniger als 20 Min.	1 Std. 20 Min.
3. 28 Min.	24 Std., mit Hilfe
4. weniger als 30 Min.	5 Junge starben beim
5. 50 Min. (ev. durch Störung	ersten Pickloch ab.
6. 1 Std. verzögert)	
7. 2 Std.	

##### b) *Schlüpfvorgang.*

Ueber die Durchtrennung der Schale bestehen keine eigenen Beobachtungen. Nach BROWN und DAVIES soll das Pickloch nicht

mittels des Eizahns, sondern mit den Krallen erweitert werden. Sind die Schalenhälften voneinander getrennt, so versucht sie das Junge nach eigenen Beobachtungen durch Strecken und Zusammenziehen des Körpers abzustossen. In drei von vier genauer beobachteten Fällen befreite sich das Junge erst vom Kopfteil der Schale.

c) *Beteiligung der Altvögel.*

Bei vier genau beobachteten Schlüpfvorgängen hilft der Altvogel nicht, das Pickloch zu vergrössern. Wenn aber das Junge die Schale soweit gesprengt hat, dass sein Körper sichtbar wird, löst dies die Putztätigkeit des hudernden Partners, Männchen wie Weibchen, aus. Durch das Bepicken der freigewordenen Körperstellen wird der Nestling zur Eigenbewegung angeregt, was die Bemühungen, die Schalteile loszuwerden, fördert. Dieses Verhalten der Eltern kann als indirekte Schlüpfhilfe gedeutet werden. Bei drei der schlüpfenden Jungen pickt der Altvogel, nachdem die Schalenhälften bereits völlig getrennt sind, kleine Schalenstückchen ab und versucht mitunter vorzeitig, die Schalenkappen abzuheben. Sobald diese abgefallen sind, werden sie aus dem Nest entfernt.

Beim Vergleich der Schlüpfzeiten von Freilandvögeln mit solchen, die am letzten Bruttag in den Thermostat gelegt wurden, stellt man fest, dass letztere im allgemeinen längere Zeiten beanspruchen, wenn der Schlüpfakt überhaupt gelingt. Abgesehen von ungenügenden Thermostatverhältnissen lässt sich diese Tatsache eventuell mit dem Fehlen der indirekten Schlüpfhilfe durch den Altvogel erklären.

## 2. *Das Sperrverhalten.*

Das Sperren ist in erster Linie eine auf das Zusammenwirken von Jung- und Altvogel eingestellte Erscheinung. Sie ist bereits bei mehreren Passeres (HOLZAPFEL 1939, Star; TINBERGEN und KUENEN 1939, Amsel und Singdrossel; MESSMER 1956, Amsel; MORSE-NICE 1943, Singammer; HINDE 1952, Kohlmeise; SAUER 1954, Dorngrasmücke; MARLER 1956, Buchfink; PRECHTL 1954, Buch- und Grünfink, Hänfling, Fliegenschnäpper, u.a.m.) beobachtet und zum Teil genauer untersucht und analysiert worden.

Die für den Teichrohrsänger typischen Eigenheiten dieses Verhaltens sind vor allem in dem durch Biotop und Lebensweise bedingte Merkmale des AAM und der Schlüsselreize zu suchen. Entsprechend der kurzen Nestperiode ist das Wachstum und die

Differenzierung der Bewegungsweisen und des Beziehungssystems auf 11 Tage beschränkt. Danach wird dieses nur noch durch Lernprozesse spezifischer. Als erstes möchten wir wissen, wie die Beziehung überhaupt zustande kommt. Anschliessend sollen die im Laufe der Nestzeit erfolgenden Aenderungen genau verfolgt und experimentell geprüft werden. Das Wachstum der Bettelbewegungen soll genau geschildert werden. Während der Nestlingszeit der Jungen tritt das Sperrverhalten auch bei den Adultvögeln wieder in Erscheinung. Als eine nicht rein „larvale“, sondern latent weiter erhalten bleibende Verhaltensweise erweckt ihr erneutes Auftreten unser Interesse und fordert zum Vergleich mit der praejuvenilen Situation auf.

a) *Erste Sperreaktionen.*

Zur Frage, ob der Füttertrieb des Altvogels durch das erste Sperren des Jungvogels ausgelöst wird oder umgekehrt, wurde bei zwei Nestern das Schlüpfen des ersten Jungen und die daran anschliessenden Reaktionen von Eltern und Nestling genau beobachtet.

Im Fall A (Nest D) wird der Füttertrieb der Altvögel deutlich durch die ersten Sperreaktionen ausgelöst. Das Junge wird erstmals, noch am spitzpoligen Schalenteil hängend, 17 Min. nach beginnendem Schlüpfakt sperren gesehen und löst bei dem es putzenden Elterntier den Füttertrieb aus. Dieses gibt ihm aus der Putztätigkeit heraus den leeren Schnabel, geht unmittelbar danach ab und kehrt mit Futter zurück. Das Junge sperrt auf die Erschütterung und wird sogleich gefüttert. Es wird gereinigt und bekommt wieder den leeren Schnabel (ev. Speichel), wie es sperrt. Das Weibchen geht ab. Kurz darauf kommt das Männchen an und füttert das Junge mit winzigem Insekt, nachdem es durch Laute (siehe S. 94) das Sperren bewirkte. Dieses Männchen hat das Junge zuvor nicht sperren sehen. Möglicherweise ist sein Füttertrieb angesichts des Futtertragenden Weibchens ausgelöst worden.

Im Falle B (Nest D), wo das Weibchen in den letzten Tagen infolge Verlust des Männchens das Brutgeschäft alleine versehen musste und das erste Junge erst nach 14 Bruttagen schlüpft, holt das Weibchen bereits Futter herbei und versucht durch Laute Sperren auszulösen zu einem Zeitpunkt, zu dem das Ei erst einen Schlitz aufweist und der Sperrachen des Jungen noch nicht gesehen werden kann. Dies wiederholt sich nach wenigen Minuten, ohne

dass das Schlüpfende, welches noch zusehr in der Schale steckt, gefüttert werden kann. Hier scheint es, als ob der Füttertrieb, ohne der Sperrbewegung und Sperrachens als Auslöser zu bedürfen, zum Zeitpunkt des Schlüpfens wach würde. Eventuell ist aber auch infolge verspäteten Schlüpfens der Füttertrieb im Altvogel angestaut worden. Dadurch wird die Schwelle für die Einwirkung reaktionsauslösender Reize erniedrigt und bereits der Anblick des hervorkommenden Jungen genügt, um den Füttertrieb des Altvogels zum Durchbruch zu bringen.

Auch wie das Junge, von beiden Schalenhälften befreit, durch Laute zum Sperren gereizt wird, sperrt es nicht, und der Altvogel schluckt das Futter selbst. Erste Sperreaktionen können erst gesehen werden, wie das Junge von der Schale entledigt, vom Elter intensiv geputzt wird. Der Altvogel beachtet sie meist nicht, füttert einmal aus der Putztätigkeit heraus mit dem leeren Schnabel, geht ab und kehrt mit Futter zurück. Er gibt Futterlaute, worauf das Junge sperrt und gefüttert werden kann. Erneut holt das Weibchen Futter und das Junge sperrt bereits auf die Erschütterung seiner Ankunft. Es füttert nicht sofort, sondern stösst erst Laute aus und beguckt sich das immer wieder hochsperrende Junge ausführlich; holt gleich wieder Futter und stopft es ohne Zögern in den weitgeöffneten Rachen.

Während im ersten Fall das Aktions-Reaktionsspiel Sperren-Füttern sofort gelingt, stimmen im zweiten Fall die Bewegungsweise von Jung- und Altvogel nicht von Beginn an überein. Zuerst spricht das Junge nicht auf die Sperreize des Altvogels an. Dann beachtet dieser im Funktionskreis des Putzens das Sperren des Jungen nicht. Bei einer folgenden Fütterung zögert der Altvogel mit füttern und reizt weiterhin zum Sperren, obwohl das Junge schon sperrt.

Ob im Falle B das noch in beiden Schalenhälften steckende Junge auf die Laute des Altvogels hin sperrt, kann nicht festgestellt werden. Sicher ist nur, dass dieser die Sperrbewegung nicht sehen kann. Experimentell lässt sich nämlich konstatieren, dass bereits das schlüpfende Tier auf Sperreize reagiert. Bei Jungen, deren Piekloch erst eine Grösse von ca. 2 mm aufweist, kann durch Pfeifen deutlich Schnabelaufsperrn bewirkt werden, soweit es ihre Lage in der Eischale gestattet. (MESSMER, 1956, sah Junge, die noch an der spitzpoligen Schalenhälfte hingen, erstmals sperren. PRECHTL, 1953, beobachtet spontanes Sperren während des Schlüpf-

aktes bei Haussperling, Hausrotschwanz, Fliegenschnäpper, Rauchschwalbe.)

b) *Sperrauslösende Reize.*

Im Freiland konnte festgestellt werden, durch welche Art von Reizen die Altvögel das Sperren der Jungen hervorrufen. Während der Ontogenese lassen sich Aenderungen in der Bedeutung und Wirksamkeit einzelner Schlüsselreize beobachten. Reifungsvorgänge bewirken das Wirksamwerden einzelner Reizarten und die zunehmende Selektivität innerhalb einer Reizart. Bei künstlich aufgezogenen Jungen wie an Freilandnestern wurde die Wirksamkeit der verschiedenen Reizmöglichkeiten nachgeprüft. Diese lassen sich in akustische, mechanische, optische und taktile einteilen.

A k u s t i s c h e Reize :

Freilandbeobachtungen:

Die Altvögel besitzen keinen speziellen Fütterlaut. Zur Sperraufforderung werden Töne ausgestossen, die auch in andern Stimmungen und Kontaktsituationen zwischen Artgenossen gehört werden können. Beide Partner reizen häufig durch einen sanften „tschrr“-Laut, Männchen oftmals durch einzelne Gesangslaute. Seltener wird „tschö“, ein dem Ortungslaut (siehe S. 151) des Jungvogels ähnlicher Ton gehört. Sperren die Nestlinge daraufhin nicht, so können die Altvögel die Aufforderung steigern. Dies geschieht einerseits durch Summierung einzelner Laute. Andererseits können nach erfolglosen Reizen lautere und stärkere Erregung kennzeichnende Töne ausgestossen werden, so der Erregungslaut „trr“ oder der Alarmlaut „skrrt“. Männchen, die erst einen leisen „tschrr“-Laut von sich geben, lassen diesem, wenn er wirkungslos bleibt, oft mehrere Gesangslaute folgen.

Anhand von Beobachtungen bei fünf Nestern sind die Lautäusserungen der Altvögel in den ersten Tagen der wirksamste Auslöser. Wenn der Elter durch die bei seiner Ankunft entstehende Erschütterung des Nestes kein Sperren bewirken kann, so stösst er Laute aus und hat damit Erfolg. Nach zahlenmässigen Befunden an drei Nestern wird diese Reizart in den ersten zwei bis drei Postembryonaltagen mehrheitlich angewandt. Beim heranwachsenden Nestling genügt meist schon die Erschütterung. Ob diese Tatsache nur auf den grösseren Appetit oder auch auf eine davon unab-

hängige zunehmende zentralnervöse Reizempfindlichkeit zurückzuführen ist, lässt sich nicht ohne weiteres entscheiden. In der zweiten Hälfte der Nestlingsperiode wird selten, in den letzten beiden Nesttagen gar nicht mehr durch Laute gereizt. Dass die Reizart aber dennoch wirksam bleibt, zeigten neun- und zehntägige Junge, die auf in Nestnähe geäusserte Laute sperren, ebenso ausgeflogene (Nest K), die auf „tschrr“-Laute reagieren, die der futterbringende Elter ausstösst, wenn er das Junge schlafend antrifft.

Experimente an Nestern im Freiland und an künstlich aufgezogenen Jungen:

Im Experiment wurden die Lautreize durch hohes Pfeifen nachgeahmt. In Freilandversuchen wurde festgestellt, dass dieser Reiz entgegen den Lautäusserungen des Elters nicht während der ganzen Nestzeit, sondern nur bis zum 5. Tag wirksam ist.

Alter	Anzahl der Versuche	Positive Reaktion	Negative Reaktion
1. Tag	5	5	0
2. „	8	8	0
3. „	6	6	0
4. „	3	3	0
5. „	6	5	1
6. „	5	1	4
7. „	6	0	6
8. „	1	0	1
9. „	4	0	4

Abgesehen davon, dass die Versuche negativ verlaufen können, da die Jungen satt sind, scheint sich zwischen dem 5. und 6. Tag die Selektivität auf bestimmte Laute der Altvögel zu entwickeln. Ausser durch Aenderungen im Zentralnervensystem wird dieser Wachstumsprozess eventuell auch durch die definitive Oeffnung des typischen äussern Gehörgangs mitbeeinflusst (PORTMANN 1938). Während in den ersten Tagen auf alle Lautarten der Alten gesperrt wird, wirken Alarmlaute späterhin auf das Sperren hemmend und können vom frühestens 7. Tag an leichtes Drücken bewirken. (Dass Nestlinge bis zum 9. Tag zwar nicht mehr auf Pfeifen, aber noch teilweise auf Antippen sperren trotz des elterlichen Warnens, kann darauf zurückgeführt werden, dass in solchen Fällen der Hunger grösser ist als die Reaktionsbereitschaft, sich zu drücken. Meist

drücken sich diese Jungen im ersten Moment und sperren bei wiederholtem Reiz. Bei grossem Hunger wird die Reizschwelle des Drückens erhöht (vgl. dazu LÖHRL 1950).

Bei künstlich Aufgezogenen wurde durch Versuche festgestellt, dass Pfeifen bis zum 3. oder 4. Tag die wirksamste Reizart ist. Wenn durch Erschütterung (Tippen an Nest oder Klopfen auf Nestunterlage) keine Reaktion mehr hervorgerufen werden kann, ist dies durch hohe kurze Pfeiftöne noch möglich und bei grossem Appetit wird, wenn beide Reizarten wirken, auf letztere rascher und ausdauernder reagiert und höher hinaufgesperrt (siehe dazu S. 98/99). Am 4./5. Tag sind beide Reizarten gleichermassen wirksam. In den folgenden Tagen ist Erschütterung der wirksamere Reiz. Dass auf Pfeifen hin dennoch teilweise in geringem Ausmass angesprochen wird, lässt sich in folgender Weise interpretieren: Bei künstlich aufgezogenen Jungen, die nur jede halbe Stunde gefüttert werden, ist der Appetit grösser als bei Freilebenden, entsprechend die Reaktion unspezifischer und Pfeifen daher noch wirksam. Ausserdem fehlt der reaktionshemmende Warnlaut des Elters. Eine Dressur auf den Pfeiflaut ist unwahrscheinlich, denn es sind vorwiegend die schwach entwickelten Nestlinge, die länger auf Pfeifen ansprechen.

Diese Versuche zeigen erstens, dass es sich bei der zunehmenden Selektivität auf die Lautäusserungen der Altvögel nicht um einen Lernprozess handeln kann, da bei Aufzuchtvögeln Pfeifen ebenfalls an Wirkung verliert, sondern um einen Reifungsprozess, der sich über mehrere Tage, vom 4. bis ca. 6. Tag erstreckt. (Nach LORENZ 1935 ist die spezifische Reaktionsfähigkeit auf den Alarmlaut der Altvögel bei allen Vögeln angeboren.)

#### Mechanische Reize :

Im Freiland werden Erschütterungsreize verursacht, wenn der Altvogel auf den Nestrand oder nestbegrenzenden Halm auftritt, ferner durch seinen Abgang vom Nest, eventuell durch Bewegungen des Geschwisters, oder wenn sich das Weibchen aus der Huderstellung hochhebt. (Dies kann ev. auch als Kälte-, Helldunkel- oder Berührungsreiz wirken.) In der künstlichen Aufzucht wurde diese Reizart durch Tippen am Nestrand, Klopfen am Nesttopf oder auf die Tischplatte, was noch wirksamer ist, ersetzt. Erschütterungsreize sind während der ganzen Nestzeit und auch bei flüggen Vögeln

noch wirksam. Die Wirksamkeit nimmt während der Nestzeit zu, während beim ausgeflogenen Vogel optische Reize wirksamer sind. Vermutlich wird durch ständige visuelle Einflüsse die Wirkung mechanischer Reize eingedämmt, ohne dass es sich dabei um einen eigentlichen Abbau des AAM handeln würde. PRECHTL (1953) verklebte Grünfinken und Hänflingen, die überhaupt nicht mehr auf Erschütterung sperrten, die Augen und bewirkte damit, dass die Vögel wieder auf mechanische Reize ansprachen. Beim Teichrohrsänger ist diese Blockierung viel geringer.

#### T a k t i l e Reize :

Im Freiland konnte nie beobachtet werden, dass der Elternvogel die Jungen anstupft, um sie füttern zu können, aber durch Putzen derselben löst er oft Sperren aus. Dies veranlasst ihn jedoch nicht immer dazu, sogleich Futter herbeizuschaffen. In der Aufzucht kann taktile Reiz als schwacher Auslöser bestimmt bis zum Beginn optischer Reizbarkeit wirken und zwar gleichermassen wie Knacken an Schilfhalmen. Besser nützt Streichen am Wulst als Berühren von Kopf und Rücken. Blasen als leichter Berührungs- und ev. Kältereiz wirkt noch stärker, wie mehrere Versuche am 1., 4., 5., 6. und 7. Tag zeigen. Bei gesättigten Nestlingen rufen taktile Reize keine Sperreaktionen hervor, vermögen aber vom ersten Tag an, sie zur Eigenbewegung anzuregen. Lage und Haltung im Nest werden verändert. Vom 4. Tag an werden von Aufzuchtvögeln Laute ausgestossen, bei unsanfter Berührung Schmerz- bzw. Schrecklaute (siehe S. 157). Vom Ende des 6. Tages an können die Hautreize mit selbständigen Putzbewegungen an den betreffenden Stellen beantwortet werden. Bei starken Blasreizen drücken sich die Jungen vom 7. Tag an.

#### O p t i s c h e Reize :

Im Freiland wird die optische Wirkung des Altvogels auf den Jungvogel frühestens am 8. Tag dem Beobachter deutlich, wenn Nestlinge nach erfolgter Fütterung auf den noch am Nest ruhig verweilenden, eventuell auf Kot wartenden Elter, der den Kopf bewegt, weiterhin mit Sperren reagieren. Am 8. Tag reichen die Köpfe der Jungen erst bis auf Nestrandhöhe. Somit kann der Elternvogel nur am Nest stehend als visueller Reiz wirken. Die Jungen sperren noch senkrecht nach oben. Auffällig ist am 7. Tag

an ein eckiges Umherwenden des Kopfes gleichzeitig mit einem ruckweisen Auf- und Abschnellen des Halses. Diese Bewegung lässt sich neben deutlicher Richtungsfähigkeit bis zum 10. Tag beobachten. Am 9. Tag sind die Nestlinge soweit gewachsen und können sich bereits von der Unterlage hochheben, dass sie über den Nestrand hinausblicken und dem ankommenden Altvogel entgegen oder in seine Abgangsrichtung nachsperrern können. Auch in Nestnähe geäusserte Laute wirken als richtungsgebende Reize.

Experimente im Freiland lassen sich auf optischem Gebiet nicht durchführen, da die Reaktionen des Drückens das Sperren blockieren.

In der Aufzucht können erste Anzeichen optischer Reizwirkung frühestens am 7., oft erst am 8. Tag gesehen werden, wenn die Augen bis zu 1,5-2 mm geöffnet werden können.

Das Öffnen der Augen ist ein gradueller Vorgang, der sich vom 2. bis zum 13./14. Tag erstreckt. Am ersten Tag lassen sich die Lider leicht auseinanderschieben, doch öffnen sie sich nicht von selbst. Am 2. Tag kann erstmals die Cornea während des Sperrens gesehen werden. In den ersten Tagen öffnen sich die Augen mit dem Sperren koordiniert, aber weniger lang, als die Sperrbewegung dauert, bei schwacher Reaktion gar nicht. Ausserhalb der Fütterung bleiben die Augen geschlossen und öffnen sich nur auf äussern Anreiz hin. Auf taktile Reize, wie Putzen, Wegheben von der gewohnten Nestunterlage werden die Augen geöffnet. Bei selbständiger Putzbewegung, wie sie vom 6./7. Tag an auftritt, werden die Augen stets geschlossen. Vom 7. Tag an bewirken Geräusche wie Knacken und Rascheln mit Schilfhalmern, Schlagen an ein Gefäss, Pfeifen Augenöffnen, ohne dass damit eine Sperrbewegung verbunden ist. Schon am 5. Tag werden die Augen nicht mehr immer nur mit dem Sperren koordiniert geöffnet, sondern können auch nach erfolgter Fütterung noch kurz offen gehalten werden, vom 7. Tag an in zunehmendem Mass vor der Fütterung in hungrigem Zustand. Der Hunger verdrängt das Schlafbedürfnis (vgl. PRECHTL 1953). Dies ist der Zeitpunkt, zu dem optische Sperrauslöser zu wirken beginnen können.

Erstmalige Wirkung optischer Reize wurde bei Gruppe 2 a am 7. Tag, bei Rosa 3 am 7., Grün und Weiss 3 am 8. Tag, bei Gr. 5 mit 7 Tagen, Gr. 1 und sechs weiteren Nestlingen am 8. Tag beobachtet.

Anfänglich sperren die Nestlinge nur bei sehr grossem Appetit auf visuelle Reize. Oft müssen sie durch Erschütterung erst geweckt werden. Bei kleinem Appetit können die Nestlinge die Augen offen halten, ohne auf optische Reize zu antworten. Die Empfindlichkeit auf diese Reizart steigt täglich an und ist am 10. und 11. Tag so gross, dass nach mehrmaliger Fütterung auf visuelle Reize die Er-

schütterung nicht mehr wirksam ist. Wie bei akustischen und mechanischen Auslösern kann auch hier eine Summe von unter-schwelligem Reizen Erfolg haben. Durch längeres Einwirken von Bewegungsreizen kann Sperren bewirkt werden.

Die Reaktion auf optische Reize ist bei Aufzuchtsvögeln am Anfang sehr unspezifisch. Das wichtigste Merkmal ist die Bewegung. Erst nach dem Ausfliegen machen sich hier allmählich Lernvorgänge bemerkbar, indem die Futterpinzette vor andern bewegten Gegenständen bevorzugt, d. h. stärker angebettelt wird. Dass Selektivität auf visuellem Gebiet aber schon am Ende der Nestlingsperiode einsetzt, zeigen Jungvögel, die erst am 9. und 10. Tag eingeholt worden sind und auf die Pflegerin erst mit Drücken reagieren und nur auf Erschütterung mit Sperren. Doch gewöhnen sie sich durch regelmässige Fütterung bald an ihren Anblick.

**Beispiele**, gekürzte Protokolle: Zwei Junge, Hellrot und Lila 5, Ende 8. und Anfang 9. Tag um 14.30 eingeholt. 15.10: Sperren trotz geöffneter Augen nicht visuell, ebenso um 16.00, aber sofort intensiv auf Erschütterungsreize, was zeigt, dass sie bei gutem Appetit sind. Am nächsten Morgen um 9.50 notiert: Sperren gut und gerichtet auf optische Reize. Esti genau 9 Tage alt um 15.00 eingeholt sperrt nicht visuell, aber auf Tippen an Nestrand mehrmals. 18.00 Sperrt auf Klopfen senkrecht nach oben. Bei Wenden der Notizblockseite, was bei gleichaltrigen Jungen Sperren hervorruft, drückt es sich. 21.15 Sperrt nicht visuell. Anderntags 9.15 sperrt es visuell und gerichtet.

Silber und Ocker 2, um 15.00 eingeholt, mit andern Jungen vom 11. Tag, die gut auf visuelle Reize reagieren, im Nest. Der eine drückt sich auf nahenden Finger, sperrt dann kurz und zeigt keine weitere Reaktion. Drückt sich auf Umwenden der Blockseite. 16.57 Ocker fliegt aus, vermutlich vor Schreck. Keines von beiden achtet auf die Bewegungen der Pinzette. Es scheint, als ob sie diese gar nicht sehen würden. 17.30 Silber im Nest sperrt kurz und ruckweise, doch reicht es nicht zu einer Fütterung. 20.00 Ocker zurück im Nest sperrt ganz kurz, lässt sich aber nicht füttern. Fliegt sogleich wieder aus und versucht, durch das Deckgitter des Käfigs zu fliehen. Vom andern Morgen an zeigt Silber normale visuelle Sperreaktion. Ocker ausgeflogen, verhält sich den ganzen Tag indifferent gegen die Pinzette. Gibt dauernd Ortungslaute, was zeigt, dass es hungrig ist. Wendet den Kopf an der hin- und herbewegten Futterpinzette vorbei. Vom Morgen des 12. Tages an lässt auch Ocker sich regelmässig füttern.

Mit dem Einsetzen optischer Reaktionsfähigkeit beginnt das Sperren gerichtet zu werden. Während bis zum 6. Tag die Köpfe ruhig gehalten werden, beginnen nun die Jungen, wie im Freiland

auch beobachtet wird, die Köpfe in ruckend zittrigen Bewegungen umherzuwenden und erschweren damit der Pflegerin, den Rachen mit der futterbeladenen Pinzette zu treffen. Die Altvögel zeigen hier raschere Reaktionen. Bereits HEINROTH (1924-26) beschreibt diese Bewegungsweise bei der Grasmücke und beim Sumpfrohrsänger. Ihre Bedeutung ist ihm unklar. Nach meiner Ansicht handelt es sich um eine Vorstufe im Reifungsprozess des Rich-

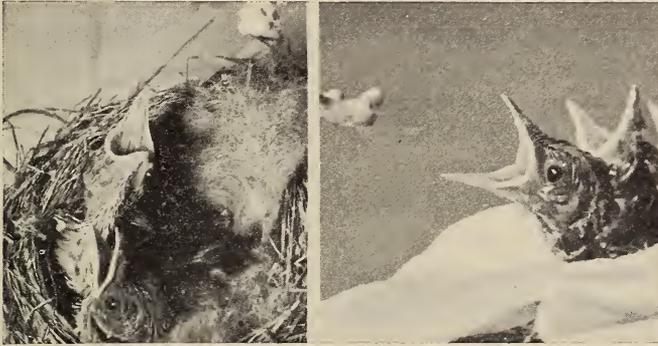


ABB. 4.

- a) Gerichtete Sperreaktion in der Horizontalrichtung am 9. Tag (rot 5).  
b) in der Vertikalrichtung.

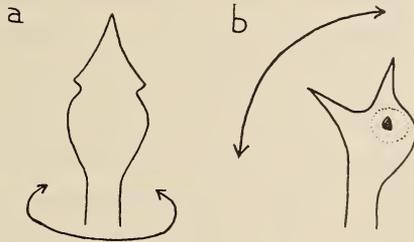


ABB. 5.

- a) Schema für gerichtete Sperreaktion in der Horizontalrichtung.  
b) in der Vertikalrichtung.

tungssperrens, dem „Richtungssuchen“. Experimentell lässt sich am 8. Tag bereits etwas Richtungsfähigkeit in der Horizontalebene feststellen, d. h. um die Drehachse des Halses (siehe Abb. 4 a und Abb. 5 a). Es tritt aber rasch Ermüdung ein bei längerer Reizung und der Vogel verfällt wieder in das „suchende Umherirren“. Richtungsfähigkeit in der Vertikalrichtung beginnt sich, wie Versuche zeigen, erst vom 9. Tag an auszubilden (siehe Abb. 4 b und Abb. 5 b).

Damit wird die bis dato geotaktische gesteuerte Sperreaktion zur auf die Futterquelle gerichteten Orientierungshandlung. Es fällt dem Nestling schwer, die nur wenige Centimeter vor seinem Schnabel auf- und abbewegte Pincette in vertikaler Richtung zu verfolgen. Naht diese aber von weiter her, so kann bis waagrecht gesperrt werden. Körperliches Wachstum und Reifung von Verhaltensweisen gehen zusammen, wie der Vergleich mit Freilandbeobachtungen zeigt, wo die Jungen erst vom 9. Tag an über den Nestrand hinausblicken können und sich damit ihre Umweltbeziehung von der zwei- zur dreidimensionalen erweitert. Vom 10. Tag an werden auch Geschwister häufig angesperrt, dies besonders dann, wenn der die Sperrbewegung auslösende Reiz verschwindet oder sich in einer grössern Entfernung befindet als das Nachbarjunge. Gegenseitige Beeinflussung zum Sperrn wird besonders nach Eintreten visueller Reaktion auffällig.

Abschliessend wollen wir nochmals die Wirkweise der Auslöserreize zusammenfassend überblicken:

Als *a k u s t i s c h e* Sperreize sind im Freiland die Laute der Altvogel am Nest in den ersten Tagen der wichtigste und wirksamste Auslöser. Knacken an den Schilfhalmen, was durch die Ankunft des Altvogels verursacht wird, wirkt als schwächerer Reiz. Die Laute des Elters sind während der ganzen Nestzeit und darüber hinaus wirksam. In den ersten Tagen ist die Reaktion auf Laute unspezifisch; auf alle artspezifischen wie artfremden Laute wird gleichermassen mit Sperren reagiert. Um den 5. Tag entwickelt sich die selektive Empfindlichkeit auf bestimmte arteigene Lautäusserungen. *M e c h a n i s c h e* Reize, d. h. Erschütterungen am Nest durch das Auftreten auf den Nestrand, wirken in den ersten Tagen schwächer als Laute. Ihre Wirksamkeit steigt jedoch in den folgenden Tagen proportional zum zunehmenden Appetit und in der zweiten Hälfte der Nestzeit treten sie anstatt der akustischen Sperrauslöser an erste Stelle. *V i s u e l l e* Reize beginnen frühestens am 7. Tag wirksam zu werden. Der optische Auslöser ist anfangs sehr merkmalsarm. In den folgenden Tagen werden eventuell durch Reifungsvorgänge, bestimmt aber durch Lernprozesse die optischen Reaktionen zunehmend spezifischer. Erst nach dem Ausfliegen treten die visuellen Reize in ihrer Bedeutung an erste Stelle. Danaben bleibt aber die Wirksamkeit mechanischer Reize, wie das Experiment zeigt, bestehen. *T a k t i l e* Reize

werden vom Altvogel nicht angewandt, um das Sperren des Jungen hervorzurufen, doch werden sie von kleinern Nestlingen häufig mit Sperren beantwortet. Ihre Wirksamkeit ist aber bedeutend geringer als die von Laut- und Erschütterungsreizen.

c) *Spontanes Sperren.*

Wie von Untersuchungen bei anderen Singvogelarten (HOLZAPFEL 1939, Star; PRECHTL 1953, Fliegenschnäpper, Buch- und Grünfink; TINBERGEN und KUENEN 1939, Drosseln) bekannt ist, tritt in den ersten Nesttagen die Sperrbewegung oft spontan auf, jedoch mit zunehmender afferenter Kontrolle seltener. Sicher trifft dies auch für den Teichrohrsänger zu. Doch können wir über Häufigkeit, Abnahme und Dauer spontaner Reaktionen ausserhalb der Fütterungen nichts genaues aussagen, da unter gegebenen Versuchsbedingungen die Wirkung schwacher Aussenreize nicht ausgeschaltet werden konnte.

Sehr häufig sperren hungrige Nestlinge vom ersten Tag an nach erfolgter Fütterung ohne Einwirkung neuer Reize gleich weiter. Hier fragt es sich, ob diese Reaktion als spontan angesehen werden kann oder als Antwort auf das Nachwirken des ersten Reizes, oder ob das Schlucken von Nahrung selbst zum Sperrauslöser wird.

d) *Die Sperrbewegung.*

Die Sperreaktion ist ein Bewegungskomplex, der aus mehreren Komponenten zusammengesetzt ist, die zu verschiedenen Altersstufen heranwachsen. Sie unterliegt nicht dem Alles- oder Nichts-gesetz, sondern ist eine Reaktion von unterschiedlicher Dauer und Intensität, die sowohl von der Stärke der auslösenden Aussenreize, als vom Hungergrad und von der Empfindlichkeit des AAM auf die einzelnen Schlüsselreize abhängt. Je nach Reaktionsgrösse treten die Teilhandlungen mehr oder minder ausgeprägt auf oder fallen ganz weg. Zur Vereinfachung wird bei der Beschreibung in drei Intensitätsstufen von abnehmender Aktivität eingeteilt. In Wirklichkeit sind aber alle Uebergänge möglich.

1. bis 4. Tag:

Die Sperrbewegung ist aus folgenden Komponenten zusammengesetzt: Heben des Kopfes, Aufrichten des Körpers, Oeffnen des Schnabels.

H ö c h s t e Intensitätsstufe: Senkrecht Aufrichten des Körpers, sodass nur noch der Unterbauch den Nestgrund berührt; Aufstützen auf Tarsalgelenke; die Läufe ragen schräg nach oben und bilden mit dem Unterschenkel einen spitzen Winkel; die Zehen berühren den Nestgrund nicht. Der Hals kann zu diesem Zeitpunkt noch nicht gestreckt werden; er wird leicht nach hinten umgebogen. Der weit geöffnete Schnabel wird ruhig gehalten, zittert selten schwach. Die Flügel werden seitlich ausgebreitet, hängen gelassen oder nach vorn abgestützt. Das Handgelenk ist am Anfang beinah gestreckt. Am 3. und 4. Tag werden die Flügel bereits weniger ausgebreitet. Geschwister lehnen aneinander. Einzeljunge können diese Haltung nur sehr kurz einnehmen. Sie kippen, wenn nicht sogleich gefüttert, auf die Seite oder den Rücken um und sperren in dieser Lage weiter. Bei grossem Appetit kann mit senkrecht belassendem Schnabel rasch geschluckt und sogleich weiter gesperrt werden. Andernfalls geht der Kopf, vor-rück-schwankend, langsam in die Ruhelage zurück. Erfolgt keine Fütterung, so wird der Schnabel in senkrechter Haltung erst geschlossen und alsdann der Kopf allmählich in Ruhelage zurückgebracht (siehe Abb. 6 a).

Z w e i t e Intensitätsstufe: Der Körper wird nur schräg von der Unterlage abgehoben, der Kopf schräg oder senkrecht gehoben, die Flügel auf dem Nestgrund oder am Geschwister abgestützt (siehe Abb. 6 b, c, d).

D r i t t e Intensitätsstufe: Der Körper wird überhaupt nicht aufgerichtet. Die ganze Bauchseite liegt am Nestgrund an. Nur der Kopf kann leicht abgehoben werden. Junge, die auf Unterbauch und Stirne ruhen, verharren, nach unten sperrend, in dieser Lage. Sehr lebensschwache Exemplare, die nicht mehr zum Sperren zu reizen sind, bringen ihre Bemühungen dazu durch Strecken und Anziehen der Flügel und kreisende Fussbewegungen zum Ausdruck (Abb. 6 c).

#### 5. bis ca. 7. Tag:

Als neue Bewegungskomponente kommt am 5. Tag das Halsrecken hinzu (siehe Abb. 6 e). Auch treten zu diesem Zeitpunkt erstmals Sperrlaute auf. Der Kopf wird ruhig gehalten oder wackelt leicht umher. Zum Schlucken wird der Hals eingezogen. Auf schwache Reize hin schnellt der Kopf ruckweise federartig empor.

Die Flügel werden auf dem Handgelenk gegen die Nestwand oder das Geschwister abgestemmt. Die höchste Intensitätsstufe mit freiem Körper wird selten eingenommen. Die Körper ruhen schräg bis senkrecht an der Nestwand oder am Geschwister. Stark unterentwickelte Nestlinge vermögen noch, den Hals extrem zu strecken, aber ohne die Möglichkeit, den Schnabel zu öffnen. In der zweiten Intensitätsstufe wird der Hals nicht gestreckt, in der dritten der Kopf nicht von der Unterlage abgehoben.

*7. bis 11. Tag:*

Am 7. Tag kommt als neue Bewegungskomponente das Kopfwenden hinzu, womit dem Nestling die Möglichkeit gegeben wird, die Sperreaktion in der Horizontalebene zu richten. Dass diese Reaktion einem schrittweisen Reifungsprozess unterliegt, wurde bereits auf Seite 97 beschrieben. Vom 9. Tag kann zudem der Hals schräg gestreckt und der Schnabel in Richtung des ankommenden Futters geöffnet werden. Vom 10. Tag an kann der Nestling in höchster Sperrintensität den ganzen Körper von der Unterlage abheben und aufrichten. Er steht nur noch auf den Läufen oder Zehen. Als weitere neue Teilhandlung der Sperreaktion tritt die *Flügelbewegung* auf. Bettelbewegungen konnten bei einer Brut bereits am 8. Tag erstmals beobachtet werden in Form eines kurzen raschen Flügelflatterns im Moment, wo das Futter in den Schnabel eingeführt wurde. Bei andern Bruten wurden erste Anzeichen der Flügelbettelgebärde erst am 10. Tag gesichtet. Die Bewegung ist am Anfang oft noch mangelhaft koordiniert: es kann bei Beginn der Sperreaktion übermäßig heftig geflattert werden; die Bewegung kann asynchron sein; statt der Flatterbewegung oder abwechselnd damit können die Flügel ausgebreitet oder hochgezogen werden, Entspannungsbewegungen, die später nicht mehr in so unmittelbarem Zusammenhang mit der Sperreaktion auftreten. Am letzten Nesttag kann sich ein Junges flügelflatternd in der Sperrerregung auf den Nestrand hochschwingen. Die Bettelbewegung führt es dem Futterbringenden erstmals richtig entgegen (siehe S. 118). Bei manchen Fütterungen werden bis zum Ausfliegen die Flügel gar nicht bewegt, andererseits können am 11. Tag im Nest die für den ausgeflogenen Vogel typischen Bettelbewegungen normal durchgeführt werden (siehe Abb. 6 f).

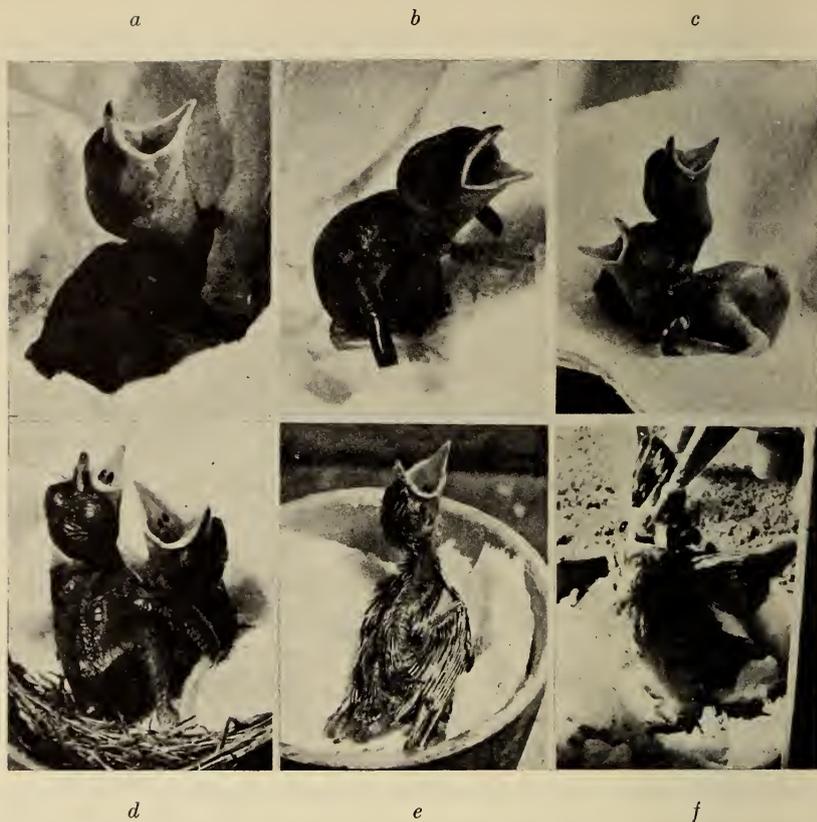


ABB. 6.

a) Höchste Intensitätsstufe der Sperrbewegung am 1. Tag im tiefen Naturnest; b) Zweite Intensitätsstufe am 1. Tag; c) Annähernd dritte Intensitätsstufe Ende 1. Tag im flachen Kunstnest; d) Zweite Intensitätsstufe mit gerecktem Hals am 6. Tag; f) Flügelbetteln am 10. Tag.

### 3. Anteilnahme von Männchen und Weibchen an der Fütterung und Futterübertragung.

Beide Geschlechtspartner nehmen an den Fütterungen der Nestlinge teil, das Weibchen jedoch in überwiegendem Masse. Während nach den statistischen Werten von BROWN und DAVIES das Männchen eine höchste Fütterungsfrequenz am 7. und 8. Tag zeigt, erreicht die des Weibchens ihr Maximum am Ende der Nestlingsperiode (Abb. 7).

Das Weibchen übernimmt die Fütterung der noch im Nest zurückbleibenden Jungen, das Männchen die der bereits ausge-

flogenen. Die gesamte Fütterungsintensität steigt zusammen mit dem Gewicht und erreicht zwischen 8. und 10. Postembryontag Höchstwerte (Abb. 3, Fig. 1).

Die Altvögel füttern beide separat oder das Männchen übergibt dem hudernden Weibchen am Nest das Futter (Abb. 8 b, c). (Das Weibchen übernimmt den grössern Anteil der Hudertätigkeit.) Futterübergabe am Nest mit Jungen ist bei folgenden Arten bekannt: Drosselrohrsänger (KLUYVER 1955), Fitis (BROCK 1910, zit. in TREUENFELS 1940), *Oporornis philadelphia* (Cox 1960), Pirol (BÖSIGER 1955), Grauschnäpper (CURIO 1959). In der Verhaltensverschränkung Betteln-Füttern tritt hier sekundär wieder die Elter-Kind-Beziehung zwischen den Geschlechtspartnern auf. Das Weibchen übernimmt normalerweise die Kindrolle, aber unter Umständen kann diese, wie wir nachfolgend sehen werden, auch dem Männchen zugeteilt werden. Die hier wieder auftretende

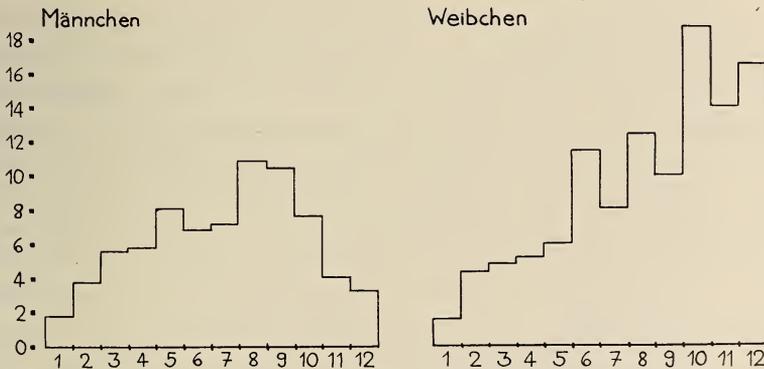


ABB. 7.

Fütterungsaktivität von Männchen und Weibchen während der Nestperiode (nach BROWN und DAVIES).

juvenile Verhaltensweise trägt allerdings nicht nur den Charakter der Alt-Jungvogel-Beziehung, sondern auch der geschwisterlichen (siehe S. 137/138), dann nämlich, wenn keine Fütterung erfolgt, sondern der bettelnde Partner dem andern Futter wegpickt. Die eine Beziehung kann fließend in die andere übergehen.

Der Vorgang der Futterübergabe wurde vor allem an zwei Nestern (Nest B, K) genauer beobachtet. Sie spielt sich folgendermassen ab: Das Männchen kommt lautlos, unter kurzer Gesangs-

strophe oder „tshrr“-Lauten (siehe S. 155) zum Nest. Schon während es naht oder erst, wenn es am Nesthalm angelangt ist, richtet das Weibchen den Schnabel aufwärts in seine Richtung und öffnet diesen ca. 30° weit, wobei die kräftige orange-rote Rachenfärbung sichtbar wird.

Die gelb-orange Rachenfärbung des Nestlings bleibt im Freiland bei flüggen Jungvögeln über die Zeit ihrer Auslöserfunktion für den Altvogel hinaus bestehen. Noch auf dem herbstlichen Durchzug kontrollierte Exemplare zeigen starke Färbung. Bei in Gefangenschaft aufgezogenen Vögeln hält sie sich infolge andersartiger Ernährung nicht und verblasst nach der Nestzeit allmählich zu fahl fleischfarben. Ob im Winter bei Jungvögeln im Freiland die Färbung ebenfalls zurückgeht, ist nicht bekannt. Doch erscheint sie bei Adultvögeln, offenbar von der Brutperiode unabhängig, da noch nach beginnender Zugszeit im Herbst unverändert, intensiviert orange-rot (rouge 181 nach SÉGUY). Auch die Schnabelwinkel sind bei Jungvögeln gelblich, bei Adultvögeln blass orange gefärbt.

Gleichzeitig flattert das Weibchen feinschlägig mit aufgespannten Flügeln, oft asynchron, oder klappt bei geringer Bettelintensität diese vibrierend auf den Rücken an. Diese Bewegung entspricht der eines ältern bettelnden Jungvogels (siehe S. 133). Bei Regen, wenn die Rückendeckfedern über den Flügeln liegen, fällt diese Gebärde weg. Der Hals wird, im Gegensatz zum bettelnden Jungen, nicht gestreckt, sondern der Kopf in den Nacken eingezogen. Bettellaute werden keine ausgestossen. Das Weibchen verharret in Huderstellung. Es umgreift den Schnabel des Männchens bis zur Schnabelwurzel (siehe Abb. 8 c). Das Männchen reckt den Hals vor und zeigt die Füttergebärde wie zur Fütterung der Nestlinge. Das Weibchen bleibt entweder hudernd sitzen und frisst das erhaltene Futter selbst oder hebt sich, was häufiger der Fall ist, hoch und versucht, es an die Brut abzugeben. (Das vom Männchen bezogene Futter trägt nur zu einem kleinen Teil an der Ernährung des Weibchens bei.) Es kommt vor, dass sich das Weibchen zur Fütterung der Jungen erhebt, ohne dass diese gelingt. Dann schluckt es das Futter ebenfalls selbst oder es kommt, wie bei Nest B beobachtet wurde, zu folgender Situation: Nach erfolglosen Sperreizen (Laute) orientiert das Weibchen seine Fütterintentionen auf das am Nesthalm wartende Männchen um. Nun bekommt das Männchen die Kindrolle, indem es bettelt und sich füttern lässt. Hat das Weibchen dem Geschlechtspartner sein Futter abgegeben, so bettelt

es wieder und pickt, wenn das Männchen von sich aus das Futter nicht zurückgibt, ihm dieses wieder weg. Dieses Hin- und Her kann sich mehrmals abspielen, bis eine Fütterung der Jungen endlich gelingt. Dabei sind alle Uebergangssituationen zwischen eindeutiger Futterübergabe und Futterwegnahme möglich. Füttert das ankommende Männchen das Weibchen nicht sogleich, so reckt das Weibchen seinen Hals und pickt es ihm ab. Das Männchen gibt alles Futter oder nur einen Teil davon ab. Im letzteren Fall füttert es selbst mit dem Rest die Brut. Ein Männchen, das alles Futter dem Weibchen abgegeben hat, kann es, am Nesthalm wartend, angesichts der sperrenden Jungen dem Weibchen, dessen Fütterintentionen nur auf die Nestlinge gerichtet sind, unter Flügelbetteln wieder wegpicken, um es selbst zu verfüttern. Kommen bei separater Fütterung beide Partner gleichzeitig zum Nest, so kann der, der sein Futter zuerst verfüttert hat oder eventuell gar keines mitgebracht hat, vom andern wegbetteln und ihm wegpicken, wenn dieser es ihm nicht übergibt (siehe Abb. 8 d). Wenn die sperrenden Zöglinge für das futterbringende Männchen sichtbar sind, wird er das Futter ihnen geben und nicht dem bettelnden Weibchen. Dies kommt besonders bei schon ältern Nestlingen vor, die auch gehuderterweise unter dem Bauch des Altvogels hervorgucken.

Ob separat oder via Weibchen gefüttert wird, hängt von der Huderintensität ab. Kleine Junge benötigen viel Wärme und Schutz gegen Sonne und Regen, und Futterübertragung findet daher öfters statt.

Der anfangs poikilotherme Nestling ist ganz auf die Erwärmung von aussen angewiesen. Nicht nur vom Federwachstum abhängig, aber gleichzeitig mit diesem entwickelt sich die eigene Wärmeregulation. Entsprechend nimmt die Hudertätigkeit ab und es wird häufig getrennt gefüttert.

Direkte Fütterungen überwiegen aber vom ersten Tag an. BROWN und DAVIES stellten letztmalige Futterübergabe am 7. Tag fest. Nach eigenen Beobachtungen ist noch bis zum Ausfliegen bei extremen Witterungsverhältnissen, starkem Regen oder intensiver Sonnenbestrahlung, Futterübergabe an das die Jungen schützende Weibchen möglich. Die Art der Fütterung ist zudem von der Huderdauer des Weibchens abhängig, die es erreicht hat, wenn das Männchen Futter bringt. Ist es selbst erst kurz zuvor zum Nest gekommen, so bleibt es sitzen. Zusammenfassend kann gesagt

werden, dass das Verhalten des Weibchens massgebend dafür ist, ob Futterübergabe oder direkte Fütterung stattfindet. Gesteuert wird dieses Verhalten von äussern Faktoren: dem Alter der Jungen,



ABB. 8.

a) Spiegeleinrichtung zur Beobachtung kleiner Junger in der Nestmulde; b) Bettelndes Weibchen; c) Futterübergabe an das hungernde Weibchen; d) Das Weibchen, welches kein Futter mitgebracht hat, bettelt vom Männchen.

Temperatur und Witterung und dem Verhalten des Männchens; sowie von inneren Faktoren: dem Huderrhythmus und Hungerzustand des Weibchens.

Wie bereits erwähnt, übergibt das Männchen dem Weibchen Futter und nicht umgekehrt. Hudert das Männchen bei Nahen des Weibchens, so geht es jeweils ab. BROWN und DAVIES beobachteten nur in einem einzigen Fall inverses Verhalten. Selbst konnte ich bei einem Nest (Nest K) beobachten, dass das Männchen einmal bei Ankunft des Weibchens mit Futter sich diesem sperrend, aber ohne Bettelgebärde entgegenrichtete, dann dicht an ihm vorbei abging, ohne Futter abzunehmen.

Während der vorkopulatorischen Balz und der Bebrütung der Eier ist beim Teichrohrsänger keine Fütterung des Weibchens bekannt. Wie obige Darstellung zeigt, trägt die Bettelreaktion nicht symbolischen Charakter (ARMSTRONG 1947) im Unterschied zu andern Arten, wo sie hauptsächlich zur Paarungszeit, aber auch noch während der Bebrütung der Eier und ev. am Ende der Nestlingszeit als Vorspiel zu erneuter Paarung auftritt (LACK 1939, Rotkehlchen; HINDE 1952, Kohlmeise; HAARTMANN 1953, Trauerfliegenschnäpper; GOETHE 1937, Silbermöwe), sondern hat eine Futterübertragung zur Folge, die wirklichen Fütterungswert besitzt. Die Beobachtungen von ELIOT HOWARD (1910), dass das Weibchen, welches bereits Futter im Schnabel trägt, vom Männchen bettelt und gefüttert wird, scheint mir eine Ausnahme zu sein. Die Funktion der Futterübergabe liegt darin, den Jungen in den ersten Tagen möglichst konstante Wärmung zu sichern und dem Weibchen, welches durch das Hudern stark in Anspruch genommen wird, die Ernährung zu erleichtern.

Das feinschlägige Flügelvibrieren tritt nicht nur als Bettelbewegung auf, sondern kann auch die Bedeutung einer bittenden Gebärde erhalten. Besonders am 1. und 2. Nesttag (Nest D) wird sie beim Ausstossen des Fütterlauts, um das bei Ankunft nicht schon sperrende Junge füttern zu können, sichtbar. Ebenso kann, wenn eine Fütterung nicht möglich ist, das Weibchen die Bewegung gegen das Männchen richten (Nest B), um ihm das Futter abgeben zu können.

Gleichartige Flügelbewegung wird ferner, wie wir später im Zusammenhang mit dem jugendlichen Fortpflanzungsverhalten noch erläutern werden, in der Balz und als Angriffskomponente gegen Territoriums-rivalen ausgeführt.

#### 4. Lage und Haltung der Nestlinge.

Während die Lage eines frischgeschlüpften Teichrohrsängers derjenigen im Ei weitgehend gleicht, entwickelt sie sich mit dem Wachstum immer weiter von dieser weg, bis mit dem Ausfliegen die Stellung des Adultvogels annähernd erreicht ist.

Am 1. und 2. Tag liegen die Jungen am Nestgrund auf Unterbauch, Tarsalgelenken und Stirn (Abb. 9 a), seltener seitwärts mit zum Analpol gerichtetem Schnabel oder auf der ganzen Bauchfläche mit seitwärts gehaltenem Kopf. Geschwister liegen nebeneinander, sich an einer Körperseite berührend, seltener aneinander aufgestützt, mit verschränkten Hälsen. Bei grosser Hitze legen sie sich sternförmig auseinander gegen die Nestwand zu und strecken die Hälse lang aus. Die von der Temperatur abhängige Lage im Nest wirkt als Signalreiz für die Huder-

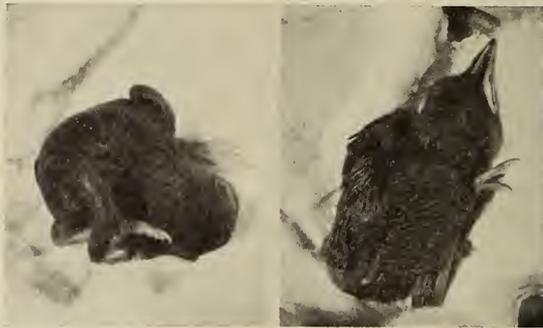


ABB. 9.

a) Stirnlage eines Jungen am 2. Tag im flachen Kunstnest.      b) Junges vom 6. Tag lehnt sich gegen die Nestwand.

intensität des Altvogels. Die Flügel hängen an der Körperseite herab oder werden über den Hals oder Rücken des Geschwisters gelegt. Ober- und Unterarm bilden zusammen einen grossen stumpfen Winkel, Unterarm und Hand sind beinah gestreckt. Die Kopflage wird öfters spontan verändert, die Lage des Körpers durch die Putzbewegungen der Altvögel verursacht. Stirnlage kann bis spätestens am 4. Tag eingenommen werden, aber immer seltener. Meist berührt am 3. und 4. Tag nur noch die Schnabelspitze den Nestgrund. Die Geschwister liegen nun oft aneinander aufgestützt und legen den Kopf über den Hals oder den Rücken des Nachbarn. Der Schnabel zeigt in diesem Fall nur leicht abwärts. Vereinzelt stützt ein Junges seinen Schnabel auf dem eigenen Bauch auf. Die Flügel werden deutlich mehr angezogen. Ober- und Unterarm bilden einen rechten bis stumpfen Winkel. Schon am 4., ver-

mehrt am 5. und 6. *Tag* beginnen die Jungen zunehmend statt gegeneinander aufgestützt hintereinander in dieselbe Richtung an der Nestwand oder am Geschwister angelehnt zu ruhen, da der enge Nestraum so am besten ausgenützt wird. Der Schnabel wird waagrecht oder aufwärts gerichtet (Abb. 9 b). Schon am 6. *Tag* werden die ersten Versuche unternommen, in ruckend-zittrigen Bewegungen den Kopf zum Schlafen zurückzulegen. Er kann aber höchstens seitwärts gehalten werden. Die Flügel werden noch mehr angezogen. Ober- und Unterarm bilden einen spitzen Winkel, Unterarm und Hand einen rechten. Vom 7. *Tag* an kann der Kopf zum Schlafen vereinzelt schon schräg zurückgerichtet werden und nähert sich so der Schlafstellung des adulten Vogels. Der Kopf kann mitunter schon freigehalten werden. Vom 9. *Tag* an wird auch die Brust häufig nicht mehr angelehnt, am 10. *Tag* können die Jungen auf dem Unterbauch und den Läufen hocken. Der Kopf kann zum Schlafen bis zum Oberarm zurückgelegt werden, was der Haltung des Adultvogels entspricht. Von nun an lassen sich zwei Ruhesituationen, nämlich Schlafen mit zurückgelegtem und Dösen mit geradegehaltenem Kopf und nicht festgeschlossenen Augen unterscheiden, die beim ausgeflogenen Vogel noch ausgeprägter werden. In der Schlafposition können die Rückenfedern bereits gestellt werden, bedecken den Schnabel aber noch nicht. Mitunter wird eine andere Schlafstellung eingenommen, bei der der Hals leicht zurückgebogen und der Kopf seitlich am Nachbarn angelehnt wird. Die Flügelhaltung lässt sich vom 9. *Tag* an kaum mehr von der des Adultvogels unterscheiden. Ober- und Unterarm liegen einander beinah an. Unterarm und Hand bilden einen grossen spitzen Winkel.

### 5. Die Körperpflege.

Die Handlungen zur Pflege und Entspannung des Körpers sind die ersten Bewegungsweisen, die den Jungvogel der selbständigen Erhaltung näherbringen. Mit deren Heranreifen im zweiten Teil der Nestperiode erlischt die elterliche Putztätigkeit allmählich, wodurch die Beziehung zwischen Alt- und Jungvogel bereits eine erste Lockerung erfährt.

Intentionen zur Körperpflege können spontan aus dem Schlaf heraus oder auf Sperreize hin auftreten. Eine Sperrbewegung kann durch Putz- oder Entspannungsbewegungen unterbrochen werden, besonders wenn auf den Sperreiz hin nicht sogleich eine Fütterung erfolgt. Sie kann sogar völlig unterdrückt werden, selbst wenn weitere sperrauslösende Reize einwirken und das Futter vor den Schnabel gehalten wird. Auch nach erfolgter Fütterung treten Bewegungen zur Körperpflege auf. Putzreaktionen können bei Aufzuchtvögeln durch Putzen mit der Pinzette an den betreffenden

Körperstellen mitunter ausgelöst werden. Vermutlich kann im Freiland durch das Putzen der Altvögel selbständige Putzbewegung bewirkt werden. Beobachtet wurde diese Reaktion aber nicht.

Putzhandlungen treten frühestens Ende 6. Tag auf und werden anfangs in Form von zitternden Schnabelbewegungen in Richtung Brust und Flügel sichtbar. Vielfach schlafen die Nestlinge inmitten einer Putzintention wieder ein. Am 8. Tag können die Putzreaktionen schon mehrere Sekunden andauern und kommen



ABB. 10.

a) Junges vom 9. Tag  
putzt sich am Oberarm.

b) Ausgewachsener Jungvogel  
kratzt sich  
unter dem Flügel durch.

häufiger vor. Sie sind ausser auf erwähnte Stellen auch auf Bauch, Schulter, Vorderrücken und Seitenflanke gerichtet. Bis zum 8., teilweise 9. Tag sind die Bewegungen noch unkoordiniert. Der Nestling wendet den Kopf zu wenig, putzt statt sich selbst den Nestrand, Nachbarn, oder unmittelbar über der entsprechenden Körperstelle. Vom 9. Tag an kann die Haut richtig beknappert und die Federn können durch den Schnabel gezogen werden (Abb. 10 a). Die Nestlinge erreichen nun auch die hinteren Rückenpartien und den Oberschenkel. Nach Beobachtungen bei Nest B nimmt der Putztrieb der Altvögel nach dem 8. Tag rapid ab. An diesem Tag wurden die fünf Jungen während einer Stunde 30 Minuten sieben Mal beknappert, am 10. Tag nur zweimal innerhalb einer Stunde

15 Minuten. Am 10. und 11. Tag nehmen die Putzhandlungen des Jungen sehr viel Zeit in Anspruch. Erstmaliges Betupfen des Bürzels konnte unmittelbar vor oder nach dem Ausfliegen festgestellt werden. Es wäre denkbar, dass die Bürzeldrüse dann schon Fett absondert. Ein eingefettetes Gefieder wäre für frisch ausgeflogene Junge, die bei ihren unbeholfenen Flattersprüngen zuweilen ins Wasser fallen, und auch gegen Witterungseinflüsse, denen sie von dem Zeitpunkt an schutzlos ausgesetzt sind, von Vorteil.

Erste K r a t z b e w e g u n g e n konnten am 9. Tag beobachtet werden. Wird an Ohr- oder Wangengegend gekratzt, so wird der Hals extrem schräg nach vorn gereckt, der Kopf leicht zur Seite geneigt, der Schnabel geöffnet und anschliessend unter dem Flügel durch gekratzt. Beim Kratzen von Kopfoberseite und Kinn wird der Hals nicht gereckt und der Schnabel nicht geöffnet. Alle beobachteten Teichrohrsänger kratzen sich ausschliesslich, auch im Adultzustand, unter dem Flügel durch (Abb. 10 b) — mit andern Worten vorneherum — und widerlegen hiermit die Ansicht HEINROTHS, dass sich alle Singvögel hintenherum kratzen. Es ist denkbar, dass ein extremes Halsvorstrecken mit geschlossenem Schnabel, welches bereits am 8. Tag beobachtet werden kann, eine Vorstufe zum Kratzen ist. Oft wird nämlich vom 9. Tag an der Hals gereckt und der Schnabel geöffnet mehrere Sekunden, bevor zu kratzen angehoben wird, oder dieses unterbleibt gänzlich. Diese Reaktion ist nicht auf Gleichgewichtsschwierigkeiten zurückzuführen, denn das Junge ist auf den ganzen Lauf aufgestützt und an die Nestwand oder das Geschwister angelehnt. Im Gegensatz dazu ist der isoliert stehende eben ausgeflogene Vogel nicht im Stande, sich zu kratzen, da er, kaum sein Bein anhebend, vom Halm zu fallen droht und dieses schleunigst wieder abstellt.

R e i b e n d e r K o p f s e i t e am Nestrand konnte bei einer Brut bereits am 8. Tag beobachtet werden, ebenso S c h n a b e l w e t z e n , bei den andern Brutten erst am 10. Tag. Schnabelwetzen ist anfangs, wie die Putzbewegungen, noch unkoordiniert.

#### E n t s p a n n u n g s b e w e g u n g e n :

F l ü g e l w i n k e l n und - h o c h z i e h e n kann andeutungsweise am 7. Tag beobachtet werden. Beim Flügelwinkeln werden die geschlossenen, beim -hochziehen die geöffneten Flügel gleichzeitig steil in die Höhe gehoben und wieder am Körper an-

gelegt. Erst vom 9. Tag an werden die Bewegungen so ausgeprägt durchgeführt, dass eine genaue Unterscheidung zwischen Winkeln und Hochziehen möglich ist. Mitunter werden diese Entspannungsbewegungen durch extremes Halsvorstrecken eingeleitet (vgl. dazu SAUER 1956: dieselbe Beobachtung bei Gartengrasmücken).

**Flügel fächern** (= Flügelspreizen, -ziehen) kommt ebenfalls erstmal intentionsweise am 7. Tag vor. In den letzten Nesttagen werden häufig beide Flügel gespreizt unter Abheben und Hochstrecken des Körpers, auf den Läufen oder bei gestreckten Beinen auf den Zehen stehend. Nach dem Ausfliegen kommt beidseitiges Flügelspreizen nur noch selten vor. Beim einseitigen Fächern wird das dem Flügel zugehörige Bein gegen den Nesthalm abgestemmt oder frei hinter diesen gehalten mit gleichermassen gekrümmten Zehen wie zum Festkrallen der Stange. Gleichzeitig wird der andere Flügel oftmals gewinkelt. Junge, die im Begriff stehen, auszufiegen oder eben ausgeflogen sind, strecken besonders häufig die Beine, indem sie die Tarsalgelenke übermässig durchdrücken. Eine Vorstufe zu dieser Bewegung kann schon am 8. Tag gesehen werden. Der Körper wird abgehoben und die Zehen bei durchgestreckten Tarsalgelenken gegen die vordere Nestwand oder den Nestgrund gestemmt. Der Körper wird an die rückwärtige Nestwand angelehnt oder auf den Nestrand gestützt, was aussieht, als sitze das Junge auf dem Rand. Zuweilen ist nur eine Intentionsbewegung dazu vorhanden, indem sich der Nestling auf die Läufe aufrichtet. **Gefiederschütteln** kann erstmals am 10. Tag beobachtet werden. Am 12. Tag schlagen ausgeflogene Jungvögel erstmals die Flügel über dem Rücken gegeneinander, eine Bewegungsweise, die später vor allem nach dem Baden ausgeführt wird, um das Gefieder zu trocknen. **Sonstellung** wird von einem im Freiland beobachteten Jungen (Nest K) bereits am 11. Tag, kurz vor dem Ausfliegen auf dem Nestrand stehend, eingenommen. (Aufzuchtvögel werden zu diesem Termin noch nicht intensiver Sonnenbestrahlung ausgesetzt.)

#### 6. Das Schreckverhalten.

Erste Zeichen von Schreck zeigen die Jungen bereits vom 4. Tag an, indem sie, statt wie gewöhnlich nach erfolgter Fütterung, bei Nestentnahme Kot abgeben.

Zur selben Zeit wie Putz- und Entspannungsbewegungen treten die ersten Bewegungsweisen zum Schreckverhalten auf. Vom 7. Tag an drücken sich die jungen Teichrohrsänger in die Nestmulde. Wie dies von andern Singvogelarten her bekannt ist, ziehen sie den Kopf zwischen die Flügel und krallen sich am Nestgrund an. Dass die Drückreaktion zu diesem Termin eintritt, ist funktionell von Bedeutung, denn die Jungen sind nun soweit herangewachsen, dass sie über den Nestrand hinauf reichen und so von allfälligen Feinden besser bemerkt werden können. Stärker als der Alarmlaut löst anfangs rascheln im Schilf die Reaktion aus. Nach Experimenten in der Aufzucht wirken auch andere Geräusche wie Kratzen oder Verschieben eines Objekts auf einer rauhen Unterlage und längeres Wasserplätschern. Wie wir sehen, ist auf akustischem Gebiet der AAM sehr weit. Als mechanischer Reiz wirken starke Schüttelbewegungen. Bei Freilandjungen können auch taktile Reize Drücken auslösen. Bei kleinern Nestlingen können die genannten Reize Sperren bewirken. Vom 9. und 10. Tag an drücken sich Nestlinge im Freiland auch auf visuelle Reize. Die Reizschwelle für Schreckreaktionen hängt stark vom Hungergrad ab, wie wir bereits auf Seite 94 gesehen haben. Frühestens am 7. Tag geben die Jungen, wenn sie ergriffen werden, Schrecklaute. Dadurch wird die Alarmreaktion der Altvögelerhöht. Sie überschreiten die Fluchtdistanz von 2-3 m, kommen nahe zum Nest gehüpft,

breiten die Flügel ruckweise aus und stossen Schrecklaute aus. Im Extremfall wagen sie Angriffe auf den Feind, indem sie auf ihn niederstürzen und ihn picken. Besonders kurz vor dem Ausfliegen der Jungen sind die Alarmreaktionen der Elternvögel gesteigert. Schon am 10. Tag kann der dem Nest entnommene Jungvogel erstmals die für den ausgeflogenen typische Schreckstellung einnehmen. Er breitet die Flügel waagrecht und im Gegensatz zum Adultvogel (siehe oben) während mehrerer Sekunden aus, spreizt Schwingen



ABB. 11.  
Eben ausgeflogenes Freilandjunges  
nimmt auf nahenden Finger  
Schreckstellung ein. Abgeschwächte  
Reaktion: der Schnabel bleibt  
geschlossen.

und Steuerfedern. Den Schnabel sperrt er ohne den Hals zu strecken auf und stösst Schrecklaute in rascher Folge aus. Es tritt rasch Ermüdung ein. Bei wiederholten Versuchen fällt eine Komponente nach der andern weg, erst die Schrecklaute, dann das Schnabelöffnen, als letztes das Flügelausbreiten (Abb. 11).

## C. DAS VERLASSEN DES NESTES

### 1. *Alter und Disposition.*

Wohl die tiefgreifendste Umstellung in der Postembryonalzeit erfährt der Jungvogel mit dem Ausfliegen. Bis dahin lebte er im Schutze der Eltern und des engen Nestes, wo die Bewegungsmöglichkeiten auf ein Minimum beschränkt sind; nun wird sein Lebensraum schlagartig stark erweitert. Das Junge hat sich ungestützt auf seinen eigenen Beinen zu halten und fortzubewegen in einem Biotop, wo grosses Geschick erforderlich ist. Die äussere Veränderung ist eine sehr plötzliche, doch die dazu notwendigen Verhaltensweisen sind im Laufe der Nestzeit allmählich herangereift. Die Gliedmassen haben am Ende der Nestperiode schon die Adultgrösse erreicht (siehe Abb. 3, Fig. 3). Das Gefieder schützt bereits notdürftig gegen Witterungseinflüsse. (Junge, die ausfliegen, bevor das neue Schilf ausgewachsen ist, schützt die Farbe im undichten vorjährigen Bestand durch seine tarnende Wirkung vor Feinden.) Die Schwungfedern haben allerdings erst die halbe, die Steuerfedern erst ein Viertel der adulten Länge erreicht (Abb. 2 B, k Abb. 3, Fig. 2). Der Jungvogel ist noch völlig flugunfähig. Die Flügel haben in den ersten Tagen nach Verlassen des Nestes vorwiegend die Funktion von Gleichgewichtsorganen (siehe S. 120/121). Das Gewicht hat sich seit dem Schlüpftag annähernd verzehnfacht (Abb. 3., Fig. 1).

Die Entwicklung ist von der Ernährung abhängig, diese von der Anzahl der Geschwister, Witterung und Tageslänge. In welchem Ausmass diese Faktoren Einfluss haben, ist bis dato nicht untersucht worden.

BROWN und DAVIES geben für das Ausfliegen als Altersdurchschnitt von 53 Individuen 10 Tage, 18 Stunden an (Extremwerte 9 Tage 16 Stunden und 13 Tage). Im Jahr 1958 und 1959 beobachtete Freilandbruten flogen vorwiegend am 11. Lebenstag aus. Die

Bruten B und J (1959), bei denen infolge schlechter Witterung ca. 1 Tag Entwicklungsrückstand eingetreten war, verliessen das Nest am 12. Tag.

Nachfolgende Tabelle gibt die endgültigen Ausflugstermine für Vögel in Gefangenschaft an.

Tag	1958	1959
10.	0	1 (kurz zuvor eingeholt)
11.	7	5
12.	8	6
13.	4	3

Nicht immer ist das Verlassen des Nestes ein einmaliger und endgültiger Vorgang. Im Freiland konnten Fälle beobachtet werden, wo Jungvögel mehrmals ausflogen. (Bereits HOWARD 1910 erwähnt diese Tatsache.) Doch scheinen nach eigenen Beobachtungen im allgemeinen einmal Ausgeflogene selten wieder ins Nest zurückzukehren im Gegensatz zur Aufzucht, wo dies auch bei normalen Entwicklungsverhältnissen öfter vorkommt. Die Ursache liegt darin, dass das Nest hier, da nicht von dichtem Schilf verdeckt, ständig im Blickfeld bleibt und die Entfernungsmöglichkeiten im Käfig gering sind. Hiermit lässt sich wenigstens teilweise erklären, warum das Alter für endgültiges Ausfliegen etwas höher ist, indem einige der angegebenen Vögel das Nest schon tags zuvor verlassen haben und dahin zurückgekehrt sind.

*Ex t r e m f a l l*: Hellrot 5 fliegt am 11. Tag um 13.30 aus. 15.02 kehrt es zum einen Tag jüngeren Geschwister Lila zurück. Am 12. Tag kurz vor 7 Uhr fliegt es wieder aus und kehrt um 8 Uhr ins Nest zurück, welches es gleich wieder verlässt. 10.20 geht es zurück ins Nest. Verlässt es erst 17.50 wieder und kommt sogleich zum sperrenden Nestling zurück. Nächster Tag: Beide verlassen das Nest um 6 Uhr morgens und kommen gleich zurück, gehen um 9 Uhr wieder hinaus. Eines sitzt um 10.30, das andere um 11 Uhr wieder darin. 11.10 fliegen beide endgültig aus.

In mehreren Fällen fliegen die Vögel auch in Gefangenschaft nur einmal aus, besonders, wenn dies alle Geschwister gleichzeitig tun, ebenso isolierte Junge grösstenteils.

## 2. *Aeussere Auslöser.*

Wir haben bisher nach den endogenen Ursachen gefragt, die den Ausflugstermin bestimmen. Jedoch konnte im Freiland

beobachtet und in der Aufzucht nachgewiesen werden, dass oft nicht spontan ausgeflogen wird, sondern dass äussere Faktoren hinzukommen, die, wenn die innere Disposition vorhanden ist, das Verlassen des Nestes auslösen:

1. Wie von vielen Passeres bekannt ist, reagieren Teichrohrsänger am Ausflugstag beim Anblick eines Feindes statt mit Drücken, indem sie das Nest fluchtartig verlassen (auch ohne dass die Altvögel Alarm schlagen).

2. Oft findet das Verlassen des Nestes im Zusammenhang mit einer Fütterung statt. Hierbei sind drei Fälle möglich:

a) Bei Abgang des Altvogels hüpfet der noch hungrige Jungvogel diesem erstmals flügelflutternd nach, eine Reaktion, die beim flüggen Vogel von Tag zu Tag häufiger vorkommt (siehe auch S. 131).

Beispiel: Nest K: Das Junge hüpfet nach erfolgter Fütterung sogleich in Richtung des abgehenden Weibchens auf den Rand unter Flügelflattern. Es erklimmt unter „trr“-Lauten einen Halm und hüpfet an einen nächsten.

b) Der Jungvogel hüpfet in der Sperrerregung dem futterbringenden Altvogel entgegen.

Beispiel: Nest K: Der Nestling schwingt sich, wie er den Altvogel in ca. 1 bis 2 m Entfernung gewahrt, in der Sperrerregung auf den Nestrand in dessen Richtung und wird sogleich gefüttert.

Analoge Beispiele aus der Aufzucht: Hellrot 5 schwingt sich in der Sperrerregung beim Anblick der Pflegerin nach vorne auf den Nestrand und lässt sich dort füttern. Lila 5 hüpfet in der Sperrerregung aus dem Nest nach vorne auf den Käfigsims. Sperrt hier unter lautem Geschrei und koordiniertem Flügelflattern.

c) Der Nestling sperrt erst den futterbringenden Altvogel, bzw. die Futterpincette an. Dann schlägt die Sperrstimmung in Ausfliegstimmung um. Das Jungtier hüpfet nicht auf die Futterquelle zu, sondern in anderer Richtung ab. Hierbei ist anzunehmen, dass der fütternde Altvogel oder der Mensch im Moment als Störenfried empfunden wird und das Verlassen des Nestes als plötzlich auftretende Fluchtreaktion gedeutet werden kann.

Beispiel: Freilandnest J: Der Altvogel bringt Futter. Ein Junges, welches auf dem Nestrand steht, sperrt diesen, den Kopf zurückgewendet, erst an, wird aber nicht gefüttert. Es erklimmt auf der dem Altvogel entgegengesetzten Seite den Nesthalm in Spiralen.

Beispiel: Aufzucht: Grün 3 klimmt, statt auf die nahende Pincette zu sperren, den neben ihm stehenden Halm unter harten „tjö“-Lauten bis dicht unter das Deckgitter hoch. Lila 5 sperrt erst auf die nahende Pincette, gibt plötzlich andersartige Laute und hüpf nach hinten weg.

3. Am Ausflugstag warnen die Altvögel auf geringere Störungen hin als an den vorhergehenden Tagen. Oftmals stossen sie Alarmlaute ohne ersichtlichen äussern Anlass im Leerlauf aus (vgl. CURIO 1959) und können damit statt Drücken Ausfliegen bewirken.

Beispiel: Nest B: Zwei Fütterungen folgen kurz hintereinander. Alsdann werden in Nesthöhe, ohne dass die Eltern sichtbar sind, Alarmlaute hörbar. Zwei Junge drücken sich daraufhin, das dritte rückt äusserst lebhaft auf dem Rand hin und her und hüpf weg.

Gleichzeitig kann den Jungen Futter vorenthalten werden. BROWN und DAVIES erwähnen solche Beobachtungen. Dass Jungvögel durch vorenthaltenes Futter oder längere Futterpause aus dem Nest gelockt werden, ist noch von andern Singvogelarten bekannt: Berglaubsänger, Grauschnäpper, Hausspatz, *Dendroica virens* u. a. (zit. in MORSE-NICE 1945). Nach eigenen Beobachtungen konnte von vier zu dem Zeitpunkt genauer verfolgten Brutenden dieses Verhalten nur bei einem Nest festgestellt werden (Nest A).

Gekürztes Protokoll: Nach Ausfliegen von Blau am 11. Tag bleibt Rot zurück. Dieses wird nicht gefüttert, das Ausgeflogene dagegen regelmässig. Die Altvögel hüpfen oft am Nest vorbei und fliegen darüber hinweg, manchmal mit Futter im Schnabel, und geben Alarmlaute. Der Nestling lässt dauernd den Ortungslaut hören und rückt im Nest herum. Einmal hüpf ein Elter mit Futter so nahe am Nest vorbei, dass dies heftige Sperreaktionen des Jungen bewirkt. Dennoch wird nicht gefüttert. Die erste Futterpause dauert über eine Stunde, die zweite und dritte ca. 40 Min., dann fliegt das Junge aus und erhält sogleich Futter.

Entsprechende Experimente bei Jungen in der Aufzucht zeigen, dass durch Nachahmen des Warnlauts bei Hunger Ausfliegen, bei Sättigung Drücken verursacht werden kann. Rascheln mit dünnen Schilfhalmen hat denselben Effekt.

Beispiele: Schwarz 7 springt 30 Min. nach letzter Fütterung auf Nachahmung des Alarmlauts „skrrrä“ aus dem Nest und erklimmt sogleich einen Halm.

Hellrot 5, bereits ausgeflogen und wieder auf den Nestrand zurückgekehrt, legt unmittelbar nach erfolgter Fütterung auf das Rascheln mit Schilfhalmen hin die Kopffedern an und drückt sich in die Nestmulde hinein.

Infolge langer Hungerperiode kann sogar ohne Aussenreiz ausgeflogen werden. So waren in Gefangenschaft gehaltene Vögel vielfach am Morgen schon vor der ersten Fütterung oder am Mittag während zweistündiger Futterpause ausgeflogen.

So wie Hunger auf das Ausfliegen fördernd wirkt, wirkt Sättigung hemmend. Vor allem in der Aufzucht lässt sich beobachten, dass Jungtiere, die bereits auf den Nestrand gestiegen oder ausgeflogen sind, nach erfolgter Fütterung in sattem Zustand in die Nestmulde zurückkehren, besonders, wenn noch Geschwister darin sind. Noch im Nest Verweilende können bereits Ausgeflogene veranlassen, zurückzukommen, indem sie diese ansperren oder erstmals den Zusammenrücklaut (siehe S. 156) hören lassen. Dass sehr schlechte Witterung hemmend wirkt, zeigt die Beobachtung bei einem Nest, wo die Jungen trotz normaler Entwicklung erst am 13. und 14. Tag ausflogen.

### 3. *Der Vorgang des Ausfliegens und die ersten Fortbewegungsversuche.*

Vor dem Ausfliegen sind die Nestlinge sehr unruhig. Sie rücken herum, putzen sich ausführlich, führen alle Arten von Entspannungsbewegungen durch, gucken lebhaft um sich und stossen eventuell schon „tschö“-Laute aus, mit denen Ausgeflogene in hungrigem Zustand dem Altvogel ihren Standort angeben. Beim Verlassen des Nestes kann der Jungvogel sofort einen angrenzenden Halm spiralförmig in kleinen ruckartigen Hüpfen unter Flügelklappen oder -flattern hochklettern. Der Drang, über Nesthöhe hinaufzugelangen, ist auffallend. Einige Stunden nach dem Ausfliegen beobachtete Freilandjunge halten sich auf einer Höhe von ca. 1,50 m bis 2,50 m auf. Auf der Flucht wird noch höher hinaufgehüpft. Am 10. Tag eingeholte Junge versuchen kurz darauf ausfliegend nach oben durch das Deckgitter zu entfliehen. Auch normalerweise halten sich unsere Rohrsänger in den ersten Tagen vorwiegend im obersten Käfigdrittel auf. Der ausfliegende Vogel kann vom Nestrand direkt einen weiter weg stehenden Halm anpeilen. Dann hält er in der Absprungsintention den Körper waagrecht oder bewegt ihn sogar während mehrerer Sekunden hin und herpendelnd auf und ab. Oft wird auf dem Nestrand umhergerückt

und umhergeblickt, was aussieht, als suche das Junge ein Landungsziel. Anfangs entfernt sich die Brut nicht weit vom Nest. Sie kann sich stundenlang in dessen unmittelbarer Nähe aufhalten (Beobachtungen bei Nest B und K). Das Hüpfen von einem Schilfhalm zum andern erfordert sehr grosse Anstrengung. Nach LORENZ 1935 verfügen Rohrsänger, bei denen das Verfehlen des Landungsziels von schwerwiegenden Folgen wäre, besonders über die angeborene Fähigkeit der Zielsicherheit. Nach eigenen Beobachtungen wird dennoch des öftern ein Halm verfehlt, sei es infolge eines zu kurzen Sprungs oder noch mangelhaft koordinierten Greifreflexes. Im Freiland fällt das Junge dabei ins Wasser, breitet die Flügel aus und strampelt mit den Füßen, bis es einen Halt gefunden hat, an den es sich anklammern kann. Hat es einen Schilfhalm erreicht, so klettert es so rasch wie möglich daran empor. Beim Verlassen des Nestes zeigt sich besonders deutlich, dass nur normal Entwickelte fortzubestehen vermögen.

In einem Fall konnte ein 10-tägiger unterentwickelter Nestling beobachtet werden, der vor Sperrerregung über den Nestrand torkelte, ins Wasser fiel und nicht vermochte, sich an Halmen anzuklammern und wieder emporzuarbeiten. Die Altvögel hüpften nahe herbei, beäugten ihn unter Warnen und kümmerten sich dann nicht weiter darum. Offenbar besitzen Teichrohrsänger keine Rettungsreaktion wie z. B. Grasmücken (nach LORENZ 1935).

In Gefangenschaft fallen eben Ausgeflogene häufig an den Boden, wo sie in grossen Sätzen herumhüpfen, bis sie einen Halm gefunden haben.

Am senkrechten Schilfhalm hält sich der eben ausgeflogene Vogel in aufrechter Stellung (Abb. 12 *a, b*), bei der das ganze Körpergewicht vom untern Bein getragen wird und das obere entlastet der Körperseite anliegend und stark gewinkelt am Halm abstützt. Dies ist energetisch die günstigste Haltung für den Vogel, der noch untrainiert ist und dessen Muskulatur eventuell noch nicht völlig ausgebildet ist, was bis dato nicht untersucht wurde. Um an einen nächsten Halm zu gelangen, wird ein bis mehrmals waagrechte Körperstellung eingenommen wie bei Verlassen des Nestes und es werden kleine Hüpfen an Ort und Stelle gemacht, bevor unter Erregungslauten und Flügelgefalter der Sprung erfolgt. Am nächsten Halm angelangt wird sofort wieder aufrechte Stellung eingenommen. Von Tag zu Tag wird die Aufricht-Bewegung weniger

deutlich und abrupt. Der Körper wird weniger steil aufgerichtet. Das Flügelgefalter und die Laute bleiben aus. Um den 20. Tag herum kann bei längerem Hüpfen auf gleicher Höhe die waagrechte Haltung beibehalten werden (Abb. 12 c). Durch Training (Lernvorgang) und eventuell stärkere Ausbildung der Muskulatur ist nun volle Bewegungsfreiheit in bezug auf Geschwindigkeit und Wendigkeit erreicht. Der Körper kann am senkrechten Halm in alle Richtungen gedreht werden. Zusammen mit dem Wachstum von Schwung- und Steuerfedern entwickelt sich die Flugfähigkeit, die aber erst nach dem 20. Tag eine grössere Rolle zu spielen beginnt.



ABB. 12.

a) und b) Freilandjungen vom 11. Tag in aufrechter Stellung am Schilfhalm. c) Ausgewachsener Jungvogel in waagrechter Stellung.

Kurz nach dem Ausfliegen ist der Fortbewegungsdrang sehr reduziert. Die Jungen verweilen lange Zeit am selben Ort, sich putzend, umherguckend, dösend oder schlafend und bei Hunger Ortungslaute ausstossend. In den folgenden Tagen hüpfen Vögel im Freiland selten spontan, aber häufig in noch hungrigem Zustand dem Altvogel entgegen oder nach, Käfigvögel angesichts der Bewegungen der Pflegerin und erst gegen den 20. Tag zu auf eigener Futtersuche oder im Jagdspiel.

Am senkrechten Schilfhalm längere Zeit ruhig zu verweilen, bereitet den eben Ausgeflogenen Schwierigkeiten, was sich in Rutsch- und erneuten Anklammerungsversuchen mit dem untern Fuss bemerkbar macht. Im Freiland suchen die Jungtiere einen schrägstehenden oder waagrechten Schilfhalm oder einen Ast eines Ufergebüsches auf, in den Käfigen einen schrägen oder waagrechten Stab. Zuerst stehen sie auf beiden Füßen und stützen oft den

Bauch auf. Einzelne beginnen schon bald, zuweilen auf einem Bein zu ruhen (Esti 4 am 13. Tag, Schwarz 2a am 14. Tag), andere erst nach dem 20. und 30. Tag. In ermüdetem Zustand richten sie den Schnabel schräg aufwärts, in den ersten Tagen so steil wie in der Nestlage.

Bereits E. HOWARD (1910) erwähnt die Anklammerungsfähigkeit beim Teichrohrsänger. Nach Versuchen von B. BLASE (mündlicher Bericht), ist die Fähigkeit, sich an einem Halm anzuklammern, beim Teichrohrsänger, im Gegensatz zu andern Passeres-Arten, besonders gross. Dies ist, dem Biotop gemäss, eine sehr wichtige Eigenschaft, denn so vermögen die Vögel, auf den schwankenden Halmen sitzend, Stürme zu überdauern.

#### 4. Gegenseitiges Verhalten unter Geschwistern.

Laut BROWN und DAVIES sollen ausgeflogene Junge keinerlei Zusammengehörigkeitsgefühl zeigen. Nach persönlichen Freilandbeobachtungen (vorwiegend Brut K) stimmt dies nicht ganz. Die Geschwister sitzen wohl oft stundenlang meterweit auseinander, ohne sich im geringsten umeinander zu kümmern. Dann aber trifft man sie wieder dicht beisammensitzend. Doch, wie auch sporadische Beobachtungen bei andern Brutten zeigen, ist der Drang, zur Ruhe zusammenzurücken, hier bedeutend geringer als in der Gefangenschaft, wo die Jungen, auf engem Raum beisammenlebend, einander stets im Auge haben und bereits unmittelbar nach Verlassen des Nests zueinanderdrängen. Einzelindividuen lehnen sich mitunter an einen Halm bzw. eine Wand an.

Aeltere Jungvögel rücken, da sie auch weniger ruhebedürftig sind, seltener aneinander, ruhen teilweise alleine, aber in geringem Abstand voneinander. Eine festgelegte Individualdistanz scheint es nicht zu geben. Dies gilt noch für 5 überwinterte Käfiginsassen im April. Ende August 1959 eingefangene Wildlinge schliefen in der Volière in einer Gruppe besammen, aber nicht aneinander angelehnt.

Gegenseitige Kontaktnahme tritt bei ältern Geschwistern, wie wir später sehen werden, noch in andern Beziehungen auf.

#### 5. Entfernung vom Nest.

In der ersten Zeit nach dem Ausfliegen halten sich Freilandjunge weitgehend innerhalb der Territoriumsgrenzen auf. Beringungsergebnisse zeigen, dass ältere, selbständige Jungvögel umherziehen.

Beispiele (vgl. Abb. 13): No. 19 u. 21, Geschwister von einem Nest bei der Neumühle (N) werden mit 24 Tagen vor der Vogelwarte (V) gleichzeitig gefangen. Dies deutet auch auf den Zusammenhalt von Geschwistern hin. No. 21 wird mit 28 Tagen beim Seeklub (S) gefangen; No. 23 aus einem andern Nest bei der Neumühle mit 24 Tagen bei der Vogelwarte; No. 22, Geschwister von No. 23, mit 26 Tagen bei der Vogelwarte; No. 27 aus Nest beim Neubau (Nb) mit 30 Tagen zwischen Bootshaus (B) und Seeklub (S); No. 43 aus Nest bei Vogelwarte (V) am 33. Tag am Langenrain (L); No. 08 aus Nest bei Gärtnerei (G) mit 40 Tagen beim Seeklub.

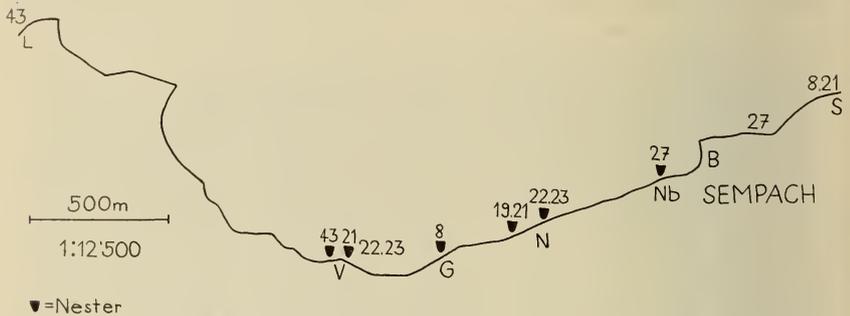


ABB. 13.

Entfernung selbständiger Jungvögel aus dem elterlichen Territorium.

### 6. Umstellung in der Beziehung von Jung- und Altvogel.

Nicht nur für den Jungvogel bedeutet das Ausfliegen eine völlige Veränderung. Auch für die Altvögel wird eine neue Situation geschaffen, indem diese das Futter, statt es zum Nest zu tragen, von dem Zeitpunkt an den im umliegenden Gebiet zerstreut sitzenden Jungen zuführen müssen. Die Handlung des Kotwegtragens und die Hudertätigkeit fallen gänzlich weg. Es ist daher nicht erstaunlich, dass in einigen Fällen die Eltern die Umstellung nicht sofort vollziehen können. Dies trifft vor allem dann zu, wenn alle Jungen gleichzeitig ausfliegen.

Besonders ausgeprägt zeigt sich dies bei Nest J (2 Junge): Die Geschwister A und B verlassen das Nest kurz hintereinander um 15.48. Ein Altvogel füttert, gleich darauf mit Futter zu dem über dem Nest sitzenden A kommend, dieses nicht, sondern hüpfte damit zum leeren Nest. Dort zeigt er Fütterintensionsbewegungen und sogar die Flügelbittgebärde, da er sein Futter nicht loswerden kann. Anschliessend

setzt er sich „hudernd“ auf ein unentwickeltes Ei. Der Elter verlässt das Nest, bringt erneut Futter und hudert weiter, richtet sich des öfters auf und pickt nach unten. Die Jungen geben keine Laute. Der Altvogel rückt im Nest herum. Vom andern Partner hört und sieht man nichts. Um 16 Uhr beginnt A, Ortungslaute auszustossen. Der Eltervogel verlässt das Nest, bringt Futter zurück, begibt sich damit zum rufenden Jungen, füttert dieses aber nicht, sondern geht dicht unter diesem durch ab. 16.12 kommt der Altvogel mit Futter wieder zum Nest, gibt unter Flügelbewegung den „Fütterlaut“ „tschrr“, geht dann hinauf zum Jungen, füttert dieses, nimmt dessen Kot ab und verschwindet. Das Geschwister ist vom Beobachtungszelt weder sicht- noch hörbar. 16.16 erfolgt die nächste Fütterung. Wiederum wird, diesmal vergeblich, auf Kot gewartet. Ca. 16.20 hört man im Territorium erstmals den Laut, mit dem die Eltern ihre eben ausgeflogenen Jungen zu lokalisieren suchen. Die Jungvögel antworten darauf mit dem Ortungslaut. 16.43 A und B geben immer lautere Töne von sich. A dreht sich, guckt nach allen Richtungen. 16.55 ein Altvogel kommt zum Nest, setzt sich kurz hinein und geht wieder ab, wiederum um 17 Uhr guckt er hinein und entfernt sich wieder. 17.50 kommt er von neuem, „hudert“ kurz und verschwindet unter Ausstossen des Lokalisationslautes, obwohl die Jungen ständig Laut geben. Während 50 Minuten ist keine Fütterung von A erfolgt. Hier werden die Beobachtungen wegen sehr schlechter Witterung unterbrochen, um 18.02 wieder aufgenommen. Die Jungen rufen dauernd. In Nestnähe hört man am Sperrlaut, dass A gefüttert wird. 18.20 kommt der Altvogel mit Futter zum Nest, geht dann nach rechts hinauf und füttert A. 18.28 an den Sperrlauten ist hörbar, dass die Jungen wieder gefüttert werden.

Bei Nest G, wo die Jungen durch feindliche Störung herausgetrieben worden sind, scheinen die Altvögel Stunden zu brauchen, bis sie sich mit den Fütterungen auf die Ausgeflogenen umgestellt haben.

Bei Nestern, wo die Jungen in Abständen voneinander ausfliegen, können sich die Altvögel sogleich umstellen.

(Nester A, B, H): Von Brut B fliegt das erste Junge am Morgen vor 7.45 aus, das letzte zwischen 15.35 und 15.50 nachmittags. Soweit feststellbar, werden die Jungen nach Verlassen des Nestes sogleich regelmässig gefüttert. Nachdem das letzte ausgeflogen ist, kommt dennoch ein Altvogel einige Male mit Futter zum leeren Nest. (TREUENFELS 1940 stellt dasselbe Verhalten beim Weidenlaubsänger fest.)

Oftmals lassen sich Junge, die eben ausgeflogen sind, nicht oder schwer zum Sperren bewegen. Inwieweit dies auf die Erregung infolge des Ausfliegens und veränderter Umweltbeziehungen oder eventuell auf eine verübergehende Entfremdung gegenüber dem Altvogel, bzw. der Futterpinzette in neuer Umgebung zurückzuführen ist, kann nicht entschieden werden.

### 7. Die Kotabgabe.

Mit dem Verlassen des Nestes ändert sich

1. Die Kotbeschaffenheit;
2. Die Häufigkeit der Kotabgabe;
3. Die Haltung zum Koten;
4. Die Beziehung des Altvogels zum Kot des Jungvogels fällt weg.

Für die Kotabgabe des Nestlings lassen sich folgende Merkmale hervorheben:

1. Der Kot ist, wie der von andern Passeres, von einer gelatineartigen Membran umgeben, sodass er vom Altvogel wie ein Paket abgehoben und entfernt werden kann, ohne dass er zerfällt.

2. Der Kot wird fast ausschliesslich nach erfolgter Fütterung abgegeben. Die Fütterung, nicht das blosse Sperren, löst die Entleerung erst aus. Nach Schlucken der Nahrung eventuell erneut aufkommendes Sperren wird durch die Kotabgabe unterbrochen. Während der Kotabgabe wird nicht gesperrt. In den Fütterungsintervallen wird normalerweise nicht gekotet, es sei denn vor Schreck. In Gefangenschaft aufgezogene Nestlinge koten während einer nächtlichen Fütterungspause von acht Stunden nicht. Ein Nestling kotet ein- bis zweimal pro Stunde, unabhängig vom Alter und der Anzahl der Fütterungen, mit andern Worten, gleich oft im Freiland, wo jeder Nestling pro Stunde mehrmals kleinere Futterportionen erhält, wie in der Aufzucht, wo nur zwei Fütterungen pro Stunde stattfinden.

3. Die Haltung zur Kotabgabe wird durch die Lage im Nest bestimmt. Der Kot wird so abgegeben, dass er für den Altvogel leicht abnehmbar ist. Am 1. Tag stützt der Nestling Stirn oder Kopfunterseite am Nestgrund oder Geschwister auf, macht robrende Bewegungen auf den Läufen zurück, stellt sich mitunter sogar auf die Zehen auf. Der Unterkörper wird von der Nestunterlage abgehoben und der Anapol nach oben gerichtet und seitlich hin- und herbewegt (Abb. 14 a). Oftmals ist der Jungvogel nach der Fütterung zu erschöpft, um die Kothaltung richtig einzunehmen. Die Bewegungen dazu werden nur angedeutet oder fallen ganz weg. Der Kot wird in Ruhelage abgegeben. Die Haltung in den folgenden Tagen unterscheidet sich nicht wesentlich von der des

ersten. Vom ca. 5. Tag an, wenn die Jungen die Nestmulde ausfüllen, führen sie die robbende Bewegung nicht mehr aus, sondern heben bloss noch den Bauch ab und stellen sich auf die Läufe oder Zehen auf. Erst am 9. und 10. Tag beginnen sie, den Kot auf und über den Nestrand abzugeben, indem sie den Körper solange der



ABB. 14.

- a) Kotendes Junges vom 1. Tag im flachen Kunstnest.      b) Junges vom 10. Tag kotet über den Nestrand (Gr. 1).

Nestwand entlang hoch- und über den Nestrand zurückschieben, bis die Kloake diesen nicht mehr berührt (siehe Abb. 14 b) und der Bauch auf den Nestrand aufgestützt werden kann. Der Schwanz wird senkrecht zur Körperachse gehoben. Die Flügel werden leicht seitlich abgestemmt oder sogar weit ausgebreitet.

4. Die Altvögel nehmen den Kot sogleich ab. In den ersten Nesttagen wird er hauptsächlich verschluckt. (Nach Beobachtungen von BROWN und DAVIES beginnen die Eltern schon am 2. Tag, den Kot wegzutragen. Nach dem 5. Tag trägt das Männchen, nach dem 7. das Weibchen den Kot ausschliesslich weg. Nach eigenen Beobachtungen bei Nest K wird erst vom 3. Tag an der Kot ab und zu weggetragen, vom 4. Tag an ausschliesslich). Obwohl die Kotabgabe nicht bei jeder Fütterung erfolgt, erwarten sie die Altvögel jedesmal, wenn nicht eine Störung vorliegt. Obwohl am Ende der Nestzeit über den Rand gekotet wird, wird der Kot dennoch häufig abgenommen. Sind beide Partner gleichzeitig zugegen, so picken beide danach, und es hängt von der Reaktionsgeschwindigkeit ab, welcher von beiden ihn erwischt.

Als Gegensatz zur Nestsituation seien die typischen Merkmale der Kotabgabe für den flüggen Vogel aufgestellt:

1. Der Kot, von keiner Membran umgeben, zerfällt bei der Abgabe in seine Anteile. Die Konsistenz ist vom Erregungsgrund des Vogels und von der Art des Futters abhängig. Im allgemeinen ist der Harnteil eher flüssig, der Darmteil kompakt.

2. Die Kotabgabe erfolgt viel häufiger als beim Nestling, kann noch durch Fütterung ausgelöst werden, findet aber oft völlig unabhängig davon statt, auch ohne spezielle Erregung. Der Kot ist entsprechend kleiner als bei einem ältern Nestling.

3. Es wird keine spezielle Haltung eingenommen. Die Kotabgabe erfolgt durch leichtes Auf- und Abwippen des Hinterteils.

4. Die Altvögel haben nichts mehr mit der Kotabgabe ausgeflogener Junger zu tun.

Der Uebergang von der Nestlingssituation zu der des ausgeflogenen Jungen setzt meist schon kurz vor dem Ausfliegen, ca. am 10. Tag ein und zwar damit, dass die Umhütung des Kotes bereits hie und da unvollständig ist und dass bereits vor der Fütterung in Sperrerregung als auch in den Fütterungsintervallen gekotet werden kann. In der Erregung des Ausfliegens wird sehr häufig gekotet. Die Kote sind meist flüssig und ohne Membran. Die Haltung entspricht der des Altvogels. Jedoch geht aus genaueren Beobachtungen bei künstlich aufgezogenen Jungen hervor, dass der Uebergang keineswegs ein plötzlicher ist, sondern sich über mehrere Tage erstrecken kann. Dass auch die Altvögel die Wegtrage-Reaktion nicht schlagartig einstellen können, zeigt das Protokoll auf S. 125. Mit dem Ausfliegen hört die membranbildende Tätigkeit des Kloakenepithels nur allmählich auf. Der Kot ist oft, besonders nach langen Ruhezeiten, ganz oder noch teilweise umhütet. Beispiele: Geschwister 5 geben bis in der Nacht vom 16. auf den 17. Lebenstag noch zum Teil umhüteten Kot ab, Geschwister 1 und 7 bis zum 14./15. Tag.

Während die ersten Kote unmittelbar nach dem Ausfliegen bereits in der Haltung eines flüggen Vogels mit leicht wippendem Hinterteil abgegeben werden, wird alsdann mitunter wieder Nestlingshaltung eingenommen und auf einen imaginären Nestrand gekotet oder zumindest der Bauch fest an die Sitzstange ange-drückt und der Körper hinabgehängt. Dabei kann der After hin-

und herbewegt werden. Diese Haltung wird noch bis zu zwei Tagen nach dem Ausfliegen registriert. Nestlingshaltung hat nicht notwendigerweise umhäteten Kot zur Folge.

Zusammenfassend stellen wir fest, dass das Aussetzen der membranbildenden Tätigkeit, Kotabgabe über den Nestrand, Erlöschen der Abwarte- und Wegtragereaktion beim Altvogel keineswegs zusammentrifft. Einerseits setzt die Membranbildung vom 10. Tag an nur vereinzelt aus. Gleichzeitig koten die Jungen von dem Zeitpunkt an aber meistens über den Rand. Die Altvögel warten, eventuell mitbedingt durch die erhöhte Schreckbarkeit kurz vor dem Ausfliegen, den Kot nicht immer, aber dennoch häufig ab. In einigen Fällen trifft man verschmutzte Nester an, die auf ein Nachlassen der Wegtragereaktion am Ausflugstag schliessen lassen. Jedoch ist sogar beim Ausgeflogenen Kotabnahme noch vereinzelt möglich. Das Verschwinden der membranbildenden Tätigkeit erstreckt sich über Tage.

Leider existieren zu wenig genaue Beobachtungen bei langen Nesthockern, als dass ein exakter Vergleich gezogen werden könnte. Von der Rauchschwalbe berichtet HEINROTH, dass die Umhütung bei grössern Nestlingen fehle, der Kot über den Nestrand abgegeben und nicht mehr von den Altvögeln weggetragen werde. Nach SUTTER (1941) liegt derselbe Tatbestand beim Wendehals vom 18. — 20. Tag an vor. Die Jungvögel fliegen am 21. oder 22. Tag aus. Nach CONDER (1948 zit. in PORTMANN 1954) wird beim europäischen Distelfink, der eine Mittelstellung zwischen kurzen und langen Nesthockern einnimmt, vom 12. — 16. Tag an der Kot nur noch selten abtransportiert. Mit dieser Umstellung beim Altvogel entwickelt sich auch das Verhalten der Jungen. Sie heben ihre Kloake hoch und legen den Kot auf den Rand. Möglicherweise findet auch bei weiter zu untersuchenden langen Nesthockern die Auflösung der Verhaltensverschränkung Koten mit Membran — Abnahme- und Wegtragereaktion schon gegen Ende der Nestperiode statt.

#### D. VOM AUSFLIEGEN BIS ZUR ERREICHUNG DER SELBSTÄNDIGKEIT

##### 1. *Das Bettelverhalten nach Verlassen des Nestes*

Am Ende der Nestzeit wird das Sperrverhalten durch eine neue Bewegungsweise bereichert, die für die Zeit nach Verlassen des

Nestes von Wichtigkeit ist. Die Sperreaktion ist nun ein aus mehreren Elementen zusammengesetzter Bewegungskomplex. Die Beziehung zwischen Alt- und Jungvogel ändert sich im Gegensatz zur Nestzeit nur wenig infolge der Weiterentwicklung lokomotorischer Bewegungsweisen und eventuell weiteren Lernprozessen. Mit Einsetzen erfolgreicher selbständiger Nahrungsaufnahme beginnt sich die Sperrbewegung allmählich abzubauen. Wir verfolgen die einzelnen Schritte genau. Wie HOLZAPFEL (1939) beim Star stellen wir uns die Frage, ob der Betteltrieb beim Jungvogel oder der Füttertrieb beim Altvogel zuerst erlischt. Durch weiter-



ABB. 15.  
Bettelbewegung eines eben ausgeflogenen  
Jungen am 12. Tag (Grün 7).

geführte Fütterungen wird untersucht, ob, wie lang und in welchem Ausmass der Sperrtrieb gegenüber der Pflegerin wachgehalten werden kann. Ob man aber einer verlängerten Auslösbarkeit des Sperrens tatsächlich noch die Bedeutung einer Kind-Elter-Beziehung zuschreiben darf?

a) *Die Lokomotion als neue Komponente des Sperrverhaltens.*

Das Bettelverhalten des ausgeflogenen Teichrohrsängers wird vor allem dadurch gekennzeichnet, dass während des Sperrns heftig mit den Flügeln geflattert wird. Diese werden weit aufgespannt

und in rascher Folge nach unten geschlagen, eine Bewegung, die ganz der Flugbewegung entspricht (Abb. 15). Sie kann als Intention des Zum-Altvogel-hinfliegen-Wollens aufgefasst werden, kann den Jungvogel auch tatsächlich diesem entgegenbringen, was in ausflugsbereitem Zustand erstmals vorkommt, wie wir früher ausgeführt haben. Eben Ausgeflogene im Freiland wie in Gefangenschaft verweilen stundenlang am selben Ort. In den folgenden Tagen wird in zunehmendem Mass bei grossem Hunger dem Altvogel, der Futter gebracht hat, in anhaltender Bettelerregung ein Stück weit flügelflatternd nachgehüpft, später geflogen; oder auf diesen zu, wenn er in der Nähe vorbeikommt oder verweilt. Die Sperreaktion wird dadurch nicht, wie dies HOLZAPFEL (1939) für den Star und LORENZ (1935) für die Dohle beschrieben, völlig blockiert, sondern „tschö“-Laute ausstossend, öffnet der Vogel den Schnabel bei jedem Laut etwas. Die Nachfolgereaktion ist aber nicht konstant und es kommt zu keinem eigentlichen Führen der Jungen. Kommt der Altvogel direkt auf das Junge zu, so hüpft dieses nur ausnahmsweise und wenig entgegen, meistens bleibt es am Ort flügelflatternd stehen. In der Aufzucht kommen die Tiere, die sich meistens in den ersten Tagen nach dem Ausfliegen auf der im Käfighintergrund angebrachten Sitzstange aufhalten, nach vorn an die Scheibe gehüpft, wenn sie die Pflegerin davor erblicken. Von Tag zu Tag reagieren sie stürmischer. Um den 20. Tag fliegen sie bei Oeffnen des Käfigs heraus direkt auf uns zu. Nach der Fütterung hüpfen sie oftmals wieder von der Futterpinzette weg an den Ruheplatz zurück, wo sie sich aber eventuell noch weiterfüttern lassen. Diese Reaktion kann so interpretiert werden, dass in halb-sattem Zustand Stimmungswechsel eintritt, der sich in aufkommender Fluchttenenz zeigt. Im Freiland sah ich Junge nie vom Altvogel weghüpfen, wahrscheinlich, da sie bei einer Fütterung nicht in gleichem Masse gesättigt werden.

#### b) Sperrauslösende Reize.

Nach dem Ausfliegen treten optische Sperreize an erste Stelle. Experimentell lässt sich, wie wir bereits geschildert haben, nachweisen, dass mechanische Reize noch wirksam sind, aber weniger stark. Wie wir gesehen haben, lernen Freilandjunge auf visuellem Gebiet schon in den letzten Nesttagen. Ausgeflogene verwechseln das Geschwister selten mit dem futtertragenden Altvogel.

Umgekehrt scheinen die Altvögel ihre Jungen persönlich kennen zu lernen. Dieser Schluss wird aus folgender Beobachtung gezogen: Wenn die beiden Geschwister von Nest K mehrere Meter voneinander entfernt sitzen, übernimmt jeder Elternteil eines davon und zwar immer das Weibchen das ältere, das Männchen das jüngere, gleichgültig, wo diese sich aufhalten. Sitzen die Jungen beisammen, so werden sie von beiden Partnern gefüttert (Vgl. dazu MARLER 1956: Jeder junge Buchfink wird von einem Elter „adoptiert“). Nach bisherigen Versuchen bei Aufzuchtvögeln kann keine genaue Aussage darüber gemacht werden, bis zu welchem Grad weitere Lernvorgänge nach dem Ausfliegen hinzukommen. Aus der Tatsache, dass eben ausgeflogene Junge gleich intensiv auf die Futterpinzette wie auf andere bewegte Gegenstände sperren, wenn sie hungrig sind; hingegen bereits selbstfressende die Futterpinzette deutlich bevorzugen, ist ein Schluss auf Dressur nicht ohne weiteres zulässig. Es kann sich hier auch um eine vom Hungerzustand abhängige Verschiebung der Reizschwelle handeln. Unselbständige Vögel können infolge grossen Hungers auf unspezifischere Reize als ältere selbständige reagieren.

c) *Dauer und Abbau des Sperrverhaltens.*

Mit dem Einsetzen erfolgreicher selbständiger Nahrungsaufnahme, wie wir sie später schildern werden, treten bei allen künstlich aufgezogenen Jungen beinahe gleichzeitig zwischen dem 22. und 25. Tag die ersten *Abbauerscheinungen* des Bettelverhaltens ein. Um die Schritte des Abbaus genau verfolgen zu können, werden die Komponenten, aus denen das Bettelverhalten des unselbständigen Jungvogels zusammengesetzt ist, in chronologischer Reihenfolge geordnet, aufgestellt:

1. Flügelflatterbewegung, Entgegenkommen;
2. Gereihte „tschöö“-Laute;
3. Entgegenrecken zum Futter, Recken von Hals und Beinen. Eben ausgeflogene Vögel stehen aufrecht, mit zunehmender Geschicklichkeit in den folgenden Tagen können sie sich vom Halm aus nach allen Richtungen der Pinzette entgegenrecken.
4. Schnabel möglichst weit aufsperrn.

In der Aufzucht, wo nur einmal pro  $\frac{1}{2}$  Stunde oder Stunde gefüttert wird, werden jeweils mehrere Futterportionen abgenommen. Mit zunehmender Sättigung flauen die einzelnen Bettelbewegungen ab, wie wir dies bereits beim Nestling gesehen haben. Die Flügel werden schwächer und nur noch in vibrierenden Schlägen bewegt. Die Jungen geben statt langer „tschöö“- nur noch kurze „tschö“- , heisere „tsch“- oder „tschrr“-Laute von sich oder sperren lautlos. Hals und Beine werden weniger oder gar nicht mehr gereckt. Der Schnabel wird während kürzerer Zeitdauer und weniger weit geöffnet. Dadurch, dass sich die Vögel durch eigene Futteraufnahme in halbwegs gesättigtem Zustand befinden, sprechen sie auf die Pinzette weniger an. Die Intensität der Bettelbewegungen wird sowohl durch die Art des zur selbständigen Aufnahme bereitstehenden Futters als durch das mit der Pinzette zugeführte, mitbeeinflusst: Fliegen, Mehlkäferlarven und Ameisenpuppen werden Fleischfutter vorgezogen. Die Abbauerscheinungen kommen nicht nur durch die Abschwächung der Bettelemente zum Ausdruck, sondern auch darin, dass die Jungen sich das Futter nicht mehr einführen lassen wollen. Sie verhindern dies, indem sie sperrend vor der Pinzette zurückweichen, den Schnabel zuklappen oder abpicken, besonders, wenn das Futter vor dem Schnabel hin- und herbewegt wird. Diese Reaktionen stehen nicht in direktem Verhältnis zur Intensität der Bettelbewegungen. Jene können noch sehr ausgeprägt sein und dennoch ist der Jungvogel unfähig, sich das Futter einführen zu lassen.

Beispiele aus Protokollen: Schwarz lässt sich am 26. Tag, einen Tag nach Einstellen der Fütterungen, einmal einführen, weicht dann sperrend vor der Pinzette zurück und pickt nicht ab.

Grün 3 sperrt am 24. Tag unter lautem Geschrei, lässt sich aber kein Futter einführen und pickt auch nicht ab.

Gelb d zeigt dieselbe Reaktion. Lässt man die Pinzette vor seinem Schnabel ruhig stehen, so weicht er nicht weiter zurück, sperrt aber noch lange, bevor er im Stande ist, zuzupicken.

Hellrot 5 sperrt am 24. Tag unter lautem Geschrei und klappt den Schnabel über der Pinzette zu. Pickt dann ohne Sperren von dieser ab.

Esti kommt am 24. Tag zur Fütterung entgegen. Lässt sich nur einmal Futter einführen. Schnappt bei einer zweiten Portion zu, trägt sie auf die Sitzstange zurück und schlägt sie dort wie ein Beutestück.

Weiss b kommt am 23. Tag erst entgegen, wie die andern gefüttert werden, weicht vor der Pinzette erst sperrend zurück, schnappt dann zu. Trägt das Futter auf die Sitzstange und schlägt es dort.

Die bei Schwarz, Gelb d und Grün 3 angeführte Reaktion entsteht aus dem Konflikt heraus, dass zwar die passive Futterabnahme nicht mehr möglich ist, hingegen das aktive Zupicken von der Sperrbewegung unterdrückt wird. Sperren und Picken unterliegen verschiedenen Triebzentren, was schon daraus hervorgeht, dass die Pickreaktion einsetzt, währenddem noch ausgiebig gesperrt wird. Jedoch wird das Picken besonders in der ersten Zeit angesichts der Pflegerin gehemmt. Auch Vögel, die daran sind, selbständig aus dem Futtergefäß zu picken, können durch Handbewegungen der Pflegerin vor dem Käfig davon abgehalten werden (vgl. dazu HOLZAPFEL, dieselbe Feststellung beim Star). Wie die Beispiele Hellrot 5, Esti und Weiss b zeigen, kann nach anfänglichem Sperren schliesslich die Picketendenz die Oberhand gewinnen, besonders, wenn die Pinzette vor dem Schnabel hin- und herbewegt wird. Erstes Zuschnappen kann schon bei eben ausgeflogenen Jungen bewirkt werden, das vorgehaltene bewegte Futter wird mit dem ganzen Schnabel umgriffen. Bei der eigentlichen Schnapp- und Pickbewegung, wie sie erst bei eben selbständigen Jungvögeln im Zusammenhang mit der Fütterung auftritt, wird der Schnabel weniger weit und erst unmittelbar vor der Reaktion rasch geöffnet und das Futter zwischen die Schnabelspitzen geklemmt. Im Freiland fällt der Beginn der Abbauerscheinungen vermutlich mit dem Nachlassen des elterlichen Füttertriebes zusammen.

Bei den Jungen von Nest K konnten am 25. Tag noch Fütterungen beobachtet werden. Die Jungvögel fliegen hier jedesmal, wenn sie die Altvögel in der Nähe gewahren, auf diese zu. Möglicherweise würden diese sonst nicht so oft füttern.

Nach BROWN und DAVIES sollen junge Teichrohrsänger noch 10 bis 14 Tage (in einem Fall sogar 17 Tage), nach SPRINGER (1960) 12 Tage nach dem Ausfliegen weitergefüttert werden. Wir fütterten unsere Vögel bis zum 25./26. Tag. Der Füttertrieb der Altvögel erlischt demnach kurz nach Einsetzen der Abbauerscheinungen.

1958 wurde eine Gruppe von Vögeln nach dem 25. Tag täglich einmal kontrollgefüttert, um festzustellen, zu welchem Termin der Betteltrieb der Jungen aussetzt.

Beispiele:	Grün a . . . . .	86. Tag
	Orange a . . . . .	85. Tag
	Gelb a . . . . .	34. Tag
	Gelb b . . . . .	36. Tag

Grün b . . . . .	39. Tag
Beige c . . . . .	36. Tag
Rot c . . . . .	36. Tag
Gelb d . . . . .	78. Tag
Blau d . . . . .	58. Tag
Grün d . . . . .	73. Tag

Nach diesen Resultaten zu schliessen erlischt der Füttertrieb des Altvogels vor dem völligen Abbau der Sperrelemente. Möglicherweise ist dies dadurch mitbedingt, dass Freilandjunge, wie Beringungsergebnisse zeigen, kurz nach Erreichung der Selbständigkeit das elterliche Revier verlassen (S. 124).

Denkbar wäre aber auch, dass durch erneut aufkommende Paarungsstimmung der Füttertrieb erlischt, obwohl die Jungen noch weiterhin betteln. Wie die Tabelle zeigt, bestehen grosse individuelle Unterschiede hinsichtlich der letztmaligen Sperreaktion. Eine geringfügige und einmalige Aenderung am Aussehen des Futters, der Pflegerin oder der Umweltsverhältnisse (Dislozierung in andern Käfig), ein einmaliger Ausfall einer Kontrollfütterung können die Jungen endgültig entfremden. Oft ist der äussere Anlass hiezu nicht ersichtlich. Der nachfolgend angegebene Zeitpunkt bezeichnet die letzte beobachtete Sperreaktion eines Jungen. Schon an vorhergehenden Tagen kann es vor der Pinzette geflüchtet sein.

Beispiele für letzte Sperreaktionen (1958):

Grün a sperrt letztmals am 86. Tag wenig in etwas geduckter Haltung den Schnabel auf. Lässt keine Laute hören. Pickt energisch ab. Später wird selten noch Futter gepickt ohne vorangehende Bettelreaktion.

Gelb d sperrt letztmals am 34. Tag unter Erregungslaut ‚trr‘ und pickt ab. Von dann an weicht es seitlich vor der Pinzette weg oder flüchtet sogar, wobei die äussern Gründe dazu nicht ersichtlich sind.

Gelb b pickt am 36. Tag nach minimalem lautlosem Schnabelaufsperren zweimal. Am nächsten Tag ist es ohne ersichtlichen äussern Anlass völlig verschüchtert.

Grün b sperrt am 39. Tag unter Flügelvibration und Erregungslauten den Schnabel wenig auf und pickt etwas von der Pinzette ab. Am darauffolgenden Tag findet die Fütterung gerade nach Hereingabe von frischem Futter statt. Es ergreift die Flucht. Nach Versetzen in andern Käfig ist es völlig und endgültig verschüchtert.

Rot und Beige c sperren am 36. Tag unter Flügelflattern und leisen Sperrlauten. Lassen sich die Pinzette einführen. Plötzlich Flucht. Am nächsten Tag erst Ortungslaut, dann Flucht.

Gelb d pickt am 74. Tag (18. Sept.) zum letzten Mal von der Pinzette ab. An den folgenden Tagen sperrt es jeweils unter Flügelklappen und

Ortungslauten, weicht von der Pinzette zurück und pickt nicht ab. Am 79. Tag keine Reaktion, am 80. Tag in neuem Käfig verschüchtert.

Blau d pickt bis zum 69. Tag noch hie und da von der Pinzette ab, manchmal flieht es. Am 58. Tag zeigt es letztmals Sperreaktion: verhält sich erst indifferent, sperrt dann lautlos den Schnabel auf, dann unter Sperrlauten und Flügelplattern. Nimmt mehrmals Futter ab.

Grün d zeigt seine letzte Sperreaktion am 73. Tag, sperrt das erste Mal den Schnabel nur ganz kurz auf. Gibt einen „tschö“-Laut, bewegt die Flügel nicht. Klappt das zweite Mal die Flügel leicht an. Zeigt weiterhin bis zu seinem Tod am 76. Tag leichte Flügelbewegung ohne den Schnabel zu öffnen und pickt energisch ab.

Durch mehrmalige Fütterungsversuche können eventuell wieder Bettelemente hervorkommen. Vergleiche dazu Beispiel Blau d und Grün d. (Vgl. HOLZAPFEL 1939: dieselbe Feststellung beim Star.) Noch bettelnde Junge können bei einem Artgenossen, dessen Sperreaktionen bereits erloschen zu sein scheinen, diese wieder erwecken.

So sperrt Blau b nach dem 42. Tag nicht mehr, am 56. Tag in einen Käfig mit noch bettelnden Jungen gesetzt, zeigt es auch wieder Sperrreaktionen.

Bei einer andern Gruppe von Vögeln wurde durch weitergeführte allstündliche Fütterung der Versuch unternommen, ob der Betteltrieb zur Pflegerin dadurch länger aufrecht erhalten werden kann. Dies ist der Fall, wie nachfolgende Daten mit den vorhergehenden von kontrollgefütterten Tieren verglichen, zeigen:

Exemplar	Tag der letzten Sperreaktion	Verhalten nach diesem Termin
Gelb e	77. Tag	Abpicken oder indifferent
Braun e	124. Tag	Abpicken oder indifferent
Rot e	106. Tag	Am 107. Tag gestorben
Blau e	124. Tag	Am 125. Tag gestorben
Rot f	123. Tag	In neuen Käfig gesetzt, indifferent
Grün f	124. Tag	In neuen Käfig gesetzt, indifferent
Gelb f	149. Tag	Am 120. Tag gestorben

M. HOLZAPFEL (1939) schreibt zu entsprechenden Versuchen beim Star: „wenn die Picktendenz nicht die Oberhand gewinnt, so muss das Sperren über die Zeit hinaus erhalten werden können. Die mit dem Pinsel gefütterten Stare befinden sich nie im Hungerzustand und fühlen deshalb keinen Drang, häufig selbständig Futter aufzunehmen.“ Beim Teichrohrsänger ist dies nicht der Grund für

verlängerte Sperreaktion. Die weitergefütterten Vögel befinden sich durch selbständige Futteraufnahme immer in halbwegs sattem Zustand. Es scheint hier vielmehr, dass der Sperrtrieb unabhängig vom Picken durch stete Kontaktnahme noch aufrecht erhalten werden kann. Dadurch bleibt die Pflegerin wie ein Geschwister vertraut. Möglicherweise hat sie hier wie bei nur einmal täglich gefütterten Tieren gar nicht mehr die Bedeutung eines Elters, sondern eines Geschwisters oder eines sozialen Kumpans.

d) *Bettelreaktionen unter Geschwistern.*

Unter Geschwistern treten gegenseitige Bettelreaktionen erst mit Einsetzen selbständiger Nahrungsaufnahme auf. Eines bettelt das andere um Futter an. Es verfolgt das Geschwister unter „tschö“- oder „tschrr“-Lauten um die Beute und versucht sie ihm wegzupicken. Wenn das bettelnde Junge das Futterstück erwischt hat, so versucht das beraubte, es wieder zurückzuerlangen. Gegenseitiges Betteln und Wegzerren wechseln einander ab, bis eines von beiden Tieren schliesslich die Beute hastig verschluckt (Abb. 16). Wie dies für ältere Jungvögel (wohl schon im Hinblick auf das Balzfächern, auf das wir S. 166/167 eingehen) typisch ist, wird feinschlägig mit aufgespannten Flügeln vibriert. Der Schnabel wird zum Sperren geöffnet und es werden „tschö“- oder „tschrr“-Laute ausgestossen. Oftmals fallen einzelne Bettelkomponenten weg oder das Wegpicken von Futter erfolgt ohne jegliche Bettelerscheinungen (Abb. 16). Werden mehrere Geschwister beisammen gehalten, so können sich individuell verschiedene Futterbeziehungen entwickeln, die über längere Zeit bestehen bleiben. Daraus kann auf eine Art Rangordnung innerhalb der Gruppe rückgeschlossen werden. Als stärkster und selbständigster wird ein Jungvogel angesehen, wenn er seine Geschwister selten oder nie um Futter anbettelt, sondern es ihnen unaufgefordert wegpickt. Als unterlegenster gilt derjenige, der seine Geschwister oftmals ansperrt, aber dennoch nicht vermag, des Futters habhaft zu werden.

Gruppe a besteht im September aus Weiss, Orange, Grün und Blau. Weiss pickt seinen Geschwistern ohne jegliches Ansperren das Futter weg. Orange sperrt die andern nicht an, versucht nur jeweils, das Futter zurückzubekommen, welches ihm weggeschnappt wird. Grün sperrt die andern mitunter an und versucht ihnen wegzupicken, was ihm jedoch nicht oft gelingt. Blau bettelt sehr häufig die andern an, erwischt das Futter aber fast nie.

Ob dieser Verhaltensweise nur in Gefangenschaft solche Bedeutung zukommt infolge einer künstlichen Assoziation, oder ob im Freiland ein fließender Uebergang zwischen der geschwisterlichen

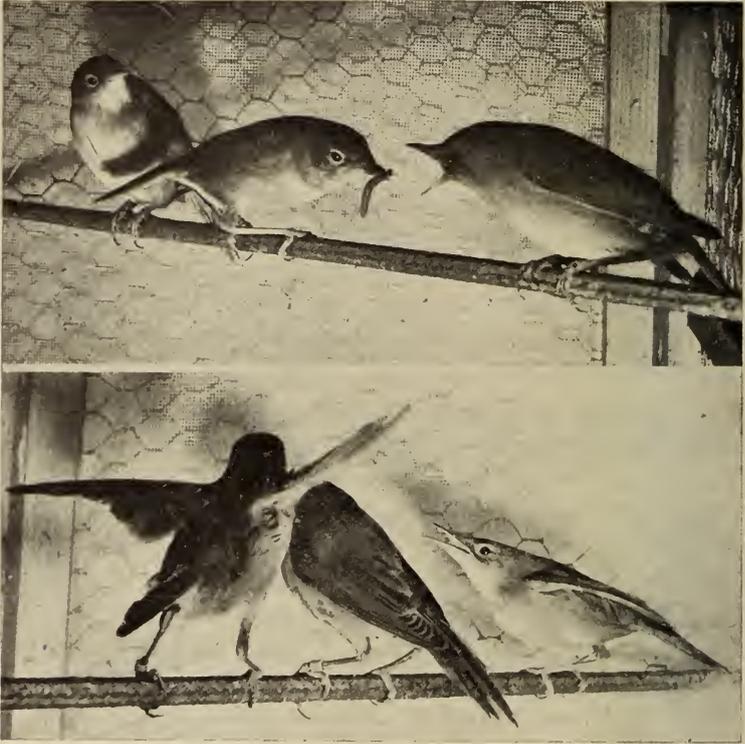


ABB. 16.

a) und b) Selbständige Jungvögel betteln sich gegenseitig um Mehlwürmer an (Gr. a).

und sozialen Kontaktnahme besteht, ist nach bisherigen Befunden nicht zu entscheiden.

Nur sehr selten lässt sich beobachten, dass die Bettelreaktion eines Geschwisters den Füttertrieb des andern erweckt. Wir werden später noch darauf zurückkommen.

## 2. Der selbständige Nahrungserwerb.

Der Entwicklungsgang zum selbständigen Nahrungserwerb kann in zwei Zeitabschnitte aufgeteilt werden. In einer ersten

Phase wird zwar nach allem möglichen gepickt, aber noch keine Nahrung aufgenommen. Wir wollen dieses neugierige Untersuchen der Umgebung mit Erkundungspicken bezeichnen (nach MORSE-NICE 1943 exploratory pecking). Eine zweite Phase wird dadurch eingeleitet, dass alle Bewegungsweisen, die den Jungvogel zu selbständiger Nahrungsaufnahme befähigen, herangereift sind und nur noch durch Lernvorgänge und durch zunehmende Flugfähigkeit verbessert werden.

a) *Erste Phase: Erkundungspicken.*

Erste Pickbewegungen werden frühestens einen Tag vor dem Ausfliegen am 10., meist erst am 11. Tag registriert. Der Schnabel hat zu diesem Zeitpunkt  $\frac{3}{4}$  seiner Adultlänge erreicht (Abb. 3, Fig. 4).

Wie bei andern kurz im Nest verweilenden Passeres tritt die Pickbewegung hier früh auf, so bei der Singammer (MORSE-NICE 1943) am 12. Tag, beim Gartenrotschwanz (MORSE-NICE) am 13. Tag, bei der Amsel (MESSMER 1956) am 13. Tag kurz vor oder nach Verlassen des Nestes. Im Gegensatz dazu picken Arten mit langer Nestdauer erst spät: Rauchschwalbe (HEINROTH 1929) mit 21 Tagen, Star (HOLZAPFEL 1939) mit 19 Tagen, ebenfalls zum Zeitpunkt, wo das Nest verlassen wird. Dafür ist bei diesen die Periode von den ersten Pickbewegungen bis zur erfolgreichen selbständigen Nahrungsaufnahme kürzer als bei erstgenannten.

Die ersten Pickreaktionen können entweder nur in Richtung auf ein Objekt gehen oder dieses bereits berühren. Nach Beobachtungen im Freiland und in der Aufzucht sind die allerersten Pickobjekte, die vom Nest aus erreicht werden können, Nestfasern, die Schnabelspitze des Geschwisters, Punkte an nestbegrenzenden Halmen, eventuell auch ein Insekt (nur im Freiland ein einziges Mal wahrgenommen). Die Mehrzahl der Pickbewegungen ist von Anfang an auf ein Ziel gerichtet und zielsicher. Dass erste Pickbewegungen auch in die Luft gemacht werden (vgl. dazu auch HOLZAPFEL 1939 und 1956), lässt darauf schliessen, dass die Motorik der Instinkthandlung vor dem AAM ausgereift ist. Hie und da picken Ausgeflogene neben das Ziel, besonders, wenn mehrere hintereinanderfolgende Pickbewegungen demselben Objekt gelten. Dieses Verhalten kann aber noch bei ältern Jungen vorkommen. Wir können daher Zielsicherheit als eine angeborene Fähigkeit

annehmen. Es kann auch an Orte gepickt werden, wo für das menschliche Auge keine hervorstechenden Merkmale zu sehen sind. Möglicherweise gilt hier dasselbe wie für Pickbewegungen in die Luft. Denkbar wäre aber auch, dass dieses Picken der Kenntnissnahme von Umgebungsstruktur und -beschaffenheit dient. Erste Pickbewegungen treten auf, wenn keine sperrauslösenden Reize vorhanden sind, öfters gleich wie erste Entspannungsbewegungen nach einer Sperrbewegung, auf die keine Fütterung erfolgt. Dass die ersten Pickbewegungen ausschliesslich spielerischen Charakter hätten und noch gar nicht dem Bedürfnis von Nahrungsaufnahme entsprächen, ist als fraglich zu betrachten, da zur Hauptsache in halbwegs hungrigem Zustand gepickt wird, wenn Sperreaktionen bereits wieder ausgelöst werden können. Dieser Befund deckt sich nicht ganz mit dem von LORENZ (1935) für die Dohle, HOLZAPFEL (1939) für den Star und MARLER (1956) für den Buchfink. Diese Vögel sollen vorwiegend dann die ersten Pickbewegungen zeigen, wenn sie fast gänzlich satt sind. Für den Teichrohrsänger gilt, dass in sattem Zustand, d. h. wenn keine Reize Sperren bewirken können, sehr selten gepickt wird. Nach der Fütterung schlafen die Jungen meist gleich ein. In stark hungrigem Zustand ist die Reizschwelle so niedrig, dass die geringste Bewegung als Sperreiz registriert wird. Dadurch werden Pickbewegungen unterdrückt (siehe auch S. 134). Nach allgemeinen und zahlenmässig nicht belegten Beobachtungen kommen Pickbewegungen am Ausflugs-tag relativ häufig vor, kurz danach seltener und wieder zunehmend in den folgenden Tagen. Um den 20. Tag ist die höchste Intensität des Erkundens erreicht. Während die ersten Pickbewegungen aus der momentanen Ruhestellung heraus stattfinden, wird gegen den 20. Tag Pickbares vermehrt gesucht. Mit zunehmender Geschicklichkeit im Hüpfen vergrössert sich der Aktionsradius, und dadurch treten weitere und neue Objekte auf. Bevorzugt werden Fasern, Fäden, Schilfblattspitzen, abstehende Federn, Zehen, Schnabelspitzen, Markierungsringe, Futterkrümel, sich bewegende kleine Objekte. Auslösende Reize besitzen also folgende Eigenschaften, die aber nicht alle gleichzeitig vertreten sein müssen: längliche, faserförmige Gestalt, abstehend, kontrastreich, beweglich. Während bei den ersten Pickbewegungen das Objekt nur berührt wird, wird es später zwischen die Schnabelspitzen geklemmt und zerdrückt. Fasern und Fäden werden

knappernd durch den Schnabel gezogen oder es wird daran gezerrt. Grössere Strecken der Sitzstange oder der Halmen werden beknappert: der Schnabel wird mehrmals über dem Objekt geöffnet, ohne dass jeweils eine neue Pickbewegung erfolgt. Erstmals gesehen wird diese Bewegungsweise am 13. und 14. Tag. Ein spechtartiges Picken, gekennzeichnet durch schnell aufeinanderfolgende kräftige Bewegungen, wurde erst bei ältern Jungvögeln beachtet. Möglicherweise dient diese Reaktion im Freiland zur Aufnahme von mehreren festsitzenden Insekten (Bsp. Blattläuse). Auch nach Einsetzen erfolgreicher Nahrungsaufnahme wird die Umgebung weiterhin erforscht, vorwiegend neu in den Käfig gebrachte Objekte.

b) *Zweite Phase: Beginn selbständiger Nahrungsaufnahme.*

Teichrohrsänger sind ausgesprochene Insektenfresser. BROWN und DAVIES geben als Nahrung an: *Tineidae*, *Nymphalidae*, *Tipulidae*, *Culicidae*, *Syrphidae*, *Tettigonidae*, Vertreter der *Coleoptera*, Wasserschnecken, vermutlich *Limneidae* und *Succineidae*. Nach eigenen Beobachtungen kommen *Aphididae* hinzu. Bei Adultvögeln ist die Nahrungssuche nicht auf den Schilfgürtel beschränkt. Auch in angrenzenden Büschen und Wiesen werden Insekten gefangen. Da es im Freiland nicht möglich ist, den schrittweisen Vorgang des selbständigen Nahrungserwerbs zu verfolgen, müssen wir uns auf Beobachtungen und Versuche in der Aufzucht beschränken. Die Herstellung einer naturgemässen Situation, wo Insekten aller Grössen, Farben und Fortbewegungsweisen, fliegende, kriechende und still sitzende über den ganzen Bereich verteilt vorkommen, ist uns nicht möglich. Von den bei Aufzuchtsvögeln gewonnenen Resultaten kann daher nur bedingt auf die Freilandverhältnisse geschlossen werden. Als Insektennahrung stehen hier vor allem *Musca domestica* als Vertreter für fliegende Insekten, *Tenebrio molitor* L. als Vertreter für kriechende zur Verfügung, in einzelnen Fällen ferner Larven von *Tettigonidae* und *Aphididae*, ausserdem stets Weichfutter.

Reaktionen auf F l i e g e n (*Musca domestica*):

Fliegen werden schon am 11. Tag vom Nest oder Ruheplatz aus bei dem Hungergrad, bei dem auch am ehesten Pickbewegungen stattfinden, beachtet. Mit dem Schnabel wird ihrem Flug nachge-

fahren, wenn sie sich in einer Entfernung von weniger als ca. 30 cm bewegen. Im Freiland schnappte ein Nestling von Nest K bereits am 11. Tag in Richtung einer Fliege, in der Aufzucht Hellrot 5 erstmals vereinzelt Ende 13. Tag, Grün 7, Grün 3 und Weiss 3 am 14. Tag, Schwarz 7, Weiss und Blau am 15. Tag. Bei den ersten Fangversuchen entflieht das Insekt entweder vor der Schnapp- oder Pickbewegung oder aus dem Schnabel wieder. Daraus ziehen wir den Schluss, dass die Fähigkeit, die Nahrung zu zerdrücken und in den Schnabel zurückzuschleudern, noch nicht herangereift ist. Erfolgreicher Fang fliegender Insekten ist ausserdem von der Entwicklung lokomotorischer Bewegungsweisen abhängig. Dass aber nicht nur Reifungsprozesse eine Rolle spielen, sondern auch Uebung, zeigen Individuen, die erst in ausgewachsenem Zustand Fliegen vorgesetzt bekommen und sie bei den ersten Fangversuchen oft verfehlen.

Geschluckt werden gefangene Insekten erstmals von Schwarz 7 am 16. Tag, Lila und Hellrot 5, Weiss und Blau b am 17. Tag, Grün 7 am 18. Tag, also 2-4 Tage nach den ersten Fangversuchen. Erste Fliegenfänge erfolgen wie erstes Erkundungspicken vom Ruheplatz aus. Zwischen dem 16. und 18. Tag beginnen einige Vögel bereits den Fliegen nachzuhüpfen. Nicht alle zeigen gleichermaßen Interesse. Hierin zeigen sich individuelle Unterschiede, die nicht in jedem Fall körperlich bedingt sind.

Beispiele: Schwarz 7 ist in den ersten Tagen der bedeutend aktivere Fliegenfänger, obwohl weniger gut entwickelt als sein Geschwister Grün.

In der Gruppe a ist am 17. Tag Grün der einzige, der während der Beobachtungsstunde Fliegen erfolgreich fängt und ihnen bereits nachhüpft. Gelb hüpfte nur einmal einer Fliege nach, aber ohne sie zu erwischen. Weiss und Orange sind völlig unbeteiligt. Am 18. Tag fängt Grün mehrere Fliegen. Weiss hüpfte einmal im Laufe einer Stunde träge einer Fliege nach. Am 19. Tag versucht sich Weiss vermehrt im Fliegenfang, lässt die Insekten aber noch oft entwischen. Gelb verfolgt nur einmal eine Fliege. Am 20. Tag ist die Reihenfolge deutlich: Grün fängt am sichersten und am meisten Fliegen. Es folgt Weiss, als dritter Gelb, der ab und zu nach einer Fliege pickt und Orange als letzter (einen Tag jünger als die Geschwister), der sich noch gar nicht darum kümmert. Der körperlichen Entwicklung nach steht Gelb an erster Stelle, dann Grün, Weiss, Orange.

Wendig jagen und in kürzester Zeit mehrere Fliegen vertilgen können die Jungvögel zwischen dem 20. und 22. Tag. Fliegen werden

meistens nur in der Schnabelspitze zerdrückt und gleich geschluckt. Seltener werden sie totgeschlagen oder -geschüttelt. Beim Jagen von fliegenden Insekten wird das Kleingefieder (wie auch beim Verjagen von Artgenossen) satt angelegt und die Körperform erscheint daher spindelförmig. Stehen Fliegen zur Verfügung, so wird andere Nahrung wenig beachtet.

Mehlkäferlarven (*Tenebrio molitor* L.) müssen aus praktischen Gründen in am Boden stehenden Schalen gehalten werden und finden daher in den ersten Tagen nach Verlassen des Nestes, in denen sich die Jungen vorwiegend am Ruheplatz oder auf dem obersten Drittel der ca. 55 cm langen künstlichen Schilfhalmte aufhalten, keinerlei Beachtung, sondern erst um den 20. Tag, zum Zeitpunkt, wo mit zunehmender Wendigkeit im Hüpfen der ganze Käfig nach Pickobjekten untersucht wird. Es wäre daher denkbar, dass im Freiland Raupen und andere kriechende Insekten, wenn sie in Reichweite sind, schon viel früher bemerkt werden. Bevor die Mehlwürmer selbst aufgenommen werden, wird häufig erst der Rand des Gefäßes gepickt oder beknappert. In Gruppe e wird erstmals am 20. Tag, in 7 am 22. Tag, in 1 am 23. Tag, in 5 am 24. Tag ein Wurm gepickt. Während Blau e schon am 20. Tag vereinzelt einen Wurm frisst, Braun und Rot am 22. Tag, werden von den Geschwistern 1 am 27., von 5 am 31., von 7 am 34. Tag erstmals die Larven geschluckt. (Hingegen werden abgetötete Tiere in Gr. 7 schon am 30. Tag vertilgt.) MESSMER (1956), der seinen Amseln Mehlkäferlarven vorsetzte, berichtet von einzelnen, die zwar diese bereits oftmals aufpickten, doch nicht zu verletzen vermochten, da der Schnabel noch nicht genügend stark verhornt war. Bei den jungen Teichrohrsängern mag dies auch ein Grund sein. Ausserdem scheint eine gewisse Scheu vor den stark windenden Bewegungen der Tiere eine Rolle zu spielen. Die Larven werden in diesem Fall nur ein bis zweimal aufgepickt, weggespickt und können unbeachtet einem Versteck zukriechen. Werden sie gefressen, so werden sie nicht, wie dies bei der Amsel typisch ist, mehrmals fallen gelassen und wieder aufgepickt, sondern nur einmal, meist sogleich auf die Sitzstange oder an einen Halm geschlagen und abwechslungsweise damit durchgewalkt, dann rasch um 90 Grad gedreht und kopfvoran verschluckt. Wenn der Jungvogel hungrig ist oder sich ein futterneidisches Geschwister nähert, wird die Traktierung des Wurms sehr beschleunigt und die Schlagbewegungen können

sogar gänzlich wegfallen. Schwächliche Junge schlagen die Mehlkäferlarven sehr ausgiebig und lassen sie leicht fallen. In sattem Zustand werden oft noch weitere Würmer aus dem Gefäß gepickt und wieder fallen gelassen. Diese Tätigkeit trägt spielerischen Charakter. Nachdem die Handlungen, die den vitalen Notwendigkeiten angehören, Fressen und Putzen, erfolgt sind, spielt der Jungvogel aus Beschäftigungsdrang heraus noch weiter Beutepacken und -schlagen (vgl. dazu MEYER 1956). Mehlkäferlarven regen am meisten zum gegenseitigen Wegbetteln an.

Weichfutter wird, wie Mehlkäferlarven in einem Gefäß am Boden stehend, erst um den 20. Tag herum beachtet. Vorangehend wird erst das Futtergefäß gepickt. Von diesem Moment an kann es noch bis zu zwei Tagen gehen, bis das Futter im Gefäß als etwas Genießbares erkannt und aufgepickt wird. Dies ist das Resultat von Lernprozessen, denen eine maximale Aktivität des Erkundungspickens zu Grunde liegt. Meistens wird dann sogleich sehr ausgiebig von dem Futter gefressen, sodass vom Zeitpunkt erstmaliger selbständiger Aufnahme von Weichfutter die Jungen sich selbst überlassen werden können.

Beispiele: Grünlinks *k* inspiziert das Futtergefäß erstmals am 20. Tag, pickt Futter erstmals am 22. Tag, ebenso Grünrechts. Geschwister 7 fressen erstmals am 21. Tag aus der Futterschale, Rot und Braun *e* ebenfalls, indessen ihre Geschwister Blau und Gelb erst am 22. Tag.

Bei Gruppe *a* wurde, obwohl das Futtergefäß noch nicht entdeckt worden war, vom 22. Tag an nicht mehr mit der Pinzette gefüttert, was vermutlich die Aktivität des Erkundens noch steigerte, und die Jungen begannen sich sogleich erfolgreich selbst zu ernähren.

Bei Gruppe 5 wurde durch intensive Fütterung mit Fliegen die weitere Futtersuche etwas unterdrückt und daher wurde erst vom 24. Tag an Weichfutter gefressen.

Vom Käfigboden wird Weichfutter schon etwas früher aufgenommen, so von den Geschwistern 1 am 21. Tag (aus dem Gefäß am 22. Tag), von Orange 2 am 19. Tag (aus der Schale am 21. Tag).

Obwohl die Verhältnisse im Freiland etwas anders liegen, scheint der Termin, zu dem sich die Jungen erfolgreich selbständig zu ernähren beginnen, mit ebengenannten übereinzustimmen; denn nach BROWN und DAVIES stellen ja die Altvögel die Fütterungen 10 bis 14 Tage nach Verlassen des Nestes, mit andern Worten um den 22.-26. Tag ein.

Vereinzelt wird schon fröhler ein angetrocknetes Ameisenei oder ein Fleischkrümel von der Sitzstange oder der Käfigwand abgepickt, aber selten gefressen.

**Protokolle:** Schwarz 7 pickt am 14. Tag einen Krümel von der Sitzstange und frisst diesen (dies ist die früheste Notiz, dass Aufgepicktes in den Rachen zurückbefördert wird). Grün 7 pickt am 16. Tag an einer angetrockneten Ameisenpuppe auf der Sitzstange, ohne sie wegzupicken. Hellrot 5 pickt am 17. Tag einen Krümel von der Stange und lässt ihn fallen. In Käfig 7 werden am 16. Tag kleine Fleischfutterstückchen auf die Sitzstange geklebt. Schwarz pickt wiederholt an einem, aber ohne etwas aufzunehmen. Dieser Versuch wird täglich wiederholt. Erst am 20. Tag picken Schwarz und Grün winzige Krümel vom Weichfutter und nehmen diese auf. Am 21. Tag erst scheinen die das Futter als etwas Genießbares erkannt zu haben und fressen es in grösseren Portionen von der Stange weg.

**Wirkung von Attrappen:** Selbständige Jungvögel behandeln, wenn sie gesättigt sind, im Spiel Schilfblätter und -blüten, Strohfasern, Schnüre und Papierstreifen gleich Beutestücken. Sie schlagen und walken sie, verfolgen einander und betteln sich darum an (vgl. hierzu Beutespiele junger Silbermöwen, GOETHE 1950).

**Wassertrinken:** Das Wasser wird in flachen Blumen- topfundersatzten mit ca. 10-12 cm Durchmesser aufgestellt. Vor der selbständigen Wasseraufnahme bekommen die Jungen nicht zu trinken, sondern das Futter wird entsprechend verdünnt. Das Wasser wird, wie von andern Singvögeln bekannt ist, geschöpft, und bei schräg aufwärts gerichtetem Schnabel geschluckt. Erstes Wassertrinken kann, wie auch Baden, öfters schon beobachtet werden, bevor das Futtergefäss inspiziert wird, wie aus nachfolgender Abbildung ersichtlich ist. Dass das Wasser früher entdeckt wird, lässt sich so erklären, dass vermutlich angeboren ist, dieses in der Tiefe zu suchen, wie es dem Schilfbiotop entspricht. Hin- gegen findet der Nahrungserwerb eher in der Höhe statt. In Gefangenschaft lernen die Vögel das Futter jedoch am Boden zu suchen, wo naturgemäss Wasser ist.

**Beispiele:**

Exemplar	Trinken	Baden	Fressen aus Futtergefäss
Orange 2	20.Tag	18.Tag	21.Tag
Grün 7	18.Tag	18.Tag	21.Tag
Grün 5	18.Tag		24.Tag
Braunweiss	18.Tag	17.Tag	
Schwarz		18.Tag	
Braun e	18.Tag		21.Tag

### 3. Die Körperpflege.

Das Verhalten zur Pflege und Entspannung des Körpers ist während der Nestzeit herangereift. Als einzige neue Bewegung kommt nach dem Ausfliegen das Baden hinzu. Dieses ist deshalb von besonderem Interesse, als die Bewegungsweisen dem Biotop angepasst sind.

Der Teichrohrsänger steht nicht, wie dies für Buchfink, Grasmücke, Amsel u. a. m. beschrieben wurde, ins Wasser, sondern taucht, vom Schilfhalm nach unten geneigt oder auf dem Gefäss-

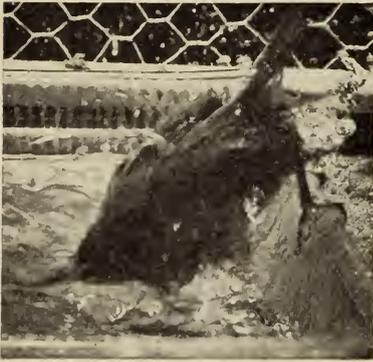


ABB. 17.  
Badender Jungvogel;  
Eintauchbewegung.

rand stehend (siehe Abb. 17) den Kopf und die Brust rasch ins Wasser ein. Bereits bei der Eintauchbewegung beginnt er, die Flügel auf dem Rücken gegen- und übereinanderzuschlagen und so das Wasser an die übrigen Körperpartien zu spritzen. Daraufhin hüpfert er unter dauernder Flügelbewegung und gleichzeitigem Hin- und Herwedeln der gespreizten Steuerfedern am Schilfhalm etwas empor, um sogleich zu erneutem Eintauchen zum Wasser zurückzukehren. Dieser Vorgang wiederholt sich mehrmals. Schlussendlich

lässt sich der Vogel zu lang andauerndem Flügelschlagen auf der Sitzstange nieder, schüttelt oftmals kräftig das Kleingefieder und beginnt sich zu putzen, wenn er weitgehend getrocknet ist.

### 4. Das Schreckverhalten.

Ausflugsbereite Junge flüchten, statt sich zu drücken, in hungertem Zustand aus dem Nest, wie wir bereits ausgeführt haben. Eben ausgeflogene Junge im Freiland fliehen auf das Nahen eines Feindes, sind aber nach einigen Hüpfen bereits erschöpft und bleiben starr und stumm mit angelegten Federn sitzen. Wenn der Feind sich bis auf wenige Centimeter heranwagt oder sie gar ergreift, nehmen sie Schreckstellung ein (vgl. Abb. 11). Am 2. Tag

nach dem Ausfliegen sind die Jungen jedoch schon so ausdauernd, dass wir sie nicht mehr einholen können.

In Gefangenschaft gehaltene Vögel zeigen am Ausflugstag die Schreckgebärde noch nicht; erst am 13. Tag nimmt Grün 7, am 14. Tag Schwarz 7, aus dem Käfig in eine dunkle Zimmerecke geflattert, wo kein Ausweg zur Flucht ist, diese Stellung ein. Rot 6 zeigt die Reaktion am 15. Tag in seinem Käfig bei Anblick der Pflegerin in ungewohnter Kleidung. Erst nach dem 20. Tag beginnen sie, wenn sich durch einsetzende selbständige Nahrungsaufnahme die Bindung zur Pflegerin löst, vor der greifenden Hand auch in gewohnter Umgebung zu flüchten.

### 5. *Das Drohen.*

Schon eben ausgeflogene Freilandvögel können aus der Schreckstellung heraus plötzlich den Kopf vorstrecken und nach dem Feind schnappen. In der Aufzucht beginnen die Jungen erst nach Erreichung der Selbständigkeit gegen die Pflegerin zu drohen. Sie flüchten schnabelklappernd. Mit Einsetzen der Jagdspele um den 20. Tag fangen sich Geschwister untereinander an zu bedrohen. Drohsperren wird nicht oft beobachtet. Häufig wird nur die entsprechende Körperhaltung eingenommen. In ansteigender Erregung, besonders bei später auftretenden Reaktionen zur Revierverteidigung, werden Keh- und Kopffedern gestellt. Die Jungvögel hacken nacheinander, doch berühren sich die Schnäbel hierbei nicht. Wie SAUER (1956) für die Gartengrasmücke beschreibt, richten sich auch Teichrohrsänger voreinander auf und „fechten“ durch abwechslungsweise Vorstossen des Kopfes. Ernstliches Schnappen nach des andern Nacken oder Gefieder lässt sich erst bei ältern, einander unbekanntem Jungvögeln feststellen. Im Herbst und Winter werden auch einander vertraute Geschwister oftmals rabiat. Schwächern werden Rücken- und Schwanzfedern ausgerissen.

### 6. *Das Jagen.*

MORSE-NICE (1943) bezeichnet die Hauptform des Spiels bei der Singammer mit „Possen treiben“, frolicking. Darunter versteht sie plötzlich rasches durch den Käfig Rasen oder Fliegen mit scharfen Wendungen. Diese Art Spiel kommt auch beim Teichrohrsänger

häufig vor, in Gr. 7 am 17. Tag, Gr. 5 am 18., Gr. 3 am 21. und Gr. 2 am 22. Tag erstmals. Mitunter wird durch dieses Treiben beim Geschwister Aggression erweckt. Es schnappt drohend nach dem Vorbeiflitzenden oder beginnt sogar, ihm nachzuhüpfen. Zusammen mit den Verfolgungsjagden um Futter kann diese Reaktion als Vorstufe zur spätern Revierverteidigung und symbolhaften Jagd des Geschlechtspartners angesehen werden (siehe S. 166).

### E. DIE LAUTÄUSSERUNGEN

Wir haben uns nicht die besondere Aufgabe gestellt, die Laute einer genauen Analyse daraufhin zu unterziehen, ob sie angeboren oder erlernt sind. Eine generelle Antwort auf diese Frage gibt indessen unsere Methode der parallelen Beobachtungen im Freiland und im Aufzuchtversuch. Künstlich Aufgezogene entwickeln sie gleichermassen wie Freilebende. Handelte es sich um Lernprozesse, dann müsste sich, da alle Jungen während der Nestlingsperiode eingeholt wurden, eine Prägung in den ersten Tagen vollzogen haben, was wohl ausgeschlossen werden kann. Auch der reine Jugendgesang und Teile des Reviergesangs scheinen angeboren zu sein. Hier können allerdings Lernvorgänge einen Einfluss haben. Schon E. HOWARD (1910) und BROWN und DAVIES (1949) erwähnen für den Teichrohrsänger die Nachahmungsfähigkeit artfremder Laute und Gesänge.

Unsere Aufgabe besteht darin, einen Ueberblick über die möglichen Lautäußerungen zu geben, ihr erstes Auftreten festzuhalten und ihre Entwicklung zu beschreiben. Ausser dem Balzlaut und dem Territoriumsgesang entwickeln sich alle Lauttypen in der Praejuvenilzeit. Von diesen Aeusserungen erscheinen nur der dritte Sperrlaut, Alarm-, Fluchtlaute und der reine Jugendgesang erst nach Verlassen des Nestes. Die einzelnen Laute und ihre Mischformen (siehe S. 154) werden verfolgt bis zu ihrem Verschwinden oder zu ihrem Auftreten in neuen Situationen in der Juvenilzeit und bei Adultvögeln während der Fortpflanzungsperiode.

#### Beziehung der Laute zur Umwelt:

Hunger-, Sperr-, Ortungs- und Schrecklaute stehen zum Elternvogel in Beziehung, umgekehrt richten sich dessen Futter-, Stimmfühlungs- und während der Jungenfürsorge geäußerte Alarm- und

Schrecklaute auf den Jungvogel. Mit Auflösung der zugehörigen Verschränkungen des Verhaltens können die Laute des Jungen eventuell geschwisterliche oder soziale Mitteilungsfunktion erhalten. Weitere Lauttypen, die zum Geschwister oder andern gleichaltrigen Artgenossen gerichtet auftreten, sind der Zusammenrücklaut, die Alarmlaute und teilweise der Erregungslaut. Zwischen Geschlechtspartnern spielen Balzlaute, ev. mit jugendgesangsartigen Lauten verflochten, Kontaklaute (Mischlaute, die aus andere Situationen kennzeichnenden Praejuvenillauten zusammengesetzt sind) und der Territoriumsgesang die Hauptrolle. Gegen feindliche Artgenossen und artfremde Individuen gerichtet sind Flucht- und Aggressionslaute, ferner Schmerzlaute. Ohne Bezug auf die Umwelt wird von Jungvögeln der reine Jugendgesang, oft auch der Erregungslaut geäußert.

Somit besitzen ausser dem reinen Jugendgesang alle Lautäusserungen zumindest teilweise mitteilende und reaktionsauslösende Funktion.

Die Lauttypen werden in einfachsten Silben phonetisch dargestellt. -i- ist Ausdruck für hohe, -ö- oder -ä- für tiefere Töne. Kurze abgehackte Laute werden mit Fettschrift gekennzeichnet: Beispiel: „tschö“. Auf der Abb. 18 sind sie mit einem Punkt gekennzeichnet. Beispiel: „tschö“.

Die Entwicklung wurde vorwiegend an Aufzuchtsvögeln verfolgt. Die Aufzeichnungen der Lautäusserungen von Adultvögeln während der Fortpflanzungszeit stammen aus dem Freiland.

#### 1. Der erste Laut „tsi“ (oder auch „psi“).

Ein hohes schmatzendes „tsi“ in regelmässiger Folge lässt sich im Freiland vereinzelt schon am 1. Tag vernehmen bei heissem Wetter, wo die Jungen, auch wenn sie nicht gehudert werden, nicht erkalten. Bei künstlich Aufgezogenen werden erste Laute frühestens am Ende des dritten oder sogar erst am Anfang des 4. Tages wahrgenommen. Die Laute sind nur direkt am Nest hörbar. Nestlinge, die man aus der Wärme nimmt, verstummen allmählich mit zunehmendem Erkalten. Dies weist darauf hin, warum in der Aufzucht, wo die absolute Warmhaltung in den ersten Tagen ein schwierig zu lösendes Problem ist, keine Töne erzeugt werden. „Tsi“ drückt alle Arten von Stimmungen aus. Aus diesem Laut entwickeln sich nach und nach die für verschiedene Stimmungen

spezifischen Lauttypen. Während der Sperrbewegung werden keinerlei Laute gehört, nur vorher und nachher abklingend, bis die Jungen eingeschlafen sind. Es handelt sich also wohl unter anderm um einen Hunger-, aber sicher nicht um einen Sperrlaut. Der Schnabel wird nicht geöffnet. Ferner werden auf Berührung und Nestentnahme Laute ausgestossen. Vermutlich wirkt auch Hitze als Auslösereiz, was aber nicht experimentell nachgewiesen wurde. Im Freiland können die „tsi“-Laute dem Altvogel anzeigen, ob die Jungen hungrig sind und damit seinen Trieb zur Futterbeschaffung anregen. Möglicherweise helfen sie auch mit, die Hudertätigkeit zu regulieren.

## 2. Die Sperrlaute „tsi“, „tschiis“ und „tschöö“.

Der erste Sperrlaut „tsi“.

Am 5. Tag wird das hohe kurze „tsi“ allmählich zum Sperrlaut. Lauter als in Ruhe wird es nun erst nur am Ende der Sperrbewegung, alsdann während des ganzen Sperrablaufs geäussert. Weiterhin wird es in hungrigem Zustand spontan, bei Berührung und nach erfolgter Fütterung auch bei völliger Sättigung gehört, bis die Jungen eingeschlafen sind. Der Laut wird hier zum Schlüsselreiz für den Füttertrieb des Altvogels.

Uebergang zum zweiten Sperrlaut „tschiis“:

Am 7. und 8. Tag ist der Sperrlaut bei grossem Appetit bereits ein etwas tiefertönendes, nicht mehr ganz reines langgezogenes „tsii“ oder „tsiis“ in steter Folge. Bei kleinem Appetit und ausserhalb der Fütterung werden noch abgehackte „tsi“-Laute vernommen.

Der zweite Sperrlaut „tschiis“:

Am 9. Tag geht der Laut in tiefere Tonlagen über. Neben „tschiis“ (vgl. BROWN „cheez“) hört man auch „tschie“, „tschii“ und „tschee“. Er hat eine Tragweite von mehreren Metern. Bei kleinem und nachlassendem Hunger kann noch unter „tsii“ oder „tsi“ gesperrt werden.

Der dritte Sperrlaut „tschöö“:

Nach dem Ausfliegen am 11. und 12. Tag wird der Sperrlaut „tschiis“ nach und nach und nicht bei allen Jungen gleichzeitig vom tieferen Ortungslaut „tschöö“ (siehe nachstehend) abgelöst.

Dieser wird während des Sperrens langgezogen und in gereihter Folge ausgestossen mit leicht ansteigender Tonhöhe bei intensiver Sperrerregung. Wie der Ortungslaut, so kann auch der Sperrlaut individuell verschieden hoch und verschieden artikuliert sein: einige Junge sperren statt unter „tschö“ unter „tschöä“ oder „tsöö“. Bei kleinem Appetit klingt der Laut heiser tonlos wie „tschsch“. Dieser Sperrlaut bleibt während der letzten Abhängigkeitsperiode bestehen. Er kann danach noch beim gegenseitigen Futterbetteln unter Geschwistern auftreten.

Die Sperrlaute werden hier als einzelne hintereinander auftretende Lauttypen dargestellt. Die ersten beiden können aber auch als Vorstufen im Entwicklungsprozess des letzten Sperrlautes formuliert werden.

### 3. Der Ortungs- und Stimmföhlungslaut „tschö“ (auch tschöd)

Zwischen den hohen tsi-Lauten, die ausserhalb der Fütterung spontan in hungrigem Zustand oder auf Aussenreize hin ausgestossen werden können, werden am 7. Tag erstmals deutlich vereinzelt etwas tiefer tönende schmatzende „tsö“- und „tjö“-Laute unterschieden. Erste Anzeichen dazu können schon am 6. Tag wahrgenommen werden. Diese Rufe sind zu diesem Zeitpunkt bereits im Gegensatz zu den Sperrlauten auf Distanz hörbar. Sie können daher auch für den vom Nest entfernt sich aufhaltenden Altvogel als Indiz für den Hungerzustand als Auslöserreiz für die Futterbeschaffung funktionieren. Das „tjö“ tritt mehr und mehr an die Stelle der hohen „tsi“-Laute, geht in den folgenden Tagen in tiefere Tonlagen über und kann am 10. Tag ausserhalb der Fütterung in steter Folge laut werden. Am selben Tag ist erstmals das „tschö“ in seiner vollendeten Form vernehmbar, doch kommt das „tjö“ daneben noch bis zum ca. 12. Tag häufig vor. Bei grossem Hunger kann sich das „tschö“ zu „tschöi“ steigern. Die Stimme überschlägt sich gleichsam. Bei gleichaltrigen Vögeln werden deutlich individuell verschiedene Lauthöhen registriert: So ruft Grünrechts am 16. Tag auf Tonhöhe h' oder e', das gleichaltrige Geschwister Grünlinks auf g'; Ocker 2, 10 Tage alt auf b', das gleichaltrige Silber 2 auf d" oder es". Diese Tonunterschiede bleiben während der ganzen Abhängigkeitsperiode gleichermassen erhalten.

Beim eben ausgeflogenen Teichrohrsänger bekommt das kurze „tschö“ die Funktion eines Ortungslautes. Der Jungvogel stösst es in hungrigem Zustand aus und zeigt damit, versteckt im Schilf sitzend, den Altvögeln seinen Standort an. Bis kurz nach dem Ausfliegen (11., 12. Tag) ist das „tschö“ häufig, danach nur noch selten spontan hörbar. Freilebende Junge beginnen zu rufen, wenn sie den Altvogel in der Nähe vorbei oder auf sich zukommen sehen. Nach erfolgter Fütterung können Hungrige dem Elter unter „tschö“ noch nachhüpfen. In der Aufzucht stossen die Tiere diese Töne bei Anblick der sich bewegenden Pflegerin aus. Je grösser der Appetit, desto geringere Bewegungen sind zur Auslösung notwendig und desto unspezifischere optische Reize genügen, wie wir auf S. 132 dargestellt haben. Bei Verstärkung der Reize folgen sich die Laute rascher und gehen schliesslich vom kurzen abgehackten „tschö“ zum langgezogenen Sperrlaut „tschöö“ über. Beim satten Vogel sind keine „tschö“-Laute auslösbar. Inwieweit Erschütterung als Reiz wirkt, kann im Freiland nicht untersucht werden. In Gefangenschaft ist die Antwort darauf schwächer als auf visuelle Reize (siehe auch S. 132).

Das „tschö“ ist ferner Stimmföhlungslaut, denn bereits beim Nestling, vermehrt beim eben ausgeflogenen Vogel kann es durch in der Nähe geäusserte Laute des Altvogels ausgelöst werden, durch einzelne Gesangslaute, durch „tschrr“ (siehe S. 152/153) und durch den Lokalisations- und Stimmföhlungslaut, der beim Altvogel mit dem Ausfliegen der Jungen in Erscheinung tritt. Dieser Laut wird erstmals kurz vor (Nest K) oder nach dem Verlassen des Nestes (Nest G, H, J) vernommen. Er tönt ähnlich wie der Sperrlaut ausgeflogener Jungvögel (vgl. von HAARTMANN, der dasselbe beim Trauerfliegenschnäpper feststellte). Etwas höher als dieser, feiner und klagend anzuhören wird er in unregelmässiger Folge laut, nicht unmittelbar vor der Fütterung, sondern auf der Futter- und Jungensuche im Territorium. Bei Nest H, J und G scheint nur das Weibchen diesen Laut zu gebrauchen, während das Männchen mit dem Ausfliegen der Jungen vermehrt singt. Merkwürdigerweise finden die Eltern ihre Kinder bei Nest G und J trotz gegenseitiger Stimmföhlungsnahme nicht sogleich, wie wir auf S. 125 ausführten. Bei Nest K stossen beide Partner diesen Laut aus. Bei dieser Brut wird er nur am Ausflugstag gehört. Er scheint demnach nur solange funktionell von Wichtigkeit, bis sich die Altvögel

darauf umgestellt haben, ihre Zöglinge statt im Nest im umliegenden Gebiet zu suchen und zu finden. An den folgenden Tagen zeigen die Eltern eine bemerkenswerte Fähigkeit, ohne mit ihnen Stimmführung zu nehmen und ohne dass jene Laut geben, sie auch an neuen Plätzen immer wieder aufzufinden.

Auf Alarmlaute und artfremde Lautäußerungen, selbst wenn diese dem arteigenen Warnen gänzlich unähnlich sind (Bsp. menschliches Pfeifen), verstummen die Jungen augenblicklich. Die Geschwister vom Nest K nehmen untereinander, wenn sie wenige Meter voneinander entfernt sitzen, mit „tschö“ oder „tschrr“ mitunter Stimmführung, worauf eines zum andern hinhüpft. Oft sitzen sie aber stundenlang und meterweit voneinander entfernt ohne gegenseitige Kontaktnahme. Wahrscheinlich kann hier ebenso nur in hungrigem Zustand der „tschö“-Laut zum Stimmführungslaut werden. Bei Käfigvögeln ist die Stimmführungsfunktion weitgehend ausgeschlossen, denn die Jungvögel haben sich ständig im Auge. Nur in völlig ausgehungertem Zustand findet hier Stimmungsübertragung statt, ohne dass andere Aussenreize einwirken.

In den ersten Tagen selbständiger Futteraufnahme suchen die Vögel das Futter öfter unter „tschö“-Lauten auf, besonders wenn die Pflegerin sichtbar ist. Komponenten des Bettelverhaltens und Appetenzen zur selbständigen Futteraufnahme stehen miteinander im Konflikt. Dass die selbständige Nahrungsaufnahme durch Sperreize völlig blockiert werden kann, haben wir bereits erläutert. Ältere Jungvögel lassen noch ab und zu bei Anblick der Pflegerin „tschö“-Laute hören, wenn sie kein Futter mehr haben oder dieses abgestanden ist.

#### 4. Der Erregungslaut „trr“

Der Laut „tjö“, welcher am 7. Tag erstmals auftritt, scheint nicht nur eine Vorstufe zu „tschö“, sondern auch zu „trr“ zu sein, der erstmals wie jener frühestens am 10., meist erst am 11. Tag in seiner fertigen Form vernehmbar ist. Dieser Schluss wird daraus gezogen, dass in Erregungszuständen, denen keine Futterappetenz zu Grunde liegt, statt „trr“ zu Beginn noch „tjö“ ausgestossen werden kann. Wie beim Ortungslaut tritt „tjö“ neben „trr“ bis zum ca. 12. Tag noch auf. Der „trr“-Laut ist Ausdruck von leichter Furcht, Unsicherheit, ev. auch Freude. Er kann in seiner fertigen Form erstmals gehört werden, wenn die Jungen im Begriff stehen,

auszufliegen und sich flügelflutternd auf den Nestrand schwingen. In den ersten nachfolgenden Tagen versetzt jeder Hüpfen, der an einen andern Halm führt, den noch unsicheren Jungvogel in Erregung, die er mit „trr“ oder „tjö“ zum Ausdruck bringt. Der Laut ist hier reiner Stimmungsausdruck ohne mitteilende Funktion. Neben allgemeiner Erregung kennzeichnet er leichte Fluchtstimmung und trägt auch Stimmfühlungscharakter: ältere Jungvögel rücken mitunter unter leisem „trr“ zusammen. In zu „trrö“ abgewandelter Form wird er von ausgewachsenen Käfiginsassen in abendlicher Unruhe vor dem Einschlafen vernommen. Ob er im Freiland eine auslösende Funktion besitzt, indem er junge Teichrohrsänger zum gemeinsamen Schlafplatz zusammenführt, ist unbekannt.

Adultvögel können mit „trr“-Lauten Nestlinge zum Sperren reizen, wenn diese auf leisere „tschrr“-Laute nicht ansprechen.

#### 5. Der Mischlaut „tschrr“

CURIO (1959) führt die Bezeichnung Mischlaute ein für den Fall, wo zwei Lauttypen eng miteinander verschränkt werden. Aus der verschmolzenen Lautform kann man auf die ihr zugrunde liegenden Stimmungsanteile rückschliessen. Am meisten hörbar ist der Mischlaut „tschrr“. Ihm kommt die grösste Bedeutung zu. Zugrunde liegen einerseits Futterappetenz, durch „tschö“, andererseits Erregung, durch „trr“ ausgedrückt, vor. Jenachdem, welche Stimmung vorherrscht, ändert sich der Laut nach der einen oder andern Seite hin. Wie die Grundlaute „tschö“ und „trr“, so ist auch „tschrr“ frühestens am 10. Tag vernehmbar. Neben „tschrr“ hört man „tschör“, „tschrrö“, „tschörö“.

In halbwegs gesättigtem Zustand können auf das Nahen des Altvogels oder der Futterpinzette statt dem Sperrlaut „tschö“ „tschrr“-Laute geäussert werden. Sobald die Futterappetenz nicht mehr so stark sind, dass sie jegliche andere Stimmungen unterdrücken, macht sich eine leise Furcht oder Unsicherheit vor der Nähe des Elters oder der Pflegerin bemerkbar. Dieser Befund bezieht sich auch auf selbständige Jungvögel, die noch weiterhin mit der Pinzette gefüttert werden. Nicht nur dem Elter, auch dem Geschwister oder Geschlechtspartner gegenüber kann sich dieser Triebkonflikt zeigen.

Bei Adultvögeln kommt der „tschrr“-Laut während der Fortpflanzungszeit in allen möglichen Modulationen, die sich phonetisch nicht klar abgrenzen lassen, in funktionell verschiedenen Situationen vor. Daraus kann nicht mehr ohne weiteres auf die ursprünglichen Stimmungsanteile rückgeschlossen werden.

a. Besonders während der Nestbauperiode wird das Territorium stark nach aussen verteidigt. Daran nimmt in den beobachteten Fällen auch das Weibchen teil. Fremde Teichrohrsänger und Drosselrohrsänger werden durch hart klingende „tschrr“-Laute (SPRINGER 1960 „tscherr“), die von Flügelvibration begleitet sein können (siehe auch S. 165), vertrieben oder zumindest vom Eindringen abgehalten. Besonders beim Weibchen können in ansteigender Erregung diese Laute in gereihtes sägeartig tönendes „tschötschötschö“ ausarten, während das Männchen oftmals in Gesang ausbricht. Von Jungvögeln wird das harte „tschrr“ ebenfalls ausgestossen, wenn bei ihnen im September erste Reaktionen zur Revierverteidigung aufkommen.

b) Wenn das Männchen dem Nistmaterial-suchenden Weibchen nachhüpft, stösst es oftmals sanfte „tschrr“-Laute aus und vibriert bei jedem Laut leicht mit den Flügeln. Umgekehrt kann das Männchen stumm folgen, hingegen das Weibchen unter Flügelbewegung diese Laute ausstossen, die in ansteigender Intensität zu „tschötschö“ gereiht werden können. Diesen Lauten liegt hier wohl, wie beim Vertreiben von Rivalen, leichte Aggressionsstimmung der geschlechtlich erregten Partner, mit angriffshemmender, bzw. fluchtauslösender Funktion zu Grunde.

c) Beim Brutgeschäft und Hudern der Jungen gibt der neu ankommende dem auf dem Nest sitzenden Partner seine Ankunft oft durch sanfte „tschrr“-Laute bekannt und veranlasst diesen damit meistens, abzugehen. (SPRINGER 1960 nennt diese Variante „scherr“, BROWN und DAVIES beschreiben sie als Konversationslaut „churr-churr“). Auch hier kann leicht aggressive Stimmung massgeblich sein.

d) Der „tschrr“-Laut hat die Funktion eines Futterlautes für Junge, die auf Erschütterung nicht ansprechen wollen.

Die Anwendung des „tschrr“-Lautes in den Situationen a — c lässt sich folgendermassen erklären: Ursprünglich entsteht er im Konflikt zwischen Erregung und Hungergefühlen beim Jungvogel und ist gegen das futtertragende Elter gerichtet. Ausgeflogene

Junge verfolgen unter solchen Lauten den Altvogel. Später tritt an dessen Stelle das Geschwister oder sonstiger Artgenosse. Bei Adultvögeln in der Fortpflanzungszeit fällt die Bedeutung des Futters teilweise weg. Es tritt Funktionswechsel ein, wie wir dies noch bei andern Fortpflanzungserscheinungen antreffen werden. Der Laut wird hier zu einem Aggressionslaut des geschlechtlich erregten Vogels.

#### 6. Das „tsi“ als Einschlaf laut

Nach der Fütterung in völlig gesättigtem Zustand werden noch hohe schmatzende „tsi“-Laute ausgestossen, ohne dass weitere Aussenreize einwirken, bis die Jungen eingeschlafen sind. Erst vom 7. Tag an lassen sie sich deutlich von andern Lauten unterscheiden. Sie kommen in dieser Form bis zwei Tage nach dem Ausfliegen vor.

#### 7. Der Zusammenrücklaut „dsidsi“

Ein in Tonhöhe und Phonetik dem „tsi“ gleichender und vor allem in seinem ersten Auftreten von diesem nicht klar unterscheidbaren Laut ist das lispelnde „dsidsi“ oder „sissi“, welches erstmals am 11. Tag deutlich wird. Es ist nur auf geringe Distanz hörbar. Im Nest Zurückbleibende veranlassen häufig dadurch ein eben ausgeflogenes Geschwister, wieder zurückzukehren, wie wir im Kapitel über das Ausfliegen ausführten. Ausgeflogene Jungvögel stossen „dsidsi“ aus und richten den Schnabel gegen das Geschwister, das sie zum Heranrücken anlocken wollen; bereits Zusammensitzende oft, um ein einzelnes herbeizurufen oder eines, welches sie verlassen hat, zur Rückkehr zu bewegen. Der Laut wird von demjenigen geäussert, der das Geschwister bei sich haben möchte. Ist dieses dann herangekommen, so stossen unter dichtem Zusammendrängen beide Teile lispelndes „dsidsi“ aus. Durch Nachahmung dieser Lautform konnte ich das isolierte Rot 6 veranlassen, herbeizukommen. Nur noch wenige cm von der Lautquelle entfernt, antwortete es mit gleichen Lauten. Das „dsi“ ist in erster Linie Lockruf und entspricht in dieser Funktion nicht dem von SAUER (1954) definierten Weinen, sondern dem von GWINNER (1961) beim Weidenlaubsänger beschriebenen Wispern. Lassen dagegen Alleinsitzende oder isoliert Aufgezogene diesen Laut

hören, dann kann er ausserdem als Ausdruck von Verlassensein aufgefasst werden, und die Bezeichnung Weinen trifft hier zu. Statt reiner „dsi“-Laute werden oft Mischlaute zwischen Erregungslaut „trr“ und „dsi“ wahrgenommen. Nach dem 14. Tag rücken die Jungvögel meist lautlos oder unter leisen „trr“-Lauten zusammen.

Erst im September wird das „dsidsi“ wieder gehört, aber ohne dass darauffhin aneinandergerückt würde. Der lautgebende Vogel sitzt wie der anschlussuchende geplustert oder mit normaler Gefiederstellung und richtet seinen Schnabel zum ankommenden oder in der Nähe sitzenden Geschwister hin. Seine Bedeutung ist uns hier nicht klar, da keinerlei Reaktionen folgen. Es könnte sich um eine reine Stimmföhlungsnahe ohne Auslöserfunktion handeln. Aehnlich wie beim Weinen von SAUERS Gartengrasmücken (1956), welches bei ältern Jungvögeln wieder in der Funktion des Nistplatzzeigens auftritt, wäre ein entsprechender Funktionswechsel des „dsi“ beim Teichrohrsänger denkbar. Freilandbeobachtungen bei Adultvögeln existieren zu dieser Frage noch nicht.

### 8. Der Schrecklaut „tschä“

Erstes Schreckverhalten setzt in Form der Drückreaktion bereits am 7. Tag ein, wie wir bereits geschildert haben. Ebenso tritt der Schrecklaut „tschä“ zu diesem Zeitpunkt auf. Der Schnabel wird hierbei wie zum Futterbetteln weit geöffnet und die Augen werden aufgerissen. Anfangs stossen Nestlinge Schrecklaute nur in dem Moment aus, wo sie ergriffen werden. Vom 9. und 10. Tag an vermögen sie anhaltend weiterzuschreien, wenn man sie längere Zeit festhält. Da sie visuell auf Gefahr reagieren, äussern sie eventuell schon bei Nahen der Hand Laute. So wie Aufzuchtsvögel Schreckgebärden erst nach dem Ausfliegen erstmals in ungewohnter Umgebung zeigen, äussern sie auch diesbezügliche Laute erst dann.

Die Schrecklaute lösen sofort Reaktionen bei den Altvögeln aus. Diese schreien ebenso in rascher Folge „tschä“ und umzingeln den Feind. Oftmals geben sie Uebergangslaute zwischen dem Alarmlaut „skrrrä“ und „tschä“, die phonetisch mit „tschrä“, „tschärä“ wiedergegeben werden können. Bei Netzfängen ge-griffene Teichrohrsänger schreien ebenso.

9. *Der Schmerzlaut "tschä"*

Dieser Laut unterscheidet sich kaum vom Schrecklaut. Er ist etwas gedehnter und tönt gepresst.

Schon am 4. Tag wird Schmerz mit hohen quietschenden Lauten zum Ausdruck gebracht. Gleichzeitig wird der Schnabel wie zum Angstschrei geöffnet.

Der Schmerzlaut wird bei unsanfter Körperberührung von Nestlingen und ausgeflogenen Vögeln gehört. Inwieweit er im Freiland Alarm- oder Schreckreaktionen der Altovogel bewirkt, ist nicht bekannt, ebenso nicht, ob er auf den Feind oder böartigen Artgenossen einen aggressionshemmenden Einfluss hat.

10. *Die Alarmlaute „skrrt“, „tscheck“, „skrrrä“*

Wir unterscheiden dreierlei Alarmlaute:

1. „skrrt“, „krrt“ oder „skrrit“ (nach BROWN u. DAVIES „skurr“)
  2. „tscheck“
  3. „skrrrä“
  3. „skrrrä“, „skrrrää“, und zweisilbig „skrrrä-rä“.
- „Skrrt“ und „tscheck“ zeigen geringere Alarmstimmung an als „skrrrä“; ihre Reizschwelle liegt niedriger.

Beim Jungvogel tritt als erster der Laut „skrrt“ auf, der sich aus dem Erregungslaut „trr“ entwickelt. Der eben ausgeflogene Vogel äussert ihn nicht, wie später, auf feindliche Bedrohung, sondern wenn er, noch ungeschickt, beim Hüpfen sein Ziel verfehlt oder ausrutscht, als gesteigerten Ausdruck seiner Erregung (von Krummbein 2 erstmals am 12. Tag gehört). Auf äussere Gefahr reagieren die Tiere erstmals um den 20. Tag mit „skrrt“ (Gr. 2, 3.). Nur ein Jungvogel stösst jeweils Alarmlaute aus, während die andern stumm unter Flügelzucken und mit gespreizten Schwanzfedern herumhüpfen. Verschiedenste ungewohnte Erscheinungen erwecken die Alarmreaktionen: Hühner vor dem Fenster, ein schwarzer Milan in ca. 30 m Entfernung auf Volierendach, die greifende Hand oder ungewohnte Kleidung der Pflegerin, ein Photoapparat, Versetzen in neuen Käfig in anderer Umgebung. Der Laut „tscheck“ (von Gr. 1 erstmals am 16. Tag gehört) tritt wie „skrrt“ und „skrrrä“ nach beginnender Zugsunruhe häufig im

Leerlauf auf, ebenso Uebergangslaute zwischen „tscheck“ und „skrrt“, die wie „tschröck“ oder „tschreck“ tönen. Das „tscheck“ kann mit dem Geräusch verglichen werden, das beim Zusammen schlagen zweier Glaskugeln entsteht.

Im Freiland schlagen die Altvögel bei Bedrohung der Nestlinge Alarm. Während der Brutzeit verhalten sie sich ruhig. Mit Schlüpfen des ersten Jungen ändert sich ihr Verhalten. Von diesem Termin an werden von einem oder beiden Geschlechtspartnern abwechslungsweise Alarmlaute ausgestossen: „skrrt“, seltener „tscheck“, häufig „skrrä“ und zweisilbige „skrrrä-rä“-Laute.

Das Männchen gibt sich öfter durch gesangsartige „tschrrk“- „tschörk“- „trriö“- und ähnliche Laute zu erkennen. Die Intensität der Alarmreaktionen schwankt von Nest zu Nest etwas. In der Mehrzahl der Fälle steigert sich erst am Ausflugstag das Alarm zum Schreckverhalten, auch ohne dass die Jungen schreien. Bei zwei Nestern jedoch reagierten die Eltern schon am 4. Tag mit Schrecklauten, wenn man die Jungen aus dem Nest nahm. Dass die Alarmlaute erst vom 7. Tag an eine funktionelle Bedeutung bekommen und damit eine Verhaltensverschränkung zwischen Alt- und Jungvogel zustandekommt, haben wir bereits besprochen. Diese Beziehung hält bis weit über den Zeitpunkt des Nestverlassens an. Leider sind hiezu nur spärliche Beobachtungen vorhanden.

*Beispiel:* Bei den Jungen von Nest 28 warnen die Alten noch am 18. Tag, am 22. Tag gibt eines der Jungen „skrrt“ bei Nahen des Beobachters. Die Altvögel sind nicht zu hören, obwohl die Jungen noch dauernd gefüttert werden. Am 25. Tag gibt eines der Jungen einen „skrrrä“-Laut. Von den Altvögeln hört man nichts. In drei andern Territorien mit Jungen von 18-21 Tagen, 20 Tagen und 22 Tagen geben noch die Altvögel, die Futter für die Jungen im Schnabel tragen, Alarmlaute. Die Jungen verhalten sich stumm.

#### 11. Angriffs- und Fluchtlaute „tjök“, „tix“ und „huit“

Das „tjök“ hat einen reinen hohen pfeifenden Ton. Es erklingt einzeln oder mehrere Laute folgen sich in kurzen Abständen. Es wird erstmals auf der Flucht vor der Hand der Pflegerin geäußert (Schwarz 7 am 23. Tag, Weiss 3 am 25. Tag). Ferner hört man es auf Jagden unter Artgenossen. Im Konflikt zwischen Futterappetenz und Flucht können Mischlaute zwischen „tschö“ und „tjök“ auftreten.

Das „tix“ oder „tijk“ ist eine Steigerungsform. Höher im Ton als jenes, wird es auch nur einzeln und nie in Folgen ausgestossen (BROWN u. DAVIES stellen diesen Laut bei Adultvögeln fest). Beide Laute kennzeichnen aggressive Stimmung. Sie besitzen angriffshemmende und fluchtauslösende Funktion.

Auf Eindringen eines Feindes oder Rivalen ins Territorium stösst das Männchen mitunter „tix“-Laute aus oder leitet damit eine Gesangsstrophe ein.

Der „huit“ Laut, ebenfalls hoch und pfeifend, hat eine ähnliche Bedeutung. Er wird vor allem in Konfliktsituationen zwischen Angriff und Flucht, die durch die Hasstellung (MARLER 1956) zum Ausdruck kommt, verwendet.

## 12. Der Jugendgesang

Kurze „tjö“- und „ti“-Laute, gedehntere „tiö“- „tiör“ und „tiöö“-Laute in unregelmässig rhythmischer Aufeinanderfolge und verschiedenen Tonhöhen charakterisieren den Jugendgesang. Einzelne Motive lassen sich nicht abgrenzen. Möglicherweise entstehen die Töne aus der Vorstufe von Ortungs- und Erregungslaut, den „tjö“-Lauten. Erster Gesang wird schon bald nach dem Ausfliegen in Ruhestimmung und gesättigtem Zustand geäussert. Der Schnabel wird hierbei nicht geöffnet.

Jugendgesang wird erstmals gehört in Gr. 3 am 13. Tag

von grün 7 am 14. Tag

von schwarz 7 am 16. Tag

von rot 6 am 22. Tag.

In der Zeit kurz vor einsetzender herbstlicher Zugsunruhe ist die Singfreudigkeit erhöht. Die Vögel singen ausdauernder, oft sehr laut mit geöffnetem Schnabel und können dabei auch umherhüpfen. Der Gesang ist reichhaltiger. Offenbar unterliegt der Gesang Reifungsprozessen, die sich über mehrere Wochen erstrecken (vgl. dazu SAUER 1954, Dorngrasmücke). Einzelne Fakten zu diesem Problem sind nicht vorhanden. Aus der Gesangstimmung kann der Jungvogel unvermittelt in Balzstimmung geraten, einen Begattungsversuch unternehmen oder Reaktionen zur Revierverteidigung zeigen.

Ein nicht singendes Geschwister zeigt häufig aggressives Verhalten gegen das singende. Mit einsetzender Zugsunruhe setzt der

Gesang nur allmählich aus. Noch Anfang Oktober hörte ich Schwarz 7, Grün 7, Rot 6 und Hellrot 5 ab und zu singen. Sie zeigten alle seit Ende September Unruheerscheinungen.

### 13. *Der Balzlaut „gsi“ (nach Brown „stic“)*

Der Balzlaut ist so hoch wie der erste Sperrlaut und wird in einer Folge von dünnen, durchdringenden, kaum artikulierten Einzellaute durch den geöffneten Schnabel ausgestossen. Er ähnelt etwas dem Zusammenrücklaut und lässt sich möglicherweise von diesem herleiten. Wie beim Jungvogel, der das Geschwister zum Heranrücken ruft, hat der Laut hier die Funktion, das Weibchen herbeizulocken, allerdings nicht zum zusammenrücken, sondern zur Begattung. Obwohl die Flügelflutterbalz schon vereinzelt in der Praejuvenilzeit gesehen wird, hört man hiezu noch keine Balzlaute. Erst in der vorzeitigen Fortpflanzungsperiode im September tritt diese Lautform auf. Nicht nur reine Balz-, auch Jugendgesangslaute können die Balzgebärden begleiten. Hohe „gsi“-Laute können mit jugendgesangartigen Lauten verflochten vorgetragen werden. Wir konnten diesen Laut nur bei Männchen hören, bei Grün 7 am 22. Sept. am 39. Tag zwischen Jugendgesangslaute, am folgenden Tag in reiner Form; von Hellrot 5 am 25. Sept. am 47. Tag. Troubadour äussert am 44. Tag erstmals statt Sperrlauten „gsi“ vor der hingehaltenen Futterpinzette und balzt dazu, ebenso am 45. und 55. Tag. Oftmals wird lautlos gebalzt. Diese Angaben stimmen auch für Adultvögel. (Männchen von Nest D balzt unter reinen „gsi“-Lauten während der Beobachtungszeit, ein anderes unter jugendgesangsartigen Lauten, ebenso Weiss 3, am 21. Mai beobachtet).

Abb. 18 zeigt einen schematischen Ueberblick der Lautentwicklung.

### 14. *Einige Bemerkungen zum Territoriumsgesang*

Wie von BROWN und DAVIES geschildert wird, singt das Männchen, das sein Revier bezogen hat, von der Höhe bestimmter Schilfhalme, den sogenannten „Singwarten“ (SPRINGER 1960) während des grössten Teils des Tages und sogar eines Teils der Nacht. Sobald das Männchen verpaart ist, lässt es nur noch sporadisch kurze Strophen in der Nestnähe hören oder um das Terri-

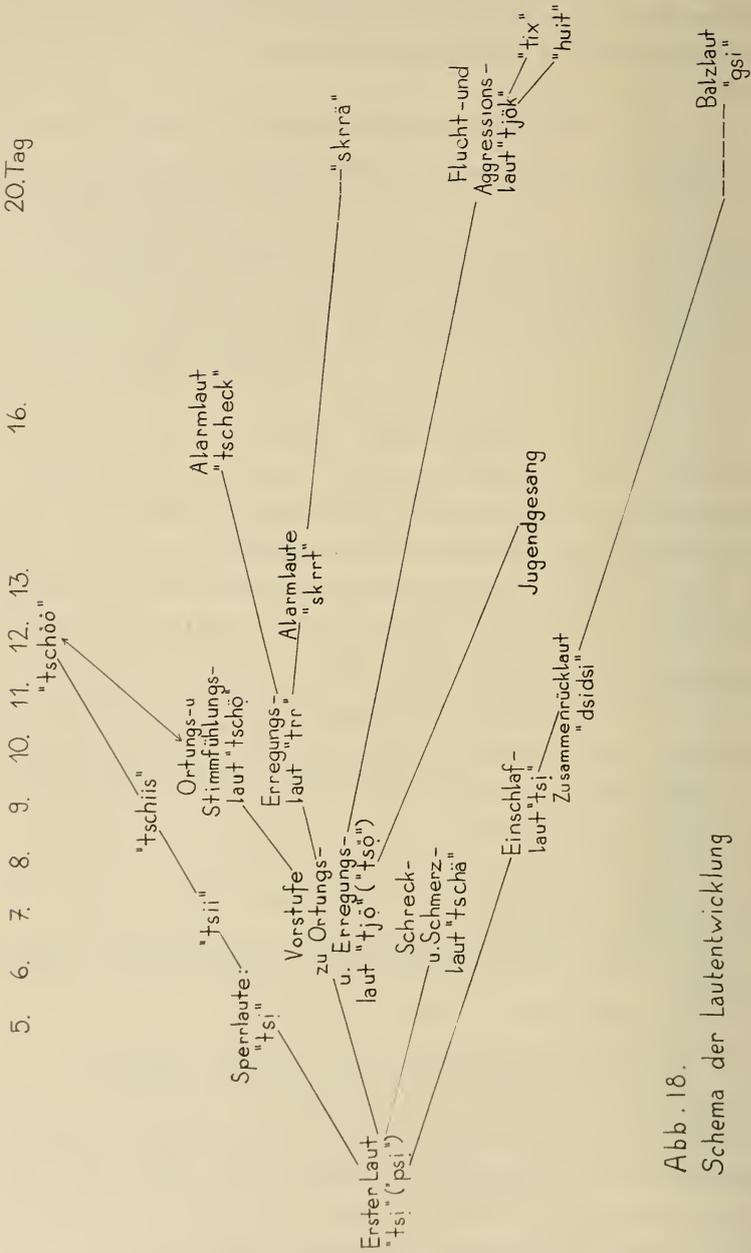


Abb. 18.  
Schema der Lautentwicklung

torium gegen einen Eindringling zu verteidigen. Der Territoriums-gesang ist ebenso schwer wie der Jugendgesang in Silben ausdrückbar. Folgende Grundphrase lässt sich nach BROWN und DAVIES aufstellen: (englisch) „churr-churr-chirruc-chirruc-churr“.

Nach PETERSON lautet die Grundphrase: „tschirrak-tschirrak, djäg-djäg“.

Auch selbst versuchte ich Bruchstücke von Reviergesang festzuhalten.

Beispiel: unverpaartes Männchen am 26. Mai 1959:

„trö trö türü trö trö trö trö türü trö trö tjö“,  
 „tjö tjö tjö jöti jöti trrr trr huit huit törrö“,  
 „drö didi drö trö trö didi“.

Der Unterschied zum Jugendgesang liegt darin, dass ein bis zwei Silben oftmals zwei- und mehrmals wiederholt werden. Während beim Jugendgesang die einzelnen Laute ineinander überfließen, tönen die Strophen des Reviergesangs abgehackt. Die Silben „trrrö“ und „türü“ fehlen dem Jugendgesang. Beim überwinterten Rot 6 treten Anfang Mai, nach Beendigung der Frühlingsvollmauser deutlich Anzeichen von territorialem Gesang auf. In jugendgesangartige Strophen werden mitunter abgehackte „trö“-Laute eingeflochten. Daraus schliessen wir, dass zumindest Teile des Reviergesanges angeboren sind.

Sowohl in den Jugendgesang wie in den Reviergesang können Aggressionslaute wie „tjök“, „tix“ und „huit“, auch Alarmlaute eingeschoben werden.

#### 15. *Der Gesang des Weibchens*

Bei künstlich aufgezogenen Jungvögeln produzierten Weibchen überhaupt keine Gesangslaute. (Fünf nach diesem Merkmal durch Sektion nachgeprüfte Geschlechtsbestimmungen von Jungvögeln erwiesen sich als richtig). BROWN und DAVIES weisen auf Fälle hin, wo Weibchen kurze Gesangsstrophen am Nest äussern. Selbst hörte ich nur ein Weibchen (Nest D), welches sein Männchen verloren hatte, gleichsam dessen Funktion mitübernehmend, singen. So wie den Gesang des Männchens löste ein fremder, in Nestnähe vorbeihüpfender oder singender Teichrohrsänger bei diesem Weibchen einförmige Gesangslaute aus, die aus einer Reihe von „tiö“- , „tö“- und „hui“-Lauten bestanden. Mitunter kehrte es von der Futtersuche unter solchen Lauten zum Nest zurück.

## F. FORTPFLANZUNGSVERHALTEN

Die Beobachtungen zu diesem Kapitel stammen hauptsächlich von Aufzuchtvögeln aus dem Jahr 1959 und wurden Anfang Oktober abgeschlossen.

Verhaltensweisen, die im Dienste der Fortpflanzung stehen, treten vereinzelt schon in der Praejuvenilzeit (erste vier Wochen), grösstenteils erst in der Juvenilzeit auf und werden im September besonders häufig und prägnant. Mit Einsetzen der Zugsunruhe klingen sie nur allmählich ab.

Noch unreif, kommen die Handlungen Revierverteidigung, Nestbau, Flügelflatterbalz, Begattung und Brutpflege unvollständig und unzusammenhängend vor. Die Endhandlung bleibt aus. Spezifische Auslöser fehlen meist. Reaktionsauslösend ist allein die Anwesenheit eines Artgenossen. Es kommt oft nicht zu Verhaltensverschränkungen, da die Antworthandlung im Partner ausbleibt. Häufig findet keine Stimmungsübertragung statt. Für den spielerischen Charakter dieser ersten Fortpflanzungssymptome spricht, dass einzelne Bewegungen (bes. Nestbau) mehrmals wiederholt werden können, dass die Stimmung, meist in gesättigtem Zustand, unvermittelt auftritt und wieder abbricht, dass Bewegungsweisen zur Fortpflanzung mit solchen aus anderen Funktionskreisen vereint auftreten können (Merkmale des Spiels: EIBL, zusammengestellt von MEYER-HOLZAPFEL 1956).

Nach SAUER entwickelt sich die Voralz, die „symbolhafte“ Jagd der Geschlechtspartner aus den Jagdspiele der Jungen. MESSMER schreibt dasselbe für die Amsel. Die Flügelbewegung während der Balz wird von der Bettelbewegung abgeleitet. Auch bei unserer Art erweist sich deutlich, dass Erscheinungen der Fortpflanzung aus funktionell andersartigen Reaktionen hervorgehen. Nach eigenen Beobachtungen zeigt es sich, dass sich auch der Aufsprung zur Begattung und die Nestbaubewegungen durch Funktionswechsel aus zur Postembryonalzeit vorkommenden Bewegungsweisen ableiten lassen. Der Uebergang kann fliessend erfolgen. Daher ist mitunter keine klare Bestimmung der Funktion möglich.

Wir charakterisieren jeweils zunächst die Verhaltensweise der Altvogel, da nur von diesem funktionellen Ganzen her die jugendlichen Teilphänomene verstanden werden können.

### 1. Die Revierverteidigung

Nach BROWN und DAVIES und SPRINGER streifen die im Frühjahr zuerst ankommenden Männchen vorab einige Tage durch das Gebiet und grenzen sich dann erst ein Territorium ab. Dessen Grösse beträgt nach BROWN ca. 250 m<sup>2</sup> im Durchschnitt, kann aber nach eigenen Beobachtungen bedeutend kleiner sein.

Dies kommt vermutlich daher, dass der Schilfgürtel am Sempachersee an den meisten Stellen schmal ist, während die von BROWN beobachteten Vögel in breiteren Schilffeldern leben.

Wenn die Weibchen einige Tage später eingetroffen sind, nehmen nach eigenen und SPRINGERS Beobachtungen beide Partner an der Verteidigung des Territoriums teil. Eindringende Teich- und Drosselrohrsänger (nach HOWARD 1910 und SPRINGER 1960 auch Schilfrohrsänger), werden unter Schnabelgeklapper oder unter harten „tschrr“-Lauten vertrieben. Oftmals stellen sich die Vögel an der Reviergrenze frontal gegen die Eindringlinge auf, vibrieren mit den Flügeln und stossen harte „tschrr“-Laute aus. Nach SPRINGER verhalten sie sich gegen andere im Schilf lebende Arten indifferent. Während der Nestbauphase wird das Territorium noch stark verteidigt. Hernach richten sich Angriffe nur noch gegen in Nestnähe vorstossende Rivalen.

Bei Jungvögeln sind erste derartige Reaktionen nur schwer von funktionslosen Jagdspiele abzugrenzen. Möglicherweise lässt sich das Bedrohen und Verjagen eines neu in den Käfig hinzugesetzten Artgenossen als Revierverteidigung auffassen.

So entstehen bedrohliche Jagden, wie der 23-tägige Schwarz 2 zur Grünlinks 1, 38 Tage alt und seit dem 25. Tag allein im Käfig, gesetzt wird. Wie Hellrot 5 am 40. Tag zu den Geschwistern 7, 35 Tage alt, kommt, wird es von Grün 7 vertrieben. Dieser zeigt mitunter die bei Adultvögeln beobachtete Gebärde des erregten Flügelvibrierens unter Ausstossen harter „tschrr“-Laute.

Unter Geschwistern entstehen im September oftmals Feindschaften, bei denen es deutlich um die Behauptung eines bestimmten Gebietes, meist der Sitzstangen geht. Auch diese Reaktionen können als Beginn von territorialer Stimmung gedeutet werden. Sie treten völlig unvermittelt auf. Ein Geschwister, das noch eben friedlich neben dem anderen ruht, kann im nächsten Augenblick diesem den Platz streitig machen. Die Aggressionen dauern einige

Minuten und enden so plötzlich, wie sie begonnen haben. Wie bereits auf Seiten 155/156 erwähnt wird, besteht die Annahme, dass die Bewegungsweisen zur Territoriumsverteidigung durch Funktionswechsel von der Reaktion, dem Altvogel, bzw. dem Geschwister um Futter nachzuhüpfen und anzubetteln, ableitbar sind.

## 2. *Symbolhafte Jagd des Geschlechtspartners*

Nachdem ein Weibchen im Revier des Männchens angekommen ist, beginnt ihm das Männchen von Halm zu Halm zu folgen. Diese symbolhafte Jagd wird beim Teichrohrsänger nie zur eigentlichen Aggression oder Flucht, wie dies bei anderen Singvögeln beobachtet wird: Fitis (MAY zit. in BROWN), Singammer (MORSE-NICE 1943), Rotkehlchen (LACK 1939). Das Männchen zeigt dieses Verhalten bis zum Ende der Nestbauzeit. Bei Jungvögeln kann diese Reaktion nicht festgestellt werden.

Wie die Revierverteidigung, entwickelt sich auch die symbolhafte Jagd aus Verfolgungen um Futter.

## 3. *Das Balzverhalten*

Balzflüge, wie sie etwa beim Schilf- oder Drosselrohrsänger (KLUYVER 1955) vor Nestbaubeginn gesehen werden, sind beim Teichrohrsänger nicht bekannt. Hingegen beginnt der männliche Teichrohrsänger, wie auch der Drosselrohrsänger, nachdem das Weibchen mit dem Nest begonnen hat, mit der Flügelflutterbalz. Während das Weibchen baut, sitzt das Männchen mitunter auf einem Schilfhalm und vibriert mit den Flügeln. Nach BROWN und SPRINGER ist die Intensität der Balzbewegung individuell verschieden, erreicht normalerweise ein oder zwei Tage vor dem Legen des ersten Eis (Tag der Begattung) ihr Maximum. Nach dem Legen des dritten Eis wird nicht mehr gebalzt. Eigene ausführliche Beobachtungen bei Nest D zwei Tage vor dem Legen des 1. Eis geben noch ein etwas genaueres Bild der Situation:

Dieses Männchen bevorzugt zur Balz zwei freigelegene Plätze ca. 40 cm über dem Wasserspiegel, unter Nesthöhe und von diesem ca. 2 m entfernt. Das Weibchen scheint sich um das Gebaren des Männchens nicht zu kümmern, während es am Nest baut. Das Balzgefalter des Männchens wird durch öfters eindringende fremde Teichrohrsänger oder durch das Weibchen, welches das Nest verlässt, jeweils abgebrochen. Das

Männchen folgt dem Weibchen bei jedem Abgang vom Nest, im Abstand von 0,50 bis 1,50 m nach. Es nähert sich diesem nie mehr als auf ca. 50 cm. Bei jedem Halt an einem Schilfhalm vibriert es auch leicht mit den Flügeln. Auf seinen bevorzugten Plätzen steht das Männchen, bald zum Nest zugewendet, bald lateral, bald mit dem Rücken dazu. Es wendet während der Flatterbewegung dauernd den Kopf hin und her, verändert seine Stellung oft, hüpft zuweilen auch flatternd hin und her. Die Flügel werden bald nur in vibrierenden Schlägen angeklappt, bald weit aufgespannt. Die Bewegung kann asynchron sein. Bei schwacher Flügelbewegung steht das Männchen in normal aufrechter Stellung, bei stärkerer mit gesenkten Läufen und beinahe horizontal geneigtem Körper. Der Schwanz steht in gerader Körpverlängerung und wird nicht gespreizt. Die Kopffedern werden satt angelegt. Beim Ausstossen des Balzlautes wird der Schnabel wie zum Sperren geöffnet.

Von den Jungvögeln balzt Grün 7 erstmals deutlich am 17. Tag. Ausser diesem einzelnen Fall werden Balzerscheinungen erst im September wahrgenommen. Hellrot 5 balzt noch einmal am 2. Oktober, obwohl er bereits seit dem 23. September Unruheerscheinungen zeigt. Balzstimmung tritt plötzlich für einige Sekunden auf und wechselt ebenso rasch wieder in andere Stimmungen über. Ausser Grün 7, 50 Tage alt, und Troubadour, 54 Tage alt, die am 24. September aus der Balzstimmung heraus einen Begattungsversuch unternehmen, tritt dieses Verhalten nie im Zusammenhang mit anderen Fortpflanzungserscheinungen auf. Geschwister kümmern sich nicht um ein balzendes. Dass das Balzspiel, wie SAUER (1956) für Gartengrasmücken beschreibt, auf Geschwister ansteckend wirke, wird beim Teichrohrsänger nicht beobachtet. Wie bei der Grasmücke ist auch beim Teichrohrsänger dieses Verhalten durch Funktionswechsel vom Betteln abzuleiten. Gleich wie ein älterer bettelnder Jungvogel oder der Geschlechtspartner am Nest, klappt der balzende die Flügel in zitternden Schlägen an. Bei steigender Intensität vibriert er mit ausgebreiteten Flügeln. Die Bewegung ist nicht rein ritueller Art, sondern besitzt auch lokomotorischen Wert, wie obenstehendes Protokoll zeigt. Von der normalen Flugbewegung unterscheidet sie sich deutlich durch raschere Schläge und kleineren Schlagwinkel. Der Schnabel wird wie zum Sperren geöffnet.

Manchmal ist dem Beobachter (und eventuell dem Jungvogel selbst) nicht klar, ob er nun das Geschwister anbettelt oder anbalzt. Die Situation ist vor allem zweideutig, wenn er keine Sperrlaute hören lässt und keinen Versuch unternimmt, das Futter

wegzupicken. Eindeutiges Balzflattern liegt aber sicher vor, wenn das Geschwister kein Futter hat, um das es anzubetteln wäre.

#### 4. Die Begattung

BROWN und DAVIES beobachteten die Begattung nur ein einziges Mal, kurz vor Mittag, zwei Tage vor dem Legen des ersten Eis. Das Männchen balzte unterhalb des Nestes, während das Weibchen mit dem Bau beschäftigt war. Das Weibchen hüpfte aus dem Nest und landete an einem Halm ca. 60 cm vom Männchen entfernt. Es zeigte keinerlei Bewegung zur Paarungsaufforderung und die Kopulation erfolgte als völlige Ueberraschung für den Beobachter. Wir konnten die Begattung ebenfalls einmal zum selben Zeitpunkt zufällig verfolgen. Die Partner sassen auf waagrechten Schilfhalmern nahe am Boden, lateral und einander zugekehrt, in ca. 20 cm Entfernung. Im Unterschied zu BROWNS Beobachtungen vibrierte hier auch das Weibchen, ebenso wie das Männchen, zur Paarungsaufforderung feinschlägig mit den Flügeln. Plötzlich sprang das Männchen auf, dann hüpfte es sogleich weg. Das Weibchen putzte sich und fuhr mit dem Nestbau fort. Laute wurden keine hörbar.

Bei Jungvögeln können Begattungsversuche vorwiegend im September beobachtet werden. Das Aufspringen erfolgt entweder völlig unvermittelt oder aus Gesangsstimmung heraus. Nur in einzelnen Fällen gehen Balzerscheinungen voraus, wie wir bereits erläutert haben. Der Aufsprung erfolgt mitunter unorientiert Kopf auf Schwanz oder quer. Das Geschwister, auf das gesprungen wird, verhält sich indifferent oder reagiert mit kurzer Aggression. Oft flattern beide Vögel gleichzeitig hoch, um sich sogleich an verschiedenen Orten zu anderen Beschäftigungen wieder niederzulassen.

Bei den Geschwistern 7, beides Männchen, springt meistens Grün auf Schwarz, selten umgekehrt. Das Weibchen Lila 5 springt nur einmal am 20. Tag auf Männchen Hellrot auf, sonst jeweils umgekehrt. Männchen 6 sehe ich nie auf seinen weiblichen Kumpan aufspringen, noch umgekehrt. Der optisch isoliert aufgezogene Troubadour, der über den normalen Termin hinaus durch Fütterungen mit der Pinzette mit der Pflegerin in engem Kontakt bleibt, springt im September ab und zu auf die Hand auf (siehe S. 161).

Es ist denkbar, dass sich das Aufspringen zur Begattung von der Reaktion, ein Geschwister vom bevorzugten Ruheplatz zu verdrängen, herleiten lässt.

### 5. Das Nestbauerhalten

Wir wissen noch nicht, ob Männchen, Weibchen oder beide Partner die Wahl des Nistplatzes treffen. BROWN und DAVIES beobachteten, dass in einigen Fällen das Nest an einen Schilfhalm gebaut wird, den das Männchen zuvor als Singwarte innehatte. Diese Tatsache lässt vermuten, dass das Männchen dafür massgeblich ist. Ob beim Teichrohrsänger die bei anderen Singvogelarten vorkommende Reaktion des Nestplatzzeigens existiert, ist nicht bekannt. Wie wir auf S. 157 angedeutet haben, könnte im Vergleich mit der Gartengrasmücke (SAUER 1956) der bei älteren Jungvögeln erneut und scheinbar funktionslos auftretende „dsi“-Laut mit einem derartigen Verhalten im Zusammenhang stehen.

Ueber den Nestbau des Drosselrohrsängers, der ein dem des Teichrohrsängers sehr ähnliches an Schilfhalmen aufgehängtes Nest baut, hat KLUYVER (1955) genauere Studien veröffentlicht. MOLL (1958) hat über einzelne Nestbaubewegungen beim Teichrohrsänger Beobachtungen angestellt. Nach BROWN und DAVIES dauert der Nestbau ca. 7 Tage. Hauptsächlich zur Verwendung kommende Materialien sind nach NOLL (1956) Blätter von alten Riedgrashalmen, Bast und Rispen von *Phragmites communis*. Wenn wir die Befunde der genannten Autoren mit unseren eigenen zusammenstellen, so ergeben sich folgende Anhaltspunkte für den Nestbau: Zuerst werden Fasern und Strohhalme an den Trägerhalmen aufgehängt. Danach werden Querverbindungen zwischen zwei bis vier Trägerhalmen hergestellt und der Nestboden gebildet. Es scheint hier nicht, wie dies beim Drosselrohrsänger der Fall ist, dass das Material zuvor befeuchtet würde. Die einzelnen Bewegungen dieses ersten Nestbaustadiums sind bis dato nicht gesichtet worden. In dieser Phase lassen sich die Altvögel besonders leicht stören. Sie reißen das Nest wieder ab und bauen es anderswo wieder auf. Sobald der Boden tragfähig ist, steht der Vogel darauf und baut nun die Nestwand rund um sich herum. Hierbei lassen sich folgende hauptsächliche Bewegungsweisen beobachten: a. Nistmaterial wird herbeigebracht und ins Nest gelegt. b. Fasern werden um die Trägerhalme gewickelt, die freihängenden Enden zum nächsten Halm hinübergezogen und damit verbunden, sodass schliesslich eine ringförmige Nestwand entsteht. c. Nach MOLL (1958) werden durch Schnabelstich- und -zitterbewegungen Spinnweben in die Nestwand

hinein verarbeitet, um dieser eine filzige Festigkeit zu verleihen. (Dieselbe Bewegung beobachtete KLUYVER beim Drosselrohrsänger). d. Bei fortgeschrittenem Nestbau, wenn der Nestrand eine bestimmte Höhe erreicht hat, wird die Nestmulde mit Schilfrispen ausgelegt. Das Weibchen klettert auf die vorjährigen Halme und reisst die Blüten mit viel Energie ab. (Der Drosselrohrsänger bricht sie.) Um das Nistmaterial zusammenzupressen und zur Bildung der hohlkugelartigen Mulde legt sich der Vogel oftmals tief ins Nest hinein und strampelt unter Andrücken der Brust heftig mit den Füßen.

Bei Jungvögeln lassen sich nur einzelne unzusammenhängende Nestbaubewegungen feststellen, die wie andere Fortpflanzungserscheinungen, unvermittelt auftreten, vorwiegend im September. Nach einsetzender Zugsunruhe zeigt Lila 5 am 1. Oktober noch Nestbauverhalten, Rosa 3 am 3. Oktober, obwohl beide seit dem 24. September zugsunruhig sind. Die Nestbautätigkeit wirkt auf Geschwister nicht ansteckend. Nach Beobachtungen von BROWN und DAVIES und eigenen baut das Weibchen im Freiland allein. HOWARD, WALPOLE-BOND (zit. in BROWN und DAVIES) und MOLL schreiben auch dem Männchen Nestbautätigkeit zu. In der Aufzucht zeigen es alle vier hauptsächlich beobachteten Männchen. Hinlegen und um die Halme wickeln von Nestmaterialien kann häufig, die Strampelbewegung ein einziges Mal, bei Grün 7 (männlich) gesehen werden. Nestfasern, Fäden, Schnüre und Papierstreifen kommen zur Verwendung. Wickelbewegungen können mehrfach wiederholt werden. Das Material, welches an den glatten Holzstäben nicht hält und zu Boden fällt, wird immer wieder aufgegriffen. Ein Objekt kann erst als Beute geschlagen und anschliessend als Nistmaterial behandelt werden.

Nach unserer Ansicht lässt sich die Wickelbewegung vom Schnabelwetzen herleiten. Oftmals pickt ein Jungvogel eine Feder oder Faser auf und versucht sie durch rasche Schnabelwetzbewegungen wieder loszuwerden. Das Wickeln unterscheidet sich darin, dass die Bewegung langsamer und weitläufiger ist, der Hals eventuell gestreckt wird und der Schnabel den Halm nicht berührt. Vielfach kommen Bewegungsabläufe vor, die nicht eindeutig als Wetz- oder Wickelbewegung zu taxieren sind. Möglicherweise entwickelt sich die Schnabelstich-Bewegung, die wir selbst nie beobachten konnten, aus dem Beuteschlagen.

Eine Vorliebe, faden- und faserförmige Objekte aufzupicken, lässt sich eventuell in Bezug auf die spätere Nistmaterialsuche verstehen.

### 6. Brutpflegeverhalten

Dass der Füttertrieb des Jungvogels trotz häufig vorkommendem gegenseitigem Anbetteln sehr selten geweckt wird, haben wir auf S. 138 erwähnt.

Rosa 3 pickt am 18. Tag mit dem leeren Schnabel in den Sperrachen von Grün. Grün 7 hält dem sperrenden Schwarz den futterbeladenen Schnabel deutlich zum Abpicken hin am 18., 27. und 49. Tag.

Wie andere Fortpflanzungserscheinungen tritt auch das Brutpflegeverhalten nur unvollständig auf. Im einen Fall handelt es sich um „Scheinfütterung“. Es wird kein Futter übertragen. Im anderen Fall findet die Gebärde zur Fütterübergabe nur intentionsweise statt. Der Jungvogel steckt das Futter nicht in den Sperrachen des andern.

### G. DIE ZUGSUNRUHE

Durch das Einsetzen der Zugsunruhe wird die erste Phase der Juvenilzeit, die unser Untersuchungsfeld darstellt, abgeschlossen.

Ueber den Zug des Teichrohrsängers ist bisher folgendes bekannt:

1. Die allgemeine Zugsrichtung ist SW unter Meidung der Alpen (SPRINGER 1960). Von Schweizer Vögeln liegen Beringungsfunde aus Frankreich, Spanien und Togo (Winterquartier) vor. Nach BROWN und DAVIES ist die Zugsrichtung von Teichrohrsängern aus Nordwest-Europa mehr S, was aus Ringfunden in Frankreich und Portugal hervorgeht. Diese lassen annehmen, dass die Vögel der Küste entlang nach Gibraltar fliegen und möglicherweise in Nordwest- und West-Afrika überwintern.

2. Vögel aus Bayern (Ismaning) fliegen nach SPRINGER Ende August und Anfang September ab. Dass der Zug schon Ende August einsetzt, beweisen auch Kontrollfänge auf der Vogelwarte Sempach: am 21.8.59 wurde ein Teichrohrsänger, der am 18.8. in Ismaning beringt wurde, in Sempach gefangen, am 28.8.58 einer, der am 30.7. in der Tschechoslowakei, Sopetsch, beringt wurde.

Andererseits konnten noch Mitte Oktober am Sempachersee Teichrohrsänger eingefangen werden, davon einer, der sich in Mauser, also vermutlich (siehe unten) noch nicht auf dem Zuge befand.

3. Der Teichrohrsänger ist im allgemeinen Nachtzieher, doch zieht er nach SCHMIDT-KÖNIG (1958, zit. in SPRINGER 196) auch tagsüber vorwiegend im Schilfgürtel, seinem gewohnten Lebensraum, hält sich aber nicht streng an diesen.

Unsere Beobachtungen gelten vor allem folgenden Fragen:

a. Welches ist der allgemeine physische Zustand des Vogels beim Eintreten des Zugtriebes?

b. Zu welchem Zeitpunkt setzen die Unruheerscheinungen bei Aufzuchtsvögeln ein und zu welchen Tageszeiten wird gezogen?

c. Wie äussert sich die Unruhe in den Käfigen?

d. Welche Aussenfaktoren haben einen Einfluss auf die Unruheerscheinungen?

e. Wie lange dauert die Zugszeit?

Zu diesem Zweck wurde 1958 allabendlich von Ende September an (zu diesem Zeitpunkt hatte die Unruhe schon eingesetzt) bis Ende Dezember, teilweise noch im Januar, 1959 vom 1. September bis 10. Oktober beobachtet.

a. Der Zeitpunkt für den Beginn der Unruhe hängt von der körperlichen Disposition ab. Bei Aufzuchtsvögeln 1959, die alle späten Gelegen entstammen, setzt der Zugtrieb unmittelbar nach beendeter Kleingefiedermauser ein. Wie bereits bekannt, lagern Zugsvögel subkutane Fettschichten an. Das Normalgewicht von Fänglingen beträgt zwischen 10 und 11,5 Gramm, von Aufzuchtsvögeln bis zu 14 Gramm. Zugdisponierte Vögel zeigen höhere Gewichte. Die Fettschichten sind deutlich zwischen Brustbein und Hals, in der Schlüsselbeingrube, am Bauch, an den Seitenflanken und Rücken durch ihre von der rötlich gefärbten Muskulatur und Eingeweide abstechende weissliche Färbung zu unterscheiden. Verglichen mit Fänglingen weisen die Vögel in Gefangenschaft oft bedeutend breitere Fettpartien auf. Dies kann so erklärt werden, dass durch Gefangenschaftsverhältnisse der Zugtrieb angestaut und dadurch der Fettvorrat zu wenig verbraucht wird. Eine übermässige Fettanlagerung kann den Zugtrieb verhindern oder abbrechen.

Weiss 3 wiegt am 5. Oktober bereits 18,5 gr und zeigt bis anhin keinerlei Unruheerscheinungen. Grünlinks 1 hat am 19. September sein Höchstgewicht von 19 gr erreicht und zeigt von da an keine Unruhe mehr.

Andererseits werden durch ungenügende Ernährung die Fettschichten innert kürzester Frist abgebaut und dadurch auch die Unruheerscheinungen abgebrochen.

b. Der Zeitpunkt beginnender Zugsunruhe ist in grossen Zügen gesehen altersabhängig:

Exemplar	Schlüpftag	Alter	Beginn der Unruhe
Blau		über 1 Jahr	3. September
Grünlinks 1	1. Juli	62 Tage	1. September, ev. schon früher
Krummbein 2	14. Juli	53 Tage	7. September
Orange 2	14. Juli	53 Tage	7. September
Silber 2	15. Juli	55 Tage	10. September
Ocker 2	15. Juli	57 Tage	12. September
Esti 4	21. Juli	52 Tage	11. September
Grün 3	24. Juli	62 Tage	24. September
Rosa 3	24. Juli	62 Tage	24. September
Hellrot 5	31. Juli	54 Tage	23. September
Lila 5	31. Juli	54 Tage	24. September
Rot 6	1. August	60 Tage	29. September
Schwarz 7	4. August	50 Tage	23. September
Grün 7	4. August	58 Tage	1. Oktober

Es scheint plausibel, die eingangs angeführte lange Zeitspanne des Wegzugs mit der Altersdifferenz der Jungvögel in Zusammenhang zu bringen, die über zwei Monate betragen kann. Bruten finden zwischen Ende Mai und Anfang August statt. Ebenso ist anzunehmen, dass Altvögel, die noch späte Bruten aufgebracht haben, später abziehen als andere.

Teichrohrsänger scheinen zur Mehrzahl dem Normaltypus der Nachtzieher (PALMGREN 1943) anzugehören.

Nach kurzer Einschlafpause während der Dämmerung erwachen zugsunruhige Vögel wieder bei völliger Dunkelheit. Einzelne schlafen gar nicht ein, sondern setzen sich nur am Schlafplatz zurecht, andere erwachen erst einige Zeit später (vgl. Tabelle). Der Einschlafzeitpunkt richtet sich nach dem absoluten Helligkeitsgrad.

Die meisten zugsunruhigen Vögel schlafen vor Mitternacht wieder ein. Die abendliche Dauer der Unruhe steht nicht in pro-

portionalem Verhältnis mit ihrer Intensität. Da ohne Apparaturen gearbeitet wurde und die Beobachtungen meist vor Mitternacht abgebrochen wurden, sind eventuell erst in den frühen Morgenstunden in den Unruhetrieb kommende Exemplare nicht beachtet worden.

c. Ueber die Bewegungsweisen der Unruheerscheinungen von gekäfigten Zugvögeln existiert so gut wie keine genaue Angabe. SAUER (1955) beschreibt als einziger die Zugsbewegungen seiner Mönchsgrasmücken im Rundkäfig. Daher haben wir diesem Phänomen bei unseren Teichrohrsängern besondere Aufmerksamkeit geschenkt.

In den Käfigen, von denen aus der Himmel wenig oder gar nicht gesehen werden konnte, war eine orientierte Zugsbewegung natürlich nicht möglich. Folgende Bewegungsweisen charakterisieren hier die Unruhe:

Bei schwachem Zugtrieb steht der Vogel am Ruheplatz und vibriert leicht mit hängenden Flügeln. In ansteigender Intensität kann er flügelvibrierend umherhüpfen oder auf der Sitzstange hin- und hertrippeln. Der Zugvogel kann Abflugsintensionsstellung einnehmen mit nach oben weisender Abflugsrichtung. In dieser Haltung kann er auf der Sitzstange hin- und herhüpfen oder sich rückwärts um einen senkrechten Halm drehen und das Deckgitter des Käfigs nach einem Ausgang absuchen. Er kann ruckweise Vorstöße gegen die Decke unternehmen. Manchmal versucht der Vogel tatsächlich abzufliegen, stösst an der Decke an und fällt zu Boden. Die hauptsächlichen Bewegungsweisen variieren individuell etwas und hängen wohl auch von der Lage des Käfigs zur Richtung des Lichteinfalls ab. Bei einigen Jungen nähert sich die Bewegung der von SAUER (1955) für die Mönchsgrasmücke beschrieben, wo der Vogel seine Unruhe durch intensives Fliegen am Ort bekundet. Ruhig stehend oder seitwärts trippelnd mit leicht gespreiztem Schwanz wird mit den Flügeln geflattert. Je stärker die Flatterbewegung, umso mehr werden die Läufe gesenkt. Oftmals scheinen sich die Jungvögel zur Ruhe begeben zu wollen, schütteln kräftig das Gefieder, schlagen die Flügel übereinander, putzen sich, schlafen zuweilen wirklich für eine kurze Zeit ein und beginnen von neuem umherzuziehen. Die unruhigen Exemplare kehren immer wieder an ihren gewohnten Schlafplatz zurück. Kennzeichnend für die nächtliche Unruhe ist, dass nie Futter aufgenommen wird. (Inte-

ressanterweise nehmen die beobachteten Vögel 1958 nach Mitte November bei Temperaturen von 6 Grad und weniger öfters Futter auf, zeigen aber daneben deutliche Unruheerscheinungen. Siehe Tabelle S. 176/177 Bezeichnung Z, F.)

Während der Anstieg der abendlichen Zugsintensität meist längere Zeit erfordert, kann das Ende abrupt eintreten. Ein Individuum, das eben noch in voller Aktivität ist, kann im nächsten Moment bereits schlafen. Die Intensität kann während Stunden gleichbleiben oder auf- und abschwanken.

d. Wir stellten fest, dass die Unruhe in den Käfigen stark vom Grad der Helligkeit abhängt. Vollständige Dunkelheit wie plötzlicher Lichteinfall stoppen die Unruheerscheinungen sofort. Aufzuchtsvögel ziehen noch bei einem Helligkeitsgrad, bei dem auch der Beobachter eben einzelne Umrisse zu unterscheiden vermag.

Möglicherweise liesse sich durch genaue Versuche ein optimaler Helligkeitswert für ausgeprägteste Unruhe ermitteln.

Wie bereits MERKEL (1956) beschreibt, ist das Einsetzen des Zugtriebs *temperaturlabhängig*. Merkels Dorngrasmücken in Schlesien begannen früher zu ziehen als in Frankfurt. In von der Aussentemperatur beeinflussten Räumen lebende Teichrohrsänger zeigten bereits Ende September oder Anfang Oktober erste Unruheerscheinungen. Im Gegensatz dazu traten bei Troubadour und Schwarz, die in einem stets 20 Grad warmen Raum gehalten wurden, erst um Mitte Oktober mehrere aufeinanderfolgende Zugnächte ein. Eine Abhängigkeit von Witterung und Feuchtigkeitsgehalt der Luft lässt sich nicht feststellen. Dies ist im Hinblick auf freilebende Vögel verwunderlich in der Annahme, dass sich diese wie Grasmücken nach dem Sternenhimmel orientieren.

Auf die Frage, ob ein ziehendes Geschwister das andere *anstreckt*, kann nicht eindeutig geantwortet werden. In einigen Fällen scheint es, als ob Stimmungsübertragung stattfände, aber nur, wenn die körperliche Zugdisposition vorhanden ist (Beobachtungen bei Gr. 2). Bei anderen Jungen tritt, obwohl die körperlichen Voraussetzungen gegeben sind, dennoch keine Beeinflussung ein (Beobachtungen bei Gr. 3, 7.).

e. Bei den im Jahr 58/59 beobachteten Vögeln dauert die Zugperiode mehrere Wochen.



November

	10.	11.	12.	13.	14.	15.	16.	17.	18.	19.	20.	21.	22.	23.	24.	25.	26.	27.	28.	29.	30.
Blau b . . . . .	—	—	Z	Z	—	—	—	—	Z	Z, F	Z, F	Z, F	—	—	Z, F	Z, F	Z, F	Z, F	?	Z, F	Z, F
Blau d . . . . .	—	—	Z	Z	Z	Z	—	Z, F	Z	Z, F	Z	Z	Z	Z	?	Z, F	?				
Blau e . . . . .	—	—	Z, F	Z	?	?	?	Z, F	Z	Z, F	Z, F	Z, F	Z	Z	Z	Z	Z	Z	?	Z, F	?
Grün f . . . . .	—	—	Z	Z	Z	Z	—	—	Z	Z	Z	—	—	—	Z	Z	Z	Z	?	Z, F	?
Rot f . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	?
Braunweiss . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Troubadour . . . . .	Z	Z	Z	Z	Z	Z	?	Z	Z	—	—	—	Z	Z	Z	Z	Z	Z	—	Z	Z
Weiss . . . . .	Z	—	Z	Z	Z	Z	?	Z	Z	—	—	—	Z	Z	Z	?	—	—	—	Z	Z

Dezember

	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.	11.	12.	13.	14.	15.	16.	17.	18.	19.	20.	21.
Blau b . . . . .	Z	Z	?	—	—	—	—	?	—	Z	—	—	Z	—	—	—	Z	—	—	—	—
Blau d . . . . .	Z, F	?	Z	Z	Z	—	Z	?	—	Z	—	—	Z	—	—	—	Z	—	—	—	—
Blau e . . . . .	Z, F	?	Z	Z	Z	—	Z	?	—	Z	—	—	Z	—	Z	—	Z	Z	—	—	—
Rot f . . . . .	—	—	—	?	—	—	—	?	—	—	—	—	—	Z	—	—	—	—	—	—	—
Braunweiss . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Troubadour . . . . .	Z	—	—	Z	Z	Z	Z	?	—	Z	Z	—	Z	Z	Z	Z	Z	—	—	—	—
Weiss . . . . .	Z	—	Z	Z	—	—	Z	?	Z	Z	Z	—	Z	Z	Z	—	Z	?	—	Z	—

Dezember

	22.	23.	24.	25.	26.	27.	28.	29.	30.	Weitere Beobachtungen am 12., 15., 16., 18., 20.—24., 26., 27., 29., 30. Jan., 2., 3., 6.—8., 10., 12., 19.—22., 28., 29. Feb., 2. und 5. März.											
Blau b . . . . .	—	—	?	?	—	Z	—	?	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Blau d . . . . .	—	—	?	?	—	—	—	?	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Blau e . . . . .	—	—	?	?	—	Z	—	?	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Rot f . . . . .	—	—	?	?	—	—	—	?	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Braunweiss . . . . .	—	—	?	?	—	—	—	?	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Troubadour . . . . .	Z	Z	?	?	Z	—	Z	Z	Z	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Weiss . . . . .	—	—	?	?	—	Z	—	?	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

27. Jan., 2. Feb., 20. Feb.  
 20., 23., 27. Jan., 20. Feb.  
 20., 27. Jan.  
 20., 27. Jan., 20. Feb.  
 20., 23., 26., 27., 29. Jan., 20. Feb., 28. Feb.  
 20.—24., 27. Jan.  
 keinerlei Unruhe.

Beispiele (vgl. auch Tabelle: Zugsunruhe = Z):

Exemplar	Dauer der Zugszeit
Blau d	4. Oktober bis 1. Dezember. Im Januar einzelne Zugsnächte.
Blau b	4. Oktober bis 2. Dezember. Im Januar einzelne Zugsnächte.
Blau e	28. September bis 19. Dezember. Im Januar einzelne Zugsnächte.
Schwarz	13. Oktober bis 10. November. Im Januar keine Unruhe.
Troubadour	17. Oktober bis 29. Dezember. Im Januar mehrere Zugsnächte.

(Da mit den Beobachtungen erst am 27. September begonnen wurde, stimmen die Anfangsdaten bei Blau b, d und e wahrscheinlich nicht mit dem Beginn der Zugszeit überein.)

Ob im Freiland die Zugunruhe ebenfalls so lange geht oder ob die ausgedehnte Unruhezeit bei Aufzuchtvögeln auf Stauungen des Zugtriebes zurückzuführen ist, kann nicht entschieden werden.

Die Vögel ziehen nicht jede Nacht, und die Häufigkeit ihrer Zugsnächte unterliegt individuellen Unterschieden. Wie von anderen Zugvögeln her bekannt ist, folgt auf eine Zugperiode eine unruhefreie Zwischenperiode, in der der Fettvorrat erneuert wird. Auch bei den im Herbst 1958 während mehrerer Wochen beobachteten Vögeln treten einzelne und mehrere hintereinanderfolgende zugfreie Nächte zu individuell verschiedenen Zeitpunkten auf. Doch lassen sich, wie aus der Tabelle ersichtlich ist, im Ueberblick mehrheitlich zugfreie Phasen zwischen dem 28. September und 2. Oktober, zwischen dem 14. und 16. Oktober und zwischen dem 8. und 11. November feststellen. Nach L. HOFFMANN (briefl.) sind im Freiland vom Wetter unabhängige Zugsunterbrechungen bei *Limikolen* bekannt. Es besteht die Annahme, dass dasselbe für Singvögel gilt. Da nur wenige ausführliche Beobachtungen über diese Gruppe vorliegen, dürften unsere Kontrollen über eine längere Zeitspanne für weitere Untersuchungen einen Wert haben. Wir teilen sie daher mit, obschon solche Versuche über die Zugsunruhe zu den heikelsten gehören. Käfiggenossen, Futter-, Lichtverhältnisse und akustische Störungen können von nicht abzusehendem Einfluss sein. Schlüsse auf Freilandverhalten dürfen nur mit Zurückhaltung gezogen werden.

### III. ZUSAMMENFASSENDER BETRACHTUNGEN UND VERGLEICH MIT ANDEREN ARTEN

Überblicken wir die ersten Lebensmonate des Teichrohrsängers, so lassen sie sich, wie wir zu Beginn der Arbeit bereits andeuteten, in mehrere Abschnitte gliedern.

In der ersten Lebensphase, der eigentlichen Postembryonal- oder Praejuvenilzeit, wird das Wachstum im Grossen und Ganzen vollendet. Diese Zeitspanne umfasst beim Teichrohrsänger wie bei anderen kleinen Sperlingsvögeln ca. 4 Wochen. In ihr entwickeln sich einerseits die Organe und Strukturen des Körpers, parallel dazu bildet sich das Verhaltensinventar aus, welches den Vogel zu vollständig selbständiger individueller Erhaltung befähigt. Einzig einige im Dienste der Fortpflanzung stehende Erscheinungen treten erst in der Juvenilzeit auf und gelangen im ersten Lebensjahr noch nicht zur vollständigen Reife.

Die Postembryonalzeit lässt sich in weitere Unterabschnitte gliedern, deren Grenzen durch das Auftreten und Reifen neuer Verhaltensweisen und das Wachstum von Körperstrukturen festgelegt werden, die den Jungvogel in seiner Umweltsbeziehung entscheidend beeinflussen. Wir haben besonderes Gewicht darauf gelegt, die Entwicklungsschritte der Verhaltenselemente ganz genau zu verfolgen.

In einer ersten Phase bezieht sich die ganze Aktivität des Nestlings auf die Ernährung und Thermoregulation. Das gesamte Verhalten des Jungvogels hängt von dem des Altvogels ab und ist mit diesem verschränkt. Einerseits ist es Auslöser für bestimmte Reaktionen im Altvogel, andererseits Antwort auf bestimmte Handlungen desselben gemäss eines auf einfachsten Merkmalen beruhenden AAM.

Folgende Verhaltensverschränkungen liegen vor:

Jungvogel	Altvogel
Sperren: aktive Verhaltensweisen	Füttern, Futterbeschaffung
Gestaltsmerkmale	
Kotabgabe	Kotabwarten und -abnahme
Vorhandensein in der Nestmulde,	} Hudern
Gestaltsmerkmale, Lagerichtung,	
eventuell Laute	
Vorhandensein, Gestaltsmerkmale	Putzen
Vorhandensein	Alarmreaktion

Die Reaktion im Elterntier wird nicht nur durch aktive Verhaltensweisen des Jungvogels, sondern auch durch das bloße passive Vorhandensein ausgelöst.

Am 5./6. Tag beginnt eine neue Phase, die durch das Auftreten und Reifen neuer Bewegungsformen, Laute und orientierte Reaktionsfähigkeit charakterisiert wird. Gleichzeitig ändern sich durch das Körperwachstum auch die morphologischen Merkmale. Die Beziehungssysteme wandeln sich. Parallel zu den Schlüsselreizen erweitert sich der AAM. Er wird merkmalsreicher. Sowohl durch Reifung und Differenzierung angeborener Bewegungsweisen im Jungvogel als durch darübergelagerte Lernprozesse wird die mit der Ernährung verbundene Beziehung Sperren-Füttern komplizierter und spezifischer.

Erste mögliche Schlüsselreize  
des Jungvogels für den Altvogel

Bewegungen:

Aufrichten des Körpers, Öffnen  
des Schnabels.

Erscheinungsmerkmale: geöff-  
neter Sperrachen, intensive Ra-  
chenfärbung, Wulst, Zungen-  
punkte.

Erste mögliche Schlüsselreize  
des Altvogels für den Jungvogel

verschiedenartige Laute,  
Geräusche:  
Knacken der Schilfhalm.

Erschütterung  
Berührungsreize

Erweiterung der Schlüsselreize nach dem 5. Tag:

Recken des Halses, Sperrlaute

Spezifische, arttypische Laute  
Erschütterung  
schwache Berührungsreize.

7. Tag: Bewegung des Kopfes

vom 7. Tag an optische Reize.  
Auf diesem Gebiet lernt der  
Jungvogel in den folgenden  
Tagen den Altvogel als alleinigen  
Futterspender erkennen  
und vermag seine Reaktion zu  
richten.

Durch das Auftreten der ersten Schreckreaktionen und der zugehörigen Laute wird ein neues Aktions-Reaktions-System geschaffen. Putz- und Entspannungsbewegungen, die am 6. und 7. Tag einsetzen, sind die ersten Handlungen, die den Nestling der selbständigen Erhaltung näherbringen. Der Putztrieb des Elters lässt nach. Die Verhaltensverschränkung löst sich in den folgenden Tagen auf.

Durch die Federentwicklung und die parallel dazu zunehmende thermische Regulationsfähigkeit geht die Hudertätigkeit allmählich zurück. Neue, spezifische Stimmungen kennzeichnende Laute beginnen sich zu entwickeln, haben aber erst zu Beginn einer nächsten Phase ihre endgültige Form erreicht.

Einige davon spielen vor allem nach dem Ausfliegen für den Zusammenhalt der Familie eine Rolle (Ortungslaut, Zusammenrücklaut).

Mit dem Auftreten des Flügelbettelns und Entgegenkommens bzw. Nachfolgens wird der AAM der Altvögel wiederum bereichert. Dies ist erforderlich, um ihre Fütteraktivität nach dem Ausfliegen gleichermassen zu erhalten. Das Lauter- und Tieferwerden der Sperrlaute trägt mit dazu bei. Mit Verlassen des Nestes setzen mehrere Verhaltensweisen des Altvogels, die im Dienst der Jungenfürsorge stehen, gänzlich aus: das Hudern, die Kotabnahme und die Putztätigkeit. Die verbleibenden Handlungen, Füttern und Warnen vor Feinden haben dafür erst ihre höchste Entfaltung erreicht. Die ersten Fortbewegungsversuche werden unternommen. Erste im Dienste der selbstständigen Nahrungsaufnahme stehende Bewegungen setzen ein: auffällige Dinge zu beachten, Bewegliches zu verfolgen, sowie die Pick- und Schnappreaktionen, die aber noch nicht Nahrungsaufnahme zur Folge haben. Endogen wird das Picken durch Neugier und leichte Hungergefühle bestimmt. Dazu kommen äussere Reize, welche die Reaktion auslösen und richten. Mit zunehmender Beweglichkeit und damit verbundener Vergrösserung des Aktionsraumes wird die Pickintensität gesteigert.

Erst zwischen dem 16. und 18. Tag sind die ererbten Verhaltens-elemente vollständig entwickelt, die zur selbstständigen Nahrungsaufnahme befähigen: Beute zu zerdrücken, zu schlagen, zu walken und in den Rachen zurückzubefördern. Damit wird eine letzte Postembryonalphase eingeleitet. Durch Uebung und durch Versuch- und Irrtum-Lernen vergrössert sich die selbständig aufgenommene Nahrungsmenge von Tag zu Tag. Der Jungvogel ist nun imstande, relativ geschickt von Halm zu Halm zu hüpfen, was sich vorwiegend durch Wachstumsprozesse zentralnervöser und eventuell muskulärer Art entwickelt. Durch anhaltendes Wachstum des Grossgefieders entwickelt sich die Flugfähigkeit weiterhin. Damit verbunden vermag der Jungvogel vermehrt fliegender Beute nachzujagen und sich vor Feinden zu sichern.

Zwischen dem 22. und 25. Tag ist die Selbständigkeit so weit ausgebildet, dass sich die Beziehungssysteme Füttern-Sperren, Alarm-Flucht bzw. Alarm-Erstarren abzubauen beginnen. Das Zustandekommen aller Reaktionen, sowie deren Nachlassen und Aussetzen sind nicht nur auf äussere Auslöser, sondern auch auf Innenfaktoren zurückzuführen. Inwieweit Lernprozesse für den Abbau Einwirkung haben, ist nicht ohne weiteres zu entscheiden. Die Auflösung von Beziehungen, die auf der Entwicklung von selbständigen Handlungen der Jungvögel beruhen, ist nicht einseitig bedingter, sondern auf Wechselwirkung beruhender Vorgang, so die Körperpflege, die Reaktion auf Feinde und die Nahrungsversorgung. Greifen wir als Beispiel die Ernährung heraus: Einerseits geht der Jungvogel zur selbständigen Nahrungsversorgung über, sobald die dazu erforderlichen Bewegungen herangereift sind. Daher bettelt er weniger häufig und fliegt seltener auf den futtertragenden Altvogel, bzw. die Pflegerin zu. Dadurch werden die den Füttertrieb auslösenden Reize vermindert. Erneute Paarungsstimmung kann zum Ausbruch kommen. Andererseits lässt durch erneuten Paarungstrieb die Fütteraktivität nach, was den Jungvogel animiert, vermehrt selbständig Futter aufzunehmen. Bettelverhalten, Nachfolgetrieb und Alarmreaktionen können allerdings später zu sozialen und geschlechtlichen Kontaktsituationen werden. Möglicherweise gehen diese im Freiland in fließendem Uebergang aus der Elter-Kindbeziehung hervor.

Der Brutpflegetrieb bei Altvögeln kann durch länger andauernde Wirkung von Aussenreizen über den natürlichen Zeitpunkt hinaus erhalten werden. Dies zeigen Aufzuchten des Kuckucks, der nach HEINROTH (1924/26) eine Nestlingsdauer von 20 Tagen hat und danach weitere 3 Wochen gefüttert werden muss, bis er sich selbständig erhalten kann. Durch dauerndes Ersetzen von Nestlinge durch jüngere könnte eventuell gezeigt werden, wie lange Aussenreize den Brutpflegetrieb wachzuhalten vermögen. Das dies nicht beliebig lang möglich sein würde, erschen wir aus den Beobachtungen von NÖLL (1958), bei denen eine Goldammer eine letzte noch unflügge Brut im Stich lässt, da sie in die Mauser gekommen ist. Obwohl die äusseren Auslöser noch vorhanden sind, spricht der Altvogel, dessen Disposition sich geändert hat, nicht mehr darauf an. Bei Amseln stellte er fest, dass bei letzten Brutten der Führungstrieb länger anhält, da die Altvögel nicht mehr in

Paarungsstimmung kommen. Nach KLUYVER (1951 zit. in HINDE 1952) werden Erstbruten von Kohlmeisen 6-8 Tage nach Verlassen des Nestes weitergefüttert, Zweitbruten zwei und mehr Wochen. Nach GWINNER (1961) liegen ähnliche Verhältnisse beim Zilpzalp vor. Auch umgekehrt lässt sich durch stetes Einwirken von Aussenreizen der Betteltrieb des Jungen weiterhalten, aber nicht unbeschränkt. Bei weit über den natürlichen Termin hinaus am Sperren gehaltenen Jungvögeln kann nicht mehr von einer ursprünglichen Elter-Kindbeziehung die Rede sein.

Diese zusammenfassenden Betrachtungen gelten im Wesentlichen auch für andere Singvogelarten. Doch entwickeln sich Verhaltensweisen und Körperstrukturen zu verschiedenen arteigenen Zeitpunkten, die in Abhängigkeit zur Nestlingsdauer und Körpergrösse stehen. Damit verbunden verschieben sich die markanten Einschnitte der Entwicklung. Der Teichrohrsänger gehört zu den Singvogelarten, die das Nest sehr früh in noch flugunfähigem Zustand verlassen. Verhaltensweisen wie die selbständige Nahrungsaufnahme und die Fortbewegung reifen mit den zugehörigen Körperstrukturen erst nach Verlassen des Nestes heran. Im Gegensatz dazu treten bei Arten mit verlängerter Nestperiode diese Bewegungsweisen auch erst mit dem Ausfliegen auf, müssen dann aber fast nur oder ausschliesslich durch Uebung vervollkommen werden. Diesen Schluss ziehen wir daraus, dass ihre Führungsperiode im Gegensatz zu Freibrütern verkürzt ist. Beim Star dauert sie acht, bei der Rauchschwalbe drei bis fünf Tage, hingegen bei Vögeln mit kurzer Nestzeit ca. 14 Tage. Wenn wir die Körperentwicklung des Teichrohrsängers der von ausgesprochen lange im Nest hockenden Arten gegenüberstellen, so lassen sich keine generellen Unterschiede erkennen. Beim Teichrohrsänger als Vertreter von Passeres mit kurzer Nestlingszeit wachsen Schnabel, Grossgefieder und weitere Dunen des Kleingefieders (Raine) nach der Nestperiode noch weiter, wie dies beim Kleiber und der Rauchschwalbe, die zu den lange im Nest verweilenden Arten gehören, in der zweiten Nesthälfte geschieht. Die Extremitäten dieser beiden Arten sind hingegen bereits zu dem Zeitpunkt ausgewachsen, zu dem sie vermutlich, wenn sie Bodenbrüter wären, das Nest verlassen würden.

Eine Entwicklungsverzögerung von 2-3 Tagen gegenüber der des Teichrohrsängers ist wohl vorwiegend auf Grössenunterschiede

zurückzuführen. Freibrüter, wie der Steinschmätzer und Wiesenpieper, die ca. gleich schwer sind wie die zum Vergleich herangezogenen Nesthocker, weisen nach WAGNER (1958) dieselbe Verschiebung in der Gefiederentwicklung auf.

Zur Unterfamilie der *Sylviinae* (MAYR und AMADON 1951) gehörend, sind die nächsten Verwandten des Teichrohrsängers, deren Entwicklung genauer untersucht worden ist, die von SAUER (1954) und 1956) beschriebene Dorn- und Gartengrasmücke und der von GWINNER (1961) beschriebene Zilpzalp. Verhaltensweisen und Körperstrukturen entwickeln sich in sehr ähnlicher Zeitfolge. Obwohl der Zilpzalp das Nest als Höhlenbrüter erst zwischen dem 13. und 16. Tag verlässt, zeigt er (nach GEISSBÜHLER 1954) ca. dieselben Feder- und Gewichtsentwicklung. Besonders das Bettel- und Geschlechtsverhalten des Teichrohrsängers weist viele gemeinsame Merkmale mit dem der Grasmücke auf, währenddem grössere Unterschiede beim Weidenlaubsänger vorliegen (HOMANN 1960). Die Verhaltensweisen von Grasmücken scheinen aber differenzierter zu sein als die von Teichrohrsängern.

Ein dem „Steinchenspiel“ der Gartengrasmücke entsprechendes auf freiem Experimentieren beruhendes Spiel gelingt bei unserer Art nicht. Soviel wir beobachten konnten, sind hier nur reine Instinktspiele: Beute-, Bettel-, Jagd- und Fortpflanzungsspiele möglich.

Das Geschlechtsverhalten ist, soweit dieser Schluss aus den noch lückenhaften Kenntnissen der Verhältnisse beim Teichrohrsänger gezogen werden darf, bei Grasmücken differenzierter.

Abschliessend wollen wir die für den Teichrohrsänger typischen Verhaltensweisen kurz zusammenfassend überblicken. Erst genaue vergleichende Beobachtungen bei anderen *Acrocephalus*-Arten werden ermitteln, welche Züge für die ganze Gattung gelten.

1. Die Reaktionsfähigkeit und -empfindlichkeit auf bestimmte sperrauslösende Reize scheint, verglichen mit anderen Arten (Dorngrasmücke, SAUER; Buchfink, PRECHTL; Amsel, MESSMER) arteigen zu sein.

2. Alle Lautäusserungen sind arttypisch.

3. Im Gegensatz zu bisher beschriebenen Passeres kratzen sich Teichrohrsänger ausschliesslich und lebenslänglich vornherum, das heisst unter dem Flügel durch.

4. Der Teichrohrsänger verfügt über einen besonders ausgeprägten Klammerreflex.

5. Durch das Biotop, den Schilfgürtel bedingt und diesem angepasst, unterliegt die Fortbewegungsweise, das Hüpfen von Halm zu Halm, einer besonderen Entwicklung, die teils auf Reifungs-, teils auf Lernprozessen (Uebung) beruht.

6. Ebenso dem Biotop angepasst ist die besondere Badeweise.

7. Ob die Bewegungsweisen des selbständigen Nahrungserwerbs und die Wahl des Futters art- oder gattungstypische Merkmale enthalten oder für die ganze Familie der *Muscicapidae* (MAYR und AMADON 1951) gültig sind, können erst weitere vergleichende Versuche zeitigen.

8. Dass das Bettelverhalten als soziale Kontaktnahme weiterbesteht, ist eventuell eine Gefangenschafterscheinung. Sollte dies aber auch im Freiland der Fall sein, so wäre es für unsere Art oder für die Gattung typisch.

9. Die Verhaltensweisen, die im Dienst der Fortpflanzung stehen, sind arttypisch, weisen aber grosse Ähnlichkeit mit denen des Drosselrohrsängers auf.

Die Körperentwicklung und Grundzüge des Verhaltens lassen sich mit der anderer Singvogelarten auf einen gemeinsamen Nenner bringen. Die besonderen Eigenheiten unserer Art kommen vor allem in den dem Biotop angepassten Verhaltensweisen zum Ausdruck. Ausserdem haben wir auf die Ausführung derjenigen Verhaltensweisen besonderen Wert gelegt, auf die bei näher verwandten Gattungen nicht genauer eingegangen worden ist.

#### ZUSAMMENFASSUNG

Ueber die Verhaltensentwicklung des Teichrohrsängers (*Acrocephalus scirpaceus* H.) etwas genaueres zu erfahren, interessierte uns deshalb, da seine Lebensweise durch das Biotop, den Schilfgürtel, ein besonderes Gepräge erhält.

Wir haben versucht, die Entwicklung der Bewegungsformen und Lautäusserungen möglichst gesamthaft zu erfassen. Parallel dazu untersuchten wir die Körperentwicklung anhand von Messungen und Beschreibungen.

Eingehende Freilandstudien wurden durch Beobachtungen und Experimente an künstlich aufgezogenen Vögeln erweitert. Für das Verhalten nach Verlassen des Nestes mussten wir uns weitgehend auf die Beobachtungen bei Gefangenschaftstieren stützen.

Wir verfolgten genau den schrittweisen Reifungsprozess der einzelnen Bewegungsformen. Reifungsvorgänge und Lernprozesse suchten wir klar abzugliedern. Besondere Beachtung schenkten wir den auf das Leben im Schilfbiotop angepassten Verhaltensweisen, so der Entwicklung der Fortbewegung an den senkrechten Schilfhalmern (S. 122-123). Auch die sperrauslösenden Reize sind durch das Biotop geprägt. Eine zusammenfassende Darstellung darüber gibt S. 100. Ferner wurde auf Verhaltensweisen besonders eingegangen, die bei verwandten Gattungen nicht so ausführlich geschildert sind. Hier seien einige der wichtigsten erwähnt: das Verlassen des Nestes und die Auslöser für diesen Vorgang (S. 117-120), das Bettelverhalten bei der Futterübertragung zwischen den Geschlechtspartnern am Nest (S. 105-109), dies vor allem im Vergleich mit dem jugendlichen Sperrverhalten. Dessen Bewegungskomponenten, Entwicklungszustände, Abbauerscheinungen und parallel dazu die schrittweise Entwicklung der selbständigen Nahrungsaufnahme beschäftigten uns sehr.

Das Verhalten des Jungvogels während der Postembryonalzeit wurde nicht nur als eine Zeitfolge von Entwicklungsabläufen dargestellt, sondern auch im Zusammenwirken mit dem Altvogel betrachtet. Daher haben wir auch dessen Verhaltensweisen, soweit sie auf die Jungenfürsorge bezogen sind, mitverwertet.

Die Auflösungsphasen einzelner Verhaltensverschränkungen durch das Einsetzen selbständiger Verhaltensweisen im Jungvogel, durch das Verlassen des Nestes oder durch aufkommende geschwisterliche oder soziale Beziehungen ist genau beobachtet und durch Experimente erweitert worden. Eine zusammenfassende Darstellung über die Beziehungssysteme Alt-Jungvogel und deren Auflösung ist auf S. 180-183 zu finden.

Die Entwicklung der Lautäußerungen wurde zwar nicht an schallisolierten Exemplaren verfolgt, da sie auch nicht das Hauptproblem unserer Arbeit war. Dennoch lassen sich Schlüsse auf angeborene und erlernte Formen ziehen.

Ueber die eigentliche Postembryonalzeit hinausgehend, die unser hauptsächlichliches Untersuchungsfeld darstellte, beobach-

teten wir die Spiele der Jungvögel, die den verschiedenen Instinktkreisen: Nahrungsverhalten, Fortbewegung etc. zugeordnet sind und an den entsprechenden Orten erwähnt werden. Erste Erscheinungen vorzeitigen Fortpflanzungsverhaltens wurden mit bereits bekannten Verhaltensweisen von Adultvögeln verglichen.

Durch das Einsetzen der Zugsunruhe, das Fragen nach äussern und innern Faktoren zu ihrer Auslösung und Dauer aufwarf, schliesst unsere Arbeit ab.

Wie in den zusammenfassenden Betrachtungen S. 179-185 geschildert wird, überblickten wir die ersten Lebensmonate gesamthaft und kamen zu einer Gliederung in mehrere Abschnitte, deren Grenzen durch das Auftreten neuer Verhaltensweisen und Umweltsbeziehungen gesetzt werden. Wir versuchten, unsere Art in das Allgemeinbild der Singvogelentwicklung hineinzustellen, indem wir sowohl mit verwandten, bereits beschriebenen, als auch mit gegensätzlichen Arten Vergleiche zogen. Dadurch konnten die für unsere Art typischen Verhaltensweisen am Schluss herauskristallisiert werden.

### RÉSUMÉ

La Rousserolle effarvate (*Acrocephalus scirpaceus* H.) présente des adaptations en relation avec le milieu où elle évolue: la rose-lière. L'auteur étudie l'évolution ontogénétique des mouvements et des manifestations vocales et, parallèlement, le développement corporel. Les observations dans la nature ont été complétées par des études et des expériences sur des oiseaux en captivité. L'auteur a porté spécialement son attention sur le développement des mouvements en relation avec la verticalité des tiges de roseaux. L'étude porte aussi sur divers comportements tels que les conditions dans lesquelles les jeunes quittent le nid, le transfert de la nourriture entre parents, comparé à la quête d'aliment par les jeunes, les composants de certains mouvements, les stades de développement, le passage à l'alimentation autonome, les jeux d'instincts des jeunes. Le travail se termine par des observations sur les signes précurseurs de la migration.

L'auteur arrive à schématiser le développement individuel chez cette espèce en le subdivisant en stades définis par l'apparition de nouveaux comportements, ces stades facilitant la comparaison

tant avec des espèces voisines déjà décrites qu'avec des espèces de comportement très différent.

### SUMMARY

The Reed Warbler (*Acrocephalus scirpaceus* H.) presents adaptations to the biotope in which it lives i.e. the reed bed. The author has studied the ontogenetical evolution of movements and of vocal sounds simultaneously with the body development. Observations in the field have been completed by experimental studies on birds in captivity. The author has given special attention to the development to move about in relationship to the vertical position of the reeds. The different gaping releasers are also dependant on the biotope. The author has studied especially the behaviour patterns which have not been described in detail in related species, e. g. the conditions under which the fledgelings leave the nest, the mutual begging behaviour between parent birds when transferring food on the nest-site. This was compared with the food questing of the young. Its components of movements, the developmental stages and the starting and progressing of autonomous feeding were studied.

The behaviour of the young bird was also presented in interaction with the behaviour of the parents. Therefore their forms of behaviour were studied as far as they are concerned with the young. The links of behaviour patterns between young and adult bird are broken again when independant movements mature, the young leave the nest and brotherly and social relationships arise.

The development of the calls was not studied in isolated birds. But nevertheless conclusions about innate and learned sounds can be drawn.

The author did not only study the postembryonic phase (about 4 weeks) but also the following period, especially the games of the young, belonging to different instincts: feeding, locomotion, reproduction. The first signs of premature reproductive behaviour were compared with the behaviour patterns of adult birds.

The paper ends with observations on the signs heralding migration.

The author succeeds in building an individual developmental diagram of this species, that may be subdivided into definite stages

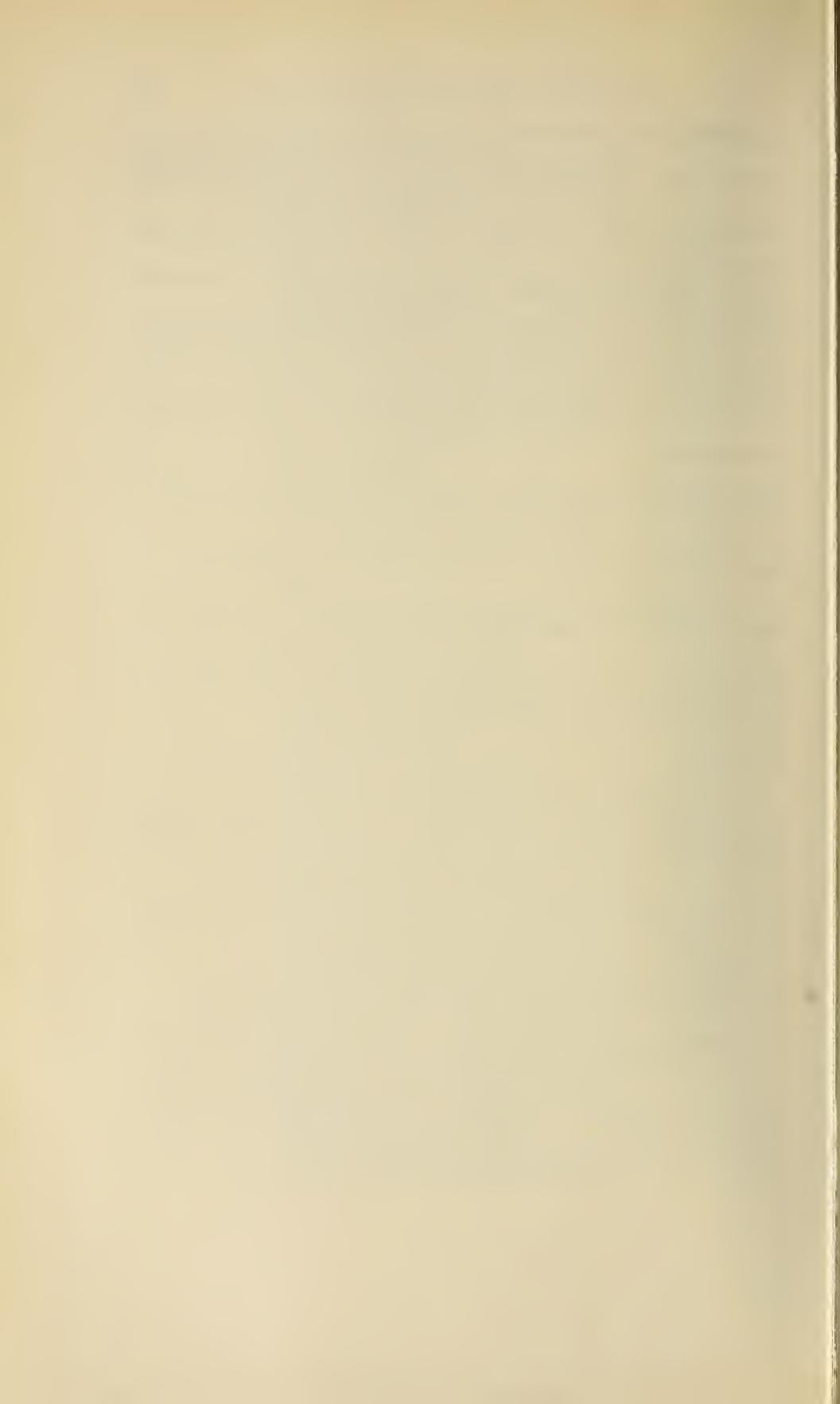
as new types of behaviour appear. These stages make it easier to compare this species not only with already known neighbouring species but also with very different ones.

## LITERATUR

- ARMSTRONG, E. A. 1947. *Bird display and behaviour*. London.
- BÖSINGER, E. und GUILCHER, I. M. 1955. *Un oiseau est né*. France.
- BROWN, P. E. and M. G. DAVIES. 1949. *Reed-Warblers. An introduction to their breeding-biology and behaviour*. East Molesey.
- BURCKHARDT, D. 1954. *Beitrag zur embryonalen Pterylose einiger Nesthocker*. Rev. suisse Zool.: 61, 522-633.
- BUSSMANN, J. 1943. *Brutbiologie des Kleibers (Sitta europaea L.)* Ornith. Beob. 40: 57-67.
- COX, G. 1960. *A live history of the mourning warbler (Oporornis philadelphia)*. The Wilson Bulletin, 72: 5-28.
- CURIO, E. 1959. *Verhaltensstudie am Trauerschnäpper (Muscicapa h. hypoleuca Pallas)*. Beiheft 3 zu Z. Tierpsychol.: 1-118.
- GEISSBÜHLER, W. 1954. *Beitrag zur Biologie des Zilpzalps (Phylloscopus collybita)*. Ornith. Beob. 51: 71-99.
- GOETHE, F. 1955. *Beobachtungen an Aufzuchten von jungen Silbermöwen (Larus argentatus argenteus Brehm)*. Z. Tierpsychol. 12: 402-433.
- GWINNER, E. 1961. *Beobachtungen über die Aufzucht und Jugendentwicklung des Weidenlaubsängers (Phylloscopus collybita)*. Journ. f. Ornith. 102: 1-22.
- HAARTMANN, L. v. 1953. *Was reizt den Trauerfliegenschnäpper zu füttern?* Vogelwarte, 16: 157-164.
- HEINROTH, O. und M. 1924 und 1926. *Die Vögel Mitteleuropas, I*. Berlin-Lichterfelde.
- HINDE, R. A. 1952. *The behaviour of the Great Tit (Parus maior) and some related species*. Behaviour suppl., 2: 1-99.
- HOLZAPFEL, M. 1939. *Analyse des Sperrens und Pickens in der Entwicklung des Stars*. Journ. f. Ornith., 87: 525-553.
- HOMANN, P. 1960. *Beitrag zur Verhaltensbiologie des Weidenlaubsängers (Phylloscopus collybita)*. Journ. f. Ornith., 101: 195-224.
- HOWARD, H. E. 1910. *The British Warblers, Reed-Warbler (Acrocephalus scirpaceus H.)*. London.
- KLUYVER, H. N. 1955. *Das Verhalten des Drosselrohrsängers (Acrocephalus arundinaceus L.) am Brutplatz mit besonderer Berücksichtigung der Nestbautechnik und Revierbehauptung*. Ardea, 43; 1-48.
- LACK, D. 1939. *The behaviour of the Robin I. (Erithacus rubecula melophilus H.)*. Soc. Lond. A. : 169-219.
- LÖHRL, H. 1950. *Verhalten einiger Singvögel vor und nach dem Flüggewerden*. Vogelwarte, 15: 213-219.

- LORENZ, K. 1935. *Der Kumpan in der Umwelt des Vogels*. Journ. f. Ornith., 83: 137-413.
- MARLER, P. 1956. *Behaviour of the Chaffinch (Fringilla coelebs)*. Behaviour Suppl. 5: 1-179.
- MAYR, E. and D. AMADON. 1951. *A classification of recent birds*. American museum, Novitates, 1496: 1-42.
- MERKEL, F. W. 1956. *Untersuchungen über tages- und jahres-periodische Aktivitätsänderungen bei gekäfigten Zugvögeln*. Z. Tierpsychol., 13: 278-301.
- MESSMER, E. und I. 1956. *Die Entwicklung der Lautäußerungen und einiger Verhaltensweisen der Amsel (Turdus merula merula L.)*. Z. Tierpsychol., 13: 341-441.
- MEYER-HOLZAPFEL, M. 1956. *Bereitschaft zu Spiel- und Instinkthandlungen*. Z. Tierpsychol., 13: 442-492.
- MOLL, K. H. 1958. *Beobachtungen beim Bau eines Teichrohrsängernestes*. Falke, 5: 83-86.
- NOLL, H. 1953. *Beringungsergebnisse von Rohrsängern, insbesondere des Drosselrohrsängers im Unterseegebiet*. Ornith. Beob. 50: 36-41.
- 1956. *Bestimmungstabelle für Nester und Eier einheimischer Vögel*. Basel.
- 1958. *Das Vogelleben im Jahresverlauf*. 2. Aufl. Basel.
- PALMGREN, P. 1949. *Studien über die Tagesrythmik gekäfigter Zugvögel*. Z. Tierpsychol., 6: 44-85.
- PORTMANN, A. 1938. *Beiträge zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklung der Vögel*. I. *Vergleichende Untersuchungen über die Ontogenese der Hühner- und Sperlingsvögel*. Rev. suisse Zool., 45: 243-348.
- 1954. *Die postembryonale Entwicklung der Vögel als Evolutionsproblem*. Acta XI Congr. Int. Orn.: 138-151.
- PETERSON, R. 1959. *Die Vögel Mitteleuropas*. Hamburg und Berlin.
- PRECHTL, H. F. R. 1953. *Zur Physiologie der auslösenden Mechanismen. Quantitative Untersuchungen über die Sperrbewegung junger Singvögel*. Behaviour, 5: 32-50.
- SAUER, F. 1954. *Die Entwicklung der Lautäußerungen vom Ei ab schalldicht gehaltener Dorngrasmücken (Sylvia c. communis Latham) im Vergleich mit später isolierten und wildlebenden Artgenossen*. Z. Tierpsychol., 11: 10-93.
- 1956. *Ueber das Verhalten junger Gartengrasmücken (Sylvia borin Bodd.)*. Journ. f. Ornith., 97: 156-189.
- SAUER, F. und E. 1955. *Zur Frage der nächtlichen Zugorientierung von Grasmücken*. Rev. suisse Zool., 62: 250-259.
- SÉGUY, E. 1936. *Code universel des couleurs*. Paris.
- SPRINGER, H. 1960. *Studien an Rohrsängern*. Anzeiger der Orn. Gesellschaft in Bayern, 5: 389-433.
- SUTTER, E. 1941. *Beitrag zur Kenntnis der post-embryonalen Entwicklung des Wendehalses (Jynx torquilla L.)*.

- TINBERGEN, N. und D. J. KUENEN. 1939. *Ueber die auslösenden und richtungsgebenden Reizsituationen der Sperrbewegungen von jungen Drosseln (Turdus m. merula L. und T. e. ericetorum Turten)*. Z. Tierpsychol., 3: 37-60.
- TINBERGEN, N. 1952. *The study of instinct*. Uebersetzt von O. Koehler. Berlin.
- TREUENFELS, H. v. 1940. *Zur Biologie und Psychologie des Weidenlaub-sängers*. Journ. f. Ornith., 88: 509-536.
- WAGNER, G. 1958. *Beobachtungen über Fütterungsrythmus und Nestlingsentwicklung bei Singvögeln im arktischen Sommer*. Ornith. Beob., 55: 37-54.
- WACKERNAGEL, H. 1954. *Der Schnabelwulst des Stars (Sturnus vulgaris L.)*. Rev. suisse Zool., 61: 10-79.
-



# Die Übertragung der Spermatophore von *Octopus vulgaris* und *Eledone* (Cephalopoda)\*

von

**Marcus von ORELLI**

Naturhistorisches Museum Basel  
und Laboratoire Arago, Banyuls-sur-Mer.

Mit 1 Kunstdrucktafel und 1 Textabbildung

In der Gruppe der Cephalopoden sind unsere Kenntnisse über die Fortpflanzungsbiologie noch sehr fragmentarisch. Insbesondere ist über die Kopulation, die Übertragung der Spermatophoren, die Besamung und Befruchtung der Eier recht wenig bekannt. Während meiner Aufenthalte im Laboratoire Arago in Banyuls-sur-Mer habe ich wiederholt *Eledone moschata* Lmk. und *Eledone cirrhosa* Lmk., so wie *Octopus vulgaris* Lmk. in Gefangenschaft gehalten um ihr Verhalten und ihre Entwicklung studieren zu können. Dabei ist es mir in den Sommern 1958 und 1959 gelungen die Kopulation von *E. cirrhosa* und *O. vulgaris* zu beobachten. Im Frühling 1961 konnte ich ferner *E. moschata* in dieser Hinsicht untersuchen. Die aus der Literatur bekannten, sich widersprechenden Beschreibungen über die Kopulation von *O. vulgaris* veranlassten mich die Begattung dieser Art noch einmal zu verfolgen.

---

\* Ausgeführt mit der Unterstützung des Schweiz. Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung.

Den Herren Prof. A. PORTMANN, Basel, und G. PETIT, Banyuls, möchte ich an dieser Stelle für alle ihre Bemühungen um diese Arbeit herzlich danken. Dieser Dank richtet sich auch an Frau Dr. K. MANGOLD-WIRZ und Herrn M. GALANGOU für alle ihre Ratschläge hinsichtlich Fang und Haltung der untersuchten Tintenfische.

*Octopus vulgaris.*

In den älteren Arbeiten über *Octopus vulgaris* sind zwei verschiedene Auffassungen über die Kopulation vertreten. KOLLMANN, BERGMANN und BAUER behaupten, sie verlaufe während eines harten Kampfes zwischen den beiden Partnern. KOLLMANN (1876) nennt es einen „grimmigen Kampf auf Leben und Tod.“ Er beschreibt seine Beobachtungen folgendermassen: Die dunkelbraunen Leiber drängten sich aneinander, die Arme glitten hier und dorthin, klammerten sich an die Mantelfläche um gleich darauf in entsetzlicher Rohheit losgerissen zu werden, so dass bei einem der Tiere die Haut in Stücke ging. KOLLMANN glaubte auch eine Erklärung für dieses Verhalten gefunden zu haben. Er schreibt: Wenn der hektokotylisierte Arm in die Atemöffnung eindringt, dann mag das Krakenweib wohl eine ähnliche Empfindung haben wie ein Mensch, dem etwas in die Luftröhre gerät. Es wird sich dem Erstickungstode nahe fühlen und wehrt sich daher gegen seinen Liebhaber. Wie KOLLMANN so stellte auch BERGMANN (1903) in seiner Arbeit über das *Receptaculum seminis* von *Octopus defilippii* fest: Auch ich beobachtete einen Kampf, der während der ganzen Dauer der Begattung, d. h. also manchmal während einer ganzen Stunde, mit ungeschwächter Erbitterung fortgeführt wurde. Diesen Beschreibungen, denen sich auch BAUER (1908) und PELSENEER (1935) anschliessen steht die Beobachtung von RACOVITZA (1894) gegenüber. „Il n'y a pas de lutte, à proprement parler, précédant l'accouplement. La femelle semble se soumettre d'assez bonne volonté à l'approche du mâle. Le mâle est toujours assez éloigné de la femelle et son bras copulateur est étendu autant que possible. Pendant l'accouplement, la femelle peut parfaitement respirer.“ RACOVITZA beschreibt ferner das Verhalten von Männchen und Weibchen während dieser friedlichen Begattung.

Es war mir nun in Banyuls möglich wiederholt und unter verschiedenen Bedingungen die Begattung von *O. vulgaris* zu beobachten. Es scheint, dass wir für diese Art zwischen zwei verschiedenen Begattungsweisen unterscheiden müssen, einer gewaltsamen und einer friedlichen „à distance“. In der gewaltsamen Begattung stürzt sich das Männchen auf das Weibchen. Während es den hektokotylisierten Arm in die Mantelspalte einzuführen versucht hält es das Weibchen fest. Dieses wird durch die Arme

des Männchens geradezu gefesselt. Die Tiere sind somit in engem körperlichen Kontakt. In der friedlichen Begattungsart hingegen berührt das Männchen sein Weibchen nur mit dem letzten Abschnitt des Hektokotylus. Das Verhalten vor und während der Begattung beschreibt RACOVITZA zutreffend mit: *Le mâle se conduit avec une certaine délicatesse avec sa compagne*. Die Partner sind meistens ungefähr um die Länge eines ausgestreckten Armes von einander entfernt. Ihre Stellung ist eine beliebige; es braucht auch keine Sichtverbindung zu bestehen. (Taf. I, fig. 1.) Der friedliche Begattungstyp entspricht durchaus der Beschreibung von RACOVITZA (1894 *a*). Geben wir einem Männchen, das längere Zeit allein ein Aquarium bewohnte, ein Weibchen, so stürzt das Männchen in der Regel auf den Eindringling. Genau gleich reagiert es, wenn an Stelle des Weibchens ein Männchen eingesetzt wird. Das Weibchen kann nun auf drei verschiedene Arten reagieren:

- a)* es nimmt sofort eine charakteristische Abwehrstellung ein, indem es sich rückwärts in eine Ecke drückt, alle Arme rückwärts um den Mantel zurückschlägt mit den Saugnäpfen nach aussen gekehrt und den Mund gegen den Angreifer gerichtet. Diese Stellung wird auch gegen andere Angreifer wie Haie usw. eingenommen.
- b)* es sucht sich durch Flucht dem Männchen zu entziehen.
- c)* es verteidigt sich und lässt sich auf einem Kampf ein.

In den Fällen *b* und *c* versucht das Männchen das Weibchen gewaltsam zu begatten, was im letzten Fall nur dann gelingt, wenn es dem Weibchen an Grösse und Stärke überlegen ist. Unter diesen Fall wäre auch die Beobachtung von BERGMANN einzureihen, denn er erwähnt in seinem Bericht, dass unter seinen Augen ein Weibchen zu einem Männchen gesperrt wurde; es handelte sich somit nicht um ein Paar, das schon längere Zeit zusammengelebt hat. Der Kampf kann recht gefährlich aussehen und ist besonders heftig, wenn die beiden Partner ungefähr gleich stark sind. Ist das Weibchen stärker als das Männchen, so wird letzteres früher oder später in die Flucht geschlagen und es kommt zu keiner Begattung. In einem Fall, bei welchem es sich um ein sehr grosses Weibchen und ein relativ kleines Männchen

handelte, nahm der Kampf für das Männchen einen tödlichen Ausgang.

Nimmt das Weibchen wie oben erwähnt nur eine abwehrende Stellung ein, so kann das Männchen entweder gewaltsam oder friedlich vorgehen. Sollte ihm das Einführen des hektokotylierten Armes in die Mantelhöhle des Weibchens nicht gelingen, so gibt es häufig auf und wartet auf eine günstigere Gelegenheit. Haben sich hingegen Männchen und Weibchen aneinander gewöhnt, was bei *Octopus* bereits nach wenigen Stunden geschehen ist oder verhält sich das Männchen bei der ersten Begegnung weniger aufdringlich, so verläuft die Begattung immer auf jene ruhige Art und Weise wie sie *Racovitza* beschreibt. Ein Männchen begattet das Weibchen mehrmals. Es wurden am gleichen Paar bis zu drei Begattungen im Tag und bis 17 in der gleichen Woche beobachtet. Ob diese hohen Zahlen auch im Meer erreicht werden, bleibt natürlich eine offene Frage. Immerhin muss ein Octopusweibchen mindestens zwei Mal begattet werden, damit beide Ovidukte mit einer Spermatophore versehen sind.

Erst unmittelbar vor der Eiablage lehnt das Weibchen eine Begattung ab. Es weist den ausgestreckten Hektokotylus mit einem Arm zurück, was in allen meinem Beobachtungen auf eine durchaus friedliche Art und Weise geschah. Im Meer dürfte um diese Zeit das Männchen ein Weibchen verlassen. Das Weibchen zieht sich in eine Höhle zurück um seine Eier abzulegen. Von nun an werden alle Männchen verjagt. Das Weibchen scheut dabei keinen Kampf. Allerdings haben sich in allen neun Fällen, in welchen die Weibchen im Aquarium mit der Eiablage begannen, die Männchen rasch zurückgezogen und liessen sich in einer andern Ecke des Aquariums nieder. Sie wurden dann aus dem Aquarium entfernt. Die einzige Begattung, die ich im offenen Meer beobachten konnte, wickelte sich zwischen einem kleinem Männchen und einem sehr grossen Weibchen ab. Sie entsprach durchaus der Beschreibung von *Racovitza*.

Die Behauptung von KOLLMANN, dass ein Weibchen von *O. vulgaris* während der Begattung nicht atmen könne, ist sicher unrichtig. Der letzte Abschnitt des hektokotylierten Armes, welcher in die Mantelhöhle eingeführt wird, beansprucht in seinem Querschnitt keinen Viertel der Mantelspalte. Es wird daher nicht einmal die Atemfrequenz des Weibchens beeinflusst.





1

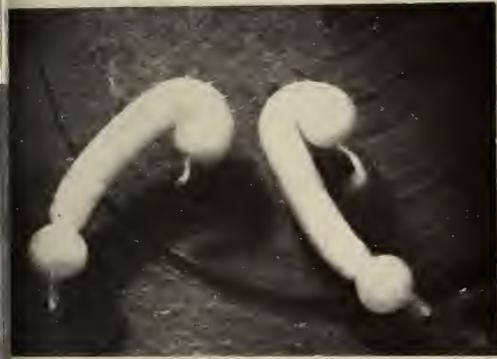


2





5



6



7



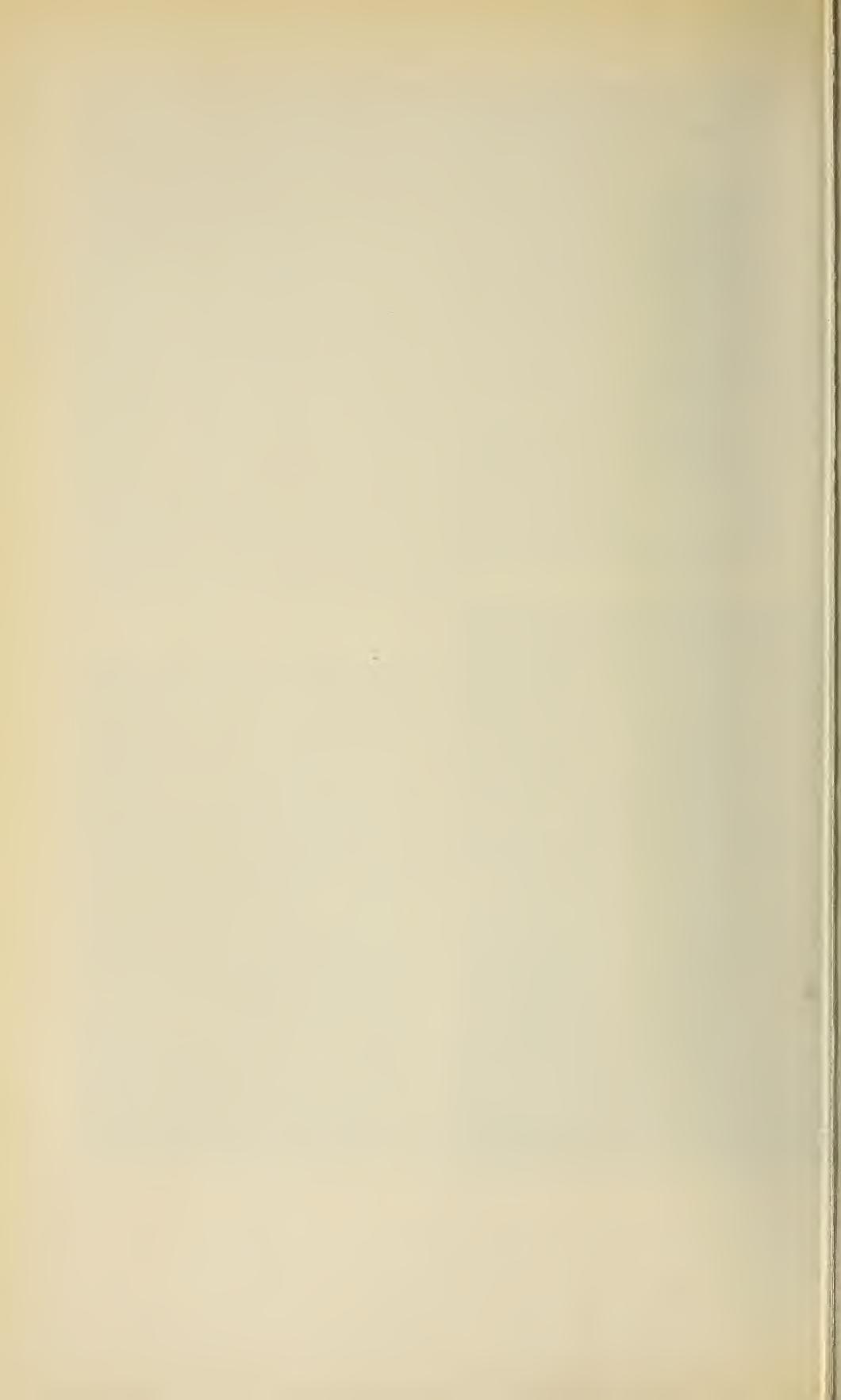
8



9

TAFEL I.

FIG. 1. — *Octopus vulgaris* während einer friedlichen Begattung. FIG. 2. — Gruppe von *Eledone cirrhosa*.  
 FIG. 3. — Weibchen von *Eledone cirrhosa* nach der Begattung. Der linke Dorsalarms ist noch zurückgeschlagen; der rechte ist in die rechte Mantelspalte eingeführt. FIG. 4. — Ovar von *E. moschata* mit vier Spermatangien.  
 FIG. 5. — Spermatangien aus dem Ovar von *E. moschata*. FIG. 6. — Spermatangien aus dem Ovar von *E. cirrhosa*.  
 FIG. 7-9. — Ablösung der „Ampoule“ von der übrigen Spermatophore zwei Stunden nach der Devagination im Meerwasser. Der Spermenschlauch ist noch nicht geplatzt (*Eledone moschata*).



*Eledone.*

*Eledone* lebt im Meer in Gruppen, im Gegensatz zu *Octopus vulgaris*, welcher ein Einsiedlerleben führt (MANGOLD-WIRZ 1961) Dies äussert sich auch bei Tieren, welche in grossen Aquarien gehalten werden. Zwei oder drei *Octopus* im gleichen Aquarium sind meistens so weit wie möglich von einander entfernt. Nähert sich einer dem andern, so wird er verjagt oder der andere ergreift die Flucht. *Eledone* hingegen - besonders *E. cirrhosa* - können stundenlang dicht neben einander verweilen (Taf. I, fig. 2). Ein Männchen kann daher viel leichter ein Weibchen ergreifen ohne sich vorher an dieses heranpirschen zu müssen.

Die beiden Arten *E. moschata* und *E. cirrhosa* unterscheiden sich in ihrem Begattungsverhalten nur in Einzelheiten. Das Männ-

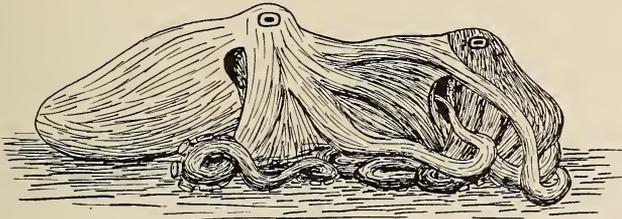


FIG. 1.  
*Eledona moschata* in Kopulation.

chen nähert sich bei beiden Formen von hinten und umfasst mit Armen und Schwimnhaut den Mantel des Weibchens. Von diesem bleibt nur der Kopf und die Arme sichtbar. Der Hektokotylus, der dritte Arm auf der rechten Seite, wird in die rechte Mantelöffnung eingeführt (fig. 1.). Das Weibchen von *E. cirrhosa* schlägt dabei häufig seine beiden Dorsalarms über den Körper zurück; die übrigen Arme sind unter dem Kopf zusammengerollt. Die Kopulation dauert eine halbe bis zu einer vollen Stunde. Hat sich das Männchen vom Weibchen gelöst, so führt das *Cirrhosa*-Weibchen einen oder zwei Arme in die eigene Mantelhöhle ein (Taf. I, fig. 3). Der Sinn dieses Benehmens kann so lange nicht gedeutet werden, als wir nicht wissen, wie und wo das Männchen die Spermatophore appliziert und wir das Schicksal der Spermatophoren in der Mantelhöhle nicht kennen. Dieses Verhalten ist zwar keineswegs an die

Kopulation gebunden, findet man doch hin und wieder noch unreife Tiere, welche einen eigenen Arm in die Mantelhöhle einführen. Man könnte daher annehmen, dass auf diese Art die Mantelhöhle gereinigt wird und eventuell eingesogene Fremdkörper so wie an einem falschen Ort angeheftete Spermatophoren entfernt werden. Immerhin beweist gerade dieses Verhalten, dass die oben angeführte Behauptung von KOLLMANN nicht stichhaltig ist. Nur bei *E. moschata* beobachtete ich eine Begattung „à distance“, was für *Eledone* sicher als Ausnahme angesehen werden darf. Die Partner sassen so weit hintereinander, dass sie sich nur durch den ausgestreckten Hektokotylus berührten. Dieser einzige Fall liess es hingegen zu, dass die Armkontraktionen, welche die Spermatophore von der Armbasis zur Spitze befördern, deutlich verfolgt werden konnten. Es passierten pro Minute zwei Spermatophoren den Arm. Während einer halbstündigen Begattung würden somit bis zu 60 Spermatophoren übertragen. Nach der Begattung sezierte Weibchen zeigten, dass nur ein geringer Prozentsatz den Bestimmungsort erreicht. Viele Weibchen stossen bereits während der Begattung ganze Spermatophoren durch den Trichter aus.

Für den Beobachter bleibt die Spermatophore während der Übertragung unsichtbar. Es war daher nicht möglich herauszubekommen, wo das Männchen die Spermatophore im weiblichen Körper anbringt und wo die Devagination der Spermatophore stattfindet. Die Beschreibung von RACOVITZA (1894 a) ist jedoch recht glaubhaft und gilt wahrscheinlich für alle dem *Octopus vulgaris* verwandten Formen und auch für *Eledone*. Er beschreibt: Le mâle fixe, avec la spatule de son bras hectocotylisé, les spermatophores auprès de l'orifice de l'oviducte; là en contact avec l'eau de mer, ils éclatent; la partie qui s'évagine entre par l'orifice dans l'oviducte et, en continuant à s'évaginer, elle pénètre de plus en plus profondément.

Die Spermatophoren der beiden *Eledone*arten unterscheiden sich auffallend in Grösse und Form. FORT (1941 a) misst der Verschiedenheit eine so grosse Bedeutung bei, dass er die Gattung *Eledone* in zwei verschiedene Gattungen aufteilt. Nach FORT sollen sich auch die Spermatophoren auf Grund ihrer Form nach der Übertragung verschieden verhalten. In den Ovarien reifer *E. cirrhosa* werden häufig die weisslichen Spermatangien gefunden, die früher oft für Parasiten gehalten wurden (Taf. I, fig. 6). FORT

(1937) schliesst daraus: C'est donc dans la cavité ovarienne que se produit certainement la mise en liberté des spermatozoïdes et qu'a lieu la fécondation. Im Gegensatz dazu berichtet er über *E. moschata* (1941 b): Je n'en ai trouvé aucune trace à l'intérieur de l'ovaire chez les nombreuses femelles que j'ai examinées. Wir finden ferner in den Arbeiten von FORT eine Erklärung für dieses ungleiche Schicksal. So schreibt er über *E. cirrhosa* (1937): On peut comprendre assez facilement comment les spermatanges arrivent dans la cavité de l'ovaire. Il suffit que l'extrémité de l'un d'eux s'engage dans un oviducte, pour qu'aussitôt, de simples contractions de ce dernier le fassent progresser; les nombreuses épines qu'il porte l'empêchent de ressortir et l'obligent à avancer vers la cavité de l'ovaire. Vergleichen wir dazu seine Meinung über *E. moschata* (1941): La forme du spermatange, la structure et la fragilité de sa paroi, pouvaient, a priori, laisser supposer qu'il ne pénétrait pas dans les oviductes. Als Folge dieses ungleichen Schicksals der Spermatangien findet nach FORT die Besamung der Eier bei *E. cirrhosa* im Ovar statt, wogegen sie bei *E. moschata* in der Mantelhöhle erfolgen soll.

Die *E. moschata* würde sich also nicht nur durch ihre Spermatophorenlänge (MANGOLD-WIRZ 1961), sondern auch durch den Ort, wo die Spermatangien gelagert und die Eier besamt werden, auffällig von den übrigen Octopoden unterscheiden. Bei allen in dieser Hinsicht bekannten Octopoden-Arten dringt die Spermatophore in den Ovidukt ein und erreicht bei *E. cirrhosa* sogar das Ovar. *Octopus vulgaris* (RACOVITZA) und *O. defilippii* (BERGMANN) besitzen im Ovidukt Falten und Erweiterungen, wo die Spermien nach dem Platzen der Spermatangien aufbewahrt werden. Das Gleiche beschreibt HEINR. MÜLLER (1853) für *Tremoctopus* und *Argonauta*, wobei bei ersterem die Eileiterdrüse als Samenbehälter dienen soll. Die Behauptung aber, dass die Spermatophoren bei *E. moschata* tatsächlich in der Mantelhöhle gespeichert werden, darf dann erst als bewiesen gelten, wenn wir Spermatangien an dieser Stelle nachweisen konnten. FORT fand, obwohl er zahlreiche Weibchen untersucht hat, nicht nur im Ovar keine Spermatangien, sondern konnte auch in der Mantelhöhle keine entdecken. Die Spermatangien aber müssten, sofern sie sich nicht auflösen, in der Mantelhöhle ebenso gut sichtbar sein wie zum Beispiel bei *Illex* oder *Rossia*.

Es ist mir nun bei meinem letzten Aufenthalt im Laboratoire Arago im Frühjahr 1961 gelungen dieses Problem zu klären. Um Weibchen zu erhalten, welche sicher begattet worden sind, hielt ich einige Exemplare zusammen mit einem Männchen in einem Aquarium. Nachdem ich einige Kopulationen beobachtet hatte, wurden die Weibchen seziiert. Es bedurfte keines grossen Materials um die typischen, birnförmigen Spermatangien im Ovar der Weibchen nachweisen zu können. Aus der Needham'schen Tasche von Männchen freipräparierte und im Meerwasser zum Platzen gebrachte Spermatophoren, lieferten die gleichen Spermatangien. Diese letzteren sind zwar gegen die „Trompe“ hin stärker ausgezogen (Taf. I, fig. 9). Die in den Ovarien aufgefundenen Spermatangien sind mehr abgerundet und können geradezu kugelförmig sein (Taf. I, fig. 5). Die grösste bis jetzt in einem Ovar nachgewiesene Anzahl von Spermatangien beträgt sechs. Sie befanden sich im hintersten Teil des Ovars (Taf. I, fig. 4). Sie sind milchweiss und stark deformierbar. Der Spermischlauch (boudin spermatique) war aufgelöst. Die sehr lebhaften, langgezogenen Spermien befanden sich direkt in der Kapsel. Das Etui der Spermatophore konnte im Ovar nicht gefunden werden. Offenbar löst es sich, da mit dem Spermatangium nur locker verbunden (Taf. I, fig. 7-9), ab, bevor dieses das Ovar erreicht und wird ausgestossen. Das Gleiche gilt auch für *E. cirrhosa*. Der dünnwandige Spermaschlauch platzte bei Kontrollversuchen im Meerwasser schon nach einer bis vier Stunden nach der Ausstülpung der Spermatophore, sofern die Spermatophoren vollkommen reif waren. Es darf daher angenommen werden, dass die Funktion dieses Schlauches nur darin besteht, während des komplizierten Vorganges der Ausstülpung der Spermatophore, die Spermien vom Etui in das Spermatangium zu transportieren. Nach seinem Zerfall wird die Kapsel des Spermatangiums zum eigentlichen Samenbehälter. Durch die langsamen, peristaltischen Bewegungen des reifen Ovars werden wahrscheinlich die Spermien ausgepresst. Sie treten in einer weissen Wolke durch das feine Schläuchlein aus, das vor der Ablösung des Spermatangiums von der übrigen Spermatophore die Verbindung mit dieser herstellte (Taf. I, fig. 5 und 6).

In der oben erwähnten Begattungsstellung von *Eledone*, in welcher der Hektokotylus durch die rechte Mantelspalte die Mantelhöhle eindringt, werden die Spermatophoren wahrscheinlich nur

an den rechten Ovidukt befestigt. Es konnte bis jetzt noch keine Begattung durch die linke Mantelöffnung beobachtet werden. Im Gegensatz zu *Octopus* ist dies aber auch nicht notwendig, da das Spermatangium bis ins unpaare Ovar vorstösst und es keine Rolle spielt, durch welchen Ovidukt es sein Ziel erreicht.

#### RÉSUMÉ

L'accouplement, chez *Octopus vulgaris* peut être, selon le comportement de la femelle, pacifique ou violent. Si la femelle réagit par la fuite à l'approche du mâle ou si elle se défend, le mâle essaie d'introduire son hectocotyle dans la cavité palléale en immobilisant la femelle (accouplement violent). Mais généralement les femelles consentent à l'accouplement; celui-ci se passe alors de façon paisible (Taf. I, fig. 1).

Chez les deux espèces d'*Eledone* le mâle s'approche de la femelle par derrière et l'entoure de tous ses bras. Seule la tête de la femelle reste visible (fig. 1). Le bras hectocotylisé est introduit dans la fente droite du manteau.

G. FORT avait trouvé des spermatophores devaginés dans l'ovaire d'*E. cirrhosa*, mais il supposait que chez *E. moschata* la fécondation se fait dans la cavité palléale. Nous avons disséqué des femelles d'*E. moschata* chez lesquelles nous avons observé l'accouplement en un aquarium et nous avons découvert dans leurs ovaires les spermatanges caractéristiques (Taf. I, fig. 4). Ainsi chez les deux espèces les spermatophores pénètrent par l'oviducte jusque dans l'ovaire.

#### SUMMARY:

It depends on the behaviour of the female whether copulation of *Octopus vulgaris* will be violent or peaceful. The male will act violently if the female resorts upon the male's approach to escape or defence. If the female remains quiet, normal copulation will take place, as described by RACOVITZA.

In *Eledone* the male approaches the female from behind and embraces it with all its arms so that only the head of the female remains visible. The hectocotylus is inserted in to the right opening of the mantle cavity (fig. 1).

The spermatophores of *Eledone* make their way to the ovary, passing through the oviduct. This was already been known for *E. cirrhosa* (FORT) but has been observed only now in *E. moschata* (Taf. I, fig. 4).

## LITERATUR

- BERGMANN, W. 1903. *Das Receptaculum seminis bei Octopus defilippii und einige biologische Beobachtungen*. Sitz.-Ber. Ges. natf. Freunde Berlin, Jg. 1903: 104-109.
- BAUER, V. 1908. *Einführung in die Physiologie der Cephalopoden*. Mitt. zool. Stat. Neapel 19:
- FORT, G. 1937. *Le spermatophore des Céphalopodes. Etude du spermatophore d'Eledone cirrhosa Lam.* Bull. Biol. France et Belgique 71: 357-373.
- 1941 a. *Eledone Leach et Acantheledone n. g., deux genres fondées sur la structure des spermatophores (Moll. Céph.)*. C. R. Acad. Sci. 212: 724-726.
- 1941 b. *Le spermatophore des Céphalopodes. Etude du spermatophore d'Eledone moschata Lam.* Bull. Biol. France et Belgique 75: 249-256.
- KOLLMANN. 1876. *Die Cephalopoden in der zoologischen Station des Dr. Dohrn*. Ztschr. wiss. Zool. 26: 1-23.
- MANGOLD-WIRZ, K. 1961. *Biologie des Céphalopodes benthiques et nectoniques de la Mer catalane*. Thèse, Paris.
- MÜLLER, Heinr. 1853. *Ueber das Männchen von Argonauta argo und die Hectocotylen*. Ztschr. wiss. Zool. 4: 1-35.
- PELSENEER, P. 1935. *Essai d'Ethologie zoologique d'après l'étude des Mollusques*. Publ. Fondation Agathon De Potter N° 1: 1-662.
- RACOVITZA, E. 1894 a. *Accouplement et fécondation chez l'Octopus vulgaris Lam.* Arch. Zool. exp. gén. (3) 2: 23-49.
- 1894 b. *Mœurs et reproduction de la Rossia macrosoma D. Ch.* Arch. Zool. exp. gén. (3) 2: 491-539.
- 1894 c. *Sur l'accouplement de quelques Céphalopodes Sepiola rondellettii Leach, Rossia macrosoma D.Ch. et Octopus vulgaris Lam.* C.R. Acad. Sci. 118: 722-724.

**Lebertia (Hexalebertia) sefveoides**  
n. spec., eine neue Quellmilbe aus den Alpen  
(Hydracarina)

von

**Jürgen SCHWOERBEL**

Limnologisches Institut der Universität Freiburg  
(Walter Schlienz-Institut), Falkau

Mit 3 Textabbildungen

Wassermilben aus alpinen Gewässern sind durch die Arbeiten von MOTAS, C. ANGELIER, RINA MONTI und MAGLIO, besonders aber von WALTER in grosser Anzahl bekannt geworden. WALTER (1922) hat die Ergebnisse übersichtlich zusammengestellt und seither haben K. VIETS (1939, 1951, 1952), LUNDBLAD (1956) und besonders VAILLANT (1956) Weiteres zur Kenntnis der alpinen Wassermilben beigetragen. Dennoch ist auch heute der Hinweis von HOLDHAUS (1954) noch gültig, dass die Wassermilbenfauna der Alpen noch ganz ungenügend erforscht ist und wir noch von keiner Art das alpine Verbreitungsgebiet annähernd beurteilen können. In ganz besonderem Masse gilt das für die unterirdische Fauna. Neue Arten können uns hier zunächst wenig helfen; doch sind sie phylogenetisch interessant und weisen systematische Beziehungen zu schon bekannten auf, und nach genauerer faunistischer Durchforschung des Gebietes werden auch sie bei der Beurteilung der Ausbreitungsgeschichte und -ökologie der Tiergruppe in den Alpen ihren Wert besitzen.

Die unten beschriebene Art wurde während einer Reise zum Hydrobiologischen Institut Pallanza im Sommer 1959 entdeckt.

**Lebertia (Hexal.) sefveoides** n.sp

Der folgenden Beschreibung liegen 3♂♂ aus dem gleichen Fundort zugrunde; das ♀ ist noch unbekannt. Die Art ist am nächsten mit *L. Giardinai* MAGLIO verwandt.

Die 652-665 $\mu$  langen und 439-466 $\mu$  breiten Tiere sind braun gefärbt. Die Körperhaut ist dorsal mit wenig kräftigen Leisten besetzt, die teilweise in kleine Stücke aufgelöst und ventral hinter dem Exkretionsorgan nur punktförmig sind. Die dorsalen Glandulae sind gross und teilweise durch ringförmige Chitinisierung noch erweitert. Charakteristisch für die Art ist die *fast vollständige Chitinisierung der Ventralfläche*, in die auch der Exkretionsporus und die ihn begleitenden Glandulae mit einbezogen sind (Abb. 1a).

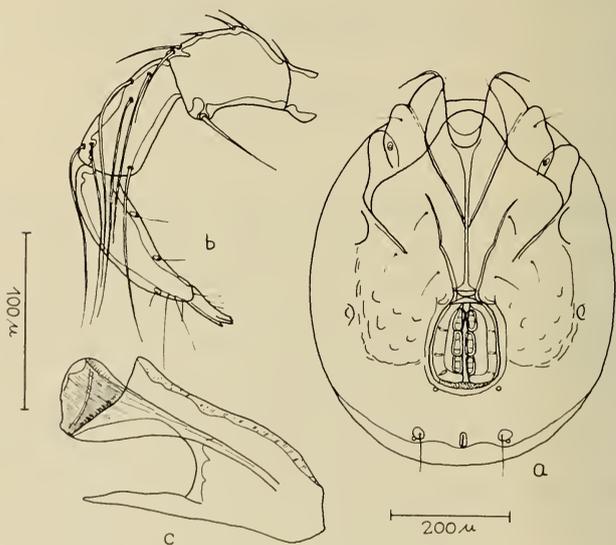


ABB. 1. — *Lebertia sefveoides* ♂.  
a ventral, b Palpe und c Maxillarorgan seitlich.

Bei *Lebertia sefvei* sind die hinteren Epimeren nach hinten so weit ausgezogen, dass sie das Genitalorgan nahezu vollständig umfassen, dahinter jedoch nie miteinander verwachsen (Abb. 2 und 3c); bei der var. *circumclusa* VIETS dieser Art, die im Schwarzwald merkwürdigerweise nur auf dem Feldberg in 1450m Höhe und nur im

Bachoberlauf, nicht in der eigentlichen Quelle, lebt, stossen die Epimeren hinter dem Genitalorgan aneinander, doch habe ich nie Tiere gesehen, bei denen eine Verschmelzung der Epimeren hier auch nur angedeutet wäre. Bei *L. sefveoides* sind sie hier nicht nur nahtlos miteinander verschmolzen, sondern nach hinten soweit ausgedehnt, dass nur eine wenige  $\mu$  breite Zone am ventralen Körperhinterrand unchitinisiert bleibt (Abb. 1a und 3f). Die eigentliche Gestalt der Epimeren ist im Chitin noch deutlich sichtbar und aus Abb. 1 ist ersichtlich, dass sie nur etwas über die Mitte des Genitalorgans hinausreichen.

Die Naht der I. und II. Epimeren ist  $133\mu$  lang, die der III. und IV.  $113\mu$ ; die vordere Epimerengruppe ist vor dem Genitalorgan  $26\mu$  breit. Die Maxillarbucht ist  $128\mu$  tief.

Die *Palpe* erinnert durch das distal verjüngte und gebogene 4. und das verlängerte 5. Glied stark an *Lebertia cuneifera*. Die Masse für die einzelnen Glieder sind (in  $\mu$ ):

	P1	P2	P3	P4	P5
Beugeseite . . . .	16	51-34	45-48	67-80	32-35
Streckseite . . . .	22-29	74-80	77-80	96-99	32-35
prox. Höhe . . . .	26	38-45	26-29	22-27	10
dist. Höhe . . . .	38-42	45-51	32-45	16	—

Das Palpenchitin ist nur schwach porös. Der Borstenbesatz der Palpenglieder ist folgender:

P1: Borste etwa so lang wie der Streckseitenrand

P2: Distale Streckseitenborsten wenig von der Distalecke abgerückt und etwas hintereinander befestigt; lang. Beugeseitenborste auf deutlich vorgezogener Ecke, so lang oder etwas länger als der Beugeseitenrand.

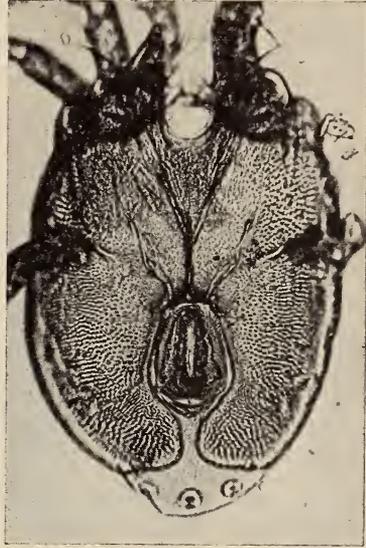


ABB. 2. — *Lebertia sefvei* ♂.  
Ventralansicht.

P3: Das äussere Mittelhaar ist vom inneren etwas abgerückt und steht ganz am Streckseitenrand, der hier etwas eingebuchtet ist; Proximalhaar vom inneren Mittelhaar so weit wie vom Proximalrand des Gliedes entfernt; dorsales und inneres Distalhaar nahe zusammen und von der Distalecke etwas abgerückt, ventrales Distalhaar ganz an der distalen Beugenseitenecke befestigt. Alle Haare lang.

P4: Die Beugeseitenporen und -haare sind deutlich und teilen den Beugeseitenrand etwa in drei gleiche Teile; die Streckseitenhärrchen sind zum Teil sehr lang.

P5: Auffallend langgestreckt, etwa wie bei *L. cuneifera*.

Die ersten Glieder der I-III. *Beine* sind mit vielen sehr langen, rings um die Gliedenden angeordneten Dornen besetzt. Die Endglieder der Hinterbeine tragen die für Hexalebertien und andere helokrenophilen Wassermilben charakteristische Dornenreihe. Die Beinlängen sind (in % der Körperlänge):

I B	II B	II B	IV B
75,5	81,6	102,0	136,0

Die Krallen haben ein gut entwickeltes Krallenblatt, ihre Nebenzinken sind blattartig.

*Fundort*: Schweiz, kleiner, schlammiger Quellbach auf dem Simplon-Pass (Stromgebiet des Po), 30.6.1959. 3♂♂.

*Systematische Stellung der Art* (Abb. 3). Innerhalb der Gattung *Lebertia* besteht bei sehr vielen Arten des Subgenus *Hexalebertia* eine Tendenz zur chitinösen Erweiterung der Epimeren und teilweise auch des hinteren Genitalstützkörpers. Eine solche Reihe beginnt mit *Lebertia stigmatifera* und endet mit *L. sefvei circumclusa*, wobei innerhalb einer Art noch ganz unterschiedlich starke Merkmalsausprägungen vorkommen, wie Abb. 3 zeigt. Bei anderen Arten, wie *Lebertia tenuicollis*, *L. laviventris* und *Septilebertia elsteri* sind die hinteren Epimeren auch nach hinten verlängert, sie umfassen jedoch das Genitalorgan nicht. *Lebertia sefveoides* hat hinter dem Genitalorgan völlig miteinander verschmolzene Epimeren und führt somit die *stigmatifera*-Reihe zuende. Merkwürdig ist jedoch, dass bei ihr die „alte“ Form der Epimeren noch deutlich als Primärchitin gegenüber dem darüber hinausweisendem Sekundär-

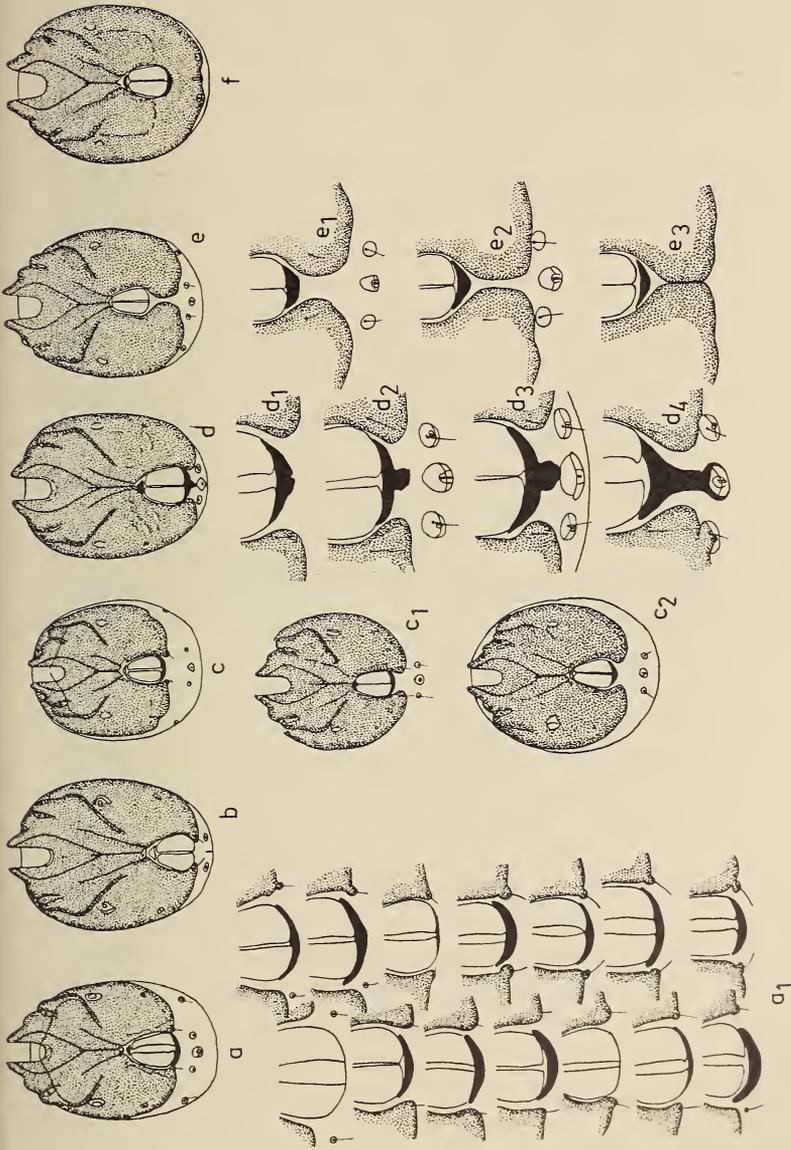


Abb. 3.

Tendenz der chitinosen Erweiterung der IV. Epimeren und des hinteren Genitalstützkörpers bei ♂♂ der *stigmatifera*-Reihe.

Oberste Reihe: a) *Lebertia stigmatifera*, b) *L. holsaica*, c) *L. erenophila*, d) *L. cuneifera*, e) *L. sefoei*, f) *L. sefoeoides*. Darunter die Variabilität in der Merkmalsausbildung bei den einzelnen Arten. Grösstenteils nach VIETS, umgezeichnet, verändert und kombiniert.

chitin abgegrenzt ist. Bei den Vergleichsarten ist die Chitinisierung ausschliesslich epimeral und nur aus Primärchitin gebildet. Wahrscheinlich hat an der Chitinisierung der Bauchhaut bei der neuen Art der hintere Genitalstützkörper, der z.B. bei *L. cuneifera* und *L. sefvei* ebenfalls zu Erweiterungen neigt, grösseren Anteil.

## LITERATUR

- HOLDHAUS, K. 1954. *Die Spuren der Eiszeit in der Tierwelt Mitteleuropas*. Abh. Zool.-Bot. Ges. Wien, XVIII, 1-439.
- LUNDBLAD, O. 1956. *Zur Kenntnis süd- und mitteleuropäischer Hydrachnellen*. Ark. Zool., Ser. 2, 10, 1-306.
- VAILLANT, F. 1956. *Recherches sur la faune madicole (Hydropétrique S.L.) de France, de Corse et d'Afrique du Nord*. Mém. Mus. Nat. Hist. Nat., Sér. A, Zool. XI, 1-258.
- VIETS, K. 1939. *Wassermilben (Hydrachnellae, Acari) aus den nord-bayerischen Alpen bei Garmisch-Partenkirchen*. Arch. Hydrobiol. 36, 73-93.
- 1951. *Hydrachnellae (Acari) aus den französischen Alpen und aus Afrika*. Zool. Anz. 147, 285-303.
- 1952. *Weitere Hydrachnellae (Acari) aus den französischen Alpen und aus Afrika*. Zool. Anz. 149, 245-253.
- WALTER, C. 1922. *Die Hydracarinien der Alpengewässer*. Denkschr. schweiz. naturf. Ges. 58, 60-251.
-

## Drosophila und Pseudeucoila III

Selektionsversuche zur Steigerung der Resistenz des Parasiten gegen die Abwehrreaktion des Wirtes<sup>1</sup>

von

**Ilse WALKER**

Zoologisch vergl.-anatomisches Institut der Universität Zürich.

Mit 3 graphischen Darstellungen.

### 1. EINLEITUNG

Die Schlupfwespe *Pseudeucoila bochei* ist ein Larvenparasit von *Drosophila melanogaster*. Die mit Parasiteneiern belegten Drosophilalarven sind voll vital bis ins Puppenstadium und fallen dann dem Parasiten zum Opfer. Aus einem Fliegenpuparium schlüpft immer nur eine Wespe, auch wenn mehrere Parasiteneier in die Wirtslarve abgelegt wurden. Im Falle von Ueberparasitierung mit Wespeneiern beiden Geschlechts ist immer der weibliche Keim erfolgreich. (JENNI, 1954). Verschiedene *Drosophila*-Wildstämme zeigen eine ausgesprochene Abwehrreaktion gegen *Pseudeucoila*: die Wirtslarve bildet im III. Stadium Pigmentkapseln aus lamellenförmigen Lymphocyten um den Parasitenembryo, worin dieser abstirbt, falls es ihm nicht gelingt, die Kapsel zu sprengen und sich davon zu befreien (WALKER, 1959). Die Intensität dieser Abwehrreaktion zeigt stammspezifische Unterschiede; sie beruht offenbar auf einem polyfaktoriellen System mit teilweiser Dominanz und eventuell unvollständiger Penetranz (SCHLEGEL-OPRECHT, 1953).

<sup>1</sup> Ausgeführt mit Unterstützung der Karl Hescheler Stiftung. Herrn Professor E. HADORN bin ich für die Förderung dieser Arbeit zu grossem Dank verpflichtet.

Durch Selektionsexperimente gelang es, die Abwehrreaktion von bestimmten Drosophilazuchten zu verstärken. Es wurde daher angenommen, dass im Freien lebende Drosophilapopulationen ihre Abwehrreaktion gegen *Pseudeucoila* durch natürliche Selektion verbessern könnten (HADORN und WALKER, 1960). Zudem konnte schon in einer früheren Arbeit gezeigt werden, dass von abwehrfähigen Wirtsstämmen nicht gleicherweise alle Parasiten eingekapselt werden können: ein im Tessin (Süd-Schweiz) eingefangene Wespenstamm ist gegen Einkapselung weitgehend resistent. Die Embryonen dieses Pseudeucoilastammes hemmen die Bildung der lamellenförmigen Lymphocyten und verhindern die Zusammenlagerung der noch vorhandenen Lamellocyten, so dass die Kapselbildung unterbleibt. Kreuzungsexperimente zwischen resistenten und nicht resistenten Pseudeucoilastämmen führten zu folgender Hypothese: Die Resistenz von Pseudeucoilaembryonen gegen die Abwehrreaktion der Wirtslarven beruht auf einem weitgehend dominanten Faktor ( $I = \text{Inhibitor}$ ), der das Eiplasma so beeinflusst, dass der sich entwickelnde Embryo die Wirtsreaktion unterdrückt. Ausschlaggebend für die Resistenz der Parasitenembryonen ist somit hauptsächlich der Genotypus der Mutter, welche das Eiplasma synthetisiert. Eine nachträgliche Einwirkung des väterlichen Genoms auf weibliche Embryonen (Männchen entstehen parthenogenetisch) scheint möglich zu sein (WALKER 1959).

Um Näheres über den Antagonismus: „Abwehrfähigkeit des Wirtes — Resistenz des Parasiten“ zu erfahren, wurde versucht, durch Selektionsexperimente die Resistenz von Parasitenembryonen zu verbessern. Die Ermittlung der Resistenz von Hybriden unterschiedlich resistenter Wespenstämme während mehrerer Generationen sollte zudem zeigen, ob die erwähnte Hypothese über den Erbgang dieser Fähigkeit haltbar ist.

## 2. MATERIAL UND TECHNIK

Für sämtliche Versuche wurde der stark abwehrfähige Wirtsstamm *Hindelbank* (Hi, Bern, Schweiz) verwendet. 80 — 100% der infizierten Wirtslarven dieses Stammes kapseln einen nicht resistenten Parasiten ein. Ein mangelhaftes Abwehrvermögen dieses Wirtes kann somit als Resistenz des Parasiten

gedeutet werden. Die keiner Selektion ausgesetzten Kontrollzuchten (S. 212) wurden auf dem extrem reaktionsschwachen Wirtsstamm Luxor (Lx, Aegypten) gehalten; nur 0—10% der infizierten Lx-Wirte sind fähig ihren Parasiten einzukapseln. Alle Versuche wurden mit zwei Parasitenstämmen und ihren reziproken Hybriden durchgeführt: 1. Erlenbach (E, Zürich, Schweiz), nicht resistent gegen Kapselbildung. 2. Brissago (Br, Tessin, Schweiz), weitgehend resistent gegen Kapselbildung. 3.  $E \times Br$ , 4.  $Br \times E$ .

ABB. 1.

Abwehrreaktion (% Kapselbildende Wirtslarven) des Wirtsstammes Hi gegen die Pseudeucoilastämme Erlenbach (E) und Brissago (Br). Ausgefüllt: % Wirtslarven mit eingekapseltem Parasiten; leer: % Wirtslarven mit nicht eingekapseltem Parasiten. n: Anzahl geprüfter, einfach parasitierter Wirtslarven.

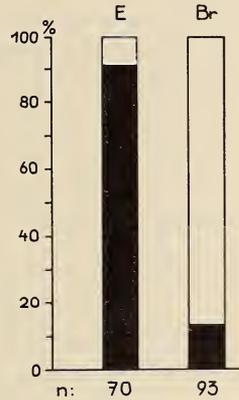


Abb. 1 zeigt die Abwehrreaktion des Wirtsstammes Hindelbank (Hi) gegen die beiden Pseudeucoilastämme E und Br. Angegeben ist der Anteil kapselbildender Wirtslarven in % aller nur einfach parasitierter Wirtslarven (= Kapselrate).

#### Versuchsordnung.

(Abb. 2) Je 300 Larven des Wirtsstammes Hi wurden im mittleren II. Stadium in kleine, mit dem üblichen Drosophila-Standardfutter versehene Standardschalen übertragen. In je 2 Schalen wurden 20 Pseudeucoilaweibchen desselben Genotypus während 80 Minuten zur Eiablage angesetzt. Somit ergaben sich 8 Zuchtlinien, nämlich für jeden der 4 Genotypen 2 (I, II):

1.  $E \times E$  (reiner Erlenbachstamm E I, E II,)
2.  $Br \times Br$  (reiner Brissagostamm Br I, Br II,)
3.  $E \text{♀} \times Br \text{♂}$  ( $E \times Br$  I,  $E \times Br$  II,)
4.  $Br \text{♀} \times E \text{♂}$  ( $Br \times E$  I,  $Br \times E$  II,)

Ein Teil der zur Eiablage gebrauchten Wespen-Weibchen von jedem der 4 Genotypen kam anschliessend in gewöhnliche Zuchtflaschen, wo sie in Generationen auf schwach reaktionsfähigen Lx- Wirten weitergezüchtet wurden. Dank der minimalen Abwehrfähigkeit von Lx konnte ihre Resistenz nicht durch Elimination von eingekapselten Embryonen verändert werden. Jede folgende Generation wurde mit frischen Fliegen aus dem Lx- Stamm angesetzt. Somit entstand für jeden der 4 Genotypen eine Kontrolllinie, die keiner Selektion ausgesetzt war.

Alle Versuchsschalen und Kontrollzuchten wurden auf 20 °C gehalten (Abwehrreaktion des Wirtes optimal, wenn im II. Larvenstadium parasitiert wird und Weiterentwicklung zwischen 18° und 22° erfolgt (WALKER, 1959) ). Nachdem sich die Wirtslarven in den Versuchsschalen verpuppt hatten, wurden je 60 Puppen seziiert und auf Infektion und Abwehrreaktion geprüft. Es ergaben sich folgende Grössen:

1. Parasitierungsgrad = Anzahl parasitierte Wirtslarven im Muster der 60 Seziierten.
2. Infektionsgrad = Anzahl Parasitenembryonen pro infizierte Wirte im Muster der 60 Seziierten. (Ueberinfektion, wenn mehr als ein Parasit pro Wirt)
3. Kapselraten = Anteil Kapsel-bildender Wirtslarven in % aller parasitierter Wirtslarven im Muster der 60 Seziierten.
4. Resistenz = Anteil nicht eingekapselter Parasitenembryonen in % aller im Muster der 60 Seziierten gefundenen Embryonen.

Die in den Schalen verbleibenden Puppen wurden bis zum Schlüpfen aufbewahrt.

Zunächst schlüpften die Fliegen, die sich aus unparasitierten Larven entwickelten, ferner aus solchen, die ihren Parasiten mit Erfolg eingekapselt hatten. Alle geschlüpften Fliegen wurden eliminiert und mit ihnen natürlich auch die nicht resistenten Wespenembryonen. Ca 10 Tage nach den Fliegen schlüpften die Wespen. Wespen schlüpften aus allen Puparien, welche parasitiert waren und deren Larven den Parasiten nicht einkapseln konnten. D.h. die meisten geschlüpften Wespen waren, der hohen Abwehrfähigkeit des Wirtsstammes gemäss, resistent gegen Einkapselung. Die in einer Schale geschlüpften Wespen wurden ausgezählt und deren Geschlechtsverhältnis bestimmt. Die von den

Männchen derselben Schale befruchteten Weibchen kamen erneut zur Eiablage auf 300 Hi- Wirtslarven; diese wurden einem Hi-Stamm entnommen, der niemals einer Pseudeucoilainfektion unterworfen worden war, dessen Abwehrreaktion im Laufe der Generationen daher nicht durch Parasitierung verändert worden war. Auf diese Weise wurden von jedem der 4 Genotypen 2 getrennte Linien während 12 Generationen geführt und jedesmal alle oben angeführten Daten ermittelt. Da zur Weiterzucht immer vorwiegend Parasiten gelangten, welche gegen die extreme Abwehrreaktion des Hi- Stammes resistent waren, erwarteten wir, dass sich die Resistenz der Wespen im Laufe der Generationen erhöhe. Um einen solchen Selektionserfolg festzustellen, wurden von der 3. Genera-

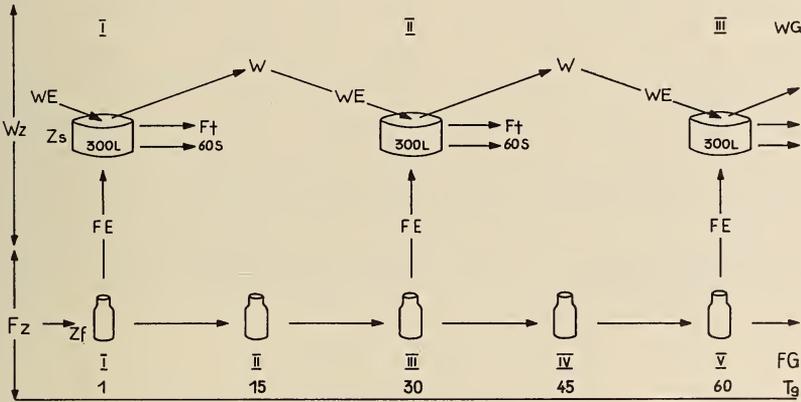


ABB. 2.

Versuchsanordnung. Wz: Wespen-Selektionszucht. Fz: Fliegen-Wirtszucht. Zs: Zuchtschale für Selektionszucht. Zf: Zuchtflasche für *Drosophila*-Wirtsstamm. FG I-V: 1. bis 5. Fliegen-Generation. FE: Eiablage der Fliegen für die Selektionszucht. 300L: 300 angesetzte Wirtslarven. WE: Eiablage der Wespen = Parasitierung. 60S: 60 seziierte Wirtspuppen. F†: geschlüpfte Fliegen, eliminiert. W: geschlüpfte Wespen, zur Weiterzucht verwendet (WE). WG I-III: 1. bis 3. Wespen-Selektionsgeneration. Tg: Dauer in Tagen.

tion an Kontrollexperimente durchgeführt. Von den entsprechenden Generationen der vier nicht selektierten, auf Lx.- Fliegen gezüchteten Kontrolllinien wurde jeweils eine Anzahl befruchteter Weibchen entnommen und die Resistenz ihrer Embryonen gegen Hi- Wirte getestet. Wie bei den Selektionslinien wurden je 300 Wirtslarven angesetzt und 60 davon nach der Verpuppung seziiert.

Nach dem Schlüpfen und der Bestimmung des Geschlechtsverhältnisses wurden alle diese Wespen regelmässig eliminiert. Für die Kontrollexperimente aller Generationen wurden die eierlegenden Weibchen erneut aus dem entsprechenden, auf Lx gezüchteten Kontrollstamm abgezweigt. Die Resistenz der reinen Kontrollstämme sollte daher unverändert bleiben und diejenige der Hybriden sich entsprechend der genotypischen Aufspaltung im Laufe der Generationen verhalten.

Die Zeit der Eiablage konnte je nach Anzahl der zu Verfügung stehenden Pseudeucoilaweibchen und ihrer Legetätigkeit nach Belieben geregelt werden, so dass keine allzu massive Ueberinfektion zustande kam.

Da sich die Zuchten mit der Zeit verschlechterten infolge hartnäckiger Bakterieninfektion, wurden z.T. nur 40 Puppen pro Schale seziiert um den notwendigen Nachwuchs zu sichern. Aus demselben Grund wurden in der 9. und 10. Generation 600 Wirtslarven pro Schale zur Eiablage geboten. Nach der 10. Generation wurden zudem die beiden bis anhin getrennt geführten Zuchtlinien desselben Genotyps vereinigt und während 2 Generationen ohne Selektion auf Lx-Wirten gehalten, um die durch Inzucht geschwächten Stämme etwas zu verbessern. Die 11. Selektionsgeneration entspricht somit der 13. Zuchtgeneration.

### 3. ERGEBNISSE

#### a) SELEKTIONSERFOLG

Um die Resistenz (Vergl. S. 212) der Selektionslinien mit denjenigen der Kontrolllinien vergleichen zu können, d.h. um einen allfälligen Selektionserfolg festzustellen, wurden zunächst in Tab. 1 sämtliche Resistenzwerte der 8 Selektionslinien und der entsprechenden Kontrollen im Laufe von 12 Generationen zusammengestellt.

E zeigt keine erhöhte Resistenz gegenüber der Kontrolle. In der 5. bzw. der 8. Generation sterben die beiden Selektionslinien aus infolge mangelnder Resistenz und sehr geringer Parasitierung. Der ungewöhnlich hohe Resistenzwert von 42,9 (I., 2. Generation) dürfte auf die starke Verschimmelung der betreffenden Zucht

TABELLE 1.

Gen.	E			Br			E × Br			Br × E			Anzahl = n %
	I	II	K										
1.	74 31,1	90 13,1	—	57 78,9	64 87,6	—	21 9,5	37 6,0	—	19 73,7	74 79,7	—	n %
2.	42 42,9	36 16,7	—	57 93,0	57 96,5	—	39 48,7	73 72,6	—	52 71,2	60 80,0	—	n %
3.	60 36,7	36 22,2	71 18,3	47 78,7	47 95,7	72 87,5	47 42,5	78 37,2	80 36,3	70 90,0	52 80,8	79 69,7	n %
4.	56 34,0	42 2,4	18 0,0	76 82,9	64 82,8	69 79,7	81 58,1	76 44,7	77 37,2	84 79,8	63 73,0	60 61,7	n %
5.	53 15,1	9 0,0	54 25,9	52 84,6	57 91,2	78 73,1	75 69,4	71 66,2	60 37,1	59 71,2	67 92,5	59 55,9	n %
6.	82 26,8		31 25,8	79 89,9	77 92,2	25 76,0	78 64,1	72 69,4	89 41,6	70 71,5	68 67,6	54 64,8	n %
7.	65 38,5		74 31,0	60 68,3	51 80,4	12 83,3	93 63,5	59 61,1	53 54,7	56 76,8	56 64,3	52 55,8	n %
8.	7 0,0		48 33,3	59 93,2	43 93,0	47 82,9	91 66,0	66 63,6		82 82,9	59 61,1	31 63,5	n %
9.					66 77,3	32 100.	61 70,5	79 59,5	95 50,5	58 70,7		76 89,2	n %
10.					42 90,5	65 84,6	47 38,3	72 69,3	91 55,0	61 78,7		68 70,6	n %
11.					66 78,8	57 80,7		63 57,1	62 40,3	66 75,8		61 80,3	n %
12.					46 93,5	39 74,4		52 65,4	60 50,0	74 78,4		65 72,3	n %

Resistenz der *Pseudeucoilastämme Erlenbach* (E) und *Brissago* (Br) sowie ihrer *Hybriden* (E × Br) und (Br × E) gegen Hi-Wirte im Laufe von 12 Generationen (Gen.). I bzw. II: voneinander isoliert geführte Selektionslinien. K: Kontrolllinie. n: Anzahl gefundene Embryonen in 60 seziierten Wirten (= 100%). %: Anteil nicht eingekapselter Embryonen (= Resistenz).

zurückzuführen sein; schlechte Zuchtbedingungen setzen die Abwehrfähigkeit der Wirtslarven empfindlich herab, so dass trotz mangelnder Resistenz des Parasiten weniger Kapseln gebildet werden (WALKER, 1961).

Auch Br zeigt keine Verbesserung der Resistenz verglichen mit der Kontrolle. Die erste Linie starb in der 8. Generation aus, in einem Zeitpunkt, da die Bakterieninfektion in den Zuchten überhand nahm.

Die  $F_1$  der beiden Kreuzungen weisen ähnliche Resistenzwerte auf wie der reine, mütterliche Stamm. Dies zeigte sich schon in früheren Kreuzungsversuchen sehr deutlich (S. 210). Hingegen liegen in der 2. Generation die Werte vor allem bei  $Br \times E$  höher, als die betreffenden, früheren Versuche erwarten liessen: damals zeigten die  $F_2$  der beiden reziproken Hybriden gleiche, mittlere Resistenzwerte (S. 210).  $E \times Br$  zeigt in beiden Linien einen zunehmenden Selektionserfolg. Mit Ausnahme der 10. Generation liegen die Werte der Kontrollen deutlich unter denjenigen der Selektionslinien. Warum mit der Zeit auch die Kontrollen ihre Resistenz etwas verbesserten, kann nicht erklärt werden. Bis zur 8. Generation lässt sich auch bei  $Br \times E$  ein Selektionserfolg feststellen. Bereits in der 3. Generation erreichen diese Hybriden die Resistenz des reinen Brissagostammes, so dass mit einem weiteren Ansteigen der Werte nicht mehr gerechnet werden kann. In der 9. Generation konnte sich auch hier die Kontrolle verbessern, so dass die Resistenzwerte der Selektionslinie nur mehr wenig höher liegen, ja z.T. sogar tiefer liegen als diejenigen der betreffenden Kontrolle.

Beide Kreuzungen, vor allem  $E \times Br$ , zeigen somit einen deutlichen Selektionserfolg, währenddem die Resistenz der reinen Stämme durch die Selektionsversuche nicht verändert werden konnte.

#### b) DIE HYPOTHESE ÜBER DEN ERBGANG DER RESISTENZ

Auf Grund der früheren Versuche wurde folgende Hypothese formuliert: Angenommen wurde ein weitgehend dominanter Faktor I (Inhibitor), der das Plasma des unbefruchteten Eies so beeinflusst, dass die späteren Embryonen — wahrscheinlich durch stoffliche Einwirkung auf die Wirtslarve — die Kapselbildung unterdrücken (WALKER, 1959). Die Resistenz der Embryonen

wäre somit durch den Genotypus der Mutter festgelegt. Eine schwache Einwirkung des väterlichen Genoms nach der Befruchtung auf weibliche Embryonen wird für möglich gehalten, wird aber im Folgenden nicht berücksichtigt. Ebenso wird in allen folgenden Ausführungen nicht darauf eingegangen, dass der Wirtstamm Hi nicht 100-prozentig abwehrfähig ist, und die Abwehrfähigkeit der Wirtslarven noch von den Zuchtbedingungen abhängt. Die nun auf Grund der Hypothese errechneten, theoretischen Resistenzwerte der Hybriden haben somit als absolute Zahlen keine Bedeutung, sondern es sind ihre relativen Unterschiede, welche die Gesetzmässigkeit der Resistenzveränderung innerhalb der Generationenfolge angeben.

Der resistente Stamm Brissago wäre somit homozygot für I,  $\text{♀} = I/I$ ,  $\text{♂} = I/$ ; der nicht resistente Erlenbach-Stamm entsprechend:

$\text{♀} = i/i$ ,  $\text{♂} = i/$ . Da wir annehmen, dass die Resistenz von Embryonen nur vom Genotypus der Mutter abhängt ( $I/I$ ,  $I/i$ ,  $i/i$ ), so setzen wir als theoretischen Resistenzwert einer Generation direkt die Genfrequenz von I der betreffenden Mütter ein. Diese ist natürlich gleich der Genfrequenz von I ihrer unbefruchteten Eier (bzw. der parthenogenetischen, männlichen Nachkommen). In Tabelle 2 sind die genotypischen Aufspaltungen und die dazugehörigen Genfrequenzen einer Generationenfolge der Kreuzung  $E \times Br$  ( $i/i \times I/$ ) aufgezeichnet. Die Genfrequenz ist in gewöhnlichen Brüchen, der dazugehörige theoretische Resistenzwert in Prozent angegeben. Auf eine Wiedergabe der Zahlenverhältnisse der reziproken Kreuzung  $Br \times E$  ( $I/I \times i/$ ) wird verzichtet, jedoch werden die betreffenden, hypothetischen Resistenzwerte in der Tabelle aufgeführt.

Die genotypischen Aufspaltungen, bzw. die Genfrequenzen einer Kreuzung zwischen diploiden Weibchen und haploiden Männchen zeigen im Laufe der Generationen bestimmte, mathematische Gesetzmässigkeiten. Die Regel, wonach die Genfrequenz eines Faktors (z. B. I, bzw. i) in einer bestimmten Generation ( $I_n$ , bzw.  $i_n$ ) das arithmetische Mittel aus den betreffenden väterlichen und mütterlichen Genfrequenzen darstellt, hat hier nur beschränkte Gültigkeit. Da nur die Weibchen aus befruchteten Eiern entstehen, ist diese Regel nur zur Berechnung der Genfrequenz von weiblichen Nachkommen anzuwenden ( $I_n \text{♀}$ ,  $i_n \text{♀}$ ). Die Genfrequenz der parthenogenetischen Männchen hingegen entspricht derjenigen ihrer Mütter.

TABELLE 2.

Generation		E × Br			Br × E			
		Weibchen		Männchen	Resistenz	Resistenz		
		$\frac{i/i}{i}$ :	$\frac{i/I}{I}$ :	$\frac{i/I}{I}$	%	%		
				$\frac{i}{i}$ :				
F <sub>1</sub>	G	0	1	0	1	0	0,0	100,0
	F	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$		1	0		
F <sub>2</sub>	G	1	1	0	1	1	50,0	50,0
	F	$\frac{3}{4}$	$\frac{1}{4}$		$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$		
F <sub>3</sub>	G	3	4	1	3	1	25,0	75,0
	F	$\frac{5}{8}$	$\frac{3}{8}$		$\frac{3}{4}$	$\frac{1}{4}$		
F <sub>4</sub>	G	15	14	3	5	3	37,5	62,5
	F	$\frac{11}{16}$	$\frac{5}{16}$		$\frac{5}{8}$	$\frac{3}{8}$		
F <sub>6</sub>	G	55	58	15	11	5	31,3	68,7
	F	$\frac{21}{32}$	$\frac{11}{32}$		$\frac{11}{16}$	$\frac{5}{16}$		
F <sub>6</sub>	G	231	226	55	21	11	34,4	65,6
	F	$\frac{43}{64}$	$\frac{21}{64}$		$\frac{21}{32}$	$\frac{11}{32}$		
F <sub>7</sub>	G	903	914	231	43	21	32,8	67,2
	F	$\frac{85}{128}$	$\frac{43}{128}$		$\frac{43}{64}$	$\frac{21}{64}$		
.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.
F <sub>n</sub>	.	2	1		2	1	33,3	66,7

Genotypische Aufspaltung (G) und Frequenz von  $i$ :  $I$  (F) im Laufe der Generationen (F<sub>1</sub> bis F<sub>7</sub>) der Kreuzung E × Br, sowie hypothetische Resistenzwerte (Resistenz) der beiden reziproken Kreuzungen E × Br und Br × E.

Zum Beispiel:

$x$  = Genfrequenz von I der Väter;  $1 - x$  = Genfrequenz von i der Väter.  
 $y$  = Genfrequenz von I der Mütter;  $1 - y$  = Genfrequenz von i der Mütter.  
 $I_n \varnothing$  (bzw.  $i_n \varnothing$ ) = Genfrequenz von I (bzw. i) der weiblichen Nachkommen.  
 $I_n \delta$  (bzw.  $i_n \delta$ ) = Genfrequenz von I (bzw. i) der männlichen Nachkommen.

		$\delta$	
		I x	i 1 - x
$\varnothing$	I y	I/I xy	I/i y(1 - x)
	i 1 - y	I/i x(1 - y)	i/i $\frac{(1 - y)}{(1 - x)}$

Für Weibchen gilt:

$$I_n \varnothing = xy + \frac{y(1-x)}{2} + \frac{x(1-y)}{2} = \frac{x+y}{2}$$

$$i_n \varnothing = \frac{(1-x) + (1-y)}{2} = \frac{1 - I_n \varnothing}{2}$$

Für Männchen gilt:

$$I_n \delta = y; \quad i_n \delta = 1 - y$$

In der Tabelle sind diese Bedingungen erfüllt. Das Verhältnis i: I im Laufe der Generationen bildet für die Weibchen dieselbe Zahlenreihe wie für die Männchen. Da jedoch die Genfrequenz der Männchen immer gleich derjenigen ihrer Mütter ist, ist die betreffende Zahlenreihe der Männchen gegenüber derjenigen der Weibchen um eine Generation nachverschoben. Der Grenzwert dieser Verhältnis-Zahlenreihe ist 2:1. So strebt das Verhältnis i: I für Männchen und Weibchen getrennt der Genfrequenz der betreffenden Kreuzung zu ( $E \times Br$ ).<sup>1</sup>

Typisch für den Verlauf der theoretischen Resistenzwerte in der Generationenfolge ist das „Oszillieren“ um einen Grenzwert, der für die Kreuzung  $I/I \times i/$  ( $Br \times E$ )  $66,67\% = 2/3$  ist, für  $i/i \times I/$  ( $E \times Br$ )  $33,33\% = 1/3$ , wobei  $2/3$  bzw.  $1/3$  die Genfrequenz von I der betreffenden Kreuzung darstellt. Sollte sich die Hypothese bestätigen, so müssten die Versuchsergebnisse der Kontrolllinien bis zur 4. Generation ca. ebenfalls oszillierende Resistenzwerte ergeben. Nach der  $F_4$  dürften die Abweichungen, welche sich aus dem biologischen Versuch ergeben, nahezu so gross oder grösser werden als die hypothetischen Differenzen zwischen zwei Generationen. Es ist zu erwarten, dass sich die Alternanz der Resistenz auch bei den Selektionslinien in den ersten 2 bis 3 Generationen noch zeigt. Später dürfte durch die Anhäufung von I/I- Genotypen (Br) dieser typische Verlauf der Resistenzwerte verwischt werden.

In Abb. 3 sind die hypothetisch errechneten Resistenzwerte, sowie diejenigen der Kontrollen und der Selektionslinien von beiden

<sup>1</sup> Herrn Dr. Ch. Zeller danke ich für seine freundliche Mithilfe bei der Ausarbeitung dieses Abschnittes.

Kreuzungen als Kurven dargestellt. Weil Kontrollexperimente erst von der 3. Generation an durchgeführt wurden, sind in der Abbildung an Stelle der 1. und 2. Generation Resistenzwerte früherer Kreuzungsversuche mit denselben Stämmen eingetragen worden (WALKER, 1959). Da Ueberparasitierung die Verhältnisse kompliziert (WALKER, 1961) wurden zur Berechnung der Resistenzwerte nur Parasiten aus einfach infizierten Wirtslarven berücksichtigt. Die Werte der beiden isolierten Selektionslinien (I,II) desselben Genotypus wurden zu einem einzigen zusammengefasst.

Bei beiden Kreuzungen fällt sofort auf, dass die Resistenz der Selektionszuchten bis zur 8. Generation durchwegs besser ist als diejenige der Kontrollen, was deutlich einen Selektionserfolg demonstriert (S. 215). Bei  $E \times Br$  zeigt die Selektionslinie bis zur 4., die Kontrolllinie bis zur 6. Generation das für die Hypothese typische Oszillieren der Resistenzwerte.

Die Kontrolllinie von  $Br \times E$  oszilliert entsprechend der Hypothese bis zur 4. Generation. Die Selektionskurve lässt den typischen Abfall in der 2. Generation vermissen, was möglicherweise mit der starken Verschimmelung jener Zucht zusammenhängt (S. 216). Von der 3. bis zur 8. Generation oszillieren die Selektionswerte auffallend parallel mit den hypothetischen Werten, wenn auch mit stark erhöhten Amplituden. Es wäre denkbar, dass durch Selektion das „Springen“ der Resistenz verstärkt würde: für alle Tiefpunkte der Resistenz, wie sie entsprechend der Hypothese jede 2. Generation wiederkehren, ist ein relatives Uebergewicht von  $i$ - Genen charakteristisch. In solchen Fällen kann Selektion besonders wirksam eingreifen, was sich durch eine starke Verbesserung der Resistenz in der nächsten Generation bemerkbar macht, zumal schon unabhängig von Selektion, wieder weniger  $i$ - Typen auftreten. Im Falle der reziproken Kreuzung  $E \times Br$  ist dieses Phänomen weniger zu erwarten, da infolge des grossen Uebergewichts der  $i$ - Gene die Selektion viel stärker einsetzen kann als bei  $Br \times E$ ; die relativ geringfügige Zunahme von  $i$ - Typen in jeder 2. Generation würde die Selektion nur um Unwesentliches verstärken. In Anbetracht der subtilen und z. T. recht undurchsichtigen Parasit-Wirt- Beziehungen darf jedoch die Spekulation in Einzelheiten nicht zu weit getrieben werden. Sicher ist, dass die Hypothese über die Vererbung der Resistenz, wie sie S. 216 formuliert wurde, durch die Versuchsergebnisse weitgehend bestätigt wird.

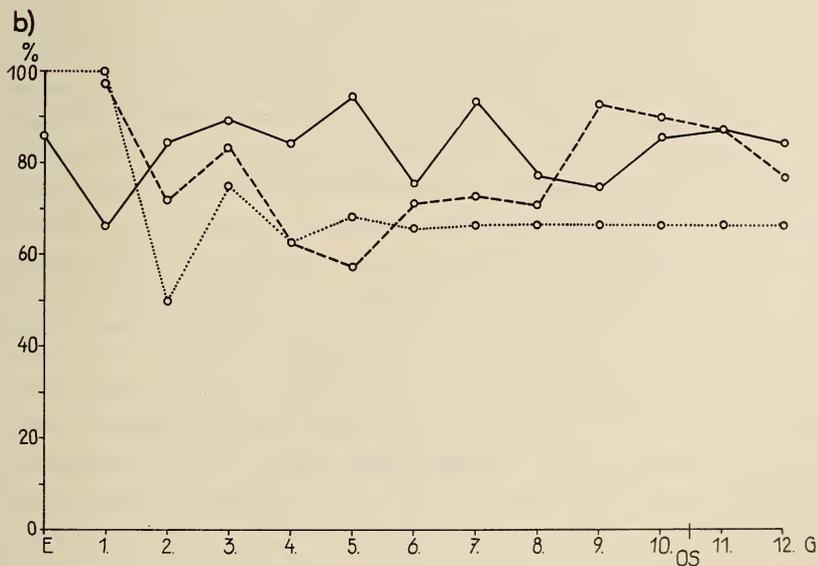
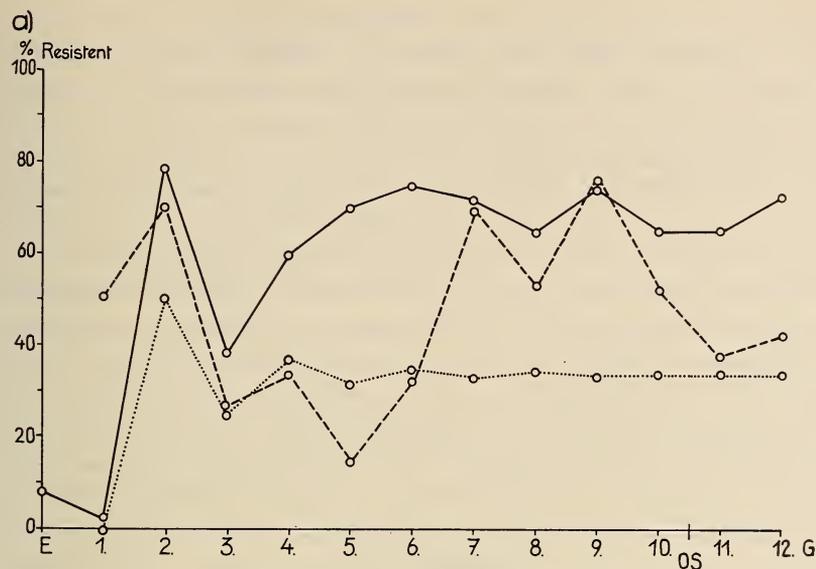


ABB. 3.

Resistenz (% nicht eingekapselte Embryonen) der Hybriden  $E \times Br$  (a) und  $Br \times E$  (b) gegen einfach parasitierte Hi-Wirte während 12 Generationen (G). Punktirt: Hypothese. Gestrichelt: Kontrollzucht. Ausgezogen: Selektionszucht. E: Resistenz des mütterlichen Elterstammes. OS: Massenzucht ohne Selektion während 2 Generationen.

Ein weiterer Hinweis auf den Erbgang, wie er in der Hypothese formuliert ist, stellt das Geschlechtsverhältnis der geschlüpften Wespen dar. Das normale Geschlechtsverhältnis von E- Wespen beträgt: ♀ : ♂ = 1 : 0,9; von Br- Wespen ♀ : ♂ = 1 : 0,86 (WALKER, 1959). Dasjenige der Kreuzungskontrollen beträgt für  $E \times Br$  1 : 0,98 und für  $Br \times E$  1 : 0,91.<sup>1</sup> Alle diese Werte kommen einem 1 : 1 Verhältnis sehr nahe. Wäre der Genotypus der Parasitenembryonen direkt entscheidend für deren Einkapselung bzw. Resistenz, und nicht derjenige der Mutter, so müsste sich dies in einer charakteristischen Verschiebung des normalen Geschlechtsverhältnisses zeigen. So wären in der  $F_1$  der Kreuzung  $E \times Br$  ( $i/i \times I/I$ ) alle Männchen  $i/$ , d. h. praktisch ohne Resistenz. Die Männchen würden somit eingekapselt, die  $I/i$  — Weibchen weit weniger. Bei den geschlüpften  $F_1$  -Wespen wäre demnach eine grosse Ueberzahl von Weibchen zu erwarten. Effektiv betrug das Geschlechtsverhältnis der 1. Generation in den beiden Zuchtschalen (I,II) von  $E \times Br$  3 : 3 (I) und 9 : 10 (II), bei einer relativ geringen Ueberinfektion von 21 Parasiten in 16 Wirtslarven (I) und 37/35 (II) (die Ueberinfektion muss für das Geschlechtsverhältnis berücksichtigt werden, weil aus mehrfach parasitierten Wirten, welche Wespenembryonen beiden Geschlechts enthalten, immer das Weibchen schlüpft; massive Ueberinfektion verschiebt daher das Geschlechtsverhältnis immer zu Gunsten der Weibchen (JENNI, 1951)). In beiden Zuchtschalen ist das Verhältnis annähernd 1 : 1, d.h. die Weibchen werden gleichermassen eingekapselt wie die Männchen. Die geringe Anzahl der geschlüpften Wespen beruht auf der mangelhaften Resistenz der Embryonen von E- Müttern; 93,4% aller dieser Embryonen wurden eingekapselt.

Anders liegen die Verhältnisse bei der reziproken Kreuzung  $Br \times E$  ( $I/I \times i/i$ ). In der  $F_1$  sind alle Männchen  $I/$ ; würde ihr Genotyp über Einkapselung entscheiden, wären sie alle resistent. Die Weibchen sind heterozygot, würden also häufiger eingekapselt als die Männchen. Unter den  $F_1$ - Wespen müsste somit ein Uebergewicht an Männchen entstehen. Tatsächlich aber schlüpften in den beiden Zuchtschalen (I,II) die Wespen in folgendem Verhältnis:

<sup>1</sup> Bei der Bestimmung dieser Geschlechtsverhältnisse wurde die Ueberinfektion berücksichtigt; d. h. die Werte geben an, in welchem Verhältnis Männchen und Weibchen geschlüpft wären, wenn keine Ueberinfektion stattgefunden hätte (S. 209).

♀ : ♂ = 11 : 7 (I, Ueberinfektion = 14/14), und 92 : 70 (II, Ueberinfektion = 74/58). Aus beiden Schalen schlüpften mehr Weibchen als Männchen, was im 2. Falle eine Folge von Ueberinfektion sein dürfte. Die heterozygoten Weibchen werden also nicht häufiger eingekapselt als die Männchen. Beide sind auf Grund des mütterlichen Plasmas (I/I) hoch resistent, nur 23,6% dieser Embryonen konnten eingekapselt werden.

In allen weiteren Generationen der Kreuzungen würde sich eine differenzielle Einkapselungshäufigkeit im Geschlechtsverhältnis weniger stark bemerkbar machen als in der F<sub>1</sub>. Die Schwankungen dieses Verhältnisses sind in der Regel grösser als die Unterschiede, die infolge verschiedener Resistenz von Männchen und Weibchen zu erwarten wären, so dass diese sich im Selektionsversuch nicht mehr feststellen liessen. Es wird daher auf eine ausführliche Tabelle der Geschlechtsverhältnisse verzichtet.

#### 4. DISKUSSION

In einer früheren Arbeit wurde dargelegt, dass die Abwehrreaktion von *Drosophila melanogaster* gegenüber *Pseudeucoila*-parasitierung verbessert werden kann (HADORN UND WALKER, 1960). Wir nahmen daher an, dass auch ein freier Wildstamm, der unter Parasitierung durch *Pseudeucoila* steht, durch natürliche Selektion seine Abwehrfähigkeit verbessern könnte. Es zeigt sich nun, dass *Pseudeucoila* ihrerseits die Möglichkeit hat, gegen die Abwehrreaktion des Wirtes resistent zu werden, so dass zwischen Wirts- und Parasitenstämmen ein kompliziertes, antagonistisches Verhältnis entsteht. Die Abwehrreaktion von *Drosophila* scheint aber auf wesentlich anderer genetischer Grundlage zu beruhen als die Resistenz des Parasiten. So sprechen im ersten Falle sämtliche Versuche für ein polyfaktorielles System mit teilweiser Dominanz (SCHLEGEL-OPRECHT, 1953). Entsprechend der polygenen Grundlage finden wir bei Wildstämmen von *Drosophila melanogaster* die verschiedensten Grade der Abwehrfähigkeit. Jeder Stamm zeichnet sich aus durch eine bestimmte Reaktionsstärke im Falle von Parasitierung durch *Pseudeucoila* (SCHLEGEL-OPRECHT, 1953). Diese Reaktionsfähigkeit kann sich auch ohne Selektion durch Parasitierung verändern (WALKER, 1959). Die Instabilität und Polygenie dürfte dieses System der Selektion besonders zugänglich machen.

Im Falle von wiederholter Parasitierung durch *Pseudeucoila*, wie dies beim Zusammenleben von Wirt und Parasit am selben Ort unvermeidlich ist, müsste im Laufe langer Zeit jeder *Drosophila*-stamm seine Abwehrfähigkeit erhöhen.

Anders liegen die Verhältnisse bezüglich der Resistenz von *Pseudeucoila* gegen die Abwehrreaktion des Wirtes. Es darf angenommen werden, dass sich diese Resistenz durch einen einfachen, weitgehend dominanten Faktor (I, bzw. i) vererbt, der das Eiplasma bzw. den entstehenden Embryo befähigt, die Wirtsreaktion zu unterdrücken (maternal effect). Ob für die Resistenz der Embryonen der diploide Genotypus der Mutter ausschlaggebend ist oder der haploide Genotypus der reduzierten, unbefruchteten Eier, kann auf Grund der bisherigen Untersuchungen nicht entschieden werden. Nehmen wir an, die Mutter sei heterozygot (I/i), so würden im ersten Falle in den unreduzierten Oozyten, entsprechend der Heterozygotie der Mutter, in beschränktem Masse Plasmapartikel gebildet, welche für die Resistenz der Embryonen verantwortlich sind. Ob nach den Reifeteilungen das Allel I oder i in ein Ei gelangt, würde die Resistenz des betreffenden Embryos nicht- oder nur wenig- beeinflussen. Ueber Einkapselung oder Resistenz eines Embryos würden daher mehr oder weniger zufällige Dichteunterschiede des Plasmafaktors entscheiden. Embryonen aus I- Eiern würden somit ungefähr gleich häufig eingekapselt wie diejenigen aus i-Eiern. Im zweiten Falle würde die Bildung des Plasmafaktors erst nach den Reifeteilungen einsetzen. I- Eier enthielten somit den Plasmafaktor im Gegensatz zu den i- Eiern. Entsprechend wären nur Embryonen, welche aus I- Eiern entstanden sind resistent, die andern (aus i-Eiern) jedoch nicht. In welchem Zeitpunkt der Plasmafaktor effektiv gebildet wird, könnte dann entschieden werden, wenn geeignete Markierungsgene zur Verfügung stehen; Embryonen aus I- bzw. i- Eiern können in dem Falle leicht unterschieden werden.

Alle Versuche über den Erbgang der Resistenz, wie auch die Unveränderlichkeit des Geschlechtsverhältnisses bei diesen Kreuzungsversuchen, bestätigen die Hypothese der monofaktoriellen Vererbung via Plasmafaktor. Wenn wir von allfälligen Einwirkungen des genotypischen Milieus absehen, so kann ein reiner, nicht resistenter *Pseudeucoila*-stamm wie Erlenbach (i/i) durch Selektion nicht verbessert werden, es sei denn, es hätte eine Mutation des be-

treffenden Locus (i→I) stattgefunden. In einem solchen Falle allerdings würde Selektion rasch und wirksam einsetzen, jedoch nur unter der Voraussetzung eines stark abwehrfähigen Wirtsstammes. Sollten in freier Natur *Pseudeucoila*stämme mit intermediärer Resistenz gefunden werden, müsste dies auf Heterozygotie des Faktors I beruhen. Immerhin ist auch denkbar, dass mit der Zeit Modifikatoren hinzukommen, so dass ein primär monofaktorielles System plurifaktoriell wird. Die bis anhin durchgeführten Untersuchungen geben nur unvollkommen Aufschluss über das komplizierte Zusammenspiel zwischen Parasiten- und Wirtspopulationen. Es darf aber angenommen werden, dass sowohl die Abwehrfähigkeit des Wirtes als auch die Resistenz des Parasiten gegen diese Abwehrfähigkeit gemäss ihrer genetischen Grundlage am Zustandekommen eines Populationsgleichgewichtes beteiligt sind. Dabei wird wechselseitige, direkte Selektion eine Rolle spielen. Es gibt jedoch auch Anhaltspunkte dafür, dass die betreffenden genetischen Systeme der Wirts- und Parasitenstämme noch durch andere Einflüsse verändert werden können als durch direkte Einwirkung des einen Partners auf den andern. So verändern *Drosophila*stämme ihr Abwehrvermögen z. T. ohne jemals unter Parasitierung gelitten zu haben (WALKER, 1959). Auch scheint dieses Abwehrvermögen mit der Vitalität des betreffenden *Drosophila*stammes gekoppelt zu sein (WALKER, 1961): vitalere Wirtslarven sind besser abwehrfähig als weniger vitale. Ferner zeigen auch die Kontrolllinien der *Pseudeucoila*-Kreuzungen (E × Br, Br × E) zeitweilige Verbesserungen der Resistenz, obwohl sie niemals — infolge von Einkapselung ihrer Embryonen durch einen reaktionsfähigen Wirtsstamm — unter direkter Selektion gestanden hatten.

Genauere Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Wirts- und Parasitenstämmen derselben geographischen Orte dürften wesentlich zum Verständnis dieses komplizierten, antagonistischen Systems beitragen.

### RÉSUMÉ

La guêpe *Pseudeucoila bochei* se développe à l'intérieur de la larve de *Drosophila melanogaster*, laquelle présente une réaction de défense consistant en un encapsulement du corps parasite. L'auteur a tenté d'améliorer la résistance de la guêpe à cette réaction de

défense de l'hôte. Cette résistance est forte chez les *Pseudeucoila* provenant de Brissago (Tessin, Suisse), elle est nulle chez les individus provenant d'Erlenbach (Zürich). Une sélection sur 12 générations pour modifier la résistance n'a eu aucun effet sur les individus homozygotes, tandis que la résistance partielle des hybrides entre les deux souches a été améliorée. La résistance de la guêpe semble bien dépendre d'un gène unique I (= Inhibitor) agissant durant l'oogenèse sur le cytoplasme de l'oeuf; par conséquent, c'est le génotype de la mère seul qui détermine la résistance de la génération suivante.

## 5. SUMMARY

An attempt has been made to improve the resistance of the parasitic wasp *Pseudeucoila bochei* against the defence reaction of its larval host (*Drosophila melanogaster*). Two different stocks of *Pseudeucoila* were used: 1. Brissago (Ticino, Switzerland) which shows high resistance towards encapsulation by the host and 2. Erlenbach (Zürich, Switzerland) which shows none, and also their reciprocal hybrids. During 12 generations of selection the resistance of the homozygous stocks could not be changed, whereas the intermediate resistance of the hybrids clearly improved. The result of this experiment supports an hypothesis that was made in a former paper (WALKER, 1959), according to which the resistance of the wasp depends upon a single dominant gene I (= Inhibitor). This gene acts during oogenesis and through its influence the cytoplasm of the egg acquires resistance against the host's defence reaction. Consequently only the genotype of the mother determines the resistance of the next generation (i.e. a maternal effect).

## LITERATUR

- HADORN, E. und I. WALKER. 1960. *Drosophila und Pseudeucoila. I. Selektionsversuche zur Steigerung der Abwehrreaktion des Wirtes gegen den Parasiten.* Rev. Suisse de Zool.
- JENNI, W. 1951. *Beitrag zur Morphologie und Biologie der Cynipide Pseudeucoila bochei Weld, eines Larvenparasiten von Drosophila melanogaster Meig.* Acta zool. 32: 177-254.

- SCHLEGEL-OPRECHT, E. 1953. *Versuche zur Auslösung von Mutationen bei der zoophagen Cynipide Pseudeucoila bochei Weld und Befunde über die stammspezifische Abwehrreaktion des Wirtes Drosophila melanogaster.* Z. f. Vererbungslehre, 85: 245-281.
- WALKER, I. 1959. *Die Abwehrreaktion des Wirtes Drosophila melanogaster gegen die zoophage Cynipide Pseudeucoila bochei Weld.* Rev. Suisse de Zool., 66: 569-632.
- 1961. *Drosophila und Pseudeucoila. II. Schwierigkeiten beim Nachweis eines Selektionserfolges.* Rev. Suisse de Zool., 68: 252-263.
-



# 15. Beitrag zur Kenntnis der Malacodermata Afrikas (Col.).

von

**W. WITTMER**

Herrliberg-Zürich

Mit 16 Textabbildungen.

## CANTHARIDAE

### ***Ichthyurus tanganyikanus* n.sp.**

♂ Gelb, Augen, Schläfen fast bis zur Mitte der Stirne, Fühler vom 4. oder 5. Gliede an, letztes Abdominalsegment, alle Tarsen, Vorder- und Hinterschienen ganz, obere Spitze der Mittelschienen, obere Hälfte der Hinterschenkel, obere Spitze der Mittelschenkel, schwarz bis braun. Vorderschenkel gelb, oben der Länge nach mehr oder weniger stark angedunkelt. Halsschild mit einer etwas verschwommenen, in der Mitte mitunter unterbrochenen M-förmigen braunen Makel.

Kopf mit den Augen breiter als der Halsschild, Augen in der Mitte des Kopfes sehr nahe beieinander stehend, gerade noch genügend Platz für die beiden Fühlergruben lassend, welche die ganze Breite einnehmen, Basis der Stirn vor dem Halsschildvorderrand, bis auf eine deutliche Längserhebung in der Mitte, eingedrückt. Fühler schnurförmig, die Koxen der Mittelbeine erreichend, 4. Glied eine Spur länger als das 3. Halsschild nur wenig breiter als lang, Seiten in der basalen Hälfte fast parallel, dann nach vorne verengt, Basalrand deutlich, ziemlich breit, Seitenränder schmaler besonders nach vorne deutlich abgesetzt, Vorderrand fehlt, Scheibe

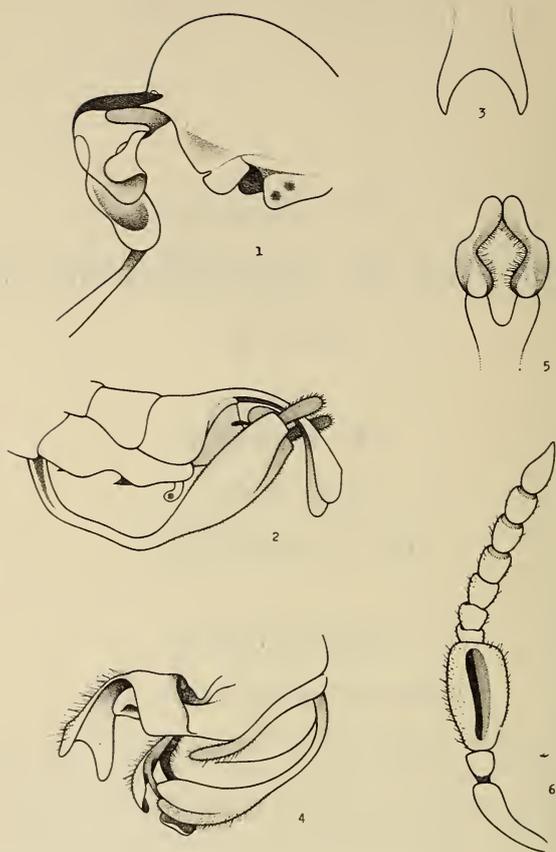


FIG. 1-6.

- FIG. 1. Mittelbein von *Ichthyurus tanganyikanus*  
n. sp. ♂
- FIG. 2. Letzte Abdominalsegmente von *Prosthaptus suspectus* n. sp. ♂
- FIG. 3. Letztes Tergit von *Prosthaptus suspectus*  
n. sp. ♂
- FIG. 4. Letzte Abdominalsegmente von *Prosthaptus mirabilicornis* Pic ♂
- FIG. 5. Spitze des letzten Sternits von *Prosthaptus mirabilicornis* Pic ♂
- FIG. 6. Fühler von *Prosthaptus mirabilicornis* Pic ♂

fast in den Vorderecken tief eingedrückt, Oberfläche glatt, glänzend, mit Spuren erloschener Punkte. Flügeldecken die Koxen der Hinterbeine nicht erreichend, jede Decke nach hinten ziemlich gleichmässig verengt, Spitzen kaum gerundet, fast abgestutzt, Ober-

fläche grob gewirkt, matt. Mittelbeine (fig. 1) mit stark verdickten Schenkeln, auf der Oberseite mit zwei herausstehenden Lamellen bewehrt, die grössere, gegen die Spitze gelegene mit einem seitlichen Einschnitte, die kleinere befindet sich ungefähr in der Mitte des Schenkels, zwischen den beiden Lamellen ist meistens noch eine Dritte sichtbar, welche sich auf der Unterseite des Schenkels befindet. Schienen stark difform mit einem ohrenförmigen Gebilde an der Spitze und einer blattförmigen, fast runden, etwas durchsichtigen Scheibe darunter. Erstes Tarsenglied eher noch etwas länger als die übrigen vier zusammengenommen. Letztes Abdominaltergit dreieckig eingeschnitten.

Länge: 7 mm.

Fundort: Tanganyika, Bez. Lindi, Ndanda, 300 m, 1.12.1958, leg C. Lindemann. Holotypus in der Zool. Staatssammlung, München, Paratypus in meiner Sammlung.

Nahe verwandt mit *I. becquarti* Pic. Die neue Art ist kleiner, hat anders geformte Mittelbeine, abgesehen von der verschiedenen Färbung des ganzen Körpers.

#### ***Prosthaptus suspectus* n.sp.**

♂ Schwärzlich, erste 4 Fühlerglieder gelb (Rest abgebrochen), 3. mit einem dunkeln Längswulst.

Kopf mit den Augen ungefähr so breit wie der Halsschild. Fühler mit dem 2. Gliede breiter als lang, 3. stark vergrössert, fast so lang wie das 1. und 2. zusammengenommen, breiter als das 1. an der Spitze, Seiten fast parallel, mit einem breiten etwas erhabenen Längswulst, 4. breiter als lang, eher etwas länger als das 2., die restlichen Glieder fehlen. Halsschild breiter als lang, Seiten gegen die Vorderecken vorstehend, nach oben gerichtet, Oberfläche glatt, fein behaart. Flügeldecken verkürzt, die Koxen der Hinterbeine etwas überrand, fast glatt, wenig behaart. Letzte Abdominalsegmente siehe fig. 2 und 3. Letztes Tergit in einen langen, gebogenen Fortsatz ausgezogen, welcher sich gegen die Spitze verbreitert und hier tief, halbkreisförmig ausgeschnitten ist. Vorletztes Sternit lang und schmal, letztes ausserordentlich lang, Bügel zuerst sehr schmal, zweimal etwas kantig gebogen, dann verbreitert, wie aufgeblasen, Spitze tief gerundet ausgehöhlt, jederseits an der Spitze mit einem kleinen, länglichen Anhängsel.

Länge: 2-2.5 mm.

Fundort: Congo, Elisabethville (lumière) 11.1951-2.1952, leg. Ch. Seydel. Holotypus im Musée Royal de l'Afrique Centrale, Tervuren.

Verwandt mit *P. mirabilicornis* (Pic) (fig. 4-6 das 4. Fühlerglied ist unter dem 3. versteckt) und *singularicornis* (Pic) (fig. 7-9), durch die verschiedene Fühlerform und die sehr verschieden gebildeten letzten Hinterleibssegmente leicht zu trennen.

## MALACHIIDAE

### *Sphinginopalpus testaceicollis* n.sp.

♂ Gelbbraun, Fühler vom 5. oder 6. Gliede an gebräunt, Flügeldecken schwarzbraun, ein Querband hinter den Schultern, an der Naht unterbrochen, Seitenrand schmal und Spitzen ziemlich breit gelbbraun, Spitzen aller Tibien, am breitesten bei den Hintertibien, sowie Spitzen der Hinterschenkel leicht, angedunkelt.

Kopf mit den Augen kaum breiter als der Halsschild, Stirne leicht gewölbt, Oberfläche glatt. Kiefertaster (fig. 10). Fühler (fig. 11) die Schulterbeulen etwas überragend, 1. Glied auf der Innenseite, kurz nach der Basis ausgerandet und in einen langen Zahn ausgezogen, welcher ungefähr so lang ist wie der Rest des 1. Gliedes von der Ausrandung an gerechnet, 2. ungefähr so lang wie das 4., 3. fast doppelt so lang wie das 2. Halsschild länger als breit, gegen die Basis verengt, jedoch nur wenig eingeschnürt, vordere 2/3 stark aufgewölbt, Oberfläche dieses Teiles kaum wahrnehmbar mikrochagriniert, fast glatt erscheinend, basaler Teil deutlich, fein mikrochagriniert, matt. Flügeldecken länglich, nach hinten wenig, jedoch deutlich erweitert, die falschen Epipleuren stehen nur wenig hervor, Punktierung auf dem basalen Drittel deutlich, grob, jedoch erloschen, nach hinten ganz verschwindend.

Länge: 2 mm.

Fundort: Tanganyika, Uwemba bei Njombe, 2000 m, 11. und 13.11.1958, leg. Dr. C. Lindemann. Holotypus in der Zool. Staatssammlung, München, Paratypus in meiner Sammlung.

Verwandt mit *S. rufithorax* v. *infasciatus* Pic und v. *bugalanus* Pic, verschieden durch die Färbung des 1. Fühlergliedes, auf dem die schwarze Makel fehlt. Von den übrigen Arten der Gattung durch den einfarbig gelbbraunen Kopf und Halsschild verschieden.

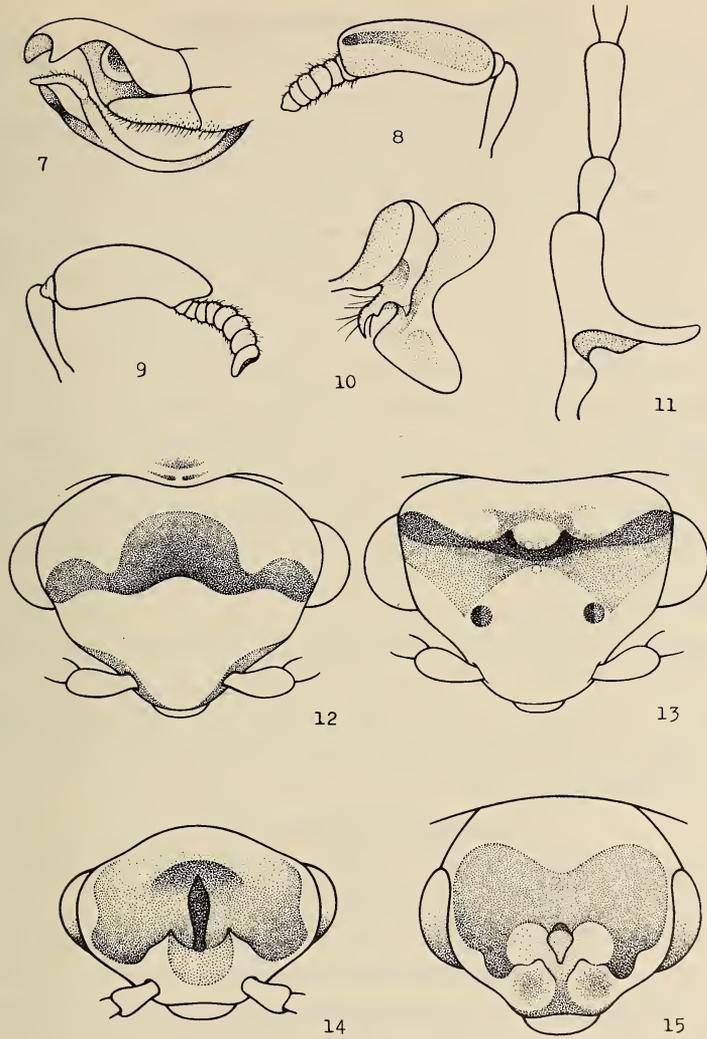


FIG. 7-15.

- FIG. 7. Letzte Abdominalsegmente von *Prosthaptus singularicornis* Pic ♂  
 FIG. 8. Fühler von *Prosthaptus singularicornis* Pic ♂, Oberseite.  
 FIG. 9. Fühler von *Prosthaptus singularicornis* Pic ♂, Unterseite.  
 FIG. 10. Letztes Glied des Kiefertasters von *Sphinginopalpus testaceicollis* n. sp. ♂  
 FIG. 11. Drei erste Fühlerglieder von *Sphinginopalpus testaceicollis* n. sp. ♂  
 FIG. 12. Kopf von *Dinometopus indentatus* n. sp. ♂  
 FIG. 13. Kopf von *Dinometopus tanganus* n. sp. ♂  
 FIG. 14. Kopf von *Hedybius transversevittatus* n. sp. ♂  
 FIG. 15. Kopf von *Hedybius interruptus* n. sp. ♂

**Dinometopus indentatus n.sp.**

♂ Schwarz, 2. bis 5. Fühlerglied, Spitzen und Basis der Vordertibien und Vordertarsen gebräunt.

Kopf (fig. 12) mit den Augen viel breiter als der Halsschild, Interokularaushöhlung klein, wenig breit, gegen den Halsschild halbkreisförmig gerundet, nicht durch eine scharfe Linie abgegrenzt, seitlich ziemlich dicht mit weissen Haärchen besetzt, nach vorne durch einen scharfen Rand abgesetzt, welcher in der Mitte ein wenig gerundet-gewölbt ist, seitlich neben jedem Auge ein seichter Eindruck, Vorderkopf ziemlich flach. Fühler lang, die Koxen der Hinterbeine erreichend, Glieder vom 3. an unter sich ungefähr gleich lang. Halsschild ungefähr so breit wie lang, in der vorderen Hälfte am breitesten, gegen die Basis stark verengt, eingeschnürt, Basalrand abgesetzt, Vorderrand in der Mitte leicht spitz ausgezogen und mit einem länglichen Eindruck versehen, Oberfläche glatt, Basalrand matt. Flügeldecken nach hinten etwas erweitert, erloschen punktiert, glatt.

Länge: 1,5—2 mm.

Fundort: Abyssinien, leg Raffray. Holotypus im Naturhistorischen Museum, Genf.

Leicht erkennbar an dem eigentümlich geformten Halsschildvorderrand, welcher vorgezogen ist und in der Mitte einen länglichen Eindruck aufweist.

**Dinometopus tanganus n.sp.**

♂ Einfarbig schwarz, nur die Fühlerglieder 2 bis 5 und die Unterseite des 1. Fühlergliedes zum Teil gelb.

Kopf (fig. 13) zwischen den Augen der ganzen Breite nach quer eingedrückt, Oberrand der Aushöhlung ziemlich scharf abgegrenzt, nach vorne ohne scharfe Abgrenzung, Zähnchen in der Mitte angedeutet, Vorderkopf ziemlich flach, über jeder Fühlerwurzel ein kleiner, fast runder Eindruck. Fühler verhältnismässig lang, vom 3. Gliede an unter sich fast gleich lang. Vorderer Teil des Halsschildes stark aufgewölbt, gegen die Basis verengt, vor der Basis eingedrückt, Basalrand, Basalecken und Seiten bis zur Mitte kragenförmig aufstehend. Flügeldecken fast unpunktirt, glatt, staubartig behaart.

Länge: 1.5-2 mm.

Fundort: Tanganyika, Laiverero, 22.1.1960, leg. Dr. Szumyoghi. Holotypus in Museum Budapest.

**Hedybius transversevittatus n.sp.**

♂ Schwarz, mit schwachem bläulichem Metallschimmer auf dem grössten Teil der Oberfläche, Flügeldecken mit starkem violettem Schimmer, ausgehöhlter Teil des Kopfes bis zu den Augen gelb bis gelborange, Mittelzahn angedunkelt, 2. und 3. Fühlerglied und Basis des 4., besonders auf der Unterseite etwas aufgehell, Flügeldecken mit einer breiten, durchgehenden, orangeroten Quermakel, welche an der Naht etwas verengt ist.

Kopf (fig. 14) mit den Augen viel breiter als der Halsschild, Interokularaushöhlung breit und tief, von den Augen nur durch einen sehr schmalen, ziemlich gleichmässig breiten Saum getrennt, Oberrand der Aushöhlung in der Mitte nur wenig vorstehend, leicht gerundet, Mittelzahn lang und schmal, leicht nach vorne gebogen; über jeder Fühlerwurzel eine Verdickung, napfförmig eingedrückt, Hinterrand dieses Eindruckes, spitz, zahnartig erhöht. Fühler langgezogen, vom 4. Gliede an schwach gezahnt. Halsschild breiter als lang, Seiten gegen die Basis gerundet verengt, Scheibe leicht gewölbt, Oberfläche glatt, mit vereinzelt Haarpunkten. Flügeldecken erloschen punktiert, ziemlich dicht abstehend behaart.

♀ Kopf einfach, einfarbig blauviolett.

Länge: 4 mm.

Fundort: Natal, Van Reenen, Drakensberg, Nov./Dez. 1926, leg. R. E. Turner. Holo-, Allo- und Paratypus im British Museum, London, Paratypus in meiner Sammlung.

Sehr nahe mit *H. tridens* Champ. verwandt, der Kopf ist bei der neuen Art etwas stärker ausgehöhlt, die seitlichen Zähne in der Interokularaushöhlung kleiner, nicht dunkel gefärbt.

**Hedybius interruptus n.sp.**

♂ Schwarz, Kopf und Halsschild schwach metallisch, Flügeldecken stark blau bis violett schimmernd, Interokularaushöhlung gelb, Mittelzahn angedunkelt, Unterseite des 2. und 3. Fühlergliedes kaum wahrnehmbar aufgehell, jede Flügeldecke mit einer gelben Seitenmakel hinter den Schulterbeulen, welche gegen die Naht verschmälert ist, diese jedoch nicht berührt.

Kopf (fig. 15) mit den Augen etwas breiter als der Halsschild, Interokularaushöhlung breit, die Augen fast erreichend, Saum welcher die Augen von der Aushöhlung trennt zuerst gleichmässig breit, dann nach vorne plötzlich breiter werdend, etwas vor-

stehend, Oberrand der Aushöhlung in der Mitte etwas ausgezogen, mit stumpfer Spitze, Mittelzahn fast gerade, fast in rechtem Winkel aus der Aushöhlung hervorrage, zwischen dem Mittelzahn und jeder Fühlerwurzel, ein etwas länglicher Eindruck, welcher gegen den Mittelzahn in einen fast dreieckigen Zahn ausgezogen ist. Fühler lang, die Koxen der Hinterbeine erreichend, vom 3. Gliede an schwach gezahnt. Halsschild breiter als lang, Seiten gegen die Basis gerundet verengt, Scheibe leicht gewölbt, Oberfläche glatt, mit Haarpunkten. Flügeldecken ziemlich grob, etwas erloschen punktiert, Behaarung ziemlich dicht, greis, abstehe.

Länge: 4 mm.

Fundort: Basutoland, Holotypus in meiner Sammlung.

Mit *H. tripustulatus* Champ. verwandt. Die neue Art ist besonders durch die grossen, glatten Eindrücke zwischen dem Mittelzahn der Interokularaushöhlung und den Fühlerwurzeln erkenntlich.

### **Hedybius ruficeps n.sp.**

♂ Orangerot, Augen, Schildchen, Hinterbrust und Abdomen schwarz, Flügeldecken blauviolett.

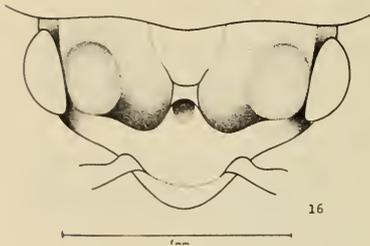


FIG. 16.

Kopf von *Hedybius ruficeps* n. sp. ♂

Kopf (fig. 16) mit den Augen schmaler als der Halsschild, neben jedem Auge eine stumpfe Beule, in der Mitte zwischen den Augen ein Längswulst, welcher an seiner schmalsten Stelle quer eingedrückt ist. Fühler nicht sehr lang, die Schulterbeulen kaum überragend, vom 4. oder 5. Gliede an gezahnt. Halsschild breiter als lang, Seiten ungefähr gerundet verengt, Scheibe leicht gewölbt, glatt, glänzend, nur mit vereinzelt, dunklen, borstenartigen Haaren besetzt. Flügeldecken glatt, dazwischen zerstreut, erloschen punktiert.

Länge: 3 mm.

Fundort: Bechuanaland, Tuli Distr. 10.1954. Holotypus in meiner Sammlung.

Infolge der ganz ungewöhnlichen Kopfbildung und Färbung kann die Art mit keiner mir bekannten verglichen werden.

## RÉSUMÉ

Description de huit espèces nouvelles de Malacodermes (Coléoptères) d'Afrique, soit:

*Cantharidae*: *Ichthyurus tanganyikanus*, *Prosthaptus suspectus*

*Malachiidae*: *Sphinginopalpus testaceicollis*, *Dinometopus indentatus*, *D. tanganus*, *Hedybius transversevittatus*, *H. interruptus*, *H. ruficeps*.

---



---

---

# 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

*Ce fascicule renferme les travaux présentés à l'Assemblée générale de la Société suisse de Zoologie tenue à Berne les 10 et 11 mars 1962.*

GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1962



# REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 69. En cours de publication.

	Pages
N° 1. H. GISIN, Sur la faune européenne des Collemboles IV. (Avec 27 figures dans le texte) . . . . .	1
N° 2. V. AELLEN et P. STRINATI, Nouveaux matériaux pour une faune cavernicole de la Suisse . . . . .	25
N° 3. R. BERNASCONI, Ueber einige für die Schweiz neue oder seltene höhlenbewohnende Insekten, Crustacen und Mollusken . . . . .	67
N° 4. M. IMPEKOVEN, Die Jugendentwicklung des Teichrohrsängers ( <i>Acrocephalus scirpaceus</i> ). Eine Verhaltensstudie . . . . .	77
N° 5. M. VON ORELLI, Die Uebertragung der Spermatophore von <i>Octopus vulgaris</i> und <i>Eledone</i> ( <i>Cephalopoda</i> ). (Mit 1 Kunstdrucktafel und 1 Textabbildung) . . . . .	193
N° 6. J. SCHWOERBEL, <i>Lebertia</i> ( <i>Hexalebertia</i> ) <i>sefveoides</i> n. spec., eine neue Quellungmilbe aus den Alpen ( <i>Hydracarina</i> ). (Mit 3 Textabbildungen) . . . . .	203
N° 7. I. WALKER, <i>Drosophila</i> und <i>Pseudeucoila</i> III. Selektionsversuche zur Steigerung der Resistenz des Parasiten gegen die Abwehrreaktion des Wirtes. (Mit 3 graphischen Darstellungen) . . . . .	209
N° 8. W. WITTMER, 15. Beitrag zur Kenntnis der <i>Malacodermata</i> Afrikas (Col.). (Mit 16 Textabbildungen) . . . . .	229
N° 9. P. A. TSCHUMI, Form- und Musterbildung bei der Tetrapodenextremität. (Mit 7 Textabbildungen) . . . . .	239
N° 10. J. SCHWARTZKOPFF, Der Gehörsinn bei Insekten und Wirbeltieren. (Mit 17 Abbildungen) . . . . .	256
N° 11. MICHAEL BALLS, Spontaneous neoplasms in amphibians. Summary . . . . .	285
N° 12. A. W. BLACKLER, Transfer of Primordial Germ-Cells between two Subspecies of <i>Xenopus laevis</i> . Summary . . . . .	286
N° 13. Jacques BOVET, Mise en évidence d'un effet directionnel dans le retour au gîte des Rongeurs. Résumé . . . . .	287
N° 14. P. S. CHEN, Trennung der freien Aminosäuren und Peptide von Seeigelleiern mittels Ionen-austauschchromatographie. 1 (Mit 1 Textabbildung und 3 Tabellen) . . . . .	288
N° 15. Edw. FLÜCKIGER und Petra OPERSCHALL, Die funktionelle Reife der Neurohypophyse bei neonaten Nestflüchtern und Nesthockern . . . . .	297
N° 16. E. HADORN und D. BÜCK, Ueber Entwicklungsleistungen transplantierter Teilstücke der Eizel-Imaginalscheiben von <i>Drosophila melanogaster</i> (Mit 5 Abbildungen) . . . . .	302
N° 17. Hans-Rudolf HAEFELFINGER, Quelques faits concernant la nutrition chez <i>Favonius branchialis</i> (Rathke 1806) et <i>Stiliger vesiculosus</i> (Deshayes 1864), deux Mollusques Opisthobranches. (Avec 4 figures dans le texte) . . . . .	311
N° 18. H. HEDIGER, Tierpsychologische Beobachtungen aus dem Terrarium des Zürcher Zoos. (Mit 5 Textabbildungen) . . . . .	317

(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

---

COMMUNICATION FAITE A L'ASSEMBLÉE DE LA SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE  
A L'OCCASION DU CONGRÈS DE LA SOCIÉTÉ HELVÉTIQUE DES SCIENCES  
NATURELLES A BIENNE LE 23 SEPTEMBRE 1961

MITGETEILT AN DER VERSAMMLUNG DER SCHWEIZERISCHEN ZOOLOGISCHEN  
GESELLSCHAFT ANLÄSSLICH DER TAGUNG DER SCHWEIZERISCHEN NATUR-  
FORSCHENDEN GESELLSCHAFT IN BIEL DEN 23. SEPTEMBER 1961

---

N<sup>o</sup> 9. **P. A. Tschumi**, Biel. — Form- und Musterbildung  
bei der Tetrapodenextremität. (Mit 7 Textabbildungen.)

*Herrn Prof. Dr. F. E. Lehmann zum 60. Geburtstag gewidmet.*

Ich möchte in dieser Arbeit einen Ueberblick geben über den heutigen Stand der Untersuchungen der Formbildung von Tetrapoden-Extremitäten.

Die Entwicklung beginnt jeweils mit einer Verdickung der Somatopleura in der zukünftigen Gliedmassengegend. Diese Verdickung tritt bald in engen Kontakt mit der darüberliegenden Epidermis, oder es wandern, wie dies bei Anuren der Fall ist, Zellen aus der Somatopleuraverdickung an die gegenüberliegende Epidermis. So entsteht die erste Anlage der Extremitätenknospe.

Die Knospe wächst nunmehr durch Mitose ihrer eigenen Zellen. Aus der Umgebung wachsen nur noch Blutgefässe und etwas später Nerven ein. Die noch heute etwa vertretene Auffassung, die Gliedmassenmuskulatur entwickle sich aus eirwandernden Myotomfortsätzen (HAMILTON, BOYD, MOSSMAN 1952; MILAIRE 1956) ist mit experimentellen Befunden nicht mehr vereinbar (BYRNES 1898; LEWIS 1910; DETWILER 1934, 1955; SAUNDERS 1948 b, AMPRINO & CAMOSSO 1958 b).

Aus der zuerst linsenförmigen Knospe bildet sich eine runde, etwas keilförmige Knospe. Der distale Bereich breitet sich dann zur Hand- oder Fusspalette aus (Fig. 1). In dieser entstehen die Finger- oder Zehenanlagen. Unterdessen hat sich in den proximalen Bereichen der Anlage das Mesenchym zu Vorknorpel verdichtet. Die Skelettanlagen entstehen so in proximo-distaler Reihenfolge.

Von besonderem Interesse ist bei den bisher untersuchten Extremitätenknospen die Struktur der apikalen Epidermis. Sie ist schon bei jüngsten Knospen dicker als die übrige Knospenepidermis und bildet dann eine besonders bei Amnioten deutliche Leiste, die Epidermis-, Ektoderm- oder Randleiste (Fig. 2). Wir werden noch auf diese Leiste zu sprechen kommen.

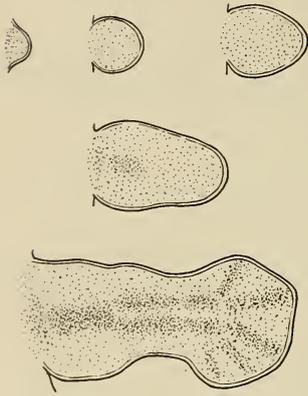


FIG. 1.  
Entwicklung  
einer Hinterextremität  
von *Xenopus laevis*.

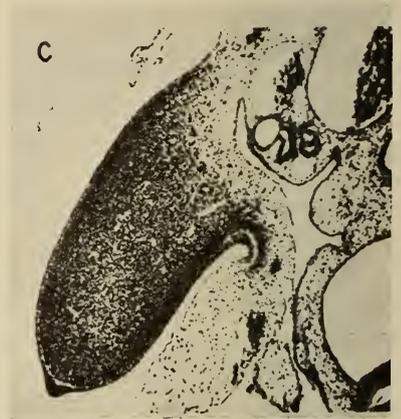


FIG. 2.  
Längsschnitt durch Flügelknospe des  
Hühnchens mit deutlicher apikaler  
Randleiste. (Aus SAUNDERS, J. W.,  
*J. exp. Zool.*, Vol. 108. 1948.)

Es wurde lange stillschweigend angenommen, dass eine Extremitätenknospe durch gleichmässige Entfaltung von Anfang an vorliegender präsumtiver Anlagenbereiche wächst. Diese Auffassung wurde durch SAUNDERS (1948 a) widerlegt. Er zeigte durch Setzen von Vitalmarken in Flügelknospen von Hühnchen, dass eine junge Knospe zur Hauptsache aus den präsumtiven proximalen Bereichen besteht, und dass die distalen Anlagenbereiche an der äussersten Knospenspitze durch Proliferation des Mesoderms gebildet und in proximo-distaler Reihenfolge niedergelegt werden.

Analoge Markierungsversuche, die ich mit Beinanlagen von *Xenopus* ausführte, ergaben im wesentlichen dasselbe: In die Knospenspitze eingegeführte Farbmärken werden zuerst stark gedehnt und bleiben dann zurück (Fig. 3). Distale Marken finden sich

später, je nach dem Alter der Knospe, im Oberschenkel-, Unterschenkel-, Fuss- oder Zehenbereich (Tschumi 1955, 1957). Aus den Markierungsversuchen liessen sich für Hühnchen und *Xenopus* Karten des präsumtiven Anlagenmusters verschieden alter Extre-

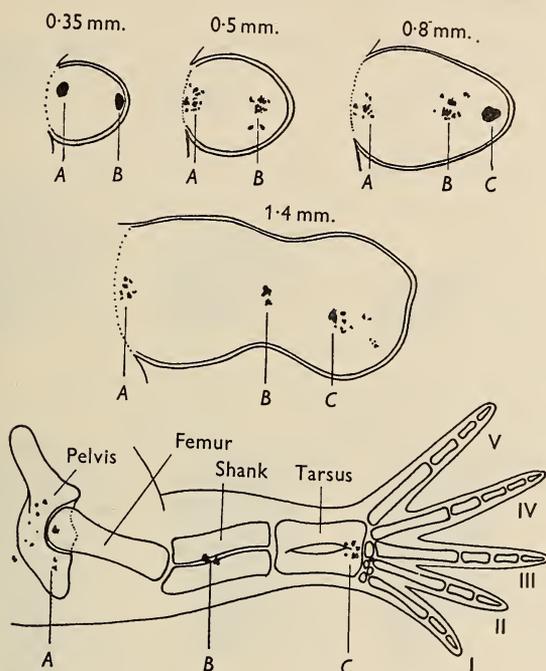


FIG. 3.

Das Zurückbleiben der in die Knospenspitze gesetzten Farbmarken veranschaulicht die apikale Proliferation der Knospe.  
(Aus Tschumi, P. A., *J. Anat.*, Vol. 91, 1957.)

mitätenknospen aufstellen (Fig. 4) (SAUNDERS 1948 a; HAMPÉ 1956; AMPRINO & CAMOSSO 1956, 1958 b; Tschumi 1957).

Die apikale Proliferation der Knospe erfolgt in unmittelbarer Nähe der schon erwähnten Epidermisleiste. Die neuen Befunde liessen daher kausale Beziehungen zwischen dem apikalen Knospenswachstum und der Ektodermleiste vermuten.

Damit kommen wir zur Kausalanalyse der Extremitätenentwicklung.

Die Entwicklungsphysiologie der Extremitäten hat zwei grössere Schübe erlebt. Der erste wurde 1918 durch HARRISON's Arbeiten an *Amblystoma* eingeleitet und dauerte bis in die 30er Jahre. Das Interesse richtete sich damals vor allem auf Probleme der Determination der Gliedmassenanlagen, auf die Induktion von

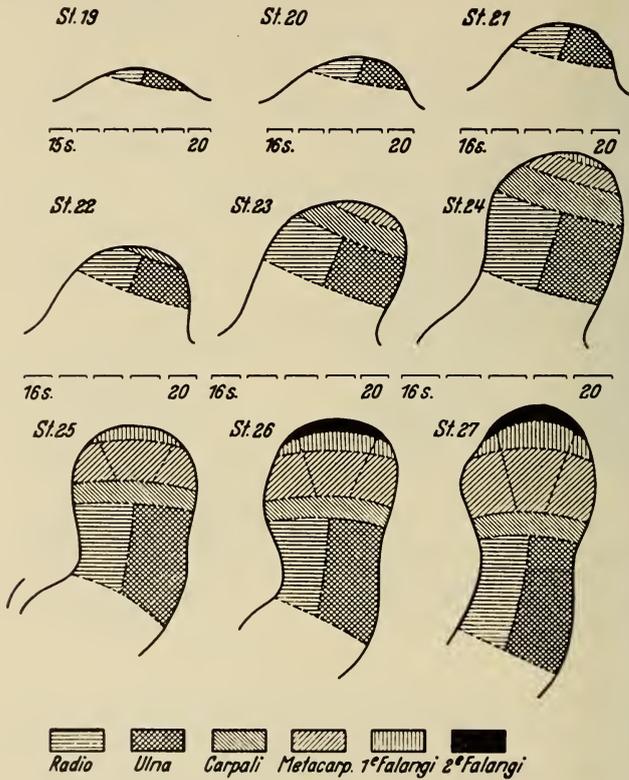


FIG. 4.  
Karte der präsumtiven Anlagenbereiche verschieden alter Flügelknospen des Hühnchens.  
(Aus AMPRINO u. CAMOSSO, *Roux' Arch.*, Bd. 150, 1958.)

Extremitäten, auf die Lokalisierung eines Extremitätenfeldes, endlich auch schon auf die Bedeutung von Mesoderm und Ektoderm für die Extremitätenentwicklung.

Die Entstehung von Extremitäten konnte durch Arbeiten von BALINSKY (1927 a, b, 1933, 1937) und FILATOW (1930) an Urodelen

mit der Existenz von Feldern in Zusammenhang gebracht werden. Diese Felder, eines für Hinter- und eines für Vorderextremität, erstrecken sich auf beinahe das ganze Seitenmaterial des Embryos. Sie kennzeichnen sich durch ihre Fähigkeit, auf Implantation künstlicher Induktoren (Ohrbläschen, Nasenplakoden) durch Bildung einer Extremität zu reagieren. Diese Fähigkeit tritt im späten Schwanzknospenstadium auf und erlischt nach dem Sichtbarwerden der Vorderextremität. Analoge Extremitätenbildungspotenzen wurden durch PERRI (1951, 1952) auch bei Anuren nachgewiesen. Ferner haben GUYÉNOT und Mitarbeiter gezeigt, dass sogar bei adulten Urodelen noch ausgedehnte Felder oder Territorien für Extremitätenregeneration existieren (s. GUYÉNOT, DINICHERT-FAVARGER, GALLAND 1948).

Massgebend für die spätere Entwicklung ist die Determination des präsumtiven Extremitätenmaterials bzw. die Segregation der Felder. Dies erfolgt sehr früh, vermutlich während der Gastrulation selbst. Die Invagination bestimmt gleichzeitig auch die Qualität als Vorder- oder Hinterextremität sowie die antero-posterior Polarität (HARRISON 1918, 1921; ROTMANN 1931; DETWILER 1933). Die dorso-ventral Polarität wird später, nach dem Schwanzknospenstadium determiniert (SWETT 1927). Damit ist ein Koordinatensystem für die spätere Formbildung gegeben.

Als Träger der für die Entwicklung wesentlichen Faktoren, wie Tendenz zu Gliedmassenbildung überhaupt, Polarität, Wachstumsrate, Artspezifität, wurde von den erwähnten Autoren das Mesoderm der Anlage angesehen. Aus heteroplastischen Kombinationen von Ektoderm und Mesoderm (ROTMANN 1933; HEATH 1953) ging aber hervor, dass das Ektoderm mehr als eine bloss passive Rolle spielt. Dass ein inniger Kontakt zwischen Mesoderm und Ektoderm für die Entwicklung einer Extremitätenanlage unentbehrlich sei, wurde ursprünglich durch STEINER (1928), dann aber vor allem durch FILATOW (1928, 1930 b, 1932) und BALINSKY (1929, 1931, 1935) aufgezeigt. Beide Autoren setzten sich sehr für eine morphogenetische Rolle der Epidermis ein. Trotzdem blieb dieses heute wieder sehr aktuelle Problem in den 30er Jahren unausgeschöpft liegen.

Der zweite Schub der Extremitätenentwicklungsphysiologie wurde von SAUNDERS (1948 a) ausgelöst. Nachdem er die apikale Proliferation der Gliedmassenanlage entdeckt hatte, richtete er

seine Aufmerksamkeit auf die Bedeutung, die die Epidermisleiste für das apikale Wachstum haben könnte. SAUNDERS entfernte die Leiste von Hühnchen-Flügelknospen. Dies hatte zur Folge, dass kein apikales Wachstum mehr stattfand, und dass sich nur die niedergelegten proximalen Flügelbereiche entwickelten. Je älter die operierten Knospen waren, desto mehr distale Elemente kamen zur Entwicklung, dies in Übereinstimmung mit dem Muster präsumtiver Anlagenbereiche. Damit war eindeutig gezeigt, dass bei Hühnchen die Epidermisleiste einen sehr wesentlichen Einfluss auf das apikale Wachstum des Mesoderms ausübt, einen Einfluss, den man wiederholt mit einer Induktionswirkung verglichen hat.

Diese aufsehererregenden Befunde SAUNDERS brachten die Entwicklungsphysiologie der Extremitäten wieder in Gang, diesmal vor allem an Hühnchen (SAUNDERS und Mitarbeiter, ZWILLING und Mitarbeiter, AMPRINO, CAMOSSO, BARASA, HAMPÉ, BELL). Eigene Versuche an Beinknospen von *Xenopus* zeigten, dass die apikale Epidermis der Beinknospen von Amphibien dieselbe Schlüsselstellung für das Wachstum der Knospe einnimmt wie die Leiste der Vögel. Der Unterschied besteht darin, dass die Leiste der Vögel nach Extirpation trotz epitheliale Wundverschluss nicht mehr gebildet wird, während sie bei Amphibien sehr leicht regeneriert. Ihre Bedeutung konnte hier daher nicht durch blosses Entfernen der Epidermis nachgewiesen werden, sondern das Knospenmesenchym musste als Transplantat von jeglicher Epidermis isoliert (Fig. 5) aufgezogen werden (TSCHUMI 1957).

Die Versuche, die bis heute an Hühnchen und Amphibien gemacht wurden, erlaubten fast übereinstimmend, die Bedeutung der Epidermis genauer zu umschreiben: Sie ist in der Tat unentbehrlich für das apikale Wachstum der Knospe; sie bildet aber nur ein Zwischenglied in einem komplexen Wechselspiel zwischen Mesoderm und Ektoderm. In diesem Wechselspiel scheint das Mesoderm die führende Rolle zu haben. Es induziert in der darüberliegenden Epidermis zunächst eine Affinität für Mesodermzellen (FILATOW 1932) und später die Bildung einer mehr oder weniger deutlichen Leiste, welche nun ihrerseits auf das Mesoderm zurückwirkt, indem sie u. a. dessen apikale Proliferation anregt und überhaupt ermöglicht.

Die führende Rolle des Mesoderms geht aus folgenden Befunden hervor: Ein Beinknospenmesoderm-Transplantat von

*Xenopus*, welches von Epidermiszellen beliebigen Ursprungs überwachsen wird, induziert in dieser Epidermis die Bildung einer neuen Leiste und proliferiert dann weiter (Tschumi 1957). SAUNDERS (1949, zit. in ZWILLING 1961) führte ein Glimmerplättchen zwischen die EktoderMLEISTE und das Mesoderm einer

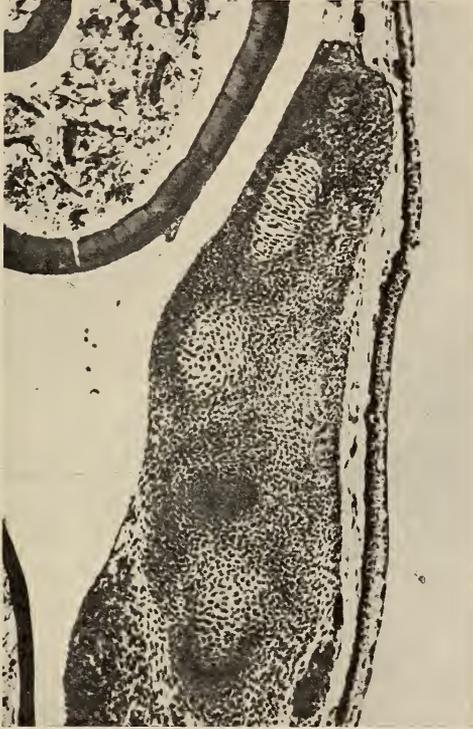


FIG. 5.

10-tägiges Transplantat von Beinknospenmesenchym von *Xenopus* in der Bauchwand einer Larve. Das Transplantat wächst und differenziert sich hier ohne Epidermis, proliferiert aber distal nicht mehr weiter.

Flügelknospe ein. Dies hatte zur Folge, dass die Leiste degenerierte. Ihr Weiterbestehen scheint also von dauernden mesodermalen Einflüssen abhängig zu sein, die ZWILLING als «ectodermal ridge maintenance factor» bezeichnet hat. Dieser Faktor fehlt vermutlich

im Mesoderm einer flügellosen Mutante (wingless): Am 3. Bebrütungstag degeneriert nämlich hier die Leiste, und die Weiterentwicklung der Knospen wird dadurch unterbrochen (ZWILLING 1949). Wird das Knospenmesoderm dieser Mutante mit einer genetisch normalen Leiste kombiniert, dann degeneriert auch die normale Leiste (ZWILLING 1956 d). Erblich polydaktyles Flügelknospenmesoderm induziert normales Ektoderm zur Bildung einer zu grossen Ektodermleiste, welche dann ihrerseits überzählige Strahlen auswachsen lässt (ZWILLING 1956 c; ZWILLING UND HANSBOROUGH 1956).

Dass auch die späteren Phasen der Morphogenese von mesodermalen Faktoren bestimmt werden, zeigen folgende Versuche: Wenn Flügelknospen-Mesoderm mit Beinknospen-Epidermis kombiniert wird (und umgekehrt), dann erfolgt die Entwicklung immer gemäss dem Mesoderm (ZWILLING 1955). SAUNDERS, CAIRNS & GASSELING (1957) transplantierten präsumtives Oberschenkelmesoderm unter die Ektodermleiste einer Flügelknospe. Die Flügelleiste induzierte apikale Proliferation des Beintransplantates, wobei aber typische Fussteile, wie Zehen, Krallen und Schuppen gebildet wurden. Dass epidermale Strukturen, namentlich auch Federn, durch das Mesoderm induziert werden, hatten SAUNDERS und Mitarbeiter schon früher gezeigt (SAUNDERS 1947, 1951; CAIRNS & SAUNDERS, 1954; SAUNDERS, GASSELING & CAIRNS 1955; CAIRNS 1955). Dies wurde auch durch AMPRINO & CAMOSSO bestätigt (1959 d). Endlich entstehen in chimaerischen Extremitäten, die aus Enten-Mesoderm und Hühnchen-Ektoderm bestehen, typische Entenfüsse mit Schwimmhäuten (ZWILLING 1959).

Nachdem aber die Epidermis durch mesodermale Einflüsse geformt wurde, wirkt sie sogar gestaltend auf das Mesoderm zurück: Wird etwa bei Hühnchen (ZWILLING 1956 a) oder *Xenopus* (TSCHUMI 1956) die Epidermiskalotte um 90 Grad gedreht, dann entwickeln sich die nach der Drehung niedergelegten Bein- oder Flügelteile mit entsprechend modifizierter Polarität. Ueberzählige Leisten induzieren ferner die Entstehung überzähliger Strahlen (ZWILLING 1956 b; TSCHUMI 1956), und eine Epidermiskalotte, die mit zerstückeltem Mesenchym ausgefüllt wird, veranlasst dieses zur Bildung normaler Extremitätenteile. Ohne Epidermis bilden solche Mesenchymfragmente keine identifizierbaren Strukturen (ZWILLING 1961).

Die vom Mesoderm auf die Epidermis übergegangenen Eigenschaften werden also gleichsam auf das neu sich bildende Mesoderm zurückprojiziert. Die Induktionswirkung der Epidermis auf das Mesoderm ist also sicher keine primäre sondern vielmehr eine anhaltende Reaktion auf ursprünglich mesodermale Einflüsse.

Ueber die Natur dieser Wechselbeziehungen ist noch wenig bekannt. In der Ektodermleiste der Säuger sind alkalische Phosphatase und RNA angehäuft (McALPINE 1955; HINRICHSSEN 1956; MILAIRE 1956). Dies deutet auf besondere Stoffwechselaktivität der Leiste, könnte aber auch mit den in der Leiste häufigen Pyknosen zusammenhängen (CAMOSSO, JACOBELLI & PAPPALETTERA 1960). Von besonderem Interesse ist die Abhängigkeit einer normalen Blutversorgung der Knospe von der Ektodermleiste (TSCHUMI 1957; GASSELING & SAUNDERS 1959, 1961; BARASA 1960; siehe aber auch AMPRINO & BARASA 1959). Die grosse Marginalvene von Amphibien-Beinknospen, die stets unmittelbar unter der Ektodermleiste liegt (Fig. 6), fehlt bei ektodermlosen Mesodermtransplantaten. Die Spitze solcher Knospen ist relativ schwach durchblutet (Fig. 7). Ferner hat Drehung der Leiste um 90 Grad oder Verdoppelung der Leiste entsprechend abgeänderten Verlauf bzw. Verdoppelung der Randvene zur Folge. Entwicklung und Verlauf der Marginalvene werden also bei *Xenopus* durch die Ektodermleiste bestimmt. Vielleicht ist die Bedeutung der Ektodermleiste zum Teil wenigstens in ihrem Einfluss auf die Entwicklung der distalen Blutgefäße zu suchen, denn nur eine intensive Durchblutung der Knospenspitze gewährleistet ihr eine ausreichende Zufuhr von Aufbaustoffen.

Die hier dargelegte Bedeutung der Epidermisleiste für die Entstehung distaler Extremitätenstrukturen ist wiederholt von der italienischen Arbeitsgruppe in Frage gestellt worden (AMPRINO & CAMOSSO 1955 a, b, 1958 a-c, 1959 a-c, 1960, 1961; BARASA 1959, 1960). Sie streiten der Epidermis eine morphogenetisch-induktive Bedeutung ab. Dass sich nach Entfernung der Ektodermleiste keine distalen Strukturen mehr entwickeln, führen sie darauf zurück, dass mit der Leiste auch die schmale Zone des distalen Mesenchyms entfernt wird. Aus dieser Zone entstehen ja bekanntlich neue distale Strukturen. Das Entblößen des Mesenchyms soll ferner dessen Zellen schädigen. Die erwähnten Autoren sowie neuerdings auch die Amerikaner BELL und Mitarbeiter (siehe BELL,

SAUNDERS & ZWILLING 1959) stützen sich ferner auf Versuche, in welchen auch ohne Ektodermleiste distale Strukturen entstanden sein sollen. Diese Einwände sind gegenwärtig Gegenstand weiterer Untersuchungen. Von eigenen Beobachtungen an *Xenopus* kann ich dazu bemerken, dass alle distalen Strukturen, die ich ge-

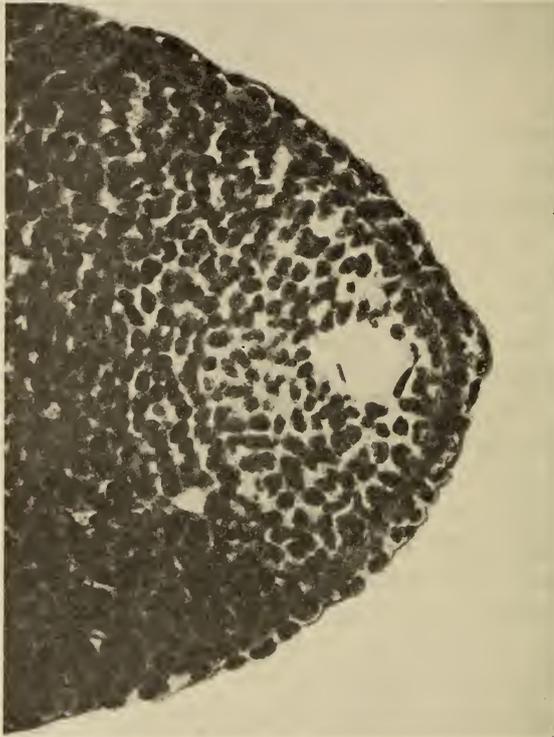


FIG. 6.

Schnitt durch die Spitze einer Beinknospe von *Xenopus*. Unmittelbar über der Randvene liegt die schwach ausgeprägte Ektodermleiste. Vergl. mit Fig. 2.

legentlich aus vermeintlich ektodermfreiem Mesoderm erhielt, von Epidermis ausgekleidet waren (TSCHUMI 1957). Diese war somit nicht restlos entfernt worden und regenerierte. In meinen Versuchen fand eine Proliferation ohne Epidermis nie statt. Hierfür können kaum Entfernung, Verletzung oder nachträgliche Dege-

neration des Mesenchyms verantwortlich gemacht werden: In zahlreichen Fällen floss die Marginalvene nach dem Abziehen der Epidermis weiter, und nach chemischer Maceration der Epidermis blieb sogar die Basalmembran auf dem Mesenchym liegen: Das Abziehen der Epidermis erfolgte also in mehreren Fällen ohne Verletzung des apikalen Mesenchyms. Das Mesoderm wies zudem am Transplantationsort fast keine, jedenfalls weniger Pyknosen auf als mit Epidermis transplantierte Knospen, welche stets vollständige Extremitäten ergaben.

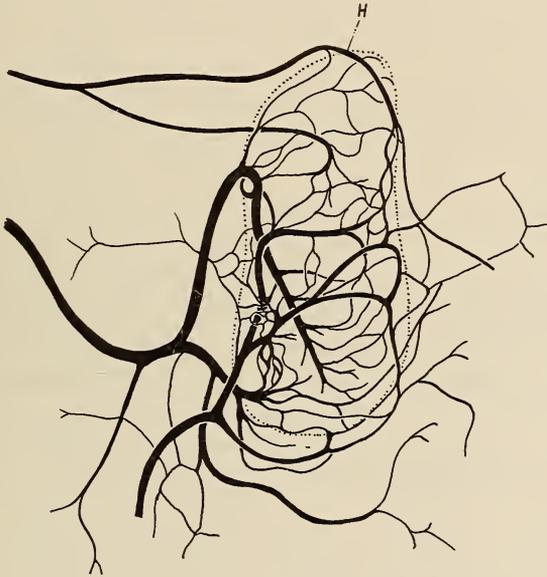


FIG. 7.

Die Durchblutung eines epidermislosen Mesenchymtransplantates von *Xenopus*. Die Blutgefäße wurden durch Injektion mit Tusche sichtbar gemacht. Die Knospenspitze (oben) ist nur schwach durchblutet und weist keine Randvene auf. Das mit H bezeichnete Gefäß liegt in der Wirtsepidermis.

Ausgehend von den bisher eindeutigen Befunden an Amphibien möchte ich zum Schluss die Entwicklung der Extremitätenknospe wie folgt darstellen: Es lassen sich während des Wachstums der Knospe zwei experimentell trennbare Prozesse unterscheiden. Im ersten wird an der Knospenspitze durch apikale Proliferation das neue präsumtive Material bereitgestellt. Dieser Prozess ist bei Amphibien unbestreitbar das Ergebnis der hier dargelegten Wechselwirkungen zwischen Mesoderm und Epidermis.

Den zweiten Prozess bilden Wachstum, Aufgliederung und Differenzierung des an der Spitze niedergelegten Materials. Die Versuche an Hühnchen und Amphibien zeigen hier übereinstimmend, dass diese Phase von der Epidermis nicht mehr abhängig ist. Die einmal niedergelegten Bereiche wachsen und differenzieren sich ohne Epidermis ebenso gut wie in der intakten Knospe (Fig. 5). Die Differenzierung der distalen Bereiche wird in diesem zweiten Prozess vermutlich von den schon weiter differenzierten proximalen Teilen induziert (AMPRINO & CAMOSSO 1958 a, c, 1959 a, c; SAUNDERS, GASSELING & BARTIZAL 1959) und nicht von der Ektodermleiste. In dieser Hinsicht haben Amprino, Camosso und Barasa recht, wenn sie der Epidermisleiste eine morphogenetische Rolle absprechen. Es scheint mir aber, dass sie unsere erste Phase übersehen, in der die primär mesodermalen Einflüsse via Ektoderm übermittelt werden. Durch Vermittlung der Ektodermleiste scheinen hier nicht nur die apikale Proliferation an sich sondern auch die Struktur, Polarität, Durchblutung und Grösse der Zehnpalette bestimmt zu werden. Die so entstehende Mesenchymmasse ist dann ihrerseits wieder massgebend bei der Aufgliederung in Strahlen: Die Palette erblich polydaktyler Hühnchen wird mittels einer zu grossen Ektodermleiste zu gross angelegt (ZWILLING 1956 e). Umgekehrt führt die experimentelle Verkleinerung der Palette zu einer Verminderung der Zahl der Strahlen (BRETSCHER 1949; BRETSCHER & TSCHUMI 1951; TSCHUMI 1954). Dabei scheint physiologische Konkurrenz im Spiel zu sein, indem die zuerst auftretenden Strahlen die letzten auskonkurrenzieren. Die Natur dieser Konkurrenz ist allerdings noch schwer zu definieren und bedarf noch eingehender Untersuchungen.

#### LITERATUR

- AMPRINO, R. et BARASA, A. 1959. *Le rôle du réseau vasculaire dans la formation de duplications expérimentales de l'ébauche des extrémités*. C.R. Ass. Anat. Montpellier, mars, 65-68.
- et CAMOSSO, M. 1955 a. *Ricerche sperimentali sulla morphogenesi degli arti nel pollo*. J. exp. Zool. 129: 453-493.
- et CAMOSSO, M. 1955 b. *Le rôle morphogénétique de la crête ectodermique apicale du bourgeon des membres de l'embryon de poulet*. C.R. Ass. Anat. Paris, juillet: 197-203.
- et CAMOSSO, M. 1956. *Etude expérimentale de la morphogénèse de l'aile dans l'embryon de poulet*. Arch. Biol. 67: 613-633.

- AMPRINO, R. and CAMOSSO, M. 1958 a. *Experimental observations on influences exerted by the proximal over the distal territories of the extremities*. *Experientia* 14: 241.
- e CAMOSSO, M. 1958 b. *Analisi sperimentale dello sviluppo dell'ala nel embrione di pollo*. *Roux' Archiv* 150: 509-541.
- et CAMOSSO, M. 1958 c. *Modifications expérimentales de l'organogénèse de l'aile de poulet*. *C.R. Ass. Anat. Gand, mars-avril*: 93-102.
- e CAMOSSO, M. 1959 a. *Formazione di duplicità distali in trapianti crociati ala-arto pelvico nell'embrione di pollo*. *Boll. Soc. ital. Biol. sper.* 35: 1033-1035.
- and CAMOSSO, M. 1959 b. *On the role of the apical ridge in the development of the chick embryo limb bud*. *Acta anat.* 38: 280-288.
- et CAMOSSO, M. 1959 c. *Observations sur les duplications expérimentales de la partie distale de l'ébauche de l'aile chez l'embryon de poulet*. *Arch. Anat. micr. Morph. exp.* 48: 261-305.
- and CAMOSSO, M. 1959 d. *Feather formation in heterotopically grafted terminal parts of the leg bud in chicken embryos*. *J. exp. Zool.* 142: 533-551.
- e CAMOSSO, M. 1960. *Nuovi fatti in contrasto con l'ipotesi di una attività induttrice della « cresta apicale » dell'abbozzo delle estremità*. *Atti Soc. ital. Anat.* 68: 216-221.
- and CAMOSSO, M. 1961. *Development of digits from the proximal pre-axial material of the wing and hind limb bud in chick embryos*. *Experientia* 17: 92.
- BALINSKY, B. I. 1927 a. *Xenoplastische Ohrbläschentransplantation zur Frage der Induktion einer Extremitätenanlage*. *Roux' Arch.* 110: 63-70.
- 1927 b. *Ueber experimentelle Induktion der Extremitätenanlage bei Triton mit besonderer Berücksichtigung der Innervation und Symmetrieverhältnisse derselben*. *Roux' Arch.* 110: 71-88.
- 1929. *Ueber die Mesodermverschiebungen bei der Extremitäteninduktion*. *Roux' Arch.* 116: 604-632.
- 1931. *Zur Dynamik der Extremitätenknospenbildung*. *Roux' Arch.* 123: 565-648.
- 1933. *Das Extremitätenfeld, seine Ausdehnung und Beschaffenheit*. *Roux' Arch.* 130: 704-746.
- 1935. *Selbstdifferenzierung des Extremitätenmesoderms im Interplantat*. *Zool. Jahrb. Zool. Physiol.* 54: 327-348.
- 1937. *Ueber die zeitlichen Verhältnisse bei der Extremitäteninduktion*. *Roux' Arch.* 136: 250-285.
- BARASA, A. 1959. *Conséquences de l'ablation de l'épaississement épidermique apical de l'ébauche de l'aile du poulet*. *C.R. Ass. Anat. Montpellier, mars*: 78-81.

- BARASA, A. 1960. *Conseguenze dell'ablazione della cresta ectodermica apicale sullo sviluppo dell'abbozzo dell'ala nell'embrione di pollo*. Riv. Biol. 52: 257-292.
- BELL, E., SAUNDERS, J. W. and ZWILLING, E. 1959. *Limb development in the absence of ectodermal ridge*. Nature 184: 1736-1737.
- BRETSCHER, A. 1949. *Die Hinterbeinentwicklung von Xenopus laevis Daud. und ihre Beeinflussung durch Colchicin*. Rev. Suisse Zool. 56: 33-96.
- und TSCHUMI, P. 1951. *Gestufte Reduktion von chemisch behandelten Xenopus Beinen*. Rev. Suisse Zool. 58: 391-398.
- BYRNES, E. F. 1898. *Experimental studies on the development of limb muscles in Amphibia*. J. Morphol. 14: 105-140.
- CAIRNS, J. M. 1955. *A comparison of the patterns of feather distribution produced by transplants of (A) ectoderm with subjacent mesoderm and (B) deep mesoderm from the same donor area, to different hosts*. Anat. Rec. 121: 271.
- and SAUNDERS, J. W. 1954. *The influence of embryonic mesoderm on the regional specification of epidermal derivatives in the chick*. J. Exp. Zool. 127: 221-248.
- CAMOSSO, M., JACOBELLI, V. e PAPPALETTERA, N. 1960. *Ricerche descrittive e sperimentali sull'organogenesi dell'abbozzo dell'ala dell'embrione di pollo*. Riv. Biol. 52: 323-357.
- DETWILER, S. R. 1933. *On the time of determination of the antero-posterior axis of the forelimb in Amblystoma*. J. exp. Zool. 64: 405-444.
- 1934. *An experimental study of spinal nerve segmentation in Amblystoma with reference to the plurisegmental contribution to the brachial plexus*. J. exp. Zool. 67: 395-441.
- 1955. *Experiments on the origin of the ventro-lateral trunk musculature in the urodele Amblystoma*. J. exp. Zool. 129: 45-75.
- FILATOW, D. 1928. *Ueber die Verpflanzung des Epithels und des Mesenchyms einer vorderen Extremitätenknospe bei Embryonen von Axolotl*. Roux' Arch. 113: 240-244.
- 1930 a. *Die Beeinflussung der Extremitätenanlage von Anuren durch in ihrer Nähe angebrachte Transplantate*. Roux' Arch. 121: 272-287.
- 1930 b. *Ueber die Wechselbeziehungen des Epithels und des Mesenchyms einer vorderen Extremitätenknospe beim Axolotl*. Roux' Arch. 121: 288-311.
- 1932. *Entwicklungsbeschleunigung in Abhängigkeit von einer künstlichen Vergrößerung der Anlage*. Zool. Jahrb. Zool. Physiol. 51: 589-634.
- GASSELING, M. T. and SAUNDERS, J. W. 1959. *Effects of the apical ectodermal ridge on the vascular pattern and distribution of cellular deaths in the limb bud of the chick embryo*. Anat. Rec. 134: 567-568.

- GASSELING, M. T. and SAUNDERS, J. W. 1961. *Effect of the apical ectodermal ridge on growth of the versene stripped chick limb bud*. *Developmental Biol.* 3: 1-25.
- GUYÉNOT, E., DINICHERT-FAVARGER, J. et GALLAND, M. 1948. *L'exploration du territoire de la patte antérieure du Triton*. *Rev. Suisse Zool.* 55: 1-120.
- HAMILTON, W. J., BOYD, J. D. and MOSSMAN, H. W. 1952. *Human Embryology*. Heffer, Cambridge.
- HAMPÉ, A. 1956. *Sur la topographie des ébauches présomptives du membre postérieur du poulet*. *C.R. Acad. Sci. Paris* 243: 970-973.
- HARRISON, R. G. 1918. *Experiments on the development of the forelimb of Amblystoma, a selfdifferentiating equipotential system*. *J. exp. Zool.* 25: 413-461.
- 1921. *On relations of symmetry in transplanted limbs*. *J. exp. Zool.* 32: 1-136.
- HEATH, H. D. 1953. *Regeneration and growth of chimaeric amphibian limbs*. *J. exp. Zool.* 122: 339-366.
- HINRICHSSEN, K. 1956. *Die Bedeutung der epithelialen Randleiste für die Extremitätenentwicklung*. *Z. Anat. Entw. gesch.* 119: 350-364.
- LEWIS, W. H. 1910. *The relation of the myotomes to the ventrolateral musculature and to the anterior limbs in Amblystoma*. *Anat. Rec.* 4: 183-190.
- MCALPINE, R. J. 1955. *Alcaline glycerophosphatase in the early development of the limb buds of the rat embryo*. *Anat. Rec.* 121: 408.
- MILAIRE, J. 1956. *Contribution à l'étude morphologique et cytochimique des bourgeons de membres chez le Rat*. *Arch. Biol.* 67: 297-391.
- PERRI, R. 1951. *Ricerche sperimentali sull'induzione di arti supranumerari negli Anfibi Anuri*. *R.C. Accad. Lincei* 3: 41-114.
- 1952. *Particolari aspetti del complesso induttore competenza risultanti da ricerche sperimentali sul cristallino e sugli arti*. *Riv. Biol.* 44: 181-207.
- ROTMANN, E. 1931, 1933. *Die Rolle des Ektoderms und Mesoderms bei der Formbildung der Kiemen und Extremitäten von Triton*. *Roux' Arch.* 124: 747-794; 129: 85-119.
- SAUNDERS, J. W. 1948 a. *The proximo-distal sequence of origin of the parts of the chick wing and the role of the ectoderm*. *J. exp. Zool.* 108: 363-404.
- 1948 b. *Do the somites contribute to the formation of the chick wing?* *Anat. Rec.* 100: 756.
- 1951. *The role of the mesoderm in organizing the regional specificity of epidermal derivatives in the skin of the chick*. *Anat. Rec.* 111: 450.
- CAIRNS, J. M. and GASSELING, M. T. 1957. *The role of the apical ridge of ectoderm in the differentiation of the morphological structure and inductive specificity of limb parts in the chick*. *J. Morphol.* 101: 57-87.

- SAUNDERS, J. W., GASSELING, M. T. and CAIRNS, J. M. 1955. *Effect of implantation site on the development of an implant in the chick embryo*. Nature 175: 673.
- STEINER, K. 1928. *Entwicklungsmechanische Untersuchungen über die Bedeutung des ektodermalen Epithels der Extremitätenknospe von Amphibienlarven*. Roux' Arch. 113: 1-11.
- SWETT, F. H. 1927. *Differentiation of the Amphibian limb*. J. exp. Zool. 47: 385-439.
- TSCHUMI, P. A. 1954. *Konkurrenzbedingte Rückbildungen der Hinterextremität von Xenopus nach Behandlung mit einem Chloraethylamin*. Rev. Suisse Zool. 61: 177-270.
- 1955. *Versuche über die Wachstumsweise von Hinterbeinknospen von Xenopus laevis Daud. und die Bedeutung der Epidermis*. Rev. Suisse Zool. 62: 281-288.
- 1956. *Die Bedeutung der Epidermisleiste für die Entwicklung der Beine von Xenopus laevis Daud.* Rev. Suisse Zool. 63: 707-716.
- 1957. *The growth of the hindlimb bud of Xenopus laevis and its dependence upon the epidermis*. J. Anat. 91: 149-173.
- ZWILLING, E. 1949. *The role of the epithelial components in the developmental origin of the « wingless » syndrome of chick embryos*. J. exp. Zool. 111: 175-188.
- 1955. *Ectoderm-mesoderm relationship in the development of the chick embryo limb bud*. J. exp. Zool. 128: 423-441.
- 1956 a-d. *Interaction between limb bud ectoderm and mesoderm in the chick embryo*. J. exp. Zool. 132: 157-187, 219-253.
- 1956 e. *Genetic mechanism in limb development*. Cold Spr. Harb. Sym. quant. Biol. 21: 349-354.
- 1959. *Interaction between ectoderm and mesoderm in Duck-Chicken limb bud chimaeras*. J. exp. Zool. 142: 521-532.
- 1961. *Limb morphogenesis*. Advances in Morphogenesis, Vol. 1: 301-330. Acad. Press Inc. New York.
- and HANSBOROUGH, L. A. 1956. *Interaction between limb bud ectoderm and mesoderm in the chick embryo. III. Experiments with polydactylous limbs*. J. exp. Zool. 132: 219-239.
-

*Seront publiés dans d'autres revues :*

*Werden in anderen Zeitschriften veröffentlicht :*

- E. Engelmann.** Ueber die Steuerung der Corpora allata-Funktionen bei der Schabe *Leucophaea*. — Erscheint in extenso unter dem Titel: « Further experiments on the regulation of the sexual cycle in females of *Leucophaea maderae* (Blattaria) » in der Zeitschrift: General and Comparative Endocrinology, Vol. 2.
- B. Tschanz,** Bern. — Ueber die Mutter-Kindbeziehung beim Mufflon. — Erscheint unter dem Titel « Ueber die Beziehung zwischen Muttertier und Jungen beim Mufflon (*Ovis aries musimon* Pall.) » in Experientia, 1962.

N<sup>o</sup> 10. **J. Schwartzkopff**, München. — Der Gehörsinn bei Insekten und Wirbeltieren.<sup>1</sup> (Mit 17 Abbildungen.)

Unter Gehörsinn verstehen wir die Aufnahme und informationsmässige Auswertung von mechanischen Schwingungen der Luft oder des Wassers mittels besonderer Organe. Als geschlossener Kreis besitzen allein die Wirbeltiere einen Gehörsinn, hier gebunden an einen Teil des Labyrinthorgans. Unter den Wirbellosen hat sich das Hörvermögen nur bei Arthropoden entwickelt, und zwar hauptsächlich innerhalb bestimmter Insekten-Ordnungen. Die Rezeptoren zeigen dort eine morphologische Mannigfaltigkeit, durch die sich die polyphyletische Entstehung ausdrückt. Schallreize können durch leicht bewegliche Hörhaare, durch das Johnstonsche Organ im Pedicellus und durch die in verschiedenen Körperregionen entstehenden Tympanalorgane empfangen werden.

Der Vergleich der Arbeitsweisen der Gehörorgane von Insekten mit denen von Wirbeltieren hat es mit analogen Funktionen zu tun; das gleiche gilt weitgehend für die Beziehungen zwischen den verschiedenen Insektengruppen. Dagegen sind innerhalb der Wirbeltiere auch Aehnlichkeiten der Funktion zu erwarten, die in der Homologie der Organe ihren Grund haben.

*Gehör und Lautäusserungen.*

Bei Insekten wie bei Wirbeltieren scheint sich der Gehörsinn in Wechselwirkung mit den arteigenen Lautäusserungen entwickelt zu haben. In vielen Fällen sind Rezeptions- und Produktionsorgan an den gleichen Resonanzraum angeschlossen; so bei den Singzikaden Tymbal- und Tympanalorgan an die abdominalen Tracheensäcke (PRINGLE 1954 a, b; 1957; HAGIWARA 1956; HAGIWARA und OGURA 1960), bei manchen Knochenfischen Trommelapparat und Innenohr an die Schwimmblase (SCHNEIDER 1961). Auch, wo eine mechanische Koppelung dieser Art fehlt, wie bei den stridulierenden Insekten, sind Laute und Gehör einander angepasst.

---

<sup>1</sup> Mit vielfältiger Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

Ausnahmen von dieser Regel finden sich bei Noctuiden und einigen anderen Familien der Nachtschmetterlinge, deren Tympanalorgan speziell auf die Peilsignale von Fledermäusen anspricht (SCHALLER und Timm, 1950; ROEDER und TREAT, 1957; 1961). Eine «getroffene» Motte reagiert durch Sturz- oder Zickzackflüge, die so wirksam das Entkommen gestatten, dass sich ein 40%iger Selektionsvorteil gegenüber Verwandten ohne Tympanalorgan ergibt.

Auch die enorme Vergrößerung des Gehörapparates bei den Nachtraubvögeln stellt eine Anpassung an akustische Reize dar, die von artfremden Lebewesen, in diesem Fall von der Beute, ausgesendet werden (SCHWARTZKOPFF, 1957 *a*; SCHWARTZKOPFF und WINTER, 1960; WINTER und SCHWARTZKOPFF, 1961).

#### *Arbeitsbereich der Informationsaufnahme.*

Hinsichtlich des Frequenzbereichs der für die Gehörorgane beider Gruppen wahrnehmbar ist, besteht allgemeine Uebereinstimmung (Tab. 1), wobei einzelne Vertreter von Insekten und Wirbeltieren für bestimmte Tonlagen besonders empfindlich sind: Stechmücken und Fische ohne Weberschen Apparat für Töne unter 1000 Hz. Zikaden, Grillen, Feldheuschrecken, Vögel, zahlreiche Säuger und der Mensch hören zwischen 1 und 10 kHz am empfindlichsten. Das Gehör von Laubheuschrecken, Nachtschmetterlingen, Kleinnagern, Fledermäusen und Delphinen reicht bis weit in das Ultraschallgebiet, über 100 kHz.

Die absolute Empfindlichkeit der Gehörorgane ist — im jeweils günstigsten Bereich — sehr unterschiedlich. Allgemein stehen hierbei die Hörschwellen der Insekten um mehrere Zehnerpotenzen hinter denen der Wirbeltiere zurück. Dafür ist ihre Schallproduktion im Verhältnis zur Körpergrösse und der geringen Ausdehnung des individuellen Lebensraumes sehr intensiv.

Die physikalischen Grenzen stecken den Bereich ab, in dem akustische Signale Nachrichten auf die Sinnesorgane übertragen können. Der Informationsgehalt beruht auf zwei Prinzipien: 1. Bildet das Schallereignis ein zeitlich gegliedertes Muster, wobei Intensität, Frequenz und Phase der Schwingungen variieren können. 2. Besitzt der Schall räumliche Eigenschaften, die auf den Ort seiner Entstehung bezogen sind. Wir besprechen im folgenden die Auswertungsmechanismen für diese beiden Seiten der akustischen Information getrennt.

TABELLE 1.

*Hörumfang und -empfindlichkeit von Insekten und Wirbeltieren.*  
 Nach zahlreichen Autoren, Literatur s. SCHWARTZKOPFF (1960, 1962).

	Untere Grenze kHz	Bester Bereich kHz	Obere Grenze kHz	Schwelle rel. zum Menschen db
<i>Hörhaare</i>				
Feldheuschrecke . .	0,03	0,2	2	+85
Grille . . . . .	0,03	0,8	2	+65
<i>Johnston-Organ</i>				
Stechmücken . . . .	0,15	0,3-0,6	0,8	0
<i>Tympanalorgan</i>				
Feldheuschrecke . .	0,6	3-12	40	+50
Grille . . . . .	0,1	0,8-8	10	+65
Laubheuschrecke . .	0,8	10-20	100	+40
Nachtschmetterling .	2	10-20	200	+30
<i>Innenohr</i>				
Haifisch . . . . .	0,1	0,4-0,6	1,5	~+50
Knochenfisch ohne / mit Weberschem	~ 0,05	0,3-0,6	1,2	+20
Apparat . . . . .	~ 0,05	0,2-1,6	13	0
Schlange . . . . .	0,03	0,1-0,5	3	+35
Vogel . . . . .	0,05	1-4	20	0
Meerschweinchen . .	0,05	1-15	80	+20
Katze . . . . .	0,05	5-8	50	-20
Kleinfledermaus . .	0,03	10-30	100	
Zahnwal . . . . .	0,15		120	
Mensch . . . . .	0,02	1,5-3	20	0

### *Auswertung zeitlich gegliederter Muster.*

Die weiteste Verbreitung finden Schallsignale, in denen rhythmisch die Intensität gehoben und gesenkt wird. Ausser der Impulsfrequenz spielt die Dauer der Impulse wie der Unterbrechung eine Rolle als Nachrichtenträger. Die verschiedenen Gesänge der Insekten, die Laute von Fischen und Fröschen sind in dieser Weise aufgebaut, und auch für die Vogelstimmen und in der Sprache des Menschen ist der Rhythmus von grosser Bedeutung. Bei den höheren Wirbeltieren ist aber darüber hinaus ein wesentlicher Teil der akustischen Information in Änderungen der Tonhöhe enthalten (Literatur b. SCHWARTZKOPFF, 1962).

*Intensitätsunterscheidung.*

Bereits das mit nur zwei Sinnesnervenzellen ausgestattete Tympanalorgan der Noctuiden lässt erkennen, durch welche physiologischen Mittel akustische Rhythmen ausgewertet werden. Die beiden Elemente unterscheiden sich nach Untersuchungen von ROEDER und TREAT (1957) und neuerdings SUGA (1961) in ihrer Schwellenempfindlichkeit um 20 bis 30 db (Abb. 1). Dadurch kann grob

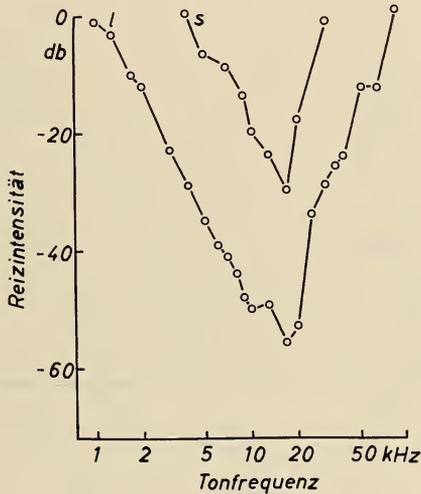


ABB. 1.

Antwortbereiche der beiden akustischen Sinnesnervenzellen (*l*, *s*) aus dem Tympanalorgan einer Noctuide (*Adris tyranus*). Beachte die Schwellendifferenz von 20 bis 30 db bei Übereinstimmung des allgemeinen Kurvenverlaufs und der « besten Frequenz » (ca. 18 kHz). Ordinate: rel. Reizintensität bezogen auf 20  $\mu$ bar (0 db). Nach SUGA (1961).

zwischen dem ungereizten Zustand und zwei Intensitätsstufen differenziert werden. Aus der Entladungshäufigkeit der einzelnen Nervenzellen, die mit der Intensität zunimmt, ergibt sich zusätzlich eine Feinunterscheidung der Reizstärke; Abb. 2 zeigt die Entladungsrate einer Tympanalzelle (von einer Wanderheuschrecke) bei wechselnder Intensität und Frequenz (SUGA, 1960).

Ausserdem wird im Tympanalorgan der Motte auch der Zeitverlauf des Reizes analysiert. Das weniger empfindliche der beiden Scolopidien spricht bevorzugt auf den Beginn eines Reizes an und adaptiert verhältnismässig rasch. Die andere Zelle ändert ihre Entladungsrate während der Dauer des Reizes weniger; sie ist damit besonders geeignet, die Zeit bis zum Reizende anzuzeigen (SUGA, 1961). Auch im Tympanalnerven von Laubheuschrecken lassen sich phasische und tonische Komponenten nachweisen (AUTRUM, 1960).

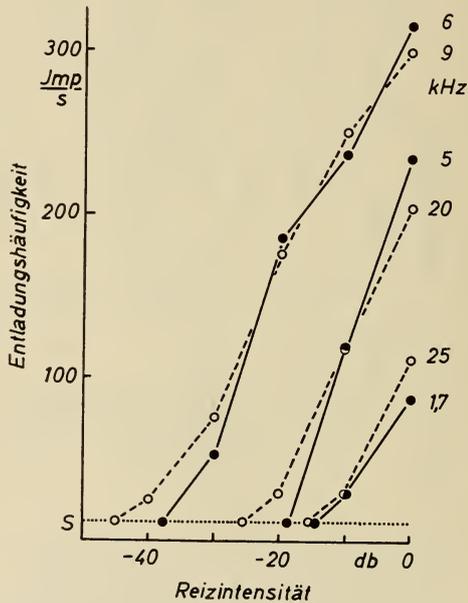


ABB. 2.

Abhängigkeit der Nervenimpulse einer Tympanalzelle von der Wanderheuschrecke (*Locusta migratoria*) von Intensität bzw. Frequenz des Reizes; S = spontane Impulshäufigkeit. Nach SUGA (1960).

In völlig analoger Weise arbeiten die akustischen Sinnes- und Nervenzellen bis zu den höchsten Wirbeltieren. Die Reihe der inneren Haarzellen des Cortischen Organs ist um rund 40 db weniger empfindlich als die drei äusseren Haarzellreihen (DAVIS, 1961). Die inneren Haarzellen reagieren in Schallschädigungs-Versuchen be-

sonders auf phasische Reizeinsätze (HARTZENDORF, WÜSTENFELD und NEUBERT, 1961). An sekundären und tertiären akustischen Neuronen aus der Medulla der Katze konnten GALAMBOS, SCHWARTZKOPFF und RUPERT (1959) Schwellenunterschiede von 60 db beobachten (Abb. 11). Ein Teil der Zellen spricht auch hier nur phasisch, auf Reizeinsatz an, während andere nur Dauerreize beantworten.

### *Frequenzunterscheidung.*

Nur bei der Differenzierung von Tonhöhen bestehen grundsätzliche Unterschiede zwischen Insekten und Wirbeltieren. In Verhaltensversuchen an Insekten zeigt sich zwar die Bedeutung von Änderungen der Intensität und des Rhythmus akustischer Signale; aber Frequenzänderungen bleiben ohne Einfluss, wofern der Arbeitsbereich des Sinnesorgans nicht verlassen wird. Auch fehlen in den Lautäusserungen die für Vögel und Säuger charakteristischen Modulationen der Tonhöhe. Dagegen lassen sich schon Fische auf Tonunterscheidung dressieren, Elritzen mit einer Genauigkeit von 3%; ähnliches leistet die Taube. Singvögel erreichen den Menschen, dessen Trennschwelle bei 0,3% liegt. Für die Katze werden 0,5 bis 0,7% angegeben (ausführl. Literatur b. SCHWARTZKOPFF, 1959; 1960 b; 1962).

Elektrophysiologische Befunde untermauern die negativen Ergebnisse zur Frequenzunterscheidung durch Insekten: Die verschiedenen Tympanalzellen einer Laubheuschrecke (Abb. 3) entladen sich bei Reizung mit variierenden Tönen prinzipiell gleichartig (KATSUKI und SUGA, 1960). Alle Zellen lassen die gleiche Lage der grössten Empfindlichkeit erkennen, die mit dem Schwerpunkt der Lautäusserungen zusammenfällt. Für Nachtschmetterlinge (Abb. 4) und Feldheuschrecken liegen entsprechende Ergebnisse vor. Ein ganz anderes Verhalten bieten die akustischen Nervenzellen aus der Medulla eines Vogels dar; sie reagieren mit spezifischer Empfindlichkeit auf getrennte Tonbereiche (Abb. 4; SCHWARTZKOPFF, 1957 b).

Der negative Ausfall der Versuche an Laubheuschrecken ist darum besonders beweiskräftig, weil die Anatomie ihres Tympanalorgans mit den wie Orgelpfeifen aufgereihten Rezeptoren das Vorhandensein eines peripheren Klanganalysators nahelegt. Doch haben obendrein die neuesten Untersuchungen von SUGA und

KATSUKI (1961) ergeben, dass die rund 100 Nervenfortsätze der Tympanalzellen auf nur zwei Ganglienzellen des Bauchmarks vereinigt werden. Die gemeinsam weitergeleitete Erregung der Rezeptoren kann danach nicht mehr zur nervösen Verarbeitung getrennt werden.

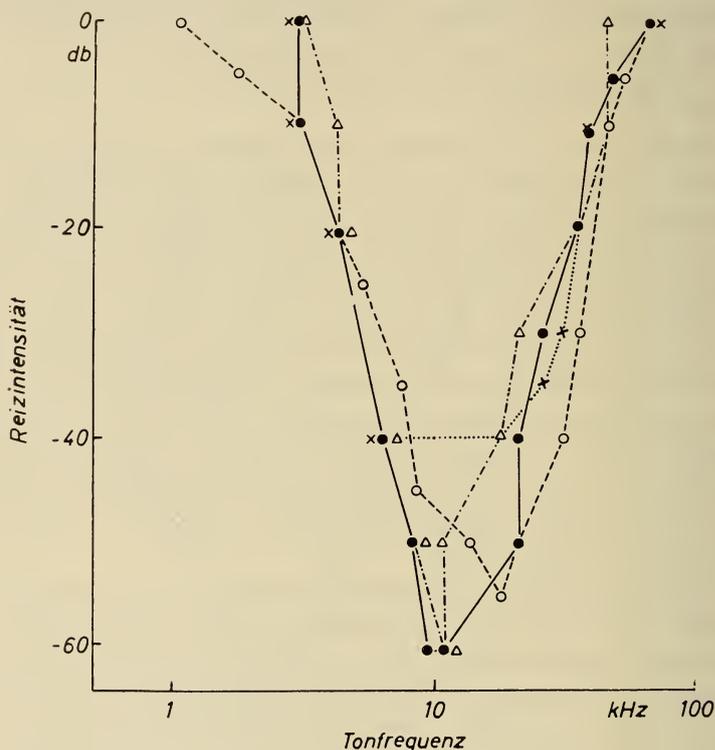


ABB. 3.

Antwortbereiche von vier Tympanalzellen einer Tettigoniide (*Gampsocleis buergeri*). Beachte die allgemeine Uebereinstimmung, insbesondere des Frequenzschwerpunktes (ca. 10 kHz). Rel. Reizintensität bezogen auf 20  $\mu$ bar (0 db). Nach KATSUKI und SUGA (1960).

Bei den Wirbeltieren werden zwar auch die akustischen Ganglienzellen im Gehirn von den aufsteigenden Fortsätzen zahlreicher Hörnervenzellen aktiviert. Aber hier bleibt die Zahl der getrennt weiterleitenden Elemente nicht nur erhalten, sondern nimmt von Station zu Station der Hörbahn zu, so dass in der Grosshirnrinde 300 mal mehr akustische Nervenzellen vorhanden sind als im Hörnerven Fasern (Tab. 2; CHOW, 1951).

TABELLE 2.

Hörbahn von Säugern; Zellzahlen und Latenzzeiten (nach Reiz mittlerer Intensität bis zum Beginn der elektrischen Erscheinungen) für die verschiedenen Stationen.

Nach verschiedenen Autoren aus SCHWARTZKOPFF (1960).

	Gesamtzahl der Zellen	Zellen pro 0,002 mm <sup>3</sup>	Latenzzeit (ms)
Nervus cochlearis . . . . .	$\sim 3 \times 10^4$		
Nucleus cochlearis . . . . .	$\sim 9 \times 10^4$	30	$\sim 2$
Komplex d. N. oliv. sup. . . . .	$3,5 \times 10^4$	30	
Lemniscus lateralis . . . . .	$4 \times 10^4$		4
Colliculus inferior . . . . .	$4 \times 10^5$	85	4
Corp. genic. med. (parvocellularis)	$3,6 \times 10^5$	65	6
Corp. genic. med. (magnocellularis)	$6 \times 10^4$	40	
Cortex, Area auditiva . . . . .	$1 \times 10^7$	185	8

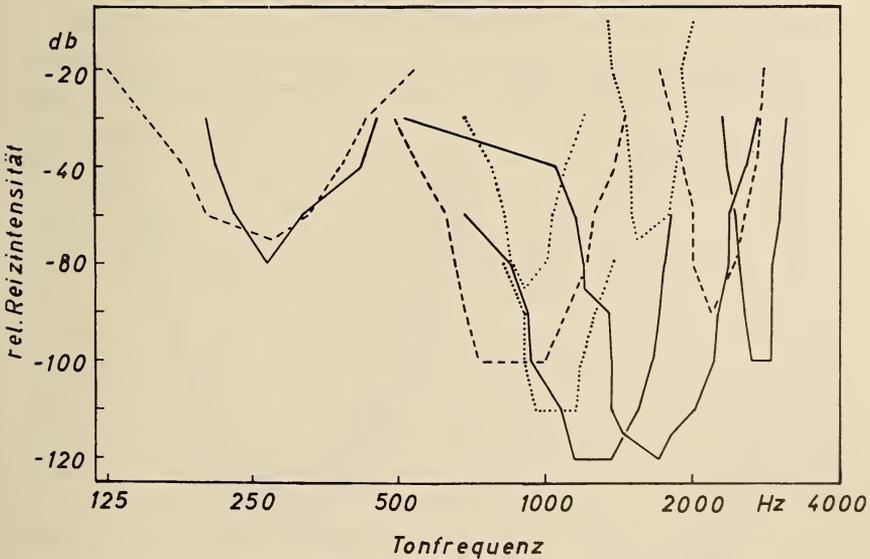


ABB. 4.

Antwortbereiche von 10 akustischen Nervenzellen aus der Medulla oblongata des Wellensittichs (*Melopsittacus undulatus*). Die verschiedenen Bereiche überstreichen das Gebiet der Tonunterscheidung; 0 db = ca. 100  $\mu$ .bar Nach SCHWARTZKOPFF (1957 b).

Die nervenphysiologischen Argumente gegen die Möglichkeit der Tonunterscheidung bei Insekten schliessen nicht aus, dass die Erregung von getrennten Sinnesorganen mit verschiedener Frequenzempfindlichkeit ausgewertet wird. Hörhaare und Tympanalorgane sind oft gleichzeitig ausgebildet. Die Empfindlichkeitsschwellen des Cercalnerven, der die Hörhaare versorgt, und des Tympanalnerven lassen bei Grillen wie bei Feldheuschrecken erkennen, dass die Tympanalorgane jeweils durch höhere Tonlagen erregt werden (Abb. 5; KATSUKI und SUGA, 1960). Auch die in den Tibien gele-

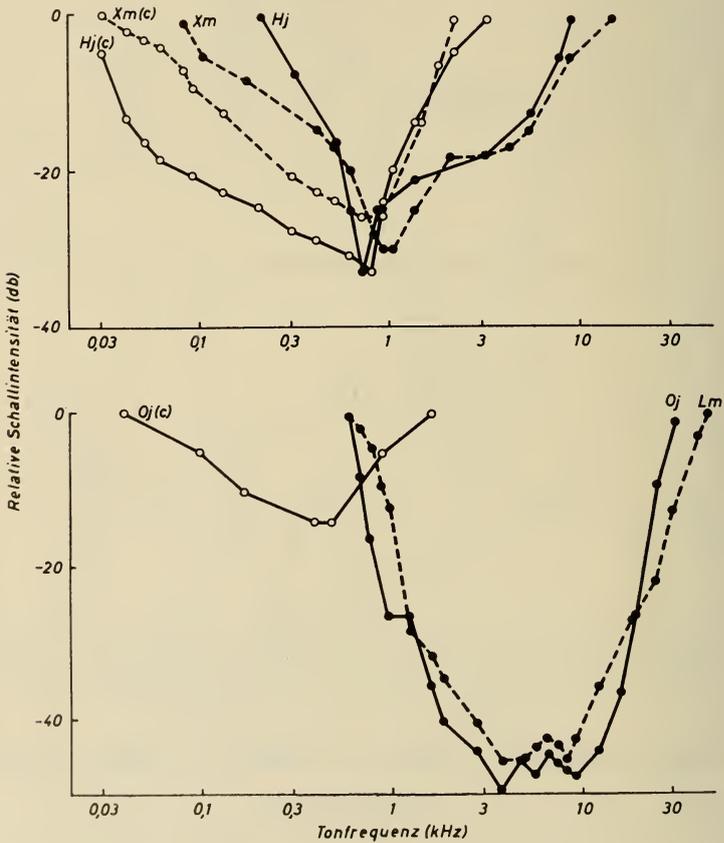


ABB. 5.

Schwellenkurven der Tympanal- und Cercal-Nerven (c) von Grylliden und Acridiiden (unten); Hj *Homocoryllus japonicus*, Lm *Locusta migratoria*, Oj *Oryza japonica*, Xm *Xenogryllus marmoratus*. Rel. Schallintensität bezogen auf 20  $\mu$ bar. Nach KATSUKI und SUGA (1960), verändert.

genen Subgenualorgane können durch Schall erregt werden, und zwar durch tiefere Frequenzen als das Tympanalorgan (AUTRUM, 1941; WEVER und VERNON, 1959). Es ist noch nicht bekannt, ob die Insekten den Erregungszustand der verschiedenen Gehörorgane vergleichen und dadurch in grober Weise Tonhöhen unterscheiden können. Versuche, die HORRIDGE (1960) an Ganglienzellen des Bauchmarks angestellt hat, deuten allerdings daraufhin, dass die Information aus verschiedenen Mechanorezeptoren « in einen Topf geworfen » wird.

Schliesslich ist noch der Vorschlag von PUMPHREY und RAWDON-SMITH (1939; PUMPHREY, 1940) zu erwähnen, die das besondere Reaktionsvermögen der Insekten auf die rhythmische Gliederung (Amplitudenmodulation) von Schallsignalen als Frequenzunterscheidung verstehen. Nach physikalischer Definition handelt es sich bei den Grundrhythmen der akustischen Signale zweifellos um Frequenzen. Im normalen Sprachgebrauch werden diese aber nicht als Töne bezeichnet, so dass man zwar von Rhythmus-, nicht aber von Tonunterscheidung sprechen kann.

Das Erkennen von Tonhöhenunterschieden ist wahrscheinlich die einzige Sinnesleistung, welche die Wirbeltiere mit keiner anderen Tiergruppe gemeinsam haben. Dabei sind mindestens zwei physiologische Mechanismen beteiligt. Der allgemein bekannte Weg ist stammesgeschichtlich der jüngere. Er ist mit dem Namen v. HELMHOLTZ' verbunden, wenn ihn auch erst v. BÉKÉSY in neueren Jahren (1943; 1944) genauer vermessen hat. Die in die Länge gestreckte Basilarmembran der Säuger und in geringerem Masse auch die der Vögel beschreibt unter Schalleinwirkung Bewegungen, die sich als Wanderwellen ausbreiten. Kurz vor dem Auslaufen des Wellenvorganges bildet sich ein stark gedämpftes Amplitudenmaximum, das sich abhängig von der Tonhöhe verlagert. Bei einer Länge der Basilarmembran des Menschen von 3 cm beträgt die wirksame Höhe der Schwingungen  $10^{-10}$  bis  $10^{-6}$  cm, und ist damit sehr klein im Verhältnis zur Ausdehnung des betroffenen Abschnittes der Basilarmembran.

Die Bewegungen der Basilarmembran haben die Erregung eines bestimmten Teiles der Hörnervenfasern zur Folge. Die einzelnen Fasern werden bevorzugt durch einen charakteristischen Frequenzbereich aktiviert, sie sind aber nicht sehr selektiv in ihrer Tonempfindlichkeit. Abb. 6 zeigt ein von TASAKI (1954) untersuchtes

Element des Hörnerven vom Meerschweinchen. Es ist besonders empfindlich für Töne zwischen 6 und 7 kHz, aber schon bei einer Erhöhung der Reizintensität um 20 db erregen mehr als 3 Oktaven die Faser.

Die geringe Spezialisierung der Hörnervenfasern steht in einem offenbaren Missverhältnis zur Leistung der Tonunterscheidung bei

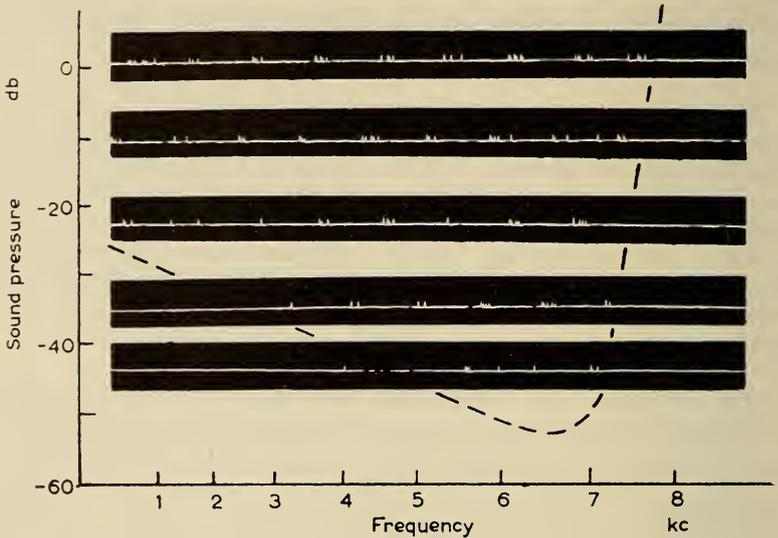


ABB. 6.

Antwortbereich (und Entladungen) einer Hörnervenfasern des Meerschweinchens (*Cavia cobaya*). Beachte die geringe Frequenz-Spezifität. Ordinate: relative Reizintensität. Nach TASAKI (1954).

Säugetern und Vögeln. In Untersuchungen an einzelnen Zellen auf den verschiedenen Stationen der Hörbahn hat sich aber gezeigt, dass deren Trennschärfe von Stufe zu Stufe besser wird (KATSUKI, 1961).

In Abb. 7 sind die Ansprechbereiche verschiedener Neurone aus dem Gebiet der oberen Olive der Katze dargestellt; die Trennschärfe ist hier deutlich besser als im Hörnerven. Im Corpus geniculatum mediale wird die höchste Selektivität erreicht; dieser Teil des Zwischenhirns vollzieht nach Ausschaltversuchen die Tonunterscheidung (KATSUKI, 1961; GOLDBERG und NEFF, 1961). Die Projektion des Hörnerven auf die Grosshirnrinde ist bei der Katze

erst für höhere Leistungen wie akustisches Gedächtnis und Vergleich mit anderen Sinnesreizen verantwortlich.

Der nervöse Mechanismus, durch den im Verlauf der Hörbahn die Einengung der Ansprechbereiche von Ganglienzellen bewirkt wird, ist schon 1944 durch GALAMBOS erkannt worden. Die in Abb. 8 untersuchte akustische Nervenzelle ist ungereizt lebhaft spontan tätig. Tonreize verstärken diese Aktivität in einem be-

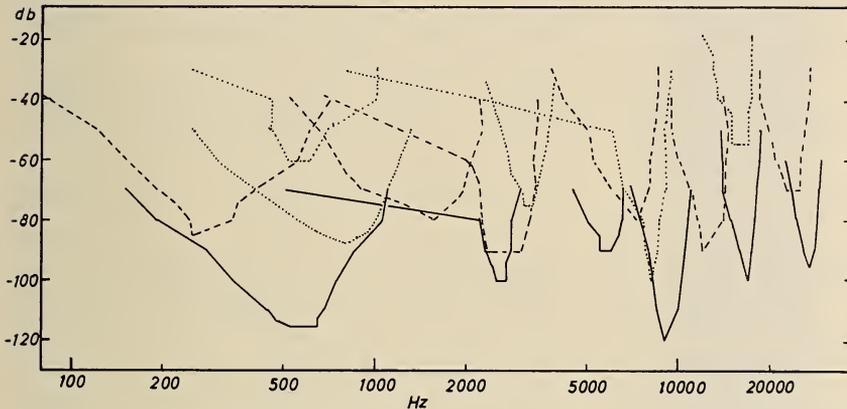


ABB. 7.

Antwortbereiche von 17 akustischen Nervenzellen aus der Medulla oblongata der Katze. Beachte die im Vergleich zu Abb. 6 verbesserte Trennschärfe von Zellen, die bevorzugt auf höhere Töne ansprechen. 0 db = ca. 100  $\mu$ bar. Nach GALAMBOS, SCHWARTZKOPFF und RUPERT (1959), verändert.

stimmten Bereich. Etwas höhere Frequenzen unterdrücken die Spontanaktivität aber; d. h., dass ein bestimmter Teil der Basilarmembran hemmend auf die Zelltätigkeit wirkt. Offensichtlich ist die scharf abgeschnittene Grenze des Ansprechbereiches nach höheren Tönen hierauf zurückzuführen. Von der zweiten Station der Hörbahn an wird Randhemmung auch gegenüber tiefen Tönen beobachtet (Literatur b. SCHWARTZKOPFF, 1960 b; 1962).

Die Einengung der Frequenzempfindlichkeit bedeutet, dass ein auf der Basilarmembran unscharf angelegtes Tonmuster im Verlauf der nervösen Weiterverarbeitung durch nichtlineare Prozesse kontrastreicher gemacht wird. Hierdurch kann aber kein echter Gewinn an Information geschaffen werden.

Da auch das Muster der Tonverteilung auf der Basilmembran für Frequenzen um und unter 1000 Hz immer verschwommener wird und tiefere Töne die ganze Basilmembran erfassen, ist bereits von den Humanphysiologen nach weiteren Mitteln der Aufnahme von Ton-Information gesucht worden (WEVER, 1949). Der Zoologe sieht in dem Fehlen einer zur peripheren Klanganalyse geeigneten Basilmembran bei niederen Wirbeltieren ein weiteres, zwingendes Argument. Es muss ein allen Wirbeltieren gemeinsames, stammesgeschichtlich altes Prinzip bestehen, das vor der Spezialisierung des Innenohres der höheren Wirbeltiere die Tonunterscheidung ermöglicht hat.

LOWENSTEIN und ROBERTS haben (1951) an einzelnen Hörnervenfasern des besonders einfach gebauten Innenohres von

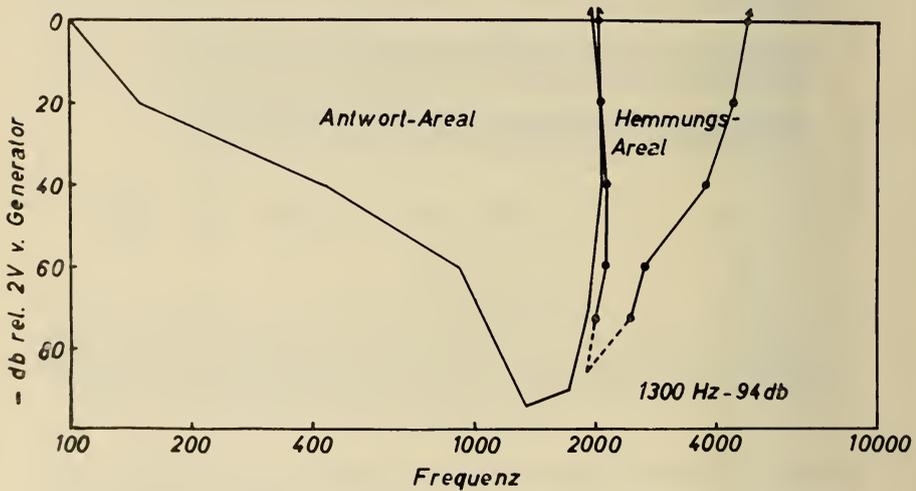


Abb. 8.

Einengung des Antwortbereiches einer akustischen Nervenzelle durch Rand-Hemmung, gemessen als Unterdrückung der Spontan-Aktivität; 1300 Hz = beste Reizfrequenz bei rel. Schwelle von  $-94$  db. Nach GALAMBOS (1944).

Rochen gefunden, dass der Rhythmus der Tonschwingung durch reizsynchrone Nervenimpulse direkt an das Gehirn gemeldet wird. Aus Verhaltensversuchen an Knochenfischen, in denen sich durch Temperaturerhöhung die Tonunterscheidung zu höheren Lagen verschieben lässt, wird auf einen entsprechenden Mechanismus geschlossen (DUDOK VAN HEEL, 1956); Untersuchungen, die wir

jetzt im Gehirn von Fischen durchführen, bestätigen dies. Es scheint, dass alle Wirbeltiere bis zu den Säugern hinauf mittlere und tiefe Tonfrequenzen in Form synchroner Nervenentladungen aufnehmen. Abb. 9 zeigt die Aktivität einer Gruppe von akustischen Zellen aus der Medulla oblongata eines Vogels, während das Ohr durch einen Ton von rund 1000 Hz gereizt wird.

In psychophysischen Versuchen kann man auch beim Menschen die Auswertung direkt übertragener Tonfrequenzen nachweisen: wenn beiden Ohren über Kopfhörer sehr ähnliche Tonschwingungen zugeführt werden, z. B. von 1000 und 1000,3 Hz, dann entsteht im Schädelinneren ein Schallbild, das im Rhythmus der Differenz der Tonhöhen zwischen beiden Ohren hin- und her-pendelt. Zur Erklärung der Erscheinung muss angenommen werden, dass die den einzelnen Ohren zugeführten Frequenzen während der Nervenleitung mindestens bis zu den tertiären Neuronen der oberen Olive erhalten bleiben, wo die beidohrige Verrechnung einsetzt.

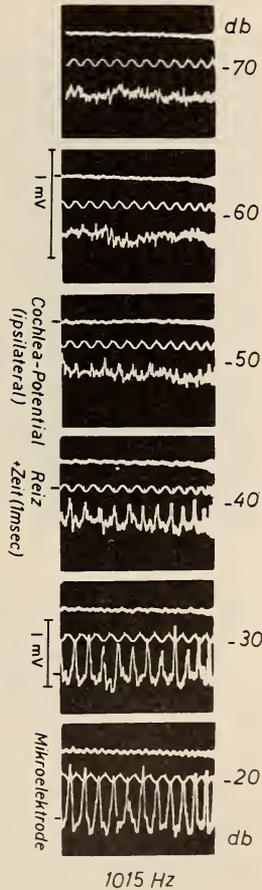


ABB. 9.

Reizsynchrone (Salven-) Entladungen von ca. 10 nervösen Elementen aus dem Einstrahlungsgebiet des Hörnerven in ein sekundäres Zentrum der Medulla vom Wellensittich; Reiz: 1015 Hz; Intensität von oben nach unten steigend, 0 db = ca. 100  $\mu$ bar. Nach SCHWARTZKOPFF (1958), verändert.

Die obere Grenze, bis zu der eine einzelne Nervenfasern Tonfrequenzen direkt übertragen kann, liegt bei 1000 Hz; dieser Wert gilt aber nur für extreme Reizbedingungen. Dauertöne rufen nur 100 bis 200 Nervenimpulse/s hervor, wie dies Abb. 10 für eine akustische Nervenzelle aus der Medulla des Wellensittichs zeigt. Die

Zelle ist besonders empfindlich für Töne um 600 Hz und beantwortet diese bei höchster Intensität mit etwa 100 Impulsen/s. Die Aktionspotentiale setzen jedoch nicht zu beliebigen Zeitpunkten ein: Das Einsatzbild, auf dem etwa 25 Reizschwingungen superponiert worden sind, zeigt, dass die ausgelösten 5 Nervenimpulse an einen bestimmten Phaseabschnitt der Tonschwingung gebunden

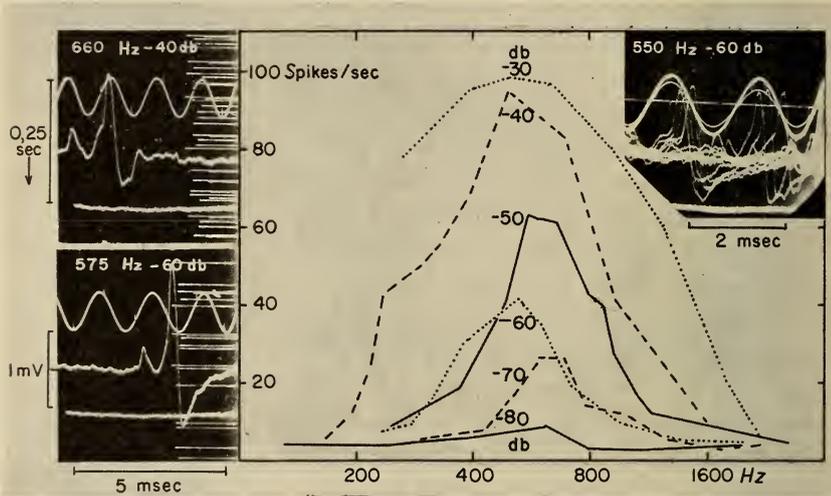


ABB. 10.

Entladungswiese einer akustischen Nervenzelle aus der Medulla des Wellensittichs; links Registrierbeispiele, diese in senkrechter Richtung mit komprimierter Zeitachse; Mitte Entladungshäufigkeit bei verschiedenen Intensitäten und Frequenzen; rechts Registrierung bei 25-facher Superposition. Beachte, dass bei Dauerreiz nur bis etwa 100 Impulse/s gebildet werden, die reizsynchron erscheinen (rechts). Nach SCHWARTZKOPFF (1957 b).

sind. So gibt die Summe der Potentiale, hier über die Zeit genommen, den Tonrhythmus wieder. Dadurch, dass zahlreiche Zellen gleichzeitig phasengebunden tätig werden, ergänzen sich die einzelnen Entladungsmuster. Durch alternierendes Zusammenwirken können Tonfrequenzen bis zu einigen 1000 Hz nervös übertragen werden. WEVER (1949) hat diesen Mechanismus als *Salvenprinzip* bezeichnet.

Das Salvenprinzip als Mittel der nervösen Frequenzübertragung ist auch bei Insekten realisiert, wo schon PUMPHREY und RAWDON-SMITH (1936) am Cerealnerven von *Periplaneta* und PUMPHREY (1940) bei

Grillen reizsynchrone Entladungen beobachtet haben. Auch die Aktivität des Johnstonschen Organs der Dipteren verläuft in dieser Weise. Die Insekten verwerten anscheinend die Phasen-Information der nervösen Nachricht; zweifellos nicht den Frequenzgehalt (Literatur b. SCHWARTZKOPFF, 1959).

Damit die nervöse Uebertragung von Tonschwingungen zur Klanganalyse beitragen kann, müssen die auf getrennten Fasern geleiteten Rhythmen zentral vereinigt und unterschieden werden. Die anatomischen Voraussetzungen sind dadurch gegeben, dass die Ganglienzellen auf der zweiten und den folgenden Stationen der Hörbahn mit einer grossen Zahl von afferenten Nervenfasern synaptisch verbunden sind. Schwieriger ist es, einen physiologischen Mechanismus zu finden, der die nervösen Rhythmen unterscheidet. Einerseits kann das Gehirn nur solche Reize als verschieden beurteilen, die unterschiedliche Populationen von Ganglienzellen in Erregung versetzen. Andererseits werden zahlreiche Frequenzen durch Salvenentladungen der gleichen Faserpopulation übertragen. Es muss gefordert werden, dass dieses Gemisch nervöser Rhythmen durch eine Art von Filter in Fraktionen zerlegt wird.

Ein nervöses Modell hierfür hat LICKLIDER (1959) angegeben (Abb. 11, linke Hälfte). Ueber ein afferentes Nervenbündel werden Salvenentladungen mit der Mischung von Perioden  $P_0$  bis  $P_n$  einer Batterie von Koinzidenz-Analysatoren zugeführt. Die Ausgangsneurone können nur dann einen Impuls abgeben, wenn sie gleichzeitig auf direktem Wege und über das zugeordnete Zwischenneuron erregt werden. Die einzelnen Zwischenneurone unterscheiden sich durch die Verzögerungszeit des Erregungsdurchganges, bedingt beispielsweise durch verschieden lange Leitungswege. Infolgedessen bestimmt jedes Zwischenneuron einen charakteristischen Perioden-Bereich der nervösen Rhythmen, der einen fortgeleiteten Impuls des Ausgangsneurons hervorrufen kann. Das System als Ganzes wirkt wie ein Filtersatz mit unterschiedlichen Zeitkonstanten.

Wir selbst glauben einen etwas einfacheren Mechanismus gefunden zu haben (SCHWARTZKOPFF, 1958), bei dem auf die Zwischenneurone verzichtet werden kann. Die Ausgangsneurone selbst unterscheiden sich durch die Zeitkonstanten der Erregbarkeit (Abb. 11, rechte Hälfte), wodurch eine Eigenfrequenz der Erregungsbildung entsteht. Das einzelne Neuron wird bevorzugt durch die

jenigen afferenten Rhythmen erregt, die der Eigenfrequenz entsprechen.

Das Vorhandensein der Eigenfrequenz bei bestimmten akustischen Gehirnzellen geht aus Versuchen hervor, in denen das Ohr eines Vogels oder Säugers mit ganz kurzen, aperiodischen Signalen (Klick von 0,1 ms Dauer) gereizt wird. Manche Neurone antworten

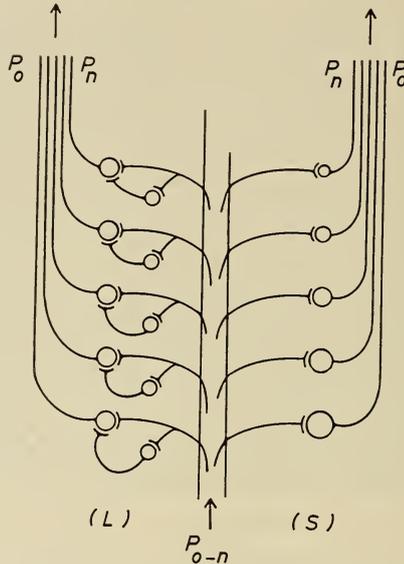


ABB. 11.

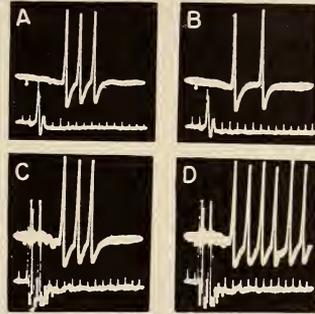
Schema eines nervösen Frequenz-Ansalyators; links in Anlehnung an LICKLIDER (1959) als Koinzidenz-Ansalyator, rechts als Resonanz-Ansalyator. Siehe Text.

hierauf durch wiederholte Entladungen. Die in Abb. 12 mit einigen Registrierbeispielen vorgestellte Zelle wurde von GALAMBOS, SCHWARTZKOPFF und RUPERT (1959) insgesamt in einem Intensitätsbereich von 80 db geprüft und dabei wurden mehrere hundert Aktionspotentiale registriert. Sämtliche Potentiale erscheinen mit einer Genauigkeit von  $\pm 0,2$  ms zu einem der 6 Zeitpunkte der Registrierung D, die je durch fast 2 ms getrennt sind. Aus der rhythmischen Antwort auf einen aperiodischen Reiz wird auf eine Eigenfrequenz der Zelle geschlossen, die hier 540 Hz be-

trägt. Wird die gleiche Zelle durch Dauerton gereizt, dann findet sich ein Bereich höchster Empfindlichkeit zwischen 530 und 650 Hz; Eigenfrequenz und « beste Reizfrequenz » stimmen mit einem me-

ABB. 12.

Entladungsweise einer akustischen Ganglienzelle aus der Medulla der Katze; beachte die stereotypen Zeitpunkte der Entladungen. Obere Zeile jeweils Reizsignal und Aktionspotentiale, untere Zeile Cochlea-Potentiale und Zeitmarkierung (1 ms); Reizintensität für A und B 50 db schwächer als für C und D. Näheres s. Text. Nach GALAMBOS, SCHWARTZKOPFF und RUPERT (1959).



thodisch bedingten, geringen Fehler überein. Die Übereinstimmung ist Ausdruck eines ursächlichen Zusammenhangs, der durch das Modell der Abb. 11 (rechts) schematisch dargestellt wird.

#### *Auswertung räumlicher Eigenschaften des Schalles.*

Die natürlichen Schallquellen sind annähernd punktförmig. Vom Entstehungsort breiten sich die Schallwellen in einem freien Feld mit endlicher Geschwindigkeit geradlinig aus und verlieren mit dem Quadrat des Abstandes an Intensität. Hindernisse beeinflussen die Ausbreitung durch Reflexion, Beugung und Absorption, wobei höhere Frequenzen in stärkerem Masse verloren gehen. Daher können Wirbeltiere aus der Klangfarbe eines Schallsignals auf die Entfernung der Schallquelle schließen. Im allgemeinen wird diese aber aus der Lautstärke ermittelt, wozu Insekten ebenso befähigt sind wie Wirbeltiere.

BUSNEL und DUMORTIER (1956) liessen Weibchen einer Laubheuschrecke auf stridulierende Männchen zulaufen und bestimmten die Laufgeschwindigkeit bei verschiedenen Abständen vom werbenden Liebhaber (Abb. 13). Diese hängt reziprok von der Entfernung ab, bzw. ist dem Quadrat der Schallstärke proportional. Ein so einfacher Mechanismus reicht aus, um ein Weibchen an das nähere von zwei abwechselnd stridulierenden Männchen heranzuführen.

*Richtungshören.*

Für die akustische Orientierung ist zweifellos die Richtung zu einer Schallquelle von grösster Bedeutung. Wie die Wirbeltiere durch das Tonunterscheidungsvermögen charakterisiert werden, so besitzen alle hörenden Insekten leicht bewegliche Sinnesorgane, die unmittelbar auf die gerichtete Bewegung der im Schall schwingenden Moleküle ansprechen (AUTRUM, 1936; PUM-

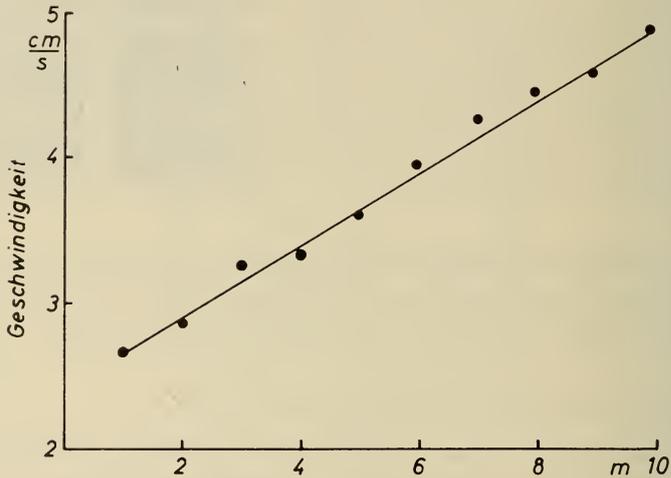


ABB. 13.

«Entfernungsbestimmung» durch die Laufgeschwindigkeit von Laubheuschrecken-Weibchen (*Ephippiger bitterensis*) bei Annäherung an singende Männchen. Abszisse: Laufstrecke, 0 m = Auflassort, 15 m = Standort der Männchen. Nach BUSNEL und DUMORTIER (1956).

PHREY, 1940). Infolgedessen können selbst zarte Organismen wie Mücken die Richtung zu einer Schallquelle bestimmen, die Töne einer Wellenlänge von rund 1 m aussendet; das ist etwa das 1000fache des Körperdurchmessers. Das Wirbeltierohr ist dagegen nur für den ungerichteten Schalldruck empfindlich. Es kann die Schallrichtung nur indirekt, durch Ausnutzung des vom Körper geworfenen Schallschattens oder der Laufzeitdifferenz zwischen dem Eintreffen des Signals an beiden Körperseiten ermitteln. Weil sich die physikalischen Voraussetzungen hierfür im Wasser besonders ungünstig verhalten, sind Fische anscheinend nicht zum Richtungshören befähigt. Der kleine Rücken-

schwimmer *Notonecta* schwimmt dagegen direkt gerichtet auf eine Schallquelle zu (RABE, 1953).

Trotz der im Grundsätzlichen verschiedenen Mechanik der Sinnesorgane von Insekten und Wirbeltieren liefern sie ihren Trägern die gleiche Richtungs-Information. Das Ohr jeder Körperseite zeigt an, dass sich die Lautheit eines Schallsignals mit der Einfallsrichtung ändert. Bei unsymmetrischem Einfall entsteht eine Lautheitsdifferenz (und eine Zeitdifferenz) zwischen beiden Ohren. Diese Uebereinstimmung ist ein Musterbeispiel für Konvergenzerscheinungen.

Abb. 14 veranschaulicht ein Experiment an der Wanderheuschrecke; Versuche mit entsprechendem Ausfall sind an Laubheu-

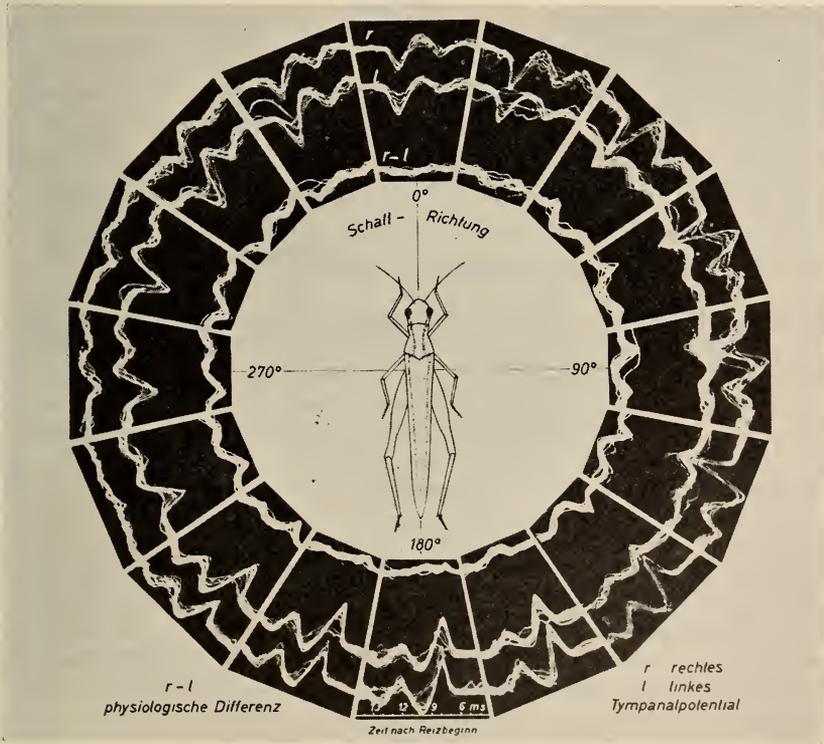


ABB. 14.

Abhängigkeit der Tympanal-Nerven-Potentiale der Wanderheuschrecke (*Locusta migratoria*) von der Einfallsrichtung des Schalles (7000 Hz, 20 db über der Schwelle); jeweils 10 Reizabläufe superponiert. Nach AUTRUM, SCHWARTZKOPFF und SWOBODA (1961).

schrecken, Nachtschmetterlingen, Singvögeln und Eulen vorgenommen worden (Literatur b. SCHWARTZKOPFF, 1960 a, b; 1962). In einem echofreien Raum wurden Tonsignale konstanter Stärke erzeugt und das Versuchstier im Schallfeld gedreht. Die elektrische Aktivität der beiden Tympanalnerven wurde gleichzeitig und unabhängig abgeleitet; sie steigt bei Zuwendung des Gehörorgans zur Schallquelle und sinkt bei Abwendung. Der Potentialhöhe entspricht eine bestimmte Lautheit, die aus besonderen Versuchen hervorgeht, in denen die Schallintensität bei konstanter Richtung verändert wird (Abb. 16). Diese Änderung der Lautheit, aus der Potentialhöhe umgerechnet, ist in Abb. 15 für die beiden Ohren der Waldohreule aufgetragen (—▲— rechtes, —●— linkes Ohr). Man erkennt, dass bei Schalleinfall zwischen 45 und 90° ein Maximum der Empfindlichkeit besteht; das zugewandte Ohr zeigt eine um rund 10 db (etwa dreifachen Schalldruck), grössere Lautheit als das abgewandte Ohr an. Der Unterschied kann auf etwa 30 db anwachsen, wenn die in diesem Versuch geöffneten Ohrklappen zu einem schmalen Schlitz verengt werden. Die Wanderheuschrecke, die über einen solchen Hilfsmechanismus nicht verfügt, erreicht auch ohne diesen einen Lautheitsunterschied von 20 db (AUTRUM, SCHWARTZKOPFF und SWOBODA, 1961).

In Abb. 15 ist noch das Richtungsdiagramm für einen weiteren Versuch enthalten, bei dem die Waldohreule derartig gedreht wurde, dass die Schallquelle nicht horizontal sondern über den Scheitel wanderte. Jetzt liegt die grösste Empfindlichkeit etwas jenseits von 90° bzw. vor 270°. Das bedeutet, dass beide Ohren besonders empfindlich für Schall sind, der von schräg unten eintrifft. In den Versuchen mit wechselnder Drehebene ist aber noch ein interessantes negatives Ergebnis enthalten. Die äusseren Gehörgänge der Waldohreule lassen eine beträchtliche rechts-links Asymmetrie erkennen (FREYE, 1953). Es wird vermutet, dass hieraus eine Asymmetrie der Richtungsempfindlichkeit resultieren könnte, die für die dreidimensionale akustische Orientierung nützlich wäre (PUMPHREY, 1948). Diese Annahme wird nicht bestätigt; wir können allerdings nicht ausschliessen, dass bei einer Betätigung der sehr beweglichen Ohrklappen doch noch der erwartete Effekt sichtbar wird.

Der zwischen beiden Gehörorganen bei unsymmetrischem Schalleinfall auftretende Intensitätsunterschied wird durch Suchbewegungen zum Verschwinden gebracht, als deren Folge das Tier sich in die Schallrichtung dreht. Die Genauigkeit des Richtungserken-

nens hängt bei gegebener Richtungsempfindlichkeit des einzelnen Ohres von der zentralen Unterschiedsschwelle ab. Wir haben früher bei Singvögeln in Versuchen, die eine Auswertung der Zeitdifferenz

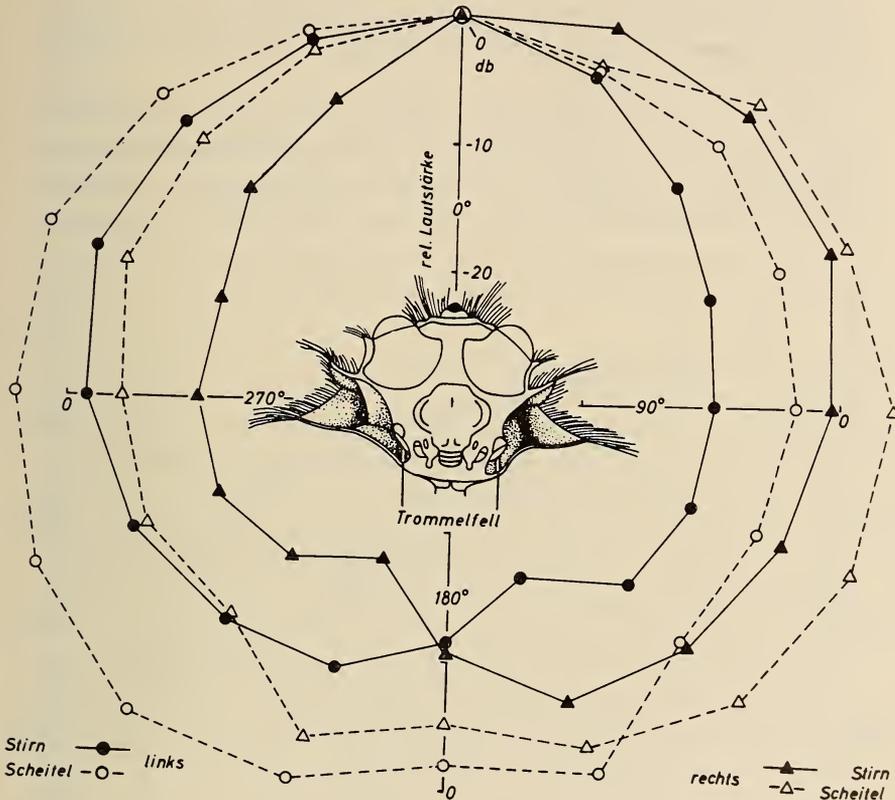


ABB. 15.

Richtungsdiagramm der beiden Ohren der Waldohreule (*Asio otus*) für Schalleinfall (3000 Hz) horizontal (= Stirnebene) bzw. vertikal (= Scheitalebene). Das Schnittbild entspricht der Stirnebene. Beachte, dass trotz asymmetrischer äußerer Ohröffnung die Diagramme rechts/links spiegelbildlich symmetrisch erscheinen.

ausschlossen, eine Schwelle von 1 db oder weniger gefunden; für den Menschen gibt MILLS (1960) 0,5 db an. Es ist anzunehmen, dass die Eule diesen Wert erreicht oder übertrifft.

Neben der Intensitätsdifferenz entsteht unter natürlichen Bedingungen auch eine Zeitdifferenz zwischen beiden Ohren.

Diese ist zum Teil physikalisch bedingt. Unter günstigsten Umständen kann die Laufzeitdifferenz des Schalles bei der Heuschrecke mit einem Abstand der Tympanalorgane von knapp 0,5 cm rund  $10^{-5}$  s betragen. Es ist ausgeschlossen, dass ihr Zentralnervensystem diesen Betrag auswertet. Zwischen den Ohren der Eule mit ihrem besonders breiten Kopf treten Laufzeitunterschiede bis zu  $2 \times 10^{-4}$  s auf.

Ausser der physikalischen entsteht aber eine bedeutsame physiologische Zeitdifferenz, weil die Erregungsprozesse im Sinnesorgane bei steigender Reizintensität beschleunigt ablaufen. Abb. 16 lässt erkennen, dass die Latenzzeit der Hörnervenerregung

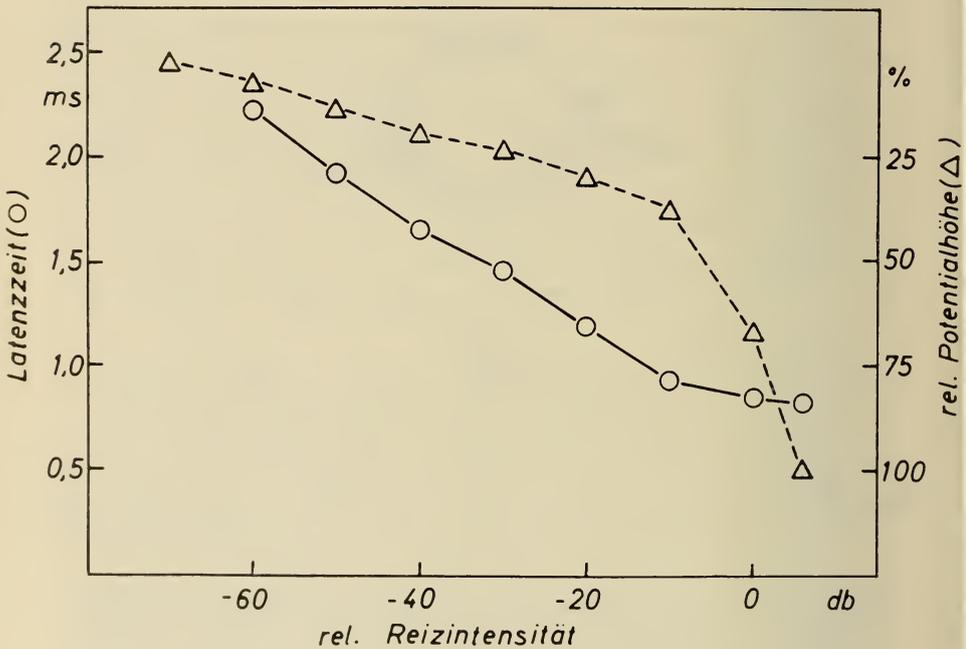


Abb. 16.

Latenzzeit und Höhe der Cochlea-Potentiale der Waldohreule in Abhängigkeit von der Reizstärke (0 db = ca.  $1 \mu\text{bar}$ ). «Eichkurve» zur Rückberechnung der Reizintensität aus Potentialänderungen bei Wechsel der Schallrichtung.

der Waldohreule um mehr als 0,5 ms abnimmt, wenn der Reiz (im physiologischen Bereich) um 20 db verstärkt wird. Bei der Heuschrecke ergibt sich sogar eine Verkürzung der Latenz um

1 ms. Infolge der Schallrichtung verschieden stark gereizte Ohren geben also ihre Erregung auch mit unterschiedlicher Verzögerung weiter.

Physikalische und physiologische Zeitdifferenzen addieren sich zu Beträgen von grössenordnungsmässig 1 ms, wenn der Schall genau von der Seite eintrifft. Es erscheint physiologisch möglich, dass auch ein Insekt einen solchen Zeitunterschied auswertet; SUGA und KATSUKI (1961) haben qualitativ gezeigt, dass die Weiterleitung der akustischen Erregung im Bauchmark auf der einen Seite durch die vorangehende Aktivität des Tympanalnerven der gegenüberliegenden Seite gehemmt wird. Aus eigenen Verhaltensversuche an Waldohreulen geht hervor, dass eine Zeitdifferenz von 1 ms noch sicher erkannt wird, ohne dass damit die Unterschiedsschwelle erreicht worden wäre.

Bei der Katze wurde der physiologische Mechanismus der Zeitdifferenz-Verrechnung durch GALAMBOS, SCHWARTZKOPFF und RUPERT (1959) direkt untersucht. Hierbei wurden einzelne akustische Nervenzellen der akzessorischen oberen Olive geprüft, an denen sich zum ersten Male im Verlauf der Hörbahn Fasern von beiden Ohren synaptisch vereinigen. Diese — tertiären — Neurone lassen verschiedenartige Einflüsse von beiden Ohren erkennen. In dem der Abb. 17 zugrunde liegendem Versuch bringt ein kurzes Signal zum gleichseitigen (rechten) Ohr die Zelle regelmässig zur Entladung. Ein Reiz gleicher Stärke zum Gegenohr zeigt keine Wirkung, solange er isoliert gegeben wird. Kombination der Reize zu beiden Ohren hat eine Hemmung zur Folge, wenn das kontralaterale Signal 0,5 bis 1,1 ms später wirkt. Davor findet sich ein kurzer Zeitabschnitt von 0,4 ms Dauer, in dem nur ein Teil der Entladungen ausfällt. Dieser Zeitraum *r e l a t i v e r H e m m u n g* zeigt eine Variabilität oder Messungenauigkeit der einzelnen Nervenzelle an.

Nun wird aber der Zeitunterschied im vielzelligen Gehirn der Wirbeltiere gleichzeitig durch eine grosse Anzahl von Nervenzellen aufgenommen; bei der Katze dürften es mehrere 1000 Elemente sein, die ähnlich wie die hier untersuchte Zelle erregt werden. Der Aktivitätszustand der gesamten Population wird in höheren Zentren integriert. Das bedeutet, dass auch der Bereich relativer Hemmung statistisch ausgewertet werden kann. Machen wir die konservative Annahme, dass das Zentralnervensystem Unterschiede

im Erregungsniveau von 10% erkennt, dann würde es im Bereich relativer Hemmung der Einzelzelle (Abb. 17) noch Zeitunterschiede von  $4 \times 10^{-5}$ s trennen. Das kommt der in psychophysischen Ver-

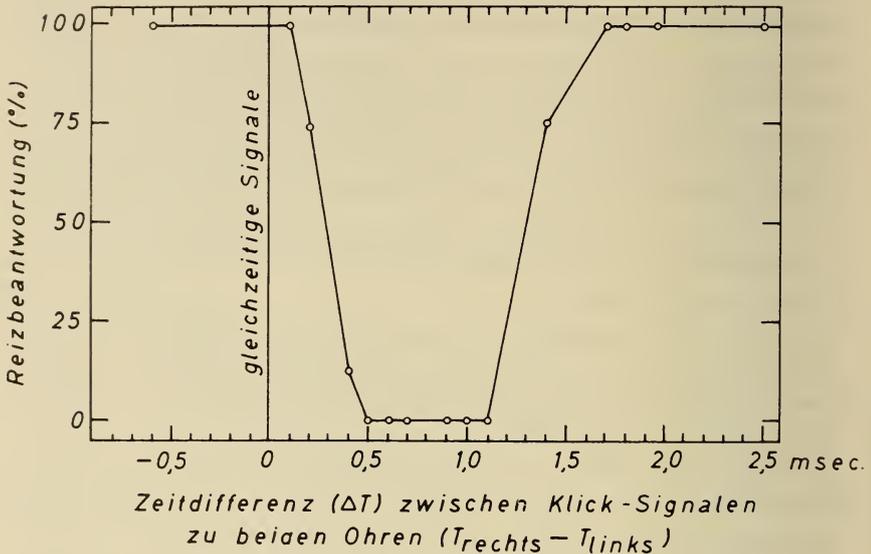


ABB. 17.

« Verrechnung » der binauralen Zeitdifferenz an einer akustischen Nervenzelle des Nucl. olivarius sup. access. der Katze. Das (rechts gelegene) Element wird durch Klick-Signale zum gleichen Ohr aktiviert; Reiz zur Gegenseite hat isoliert keine Wirkung. Kombination beider Reize führt zu relativer Hemmung, wenn das linke Ohr 0,1 bis 0,5 ms nach dem rechten aktiviert wird; absolute Hemmung 0,5 bis 1,1 ms. Nach GALAMBOS, SCHWARTZKOPFF UND RUPERT (1959).

suchen ermittelten Zeitdifferenzschwelle ( $3 \times 10^{-5}$ s) des Menschen so nahe, wie bei der Verschiedenheit der Methoden nur erwartet werden kann.

#### *Bedeutung der Zahl von Nervelementen.*

Die Ueberlegung, dass bei der akustischen Lokalisation — und anderen Leistungen der Verarbeitung von Sinnesinformation — die Anzahl der verfügbaren Nervelemente bedeutsam ist, wird durch

eine anatomisch-histologische Untersuchung meines Mitarbeiters P. WINTER bestätigt. Dieser hat bei zahlreichen Vögeln aus verschiedenen Ordnungen die Zahl der akustischen Nervenzellen in den gleichen Zentren der Medulla oblongata bestimmt. Bei doppelt logarithmischer Auftragung von Zellzahl gegen Körpergewicht lässt sich eine einfache allometrische Beziehung für das Gros der Vögel feststellen: von knapp 10 g schweren Singvögeln wie Fitis und Weidenmeise bis zum Uhu gilt, dass die Zellzahl proportional zum Gewicht<sup>0,15</sup> zunimmt. Ausser den Singvögeln fallen auch andere gut hörende Arten wie Steinkauz oder der durch seine Echopeilung bekannte Fettschwalm (*Steatornis caripensis*) unter das Gesetz. Der domestizierte Truthahn verlässt die Reihe. Offenbar ist er « auf Fleisch » selektioniert worden und daher vergleichsweise « zu schwer ». Am auffälligsten ist aber die Sonderstellung von einigen Eulen mit der Schleiereule an der Spitze, die sich durch rein nächtliche Lebensweise auszeichnen. Die Schleiereule kann in absoluter Dunkelheit allein nach dem Gehör eine laufende Maus aus dem Fluge fangen (PAYNE und DRURY, 1958). Diese Art besitzt dreimal so viel akustische Nervenzellen in der Medulla wie der 10fach schwerere Uhu (WINTER und SCHWARTZKOPFF, 1961).

### *Schluss.*

Die Beurteilung der Sinnesleistungen allein nach der Zahl der Nerven-elemente stellt ohne jeden Zweifel eine sehr grobe Vereinfachung dar. Wir werden hierdurch aber doch auf den entscheidenden Unterschied zwischen den Gehörsleistungen von Insekten und Wirbeltieren hingeführt: er ist *q u a n t i t a t i v e r* Natur. Ein Insekt muss aus Gründen, die im Bauplan liegen, schätzungsweise mit dem 100 000sten Teil an Nervenzellen auskommen, die einem höheren Wirbeltier zur Verfügung stehen. Als unausweichliche Folge ist eine geringere Leistung des Gehörs und anderer Sinne zu erwarten. Diese wird sichtbar in dem Fehlen der Tonunterscheidung und in der weniger guten absoluten Empfindlichkeit. Wie es sich mit den Unterschiedsschwellen für Intensität und Zeit bei Insekten verhält, ist noch nicht bekannt.

Die physiologischen Mechanismen, nach denen die einzelnen Elemente arbeiten, stimmen dagegen bei Insekten und Wirbeltieren in erstaunlichem Masse überein.

## LITERATUR

- AUTRUM, H. 1936. *Eine Theorie der Schallwahrnehmung für Luftarthropoden*. Verh. Dtsch. zool. Ges. Freiburg, 38: 125-134.
- 1940. *Ueber Lautäußerungen und Schallwahrnehmung bei Arthropoden. II. Das Richtungshören von Locusta und Versuch einer Hörtheorie für Tympanalorgane vom Locustidentyp*. Z. vergl. Physiol. 28: 326-352.
- 1941. *Ueber Gehör und Erschütterungssinn bei Locustiden*. Z. vergl. Physiol. 28: 580-637.
- 1960. *Phasische und tonische Antworten vom Tympanalorgan von Tettigonia viridissima*. Acustica 10: 339-348.
- J. SCHWARTZKOPFF und H. SWOBODA. 1961. *Der Einfluss der Schallrichtung auf die Tympanal-Potentiale von Locusta migratoria L.* Biol. Zbl. 90: 385-402.
- BÉKÉSY, G. v. 1943. *Ueber die Resonanzkurve und die Abklingzeit der verschiedenen Stellen der Schneckenrennwand*. Akust. Ztschr. 8: 66-76.
- 1944. *Ueber die mechanische Frequenzanalyse in der Schnecke verschiedener Tiere*. Akust. Ztschr. 9: 3-11.
- BUSNEL, R.-G. et B. DUMORTIER. 1956. *Rapport entre la vitesse de déplacement et l'intensité du stimulus dans le comportement acoustico-sexuel de la femelle d'Ephippiger bitterensis (Tettigoniidae)*. C.r. Acad. Sci. (Paris) 242:174-177.
- CHOW, K. L. 1951. *Numerical estimates of the auditory central nervous system of the Rhesus monkey*. J. comp. Neurol. 95: 159-175.
- DAVIS, H. 1961. *Peripheral coding of auditory information*, in: *Sensory communication* (ed. Rosenblith). M.I.T. Press and John Wiley, New York and London. 119-141.
- DUKOK VAN HEEL, W. H. 1956. *Pitch discrimination in the minnow (Phoxinus laevis) at different temperature levels*. Experientia 12: 75-77.
- FREYE, H.-A. 1953. *Die Asymmetrie des Ohres der Waldohreule (Asio otus L.)*. Beitr. Vogelk. 3: 231-234.
- GALAMBOS, R. 1944. *Inhibition of activity in single auditory nerve fibers by acoustic stimulation*. J. Neurophysiol. 7: 287-304.
- 1954. *Neural mechanisms of audition*. Physiol. Rev. 34: 497-528.
- J. SCHWARTZKOPFF and A. RUPERT. 1959. *Microelectrode study of the superior olivary nuclei*. Amer. J. Physiol. 197: 527-536.
- GOLDBERG, J. M. and W. D. NEFF. 1961. *Frequency discrimination after bilateral ablation of cortical auditory areas*. J. Neurophysiol. 24: 119-128.
- HAGIWARA, S. 1956. *Neuro-muscular mechanism of sound production in the cicada*. Physiol. comp. Oecol. 4: 142-153.

- and K. OGURA. 1960. *Analysis of songs of Japanese cicadas*. J. Ins. Physiol. 5: 259-263.
- HARTZENDORF, G., E. WUESTENFELD und K. NEUBERT. 1961. *Experimentelle Untersuchungen über die Ansprechbarkeit der Kerne innerer Haarzellen im Cortischen Organ von Meerschweinchen*. Z. mikrosk.-anat. Forschg. 67: 313-330.
- HORRIDGE, G. A. 1960. *Pitch discrimination in Orthoptera neurones*. Nature (London) 185: 623-624.
- KATSUKI, Y. 1961. *Neural mechanism of auditory sensation in cats*, in: *Sensory communication* (ed. Rosenblith). M.I.T. Press and John Wiley, New York and London. 561-583.
- and N. SUGA. 1958. *Electrophysiological studies on hearing in common insects in Japan*. Proc. Jap. Acad. 34: 633-638.
- and N. SUGA. 1960. *Neural mechanism of hearing in insects*. J. exp. Biol. 37: 279-290.
- LICKLIDER, J. C. R. 1959. *Three auditory theories*, in: *Psychology: a study of science* (ed. Koch), McGraw-Hill, New York. 41-144.
- LOWENSTEIN, O. and T. D. M. ROBERTS. 1951. *The localization and analysis of the responses to vibration from the isolated elasmobranch labyrinth. A contribution to the problem of the evolution of hearing in vertebrates*. J. Physiol. 114: 471-489.
- MILLS, A. W. 1960. *Lateralization of high-frequency tones*. J. acoust. Soc. Amer. 32: 132-134.
- PAYNE, R. S. and W. H. DRURY. 1958. *Marksman of the darkness*. Nat. Hist. 67, 316-323.
- PRINGLE, J. W. S. 1954 a. *The mechanism of the myogenic rhythm of certain insect striated muscles*. J. Physiol. 124: 269-291.
- 1954 b. *A physiological analysis of cicada song*. J. exp. Biol. 31: 525-560.
- 1957. *The structure and evolution of the organs of sound-production in cicadas*. Proc. Linn. Soc. Lond. 167: 144-159.
- PUMPHREY, R. J. 1940. *Hearing in insects*. Biol. Rev. 15: 107-132.
- 1948. *The sense organs of birds*. Smithson. Rep. 305-330.
- and A. F. RAWDON-SMITH. 1936 a. *Sensitivity of insects to sound*. Nature (London) 137: 99.
- and A. F. RAWDON-SMITH. 1936 b. *Hearing in insects: the nature of the response of certain receptors to auditory stimuli*. Proc. roy. Soc. (B) 121: 18-27.
- and A. F. RAWDON-SMITH. 1939. « *Frequency-discrimination* » in insects. *A new theory*. Nature (London) 143: 806.
- RABE, W. 1953. *Beiträge zum Orientierungsproblem der Wasserwanzen*. Z. vergl. Physiol. 35: 300-325.
- ROEDER, K. D. and A. E. TREAT. 1957. *Ultrasonic reception by the tympanic organ of noctuid moths*. J. exp. Zool. 134: 127-158.
- and A. E. TREAT. 1961. *The detection and evasion of bats by moths*. Amer. Scientist 49: 135-148.

- SCHALLER, F. und C. TIMM. 1950. *Das Hörvermögen der Nachtschmetterlinge*. Z. vergl. Physiol. 32: 468-481.
- SCHNEIDER, H. 1961. *Neuere Ergebnisse der Lautforschung bei Fischen*. Naturwiss. 48: 513-518.
- SCHWARTZKOPFF, J. 1957 a. *Die Grössenverhältnisse von Trommelfell, Columella-Fussplatte und Schnecke bei Vögeln verschiedenen Gewichts*. Z. Morph. Oekol. Tiere 45: 365-378.
- 1957 b. *Untersuchungen der akustischen Kerne in der Medulla von Wellensittichen mittels Mikroelektroden*. Verh. Dtsch. zool. Ges. Graz 374-379.
- 1958. *Ueber nervenphysiologische Resonanz im Acusticus-System des Wellensittichs (Melopsittacus undulatus Shaw)*. Z. Naturf. 13 b: 205-208.
- 1959. *Der akustische Reiz und die Gehörerregung*. Verh. Dtsch. zool. Ges. Münster. 183-215.
- 1960 a. *Physiologie der höheren Sinne bei Säugern und Vögeln*. J. Ornithol. 101:61-91.
- 1960 b. *Vergleichende Physiologie des Gehörs*. Fortschr. Zool. 12: 206-264.
- 1961. *Die Uebertragung akustischer Information durch Nerven-tätigkeit nach dem Salvenprinzip*, in: *Aufnahme und Verarbeitung von Nachrichten durch Organismen* (ed. Marko), Hirzel, Stuttgart. 87-99.
- 1962. *Vergleichende Physiologie des Gehörs und der Lautäusserungen*. Fortschr. Zool. im Druck.
- und P. WINTER. 1960. *Zur Anatomie der Vogel-Cochlea unter natürlichen Bedingungen*. Biol. Zbl. 79: 607-625.
- SUGA, N. 1960. *Peripheral mechanism of hearing in locust*. Jap. J. Physiol. 10: 533-546.
- 1961. *Functional organization of two tympanic neurons in noctuid moths*. Jap. J. Physiol. 11: 566-677.
- and Y. KATSUKI. 1961. *Central mechanism of hearing in insects*. J. exp. Biol. 38: 545-558.
- TASAKI, I. 1954. *Nerve impulses in individual auditory nerve fibers of guinea pig*. J. Neurophysiol. 17: 97-122.
- WEVER, E. G. 1949. *Theory of hearing*. Wiley, New York and Chapman and Hall, London. 484 p.
- and J. A. VERNON. 1959. *The auditory sensitivity of Orthoptera*. Proc. Nat. Acad. Sci. (Washington) 45: 413-419.
- WINTER, P. und J. SCHWARTZKOPFF. 1961. *Form und Zellzahl der akustischen Nervenzentren in der Medulla oblongata von Eulen (Striges)*. Experientia 17: 515-516.

N<sup>o</sup> 11. **Michael Balls**, Genève. Spontaneous neoplasms in amphibians. Summary.

Station de Zoologie Expérimentale, Université de Genève.

During one year thirty individuals from a colony of one thousand frogs of the genus *Xenopus* died of identifiable disease, including six with spontaneous tumours. Four cases of lymphosarcoma were discussed.

1. Female *Xenopus laevis*. Widespread destruction of the kidney, lung and liver was observed and two nodules of lymphosarcoma cells were found attached to mesentery near the stomach.

2. Female *Xenopus fraseri*. An ovarian tumour measuring 0,5 cm in diameter was composed of a dense mass of lymphoid cells with areas of necrosis. The liver, lung and fat-body were being invaded.

3. *Xenopus fraseri*. The alimentary canal had been almost completely replaced by tumour cells and invasion of the liver, lungs, fat-bodies and kidneys was advanced. Near the kidneys were four, white, vascularised bodies — two ovo-testes and two immense tumour nodules. Also present were two oviducts.

4. Female *Xenopus laevis laevis*. A rapidly growing lump behind the right eye was found to consist of spheroidal, lymphoid cells of uniform size, which had destroyed much of the temporalis and depressor mandibularis muscles.

No previously described amphibian tumour had so widely affected the animal as in cases 2 and 3, the first known in *Xenopus fraseri* (Boulenger). It was considered that the lack of known amphibian tumours and the apparent prevalence of skin tumours was due to a lack of observers rather than to biological factors. It was suggested that workers using amphibia should send specimens to those interested in amphibian pathology, should they themselves lack the opportunity to carry out the necessary post-mortem examinations.

## ADDITIONAL NOTE

*Case Number 4.*

Arteries in the tumour of the head contained many neoplastic lymphoid cells, although the artery walls were intact. On examining the viscera microscopically, extensive replacement of normal tissue was found in the liver, kidney, lung, spleen and ovary. Lymphocytes and erythrocytes in the blood vessels of these organs were in the ratio 1,2: 1, whereas in the normal animal the ratio of all leucocytes to erythrocytes is 1:300 (SCHLUMBERGER, 1958, in *Pathologie der Laboratoriumstiere*, Part II, ed. Cohrs, Jaffe and Meesen, Berlin-Göttingen-Heidelberg).

Full details of this, the first known case of lymphosarcoma with lymphocytic leukaemia in an amphibian, will be published shortly.

---

N<sup>o</sup> 12. **A. W. Blackler**, Genève. Transfer of Primordial Germ-Cells between two Subspecies of *Xenopus Laevis*. Summary.

Station de Zoologie expérimentale, Université de Genève.

Following the establishment by BLACKLER and FISCHBERG (1961) of a technique for transplanting the primordial germ-cells of *Xenopus* at the neurula stage, grafts of these cells have been made between the subspecies *Xenopus laevis laevis* and *Xenopus laevis victorianus*.

These subspecies differ in details of their eggs and development, and a nuclear marker has been employed as a means of estimating the percentage success of germ-cell transfers.

Twelve experimental male animals showed graft success varying between 0 and 100%. The six experimental female animals showed graft success of 0-100%. The eggs laid by these females which were of graft origin had the same dimensions, colour and development as those of the donor subspecies.

It is concluded that the type of egg derived from a germ-cell is independent of the ovarian environment in which it develops, and the cases of 100% germ-cell graft success can be cited against the theory of reproductive metaplasia.

A complete account of the work will be published at a later date.

BLACKLER, A. and FISCHBERG, M. 1961. *Transfer of Primordial Germ-cells in Xenopus laevis*. J. Embryol. exp. Morph. 9:634—41.

---

N<sup>o</sup> 13. **Jacques Bovet**, Lausanne. Mise en évidence d'un effet directionnel dans le retour au gîte des Rongeurs. Résumé.<sup>1</sup>

Institut de Pharmacologie de l'Université de Lausanne.

Au cours de l'été et de l'automne 1961, nous avons pris et marqué dans les bois du Jorat (Vaud) 58 Mulots fauves (*Apodemus flavicollis* Melch.), 44 Mulots sylvestres (*A. sylvaticus* L.) et 20 Campagnols roux (*Clethrionomys glareolus* Schr.) à 500 ou à 1000 m au nord, à l'ouest, au sud ou à l'est d'un point P auquel tous ces animaux ont été déplacés et relâchés. Nous observions la direction prise par les souris immédiatement après qu'elles avaient été relâchées, et nous enregistrons les reprises faites aux diverses stations de piégeage. Les animaux, de quelque direction qu'ils vinssent, partaient du point P de préférence sur l'axe NE-SW, alors que l'axe NW-SE n'était pratiquement pas emprunté ( $p < 0,001$ ). Aucun des Campagnols n'a regagné son gîte. Sur les 23 Mulots des deux espèces repris à l'une ou à l'autre des stations de piégeage, 15 l'ont été au lieu de capture original. Le succès du retour chez ces 23 animaux est ainsi assuré par  $p < 0,001$ .

Les proportions des retours par rapport au nombre des souris déplacées dans une direction donnée sont très variables ( $p < 0,05$ ), comme l'indique la Tab. 1.

---

<sup>1</sup> Travail bénéficiant de l'aide du Fonds national suisse pour la recherche scientifique (crédit n<sup>o</sup> 1856).

L'analyse des nombres donnés par la Tab. 1 montre que l'orientation dans le retour au gîte est, sur notre terrain d'expérience, influencée par un effet directionnel qui facilite les retours vers le sud et rend difficiles ceux vers le nord. L'orientation vers l'est ou l'ouest n'est que moyennement perturbée par cet effet.

L'exposé détaillé des résultats paraîtra dans la *Zeitschrift für Tierpsychologie*.

TABELLE 1.  
*Retour au gîte des Mulots.*

Déplacement subi	<i>m</i> Mulots déplacés	<i>n</i> Mulots rentrés	<i>m/n</i> (%)
N → S	28	0	0
W → E	18	2	11
S → N	22	7	32
E → W	34	6	18

N<sup>o</sup> 14. **P. S. Chen**, Zürich. Trennung der freien Aminosäuren und Peptide von Seeigeleiern mittels Ionenaustauschchromatographie.<sup>1</sup> (Mit 1 Textabbildung und 3 Tabellen.)

Zoologisch-vergl. anatomisches Institut der Universität Zürich.

Herrn Prof. Dr. E. Hadorn zum 60. Geburtstag gewidmet.

Frühere Untersuchungen am Proteinstoffwechsel der Seeigelkeime zeigten, dass das Muster der freien Aminosäuren und Peptide artspezifisch ist (CHEN und BALTZER 1958, BALTZER, CHEN und WHITELEY 1958). Die Eier von *Paracentrotus lividus* sind besonders

<sup>1</sup> Ausgeführt mit Unterstützung durch die Georges und Antoine Claraz-Schenkung und den Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung. Herrn Prof. Dr. H. K. MITCHELL bin ich für seine Einführung in die Technik der Säulenchromatographie und seine wertvollen Ratschläge zu herzlichem Dank verpflichtet.

reich an Glycin. Bei *Arbacia lixula* tritt eine ganz andere konzentrierte Ninhydrin-positive Substanz auf, deren Rf-Werte denjenigen von Aminobuttersäure entsprechen. *Sphaerechinus granularis* unterscheidet sich von den beiden Arten durch das Vorkommen eines Tripeptids. Weitere artspezifische Unterschiede wurden bei *Genocidaris maculata*, *Psammechinus microtuberculatus* und *Echinocardium cordatum* festgestellt (siehe CHEN 1958). Bei allen diesen Untersuchungen wurde ausschliesslich die Technik der Papierchromatographie verwendet. Diese Methode ist empfindlich, relativ einfach durchzuführen, und besonders geeignet, ein Uebersichtsbild des zu untersuchenden Materials zu gewinnen. Ihr Auflösungsvermögen ist aber durch die Kapazität des Papiers stark beschränkt; bei Verwendung grösserer Probemengen wird die Trennung der Substanzen auf dem Chromatogramm unscharf. Das papierchromatographische Verfahren erfasst deshalb nur diejenigen Stoffe, die im Extrakt in relativ hoher Konzentration vorhanden sind. Bei Seeigeleiern, bei welchen das Verhältnis der Stoffverteilung stark verschieden ist, wird die Auftrennung besonders schwierig. In dieser Hinsicht erweist sich die Ionenaustauschchromatographie als vorteilhafter; sie erlaubt bei jeder Bestimmung eine viel grössere Substanzmenge zu verwenden und trotzdem eine gute Aufteilung der einzelnen Stoffe zu erzielen.

Im Rahmen unserer Untersuchungen über die Entwicklungsphysiologie und Biochemie der Seeigelbastarde wurden in der vorliegenden Arbeit die freien Aminosäuren und Peptide in den unbefruchteten Eiern von drei verschiedenen Seeigelarten nach einem von MITCHELL und SIMMONS (1962) ausgearbeiteten Gradient-Puffersystem mittels einer Kunstharzsäule fraktioniert. Anschliessend wurden die Substanzen in jeder Fraktion mit Hilfe der Säurehydrolyse, ein- und zweidimensionaler Papierchromatographie identifiziert. Unser Ziel besteht darin, das artspezifische Stoffinventar der Seeigeleier so genau wie möglich aufzunehmen. Ausser den freien Aminosäuren interessieren uns vor allem die Peptide, welche bekanntlich eine zentrale Stelle in der Eiweissynthese einnehmen. Da unsere Untersuchungen noch im Gang sind, handelt es sich hier nur um eine vorläufige Feststellung. Die ausführliche Beschreibung der Technik sowie die quantitative Auswertung der Untersuchungsergebnisse sollen in einer späteren Publikation veröffentlicht werden.

## MATERIAL UND METHODE

Unbefruchtete reife Eier von *Paracentrotus lividus*, *Arbacia lixula* und *Sphaerechinus granularis* wurden in der Zoologischen Station in Neapel gesammelt und lyophilisiert. Die Verarbeitung des lyophilisierten Materials wurde in unserem Institut in Zürich durchgeführt.

Für die Extraktion der freien Ninhydrin-positiven Stoffe wurde 1 g. der bei tiefer Temperatur getrockneten Eissubstanz zuerst in einem Bühler-Homogenisator in 30 ml gekühltem Methanol während 15 Minuten homogenisiert. Während der Homogenisierung wurde das Glasgefäss mit einem Trockeneis-Methylglycol-Gemisch abgekühlt. Das Filtrieren erfolgte in einem Glasfilter-Trichter bei  $-27^{\circ}\text{C}$ . Anschliessend wurde der Rückstand noch zweimal mit je 30 ml 50% igem Methanol gewaschen. Das Filtrat wurde in einem Vakuum-Rotationsverdampfer bei  $26^{\circ}\text{C}$  eingedickt. Um die fetthaltigen Substanzen zu entfernen, wurde das eingedickte Material in 10 ml destilliertem Wasser aufgelöst, und mit dem gleichen Volumen Chloroform in einem Scheidertrichter geschüttelt. Vor der Einführung in die Harzsäule wurde dem fettfreien Extrakt noch 10 ml Pufferlösung von pH 2,5 zugegeben. Ueber die weitere Verarbeitung des Rückstands im Glasfilter-Trichter werden wir in einer späteren Publikation noch berichten.

Für die Fraktionierung der Aminosäuren und Peptide benützten wir das Kunstharz Dowex 50, das mit 1 M NaOH und HCl vorbehandelt wurde. Die Grösse der Säule betrug  $1,0 \times 40$  cm. Das Gradient-Puffersystem bestand aus Ammoniumformiat und Ammoniumazetat, und variierte zwischen pH 2,5 bis 8,0. Tabelle 1 gibt eine Uebersicht über Reihenfolge, Konzentration, Menge und pH-Werte der gebrauchten Pufferlösungen. Das Eluat aus der Kunstharzsäule wurde mittels eines automatischen Sammlers in über 200 Fraktionen aufgeteilt, und jede Fraktion enthielt 5 ml Flüssigkeit.

Sämtliche Fraktionen wurden lyophilisiert, und die eingedickten Substanzen in den Tuben wiederum je in 0,2 ml destilliertem Wasser aufgenommen. Darauf pipettierten wir aus jedem Tubus 0,02 ml Lösung in eine Ampulle für die Hydrolyse (6 N HCl, 12 Stunden bei  $110^{\circ}\text{C}$ ). Je nach der Substanzmenge wurde 1 bzw. 5  $\mu\text{l}$  des Eluats des Hydrolysates der gleichen Fraktion neben-

einander auf das Filterpapier gebracht und eindimensional chromatographiert. Wenn die Fraktion mehrere Substanzen enthielt, verwendeten wir zusätzlich das zweidimensionale Verfahren für die weitere Stoffauftrennung (für die papierchromatographische

TABELLE 1.

*Uebersicht des Gradient-Puffersystems für die Fraktionierung der Aminosäuren und Peptide.*

Reihenfolge	Pufferlösung	pH	Konzentration	Volumen der gebrauchten Pufferlösung
1	Ammoniumformiat	2,50	0,05 M	106 ml
2	Ammoniumformiat	2,90	0,10	159
3	Ammoniumformiat	3,30	0,15	159
4	Ammoniumformiat	3,65	0,20	159
5	Ammoniumazetat	5,50	0,40	212
6	Ammoniumazetat	6,80	0,60	159
7	Ammoniumazetat	8,00	1,00	159

Technik siehe HADORN und STUMM-ZOLLINGER 1953, CHEN und HADORN 1954). Um das Ammoniumformiat auf dem Papier zu entfernen, wurden die eindimensionalen Chromatogramme zunächst bei 60° C während 20 Minuten erhitzt. Diese wurden dann mit einer 0,5% igen Lösung von Ninhydrin in absolutem Aceton behandelt, und während 30 Minuten bei 60° C gehalten. Die quantitative Auswertung der Farbintensität erfolgte durch Messung des Papierstreifens mit dem Analytrol (Spinco-Modell RB).

#### ERGEBNISSE UND DISKUSSION

Um die Auflösungsfähigkeit des von uns angewandten Gradient-Puffersystems zu prüfen, haben wir in einem Vorversuch 0,8-1,5 mg verschiedene reine Aminosäuren in die Harzsäule eingeführt, und nach dem oben beschriebenen Verfahren fraktioniert. Wie aus Abbildung 1 ersichtlich ist, werden sämtliche 17 Aminosäuren gut aufgetrennt. Das Taurin kommt sehr früh aus der Säule, und dann folgen die sauren und neutralen Aminosäuren. Die basischen Aminosäuren, wie Lysin, Histidin und Arginin, erscheinen erst zwischen der 144. und 190. Fraktion. Auch stimmt die Reihenfolge aller Aminosäuren im Eluat mit dem Befund von MITCHELL und SIMMONS (1962) gut überein.

Die Untersuchungen der drei Seeigelarten ergaben, dass sie alle Leucin, Isoleucin und Phenylalanin enthalten. In einer früheren Arbeit konnten wir dies nicht mit Sicherheit feststellen, weil mit dem von uns gebrauchten papierchromatographischen System die Trennung dieser drei Aminosäuren nicht möglich war (siehe CHEN und BALTZER 1958). Ferner bestätigte die vorliegende Arbeit

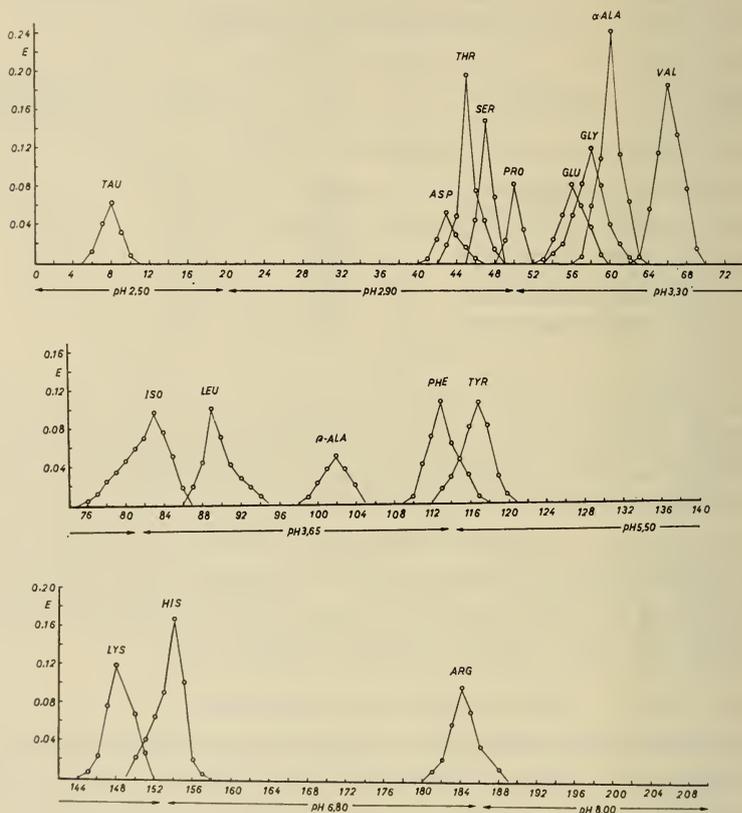


ABB. 1.

Trennung eines künstlichen Aminosäuregemisches an einer Säule von Dowex 50. Säule  $1,0 \times 40$  cm. Angewandt  $0,8-1,5$  mg pro Aminosäure. Ordinate: Extinktionswerte (E); Abszisse: Reihenfolge der Fraktionen.

unsere früheren Befunde, wonach die Eier von *P. lividus* und *S. granularis* aussergewöhnlich reich an Glycin sind. Bei *A. lixula* wurde die von CHEN und BALTZER als «Fast-Aminobuttersäure»

genannte Ninhydrin-positive Substanz in den Fraktionen 48-64 nachgewiesen. Diese Tatsache deutet darauf hin, dass dieser Stoff, in Uebereinstimmung mit unserer früheren Vermutung, eine saure Aminosäure sein muss. Da wir jetzt eine grössere Menge des vorliegenden Stoffes zur Verfügung haben, wird eine genaue Identifizierung erleichtert. Weitere Untersuchungen, wie die Reinigung durch Elektrophorese und die Aufnahme des Absorptionsspektrums, sind im Gang. Gestützt auf die früheren Ergebnisse der papierchromatographischen Untersuchungen von CHEN und BALTZER (1958) und diejenigen der vorliegenden Arbeit, sind in Tabelle 2 die gefundenen freien Aminosäuren dieser drei Seeigelarten zusammengefasst.

TABELLE 2.

*Freie Aminosäuren in Methanolextrakten der unbefruchteten Eier der drei Seeigelarten.*

Aminosäure	<i>Paracentrotus lividus</i>	<i>Arbacia lixula</i>	<i>Sphaerechinus granularis</i>
$\alpha$ -Alanin . . . . .	+	+	+
$\beta$ -Alanin . . . . .	+	—	—
Arginin . . . . .	+	+	+
Asparagin . . . . .	+	+	+
Asparaginsäure . . . . .	+	+	+
Cystein . . . . .	—	—	+
Cystin . . . . .	+	+	+
Glutaminsäure . . . . .	+	+	+
Glutamin . . . . .	+	+	+
Glycin . . . . .	+	+	+
Histidin . . . . .	+	+	+
Isoleucin . . . . .	+	+	+
Leucin . . . . .	+	+	+
Lysin . . . . .	+	+	+
Methionin . . . . .	+	—	—
Ornithin . . . . .	+	+	—
Phenylalanin . . . . .	+	+	+
Prolin . . . . .	+	+	+
Serin . . . . .	+	+	+
Threonin . . . . .	+	+	+
Tyrosin . . . . .	—	+	+
Valin . . . . .	+	+	+
„Fast-Aminobuttersäure“	—	+	—
Unbekannt . . . . .	+	+	+

Wie bereits erwähnt, sind die Eier von *S. granularis* durch das Vorkommen eines Tripeptids gekennzeichnet. Aus der Analyse sämtlicher Fraktionen der vorliegenden Art ergab sich, dass dieses

Peptid zwischen der 94. und 101. Fraktion eluiert werden konnte. In Uebereinstimmung mit unserem früheren Befund zeigte die Säurehydrolyse, dass es aus Asparaginsäure, Glutaminsäure und Alanin besteht.

TABELLE 3.

*Charakterisierung einiger Peptide, die in Eiextrakten in relativ hoher Konzentration vorkommen.*

Art	Peptid	Fraktion	Aminosäurezusammensetzung *
<i>Paracentrotus lividus</i>	P 17 <i>a,b</i>	21-30	Asp, Glu, Gly
	P 22	59-71	Asp, Glu, Gly
	P 26 <i>a,b</i>	110-117	Asp, Glu, Gly, Ser
	P 27	118-120	Asp, Glu, Gly
	P 28	121-124	Asp, Glu, Gly
	P 29 <i>a,b</i>	125-131	Asp, Gly
	P 30	132-133	Asp, Glu, Gly, Ala
	P 32 <i>a,b,c</i>	136-141	Asp, Glu, Gly, Val, Leu
	P 33	142-153	Asp, Glu, Gly
<i>Arbacia lixula</i>	P 1 <i>a,b</i>	5-15	Asp, Glu, Ala
	P 4 <i>a,b,c,d</i>	14-16	Glu, Gly, Ala
	P 7	69-79	Asp, Glu
	P 8	80-89	Asp, Glu, Gly, Ala
	P 9-11	90-94	Asp, Glu, Gly, Ala, Cys
	P 12 <i>a,b,c</i>	91-99	Glu, Ala
	P 15	108-110	Asp, Glu, Gly, Ala, Val, Leu
	P 17 <i>a,b</i>	122-127	Asp, Gly
	P 18-19	128-132	Asp, Glu, Gly, Ala, Val, Leu, Ser
<i>Sphaerechinus granularis</i>	P 2-4	7-13	Asp, Glu, Gly
	P 5	9-20	Asp, Glu, Gly
	P 6	21-30	Glu, Gly
	P 8	34-45	Asp, Glu, Gly
	P 9-10	81-83	Asp, Glu, Gly
	P 15-16	90-94	Asp, Glu, Gly, Ala, Val
	P 17	92-96	Asp, Glu, Gly, Ala
	P 18	94-101	Asp, Glu, Ala
	P 25	126-138	Asp, Glu, Gly, Ser, Val, Leu

\* Die Zusammensetzung bedeutet nur die in Hydrolysaten gefundenen Aminosäuren, d.h. nicht die Sequenz und auch nicht die Frequenzen der Aminosäuren in den Peptidketten.

Was die übrigen Peptide anbelangt, können die neuen Ergebnisse wie folgt zusammengefasst werden: bei *S. granularis* und *A. lixula* kamen bereits zwischen der 5. und 15. Fraktion grosse Mengen von Peptiden aus der Säule. Bei *P. lividus* wurden ebenfalls verschiedene Peptide nachgewiesen, die vor der Asparaginsäure erschei-

nen; sie waren aber stets schwach konzentriert. Die „stärksten“ Peptide fanden wir bei dieser Art erst zwischen der 136. und 141. Fraktion. Die eingehende Analyse sämtlicher Fraktionen zeigt, dass die von uns untersuchten Eiextrakte dieser drei Seeigelarten mindestens 30-40 verschiedene Peptide enthalten. Tabelle 3 gibt eine Uebersicht über die Reihenfolge und die Aminosäurezusammensetzung derjenigen Peptide, die im Eluat in grösseren Mengen vorhanden sind.

Zusammenfassend zeigt die vorliegende Untersuchung, dass man mit dem von uns angewandten Gradient-Puffersystem der Ionenaustauschchromatographie ein charakteristisches Spektrum der freien Ninhydrin-positiven Substanzen für jede der drei Seeigelarten gewinnen kann. Aminosäuren, die sich auf den zweidimensionalen Papierchromatogrammen häufig überlappen, können deutlich aufgetrennt werden. Insbesondere die Peptide, die meistens schwach konzentriert sind und mit der Papierchromatographie nicht erfasst werden, treten in bestimmter Reihenfolge in den Fraktionen auf. Da die hier aufgeteilten Fraktionen meist mehr als eine Substanz enthalten, versuchen wir nun, durch geeignete Wahl der Pufferlösungen das Auflösungsvermögen der Fraktionierungstechnik noch zu verbessern.

#### SUMMARY

1. The present paper is a preliminary report on the fractionation of free amino acids and peptides in the unfertilized eggs of three sea urchin species (*Paracentrotus lividus*, *Arbacia lixula* and *Sphaerechinus granularis*) by means of column chromatography. The technique used in this study was based on that described by MITCHELL and SIMMONS (1962) using Dowex 50 in the column and ammonium formate and ammonium acetate in the gradient buffer system.

2. In addition to other amino acids previously reported by CHEN and BALTZER (1958), it was found that eggs of all these three sea urchin species contain isoleucine, leucine and phenylalanine. In agreement with our earlier findings the eggs of *P. lividus* and *S. granularis* are especially rich in glycine, while those of *A. lixula* are characterized by the occurrence of another concentrated ninhydrin-positive substance, probably an aminobutyric acid.

3. The three sea urchin species also differ distinctly in their patterns of peptides. In *S. granularis* and *A. lixula* large amounts of peptides could be eluted from the column between fractions 5-15, whereas in *P. lividus* the concentration of peptides in these early fractions was very low. At least 30-40 different peptides could be detected in all fractions of the three species investigated. Our work to purify these peptides and to identify their amino acid compositions is still in progress.

#### LITERATURVERZEICHNIS

- BALTZER, F., P. S. CHEN and A. H. WHITELEY. 1958. *Biochemical studies on sea urchin hybrids*. Exptl. Cell Research, Suppl. 6: 192.
- CHEN, P. S. 1958. *Further studies on free amino acids and peptides in eggs and embryos of different sea urchin species and hybrids*. Experientia 14: 369.
- and F. BALTZER. 1958. *Species-specific differences in free amino acids and peptides in sea urchin eggs and embryos (pure species and hybrids)*. Nature 181: 98.
- und E. HADORN. 1954. *Vergleichende Untersuchungen über die freien Aminosäuren in der larvalen Hämolymphe von Drosophila, Ephestia und Corethra*. Rev. suisse Zool. 61: 437.
- HADORN, E. und E. STUMM-ZOLLINGER. 1953. *Untersuchungen zur biochemischen Auswirkung der Mutation «letal-translucida» (ltr) von Drosophila melanogaster*. Rev. suisse Zool. 60: 506.
- MITCHELL, H. K. and J. R. SIMMONS. 1962. *Amino acids and derivatives in Drosophila*. In: *Conference on Free Amino Acid Pools* (im Druck).
-

N<sup>o</sup> 15. **Edw. Flückiger** und **Petra Operschall**, Basel. Die funktionelle Reife der Neurohypophyse bei neonaten Nestflüchtern und Nesthockern.

Medizinisch-Biologische Forschungsabteilung der Sandoz A.G., Basel.

Herrn Prof. Dr. R. Geigy zum 60. Geburtstag gewidmet.

Neugeborene Meerschweinchen sind reifer als neugeborene Ratten; dies ist besonders augenfällig, wenn Funktionen des Zentralnervensystems verglichen werden: So besitzen erstere eine praktisch voll entwickelte Wärmeregulation, ihre Sinne sind leistungsfähig, und die Beherrschung der Körperstellung und der Koordination der Bewegungen ist derjenigen des Adulttieres ähnlich. Meerschweinchen sind deshalb Nestflüchter, während die Rattenjungen, deren Zentralnervensystem die erwähnten Leistungen noch nicht vollbringt, als Nesthocker langsam heranreifen.

Neugeborene Nesthocker sind unfähig, einen verdünnten oder konzentrierten Harn auszuschcheiden, wenn sie hypoton oder hypertoton belastet werden (1; 6); ihre Nierenfunktionen sind also unreif, und ihre Osmoregulation ist völlig abhängig von der richtigen Ernährung durch das Muttertier. Interessanterweise erweist sich aber auch die Niere des neugeborenen Meerschweinchens als unreifer als die des Adulten (5).

Da der vom Zentralnervensystem direkt abgeleitete Hypophysenhinterlappen mit der osmoregulatorischen Funktion der Niere aufs engste verknüpft ist, schien es uns von Interesse, den Gehalt an antidiuretischem Hormon (ADH) der Hypophysen von Nestflüchter und Nesthocker beim Neonaten und Adulten zu vergleichen. An Nestflüchter untersuchten wir das Meerschweinchen, *Cavia cobaya*, und eine Stachelmaus aus Palästina, *Acomys cahirinus*. Ueber die ADH-Verhältnisse bei Meerschweinchen haben *Heller u. Lederis* (7) 1959 Zahlen veröffentlicht, die für uns von Interesse sind. Für die Nesthocker verwenden wir Daten von *Heller u. Lederis* (7) und *Hummel* (8) über die weisse Laboratoriumsratte, und von *Hummel* (8) über die Wüstenratte (*Meriones shawii shawii*).

### Methodik.

Die auf den ADH-Gehalt der Hypophyse zu untersuchenden Tiere wurden unter Vermeidung jeglicher Aufregung dekapitiert und die Hypophyse möglichst schnell herauspräpariert und mit flüssiger Luft gefroren. Die Extraktion geschah durch Verreiben der Hypophyse mit 0,9% Kochsalzlösung mit wiederholtem Auftauen und Einfrieren. Die Aktivitätsbestimmung des Extraktes erfolgte nach den Angaben von *Dicker* (14) unter Benützung der Erfahrungen von *Ames und van Dyke* (2), sowie *Berde und Cerletti* (3). Die Methode beruht im Prinzip darauf, dass man den zu testenden Extrakt abwechselnd mit einer Standard-ADH-Aktivität intravenös einer mit Wasser belasteten und mit Aethylalkohol narkotisierten Ratte injiziert und die erzeugten Verminderungen des Harnflusses miteinander vergleicht. Die Aktivitäten werden in milli Einheiten (mE) ausgedrückt.

### Resultate.

1. Stachelmäuse, die mit einem Geburtsgewicht von 4-8 g am 1. Lebenstag untersucht wurden, ergaben ADH-Aktivitäten von 12,3-57 mE pro Hypophyse. Die neugeborenen Stachelmäuse zeichnen sich durch eine auffallende Variation im Reifegrad aus; dementsprechend streuen die ADH-Werte der Hypophyse: So untersuchten wir ein Neugeborenes von 4 g Körpergewicht mit noch verschlossenen Augen, wobei wir den niedrigsten der oben angeführten ADH-Gehalte erhielten, während ein 8 g schweres Neugeborenes den höchsten Wert erbrachte; drei 6 g schwere, offenäugige Tiere wiesen 30-32 mE auf. Die adulten Stachelmäuse (3-4 Monate alt) hatten ein Körpergewicht von 50-60 g; bei ihnen wurden ADH-Mengen von 146-154 mE je Hypophyse bestimmt.

2. Bei Meerschweinchen mit einem Geburtsgewicht von 55-75 g wurde ein ADH-Gehalt von 220-270 mE gefunden; drei Tage alte Tiere wiesen dieselben Aktivitäten auf. Ein adultes Meerschweinchen von rund 500 g Gewicht enthielt 1600 mE in der Hypophyse.

In der Tabelle 1 sind diese Ergebnisse jenen von Ratten und *Meriones* gegenübergestellt, und zwar einerseits absolut und andererseits bezogen auf 100 g Körpergewicht.

TABELLE 1.

Die antidiuretische Aktivität in der Hypophyse von Neonaten und Adulten verschiedener Säuger.

		ADH milli-Einheiten in 1 Hypophyse		Anzahl Drüsen untersucht
		absolut	pro 100 g Körpergewicht	
<i>Neugeborene</i>				
Acomys	4 g (blind) . . . . .	12,3	308	1
	6 g . . . . .	31	517	3
	8 g . . . . .	57	712	1
Cavia	. . . . .	250	385	3
Cavia	(lit. (7) . . . . .	398	496	5
<hr/>				
Ratten	lit. (7) . . . . .	3,7	63	46
Meriones	lit. (8) . . . . .	0,5	9,6	8
<hr/>				
<i>Adulte</i>				
Acomys	. . . . .	150	300	5
Cavia	. . . . .	1600	320	1
Cavia	lit. (7) . . . . .	2325	513	4
<hr/>				
Ratten	lit. (7) . . . . .	854	403	12
Ratten	lit. (8) . . . . .	1005	478	2
Meriones	lit. (8) . . . . .	386	404	6

*Diskussion.*

Aus der Tabelle geht deutlich hervor, dass die Neugeborenen vom Acomys und Cavia mit mehr ADH in der Hypophyse versehen sind, als die Neugeborenen von Ratte und Meriones. Dieser Eindruck wird nicht verwischt, sondern noch verstärkt, wenn man die recht verschiedenen Körpergewichte am Geburtstermin berücksichtigt und die ADH-Aktivitäten auf 100 g Körpergewicht bezieht. Es ist von grossem Interesse festzuhalten, dass selbst eine mit noch geschlossenen Augen geborene, also relativ unreife Acomys von nur 4 g Gewicht ebenfalls eine 5 bzw. 30 mal höhere ADH-Aktivität aufwies, als bei Ratten und Meriones gefunden werden konnte.

Die adulten Tiere der vier Species zeigen recht erhebliche Unterschiede der in der Hypophyse vorhandenen ADH-Mengen; berücksichtigt man jedoch die Körpergewichte, dann nähern sich diese Werte einander sehr stark: pro 100 g Körpergewicht berechnet variieren die Werte der 4 Species nun um weniger als 1 zu 2, während bei den Neonaten die Differenz mehr als 1 zu 60 betrug.

Wichtig erscheint, dass die Nestflüchter *Acomys* und *Cavia* keine wesentlichen Unterschiede im ADH-Gehalt (pro 100 g Körpergewicht) zwischen neugeborenen und geschlechtsreifen Tieren erkennen lassen. Für *Cavia* ist dies bereits von *Heller und Lederis* (7) festgestellt worden; bedeutungsvoll ist es, dass dieser Befund nun auch an einer zweiten Species (*Acomys*) erhoben werden konnte, die zudem rund 10 mal kleiner ist als *Cavia*, d.h. deren Geburtsgewicht dem der untersuchten Nesthocker gleich ist.

Ganz anders liegen nämlich die Verhältnisse bei den Nesthockern: Die Zahlen der Tabelle lassen deutlich werden, dass bei diesen Tieren während der postnatalen Entwicklung die anti-diuretische Aktivität absolut und relativ zunimmt. Detaillierte Untersuchungen zum zeitlichen Verlauf dieser Entwicklung haben *Heller und Lederis* (7) und besonders *Hummel* (8) erbracht. Die Nesthocker erreichen demnach erst spät die von den Nestflüchtern bei der Geburt pro 100 g Körpergewicht schon vorhandenen ADH-Mengen, und es dürfte interessant sein, einmal diese hypophysäre Reifung mit derjenigen der hypothalamischen Kerngebiete zu vergleichen.

Die Untersuchungsergebnisse demonstrieren also eindrucklich, dass auch eine vom Zentralnervensystem abgeleitete Struktur, wie der Hypophysenhinterlappen, den zentralnervösen Reifegrad der Species widerspiegelt, wobei allerdings für die funktionelle Reife des untersuchten Organes nicht so sehr der Entwicklungszustand jüngerer Gehirnabschnitte als der des Hypothalamus massgebend sein dürfte. Entsprechende Untersuchungen bei den Vögeln wären angezeigt: *Wingstrand* (9) hat beim Hühnchen bereits vom 10. Bebrütungstag an zunehmende ADH-Aktivität gefunden. Nesthocker-Arten sind jedoch u.W. noch nicht untersucht worden; schon aus ernährungsphysiologischen Gründen könnte aber angenommen werden, dass der Nesthocker unter den Vögeln (vielleicht mit Ausnahme der Tauben) eine bessere Osmoregulation aufweisen muss als die entsprechenden Säugerjungen.

*Summary.*

The antidiuretic activity in the pituitary of newly born and adult *Acomys cahirinus* and guinea-pigs has been determined and compared with the values found in the laboratory rat and in *Meriones shawii shawii*. ADH activities in the newborn of the first two species are much higher than in the latter species, on an absolute base and relative to body weight. Pituitary ADH in *Acomys* and guinea-pigs does not appreciably change during post-natal development, if considered relative to body weight, while in the rat and *Meriones* there is a manyfold absolute and relative increase from birth to maturity.

Pituitary ADH content thus reflects the higher degree of maturity of the central nervous system of newly-born *Acomys* and guinea-pigs as compared to the situation in the rat and *Meriones*.

## LITERATUR

- 1) ADOPH, E. F. 1943. *Physiological regulations*. Lancaster. 502 pp.
  - 2) AMES, R. G. and H. B. VAN DYKE. 1952. *Antidiuretic hormone in the serum or plasma of rats*. *Endocrinology* 50: 350-360.
  - 3) BERDE, B. und A. CERLETTI. 1961. *Ueber die antidiuretische Wirkung von synthetischem Lysin-Vasopressin*. *Helv. Physiolog. Acta* 19: 135-150.
  - 4) DICKER, S. E. 1953. *A method for the assay of very small amounts of antidiuretic activity with a note on the antidiuretic titre of rats' blood*. *J. Physiol.* 122: 149-157.
  - 5) — and H. HELLER. 1951. *The mechanism of water diuresis in adult and newborn guinea-pigs*. *J. Physiol.* 112: 149-155.
  - 6) FALK, G. 1955. *Maturation of renal function in infant rats*. *Am. J. Physiol.* 181: 157-170.
  - 7) HELLER, H. and K. LEDERIS. 1959. *Maturation of the hypothalamo-neurohypophyseal system*. *J. Physiol.* 147: 299-314.
  - 8) HUMMEL, R. 1962. *Untersuchungen über den Elektrolyt- und Wasserhaushalt von Meriones shawii shawii (Duvernoy)*. Diss., Basel (noch unveröffentlicht).
  - 9) WINGSTRAND K. G. 1954. *Neurosecretion and antidiuretic activity in chick embryos with remarks on the subcommissural organ*. *Arkiv för Zoologi* 6: 41-67.
-

N<sup>o</sup> 16. **E. Hadorn** und **D. Buck**, Zürich. — Ueber Entwicklungsleistungen transplantierte Teilstücke von Flügel-Imaginalscheiben von *Drosophila melanogaster*. (Mit 5 Abbildungen) <sup>1</sup>

Zoologisch-vergl. anatomisches Institut der Universität Zürich.

Herrn Prof. Dr. F. E. LEHMANN freundschaftlich zum 60. Geburtstag gewidmet.

In vorausgehenden Experimenten (HADORN, URSPRUNG und ANDERS 1959, URSPRUNG und HADORN 1962) untersuchten wir die Musterbildung in dissoziierten und reaggregierten Zellgruppen aus Flügelimaginalscheiben. Bei der Deutung der Ergebnisse zeigte sich die Notwendigkeit, Näheres über den Determinationszustand und den Anlageplan der larvalen Primordien festzustellen. Diesem Ziel dient die vorliegende Arbeit.

Zur Anwendung kommt die gleiche Methodik, wie wir sie für die Analyse der Anlagesysteme in den Genitalscheiben verwendeten (vergl. z.B. HADORN, BERTANI, GALLERA 1949). Mit feinen Wolframnadeln wird die Imaginalscheibe in Fragmente zerlegt. Die Teilstücke implantieren wir in die Leibeshöhle von Wirtslarven. Aus dem Abdomen der Fliegen können die metamorphosierten Implantate herauspräpariert und auf Differenzierungsleistungen hin untersucht werden. Dabei lässt sich sowohl das Alter der Spenderscheibe wie das Alter des Wirtes variieren. In der Abb. 1 sind die verschiedenen Versuchsanordnungen dargestellt. Da die Längs-Konturen der Scheiben je verschieden verlaufen, ist es möglich, zwischen dem künftigen Vorder- (V) und Hinterrand (H) des Flügels zu unterscheiden. Noch einfacher ist die Orientierung in bezug auf die Proximo-Distalachse. Der breit ausladende Teil der Scheibe bildet den Flügel, während das gegen die Insertionsstelle verschmälerte Areal den dorsalen Mesothorax liefert. Die Versuche der Abb. 1 sollen diese Lokalisationen genauer abgrenzen.

<sup>1</sup> Ausgeführt mit Unterstützung der Georges und Antoine Claraz-Schenkung.

Transplantationsversuche mit Fragmenten der Genitalscheiben hatten gezeigt, dass die Differenzierungsleistungen und das Ausmass der Regeneration und Regulation nicht vom Alter der Scheibe

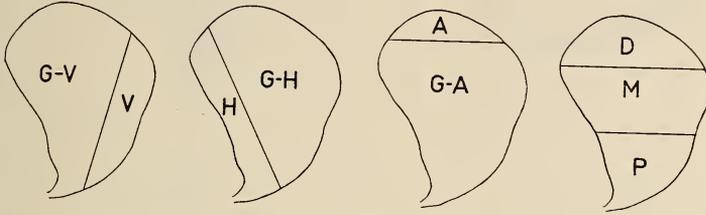


ABB. 1.

Schnittführungen für die Fragmentierung. V = Vorderrand; G-V = ganze Scheibe (Reststück) abzüglich Vorderrandstreifen; H = Hinterrand; G-H = ganze Scheibe minus Hinterrand; A = Aussenstück; G-A = ganze Scheibe minus Aussenstück; D = Distaler Querstreifen; M = Mittelstreifen; P = Proximaler Querstreifen.

abhängt, sondern bestimmt wird durch die Zeit, die einem Teilstück zur Verfügung steht, bevor „sein“ Wirt in die Metamorphose eintritt (HADORN und CHEN 1956, URSPRUNG 1959). Diese Befunde versuchen wir nun auch für die Flügelscheibe durch folgende Versuchsanordnung zu erheben: Die Fragmente D und P (Abb. 1) werden entweder in verpuppungsreife Wirte oder in junge Wirte verpflanzt, die sich erst  $1\frac{1}{2}$ -2 Tage nach dem Implantatempfang verpuppen.

Alle Kulturen wurden bei  $25 \pm 0,5^\circ$  C und auf Standardfutter gehalten.

#### *Leistungen in verpuppungsreifen Wirten*

In diesen Serien verpuppen sich die Wirte spätestens 6 Stunden nach der Implantation. Ausser den in Abb. 1 angegebenen Teilstücken wurden als Kontrollen einige verpuppungsreife Ganzscheiben (G) implantiert. Ueberdies haben wir einzelne Strukturelemente auch bei nicht implantierten Flügeln (*in situ*) ausgezählt. In der Tab. 1 sind die Befunde zusammengestellt. Da das genaue Auszählen der Randborsten im Bereiche der Zweierreihen (Z) in den häufig stark verformten Implantaten schwierig ist, geben wir für diese Elemente nur grobe Schätzwerte an (Zahl der + Zeichen, und — beim Fehlen dieser Randborsten). Implantierte Ganzscheiben leisten fast durchwegs weniger als die Anlage *in situ*.

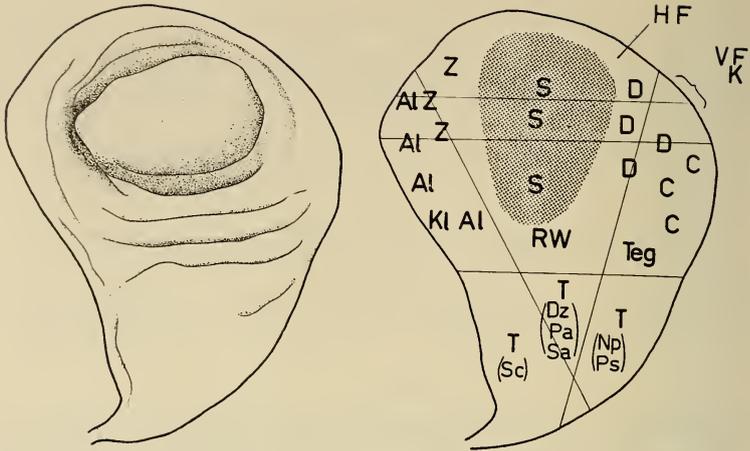


ABB. 2.

Verpuppungsreife Flügel-Imaginalscheibe: Faltungsmuster (links) und Anlageplan (rechts) mit Verlauf der Fragmentationsschnitte (vergl. Abb. 1). Anlagebereiche: Punktiert Zentrum der Flügelspreite mit Sinnesorganen (S). Vorderer Flügelrand mit Dreierreihe (D), Costa (C) und Tegula (Teg). Hinterer Flügelrand mit Zweierreihe (Z), Alula (Al) und „Kleiner Alula“ (KI Al). Flügelwurzel mit Radiuswurzel (RW), Hinteres Flügelschüppchen (HF), Vorderes Flügelschüppchen (VF) und „Kölbchen“ (K). Thorax (T) mit Notopleural- (Np), Präsutural- (Ps), Dorsozentral- (Dz), Postalar- (Pa), Supraalar- (Sa) und Scutellar- (Sc) Borsten.

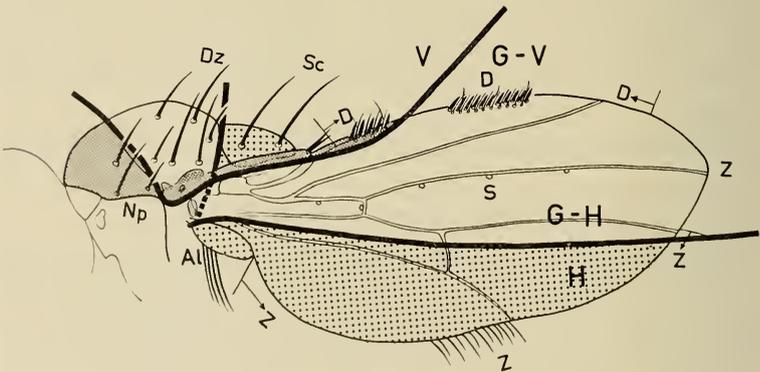


ABB. 3.

Projektion der in Abb. 1 angegebenen Schnittgeraden auf den metamorphosierten Körper. Dicke Linien bezeichnen Grenze zwischen V und G-V und zwischen H und G-H. Verlaufe auf Grund der Mosaikleistungen der Transplantate: Dicht punktiert die Differenzierungen des V-Streifens, locker punktiert diejenigen des H-Streifens. Ausdehnung der Dreierreihe (D) durch Pfeile bezeichnet. Die Zweierreihe (Z) wurde nur im Bereich zwischen den Pfeilen ausgezählt. Uebrigere Bezeichnungen: Alula (Al), Scutellarborsten (Sc), Dorsozentralborsten (Dz), Notopleuralborsten (Np), Sinnesorgane (S).

Dies steht in Uebereinstimmung mit Befunden an Genitalscheiben (HADORN, BERTANI, GALLERA 1949), wie auch an Augenscheiben (HADORN 1957). Inbezug auf die grossen Thoraxborsten ist die Minderleistung allerdings gering. In vielen Fällen finden wir im Implantat sogar alle 11 Borsten einer dorsalen Mesothoraxhälfte. Auf Grund der Leistung der Fragmente wurde der in Abb. 2 skizzierte Anlageplan ermittelt. Ausserdem haben wir die Schnittlinien zwischen V und G-V sowie zwischen H und G-H in den ausdifferenzierten Fliegenkörper hineinprojiziert (Abb. 3). Dabei wird ersichtlich, dass ein V-Streifen neben proximalen Teilen der Dreierreihe und der Costa auch Partien der Flügelwurzel und des vorderen Thoraxbereichs liefert. Andererseits erhalten wir als Differenzierung aus einem H-Streifen die Zweierreihe, die Alula und das Scutellum.

#### *Leistungen in jüngeren Wirten.*

Aus der Tab. 2 wird ersichtlich, dass ein längerer Aufenthalt im noch larvalen Wirt zu einer ausgiebigen Vermehrung der Randborsten, der Sinnesorgane und auch der Thoraxborsten führt. Doch halten sich diese Mehrleistungen im Rahmen der arealspezifischen Qualitäten. Die Unterschiede zwischen dem Versuch „D im alten Wirt“ (Tab. 2) und „A im alten Wirt“ (Tab. 1) beruhen lediglich darauf, dass das D-Stück breiter abgeschnitten wurde als das A-Stück (Abb. 1).

Die Vermehrung der Randborsten (D, Al und Z) in jungen Wirten ist darauf zurückzuführen, dass die betreffenden Anlagebereiche durch regenerative Zellteilung an den Schnittflächen sich bis zu Beginn der Metamorphose vergrössern. Zu einer interessanten *Regulationsleistung* führt eine solche Zellvermehrung dort, wo das beschnittene Areal für Elemente determiniert ist, die eine genetisch festgelegte Maximalgrösse nicht überschreiten können. Solche Verhältnisse bestehen u.a. für die zahlreichen Strukturen der Flügelbasis. Hier kommt es zu einer symmetrischen Verdoppelung der Elemente (Abb. 4).

Eine Tendenz zur Mehrfachbildung grosser Strukturbereiche lässt sich auch für die Randborstenfelder nachweisen. So zeigt die Abb. 5, wie der vordere Flügelrand (D-Bereich) verdoppelt wird. Nicht selten finden wir in der Serie „P im jungen Wirt“ einzelne

TABELLE 1.

Quantitative Leistungen von Ganzscheiden *in situ* (sit) und als *Transplantat* (G), sowie die Leistungen der in *Abbildung 1* bezeichneten Fragmente.

Folgende in *Abb. 2* und *3* eingezeichnete Strukturelemente sind berücksichtigt; D = Zahl der Dornen in der Dreierreihe am vorderen Flügelrand (Radius 1); Al = Zahl der Randborsten auf der Alula; Z = Zahl der Randborsten im Bereich der Zweierreihe für den in *Abb. 3* angegebenen Abschnitt des Hinterrandes; S = Sinnesorgane auf Radius 4+5; T = Grossborsten des Thorax; M = Mittelwert und mittlerer Fehler; n = Anzahl der verwendeten Fälle.

Exp.	D		Al		Z		S		T	
	M	n	M	n	M	n	M	n	M	n
sit	81,4 ± 0,49	53	18,0 ± 0,24	53	+++	48	4,9 ± 0,04	56	11	—
G	46,6 ± 5,55	45	13,9 ± 0,97	46	+++	16	2,8 ± 0,51	46	9,2 ± 0,68	16
V	6,8 ± 5,45	13	0	13	—	13	0	13	3,1 ± 0,45	13
G-V	17,1 ± 4,60	14	13,1 ± 1,22	14	+++	44	2,9 ± 0,47	44	8,4 ± 0,40	14
H	0	4	10,0 ± 3,08	4	+++	4	0	4	4,5 ± 0,91	4
G-H	43,1 ± 7,20	41	0	41	+	11	2,2 ± 0,76	11	7,1 ± 0,76	11
A	4,8 ± 2,27	38	0,2 ± 0,11	39	+	39	0,4 ± 0,08	39	0	39
G-A	29,5 ± 5,52	18	8,9 ± 1,46	18	+++	18	1,9 ± 0,36	18	10,2 ± 0,47	18
D	8,5 ± 3,67	13	0,7 ± 0,69	13	+++	13	0,9 ± 0,19	13	0	13
M	14,0 ± 10,29	5	0,8 ± 0,8	5	—	5	2,4 ± 0,68	5	0	5
P	0	22	0	22	—	22	0	22	8,9 ± 0,80	23

TABELLE 2.

*Unterschied zwischen den Leistungen implanterter D und P Fragmente (Abb. 1) in alten (aW) und jungen Wirten (jW).*

Uebrige Bezeichnungen und Kontrollversuche wie in Tabelle 1.

Exp.	D		AI		Z		S		T	
	M	n	M	n	M	n	M	n	M	n
sit	81,4 ± 0,49	53	18,0 ± 0,24	53	236,2 ± 4,08	48	4,9 ± 0,04	56	11	—
G	46,6 ± 5,55	15	13,9 ± 0,97	16	116,7 ± 15,67	14	2,8 ± 0,54	16	9,2 ± 0,68	16
D a W	8,4 ± 3,78	22	0,3 ± 0,18	23	14,8 ± 5,91	23	0,3 ± 0,09	23	0	23
D j W	31,1 ± 10,28	16	1,0 ± 0,65	18	85,4 ± 22,85	18	3,4 ± 0,74	18	0	18
P a W	0	13	0	13	0	13	0	13	7,8 ± 0,65	13
P j W	0	14	0	14	0	14	0	14	14,7 ± 1,80	14

grosse Thoraxborsten doppelt vertreten; in keinem Fall kam es dagegen zu einer symmetrischen Verdoppelung des ganzen Mesothorax. Offenbar ist das im proximalen Scheibenteil lokalisierte Thoraxmaterial (Abb. 2) zur Zeit der Fragmentierung schon mosaikartig in mehrere Felder gegliedert. Der Reiz, der von der

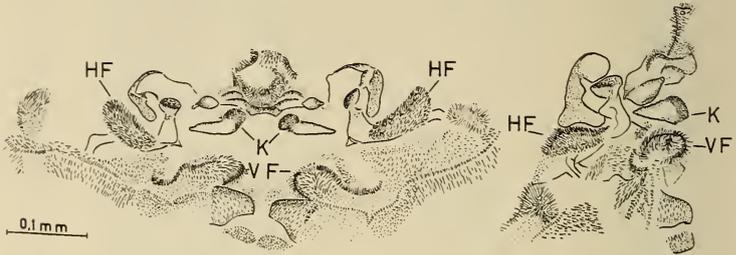


ABB. 4.

Symmetrische Verdoppelung (links) von Strukturen der Flügelbasis in einem Implantat aus der Serie D in jungem Wirt (D j W, Tab. 2) und Mosaikleistung desselben Primordiums aus einem Ganzimplantat im alten Wirt. „Kölbchen“ (K), Hinteres Flügelschüppchen (HF) und vorderes Flügelschüppchen (VF).

Schnittfläche ausgeht, kann daher die Differenzierungsleistung eines nicht tangierten Feldes nicht mehr beeinflussen. Andererseits ist anzunehmen, dass für die Strukturen der Flügelwurzel zur Zeit der Schnittführung noch ein einheitliches und daher regulationsfähiges Feld besteht.

Für Halterenscheiben wurde festgestellt (vergl. LOOSLI 1959), dass unter den Bedingungen der Implantation eine charakteristische Borstengruppe erscheint, die *in situ* bei *D. melanogaster* nie auftritt.

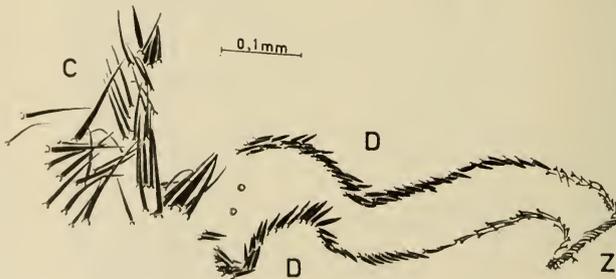


ABB. 5.

Verdoppelung der Dreierreihe (D) in einem Implantat der Serie D in jungem Wirt (D j W). Nur die Dornen gezeichnet. Uebrigere Strukturen: Costa (C) und Zweierreihe (Z).

Solche unerwartete *Adventivborsten* wurden unlängst auch auf der Kopfkapsel nachgewiesen, die sich aus implantierten Augenantennenscheiben entwickelt (Th. SCHLÄPFER, unveröffentlicht). In Uebereinstimmung mit diesen Erfahrungen finden wir nun auch bei einzelnen Implantaten der Flügelscheibe Adventivborsten. Sie treten, soweit unsere Erfahrungen reichen, nur im jungen Wirt auf. Diese Borsten differenzieren sich stets in der Nähe von Strukturen der Flügelbasis.

### *Ergebnisse*

Die Transplantationsexperimente ermöglichen es, einen approximativen *Anlageplan* zu entwerfen (Abb. 2); aus der komplizierten Faltung der Zellmassen (AUERBACH 1936) innerhalb der Flügelscheibe ergeben sich allerdings für eine nur zweidimensionale Darstellung Schwierigkeiten. So finden wir die Anlagematerialien für einzelne Strukturen der Flügelbasis am vorderen Distalrand der Scheibe (Abb. 2, VS, HS und K), während das übrige Material des Flügelansatzes getrennt davon, d.h. weiter proximal liegt.

Aus unseren Versuchen geht hervor, dass die ausgewachsene larvale Flügelscheibe ein *Mosaik von Primordien* vereinigt, die für arealspezifische Differenzierungen (Vorderrand, Alula, Scutellum etc. etc.) *fest determiniert* sind. Fragmente, die in verpuppungsreife Larven implantiert werden, differenzieren in keinem Fall Strukturen, die über die prospektive Bedeutung des Materials hinausgehen. Diese Determination ist allerdings für die Einzelzelle keineswegs irreversibel, da feststeht, dass desintegrierte Zellen fähig sind, sich einem arealfremden Muster einzuordnen (HADORN, URSPRUNG und ANDERS 1959, URSPRUNG und HADORN 1962). Die Qualitäten der arealspezifischen Determinationszustände werden offenbar durch *Gruppen* von Zellen verwirklicht, falls diese eine Minimalgrösse nicht unterschreiten.

Im jüngeren Wirt vergrössern sich die angeschnittenen Blasteme. Das Ausmass dieser Regeneration wird durch die Zeit bestimmt, die bis zum Metamorphosebeginn des Wirtes zur Verfügung steht. In keinem Fall konnten wir in solchen vergrösserten Blastemen arealfremde Differenzierungen mit Sicherheit nachweisen. Dagegen zeigen symmetrische Doppelbildungen, dass einzelne Anlagensysteme noch weitgehend regulationsfähig sind. Dieser Befund steht in Uebereinstimmung mit unseren früheren Erfahrungen an Genitalprimordien.

*Summary*

Fragments of wing discs from full grown larvae have been implanted into host larvae ready to pupate. From the observed imaginal differentiations it is concluded that the disc is constituted by a mosaic of blastemas. Each of these primordia is in the third larval instar already determined to form a distinct part of the wing or the thorax. Based on the observed differentiations a map of presumptive structures (Anlageplan) could be constructed.

From implants grown in younger hosts it follows that certain fragmented blastemas which become enlarged by cell division, exhibit regulative capacities characteristic of embryonic fields. The results have a bearing on the behavior of dissociated and reaggregated cell populations in pattern formation.

LITERATURVERZEICHNIS

- AUERBACH, C. 1936. *The development of the legs, wings and halteres in wild type and some mutant strains of Drosophila melanogaster*. Trans. roy. Soc. Edinb. 58: 787-815.
- HADORN, E. 1957. *Ueber die Bildung der roten Augenpigmente von Drosophila melanogaster in Transplantaten*. Rev. suisse Zool. 64: 317-325.
- G. BERTANI und J. GALLERA. 1949. *Regulationsfähigkeit und Feldorganisation der männlichen Genital-Imaginalscheibe von Drosophila melanogaster*. Roux' Archiv 144: 31-70.
- und P. S. CHEN. 1956. *Die Feldorganisation der Spermatheken-Anlage bei Drosophila melanogaster*. Rev. suisse Zool. 63: 268-277.
- G. ANDERS und H. URSPRUNG. 1959. *Kombinate aus teilweise dissoziierten Imaginalscheiben verschiedener Mutanten und Arten von Drosophila*. J. of Exp. Zool. 142: 159-175.
- LOOSLI, R. 1959. *Vergleich von Entwicklungspotenzen in normalen, transplantierten und mutierten Halteren-Imaginalscheiben von Drosophila melanogaster*. Developmental Biology 1: 24-64.
- URSPRUNG, H. 1959. *Fragmentierungs- und Bestrahlungsversuche zur Bestimmung von Determinationszustand und Anlageplan der Genitalscheiben von Drosophila melanogaster*. Roux' Archiv 151: 504-558.
- und E. HADORN. 1962. *Weitere Untersuchungen über Musterbildung in Kombinatorien aus teilweise dissoziierten Flügel-Imaginalscheiben von Drosophila melanogaster*. Developmental Biology (im Druck).
-

N<sup>o</sup> 17. **Hans-Rudolf Haefelfinger**, Bâle. — Quelques faits concernant la nutrition chez *Favorinus branchialis* (Rathke 1806) et *Stiliger vesiculosus* (Deshayes 1864), deux Mollusques Opisthobranches. (Avec 4 figures dans le texte).<sup>1</sup>

Zoologische Anstalt der Universität Basel; Station Zoologique de Villefranche-sur-Mer (Alpes-Maritimes).

Dédié à M. le professeur A. PORTMANN à l'occasion de son 65<sup>e</sup> anniversaire.

L'élevage des Opisthobranches en aquarium pose de nombreux problèmes parmi lesquels nous citerons l'aération, la circulation et le renouvellement de l'eau. Le plus difficile à résoudre demeure cependant celui de la nourriture. En effet, elle n'est connue avec certitude que chez très peu d'Opisthobranches. Je mentionnerai par exemple les espèces suivantes qui se nourrissent d'Eponges: *Tylodina perversa* (Gmelin 1790) d'*Aplysina aerophoba*, *Peltodoris atromaculata* Bergh 1880 de *Petrosia fisiformis* et *Glossodoris tricolor* (Cantraine 1841) d'*Hircina* spec.; les Opisthobranches qui se nourrissent d'Actinies, comme *Spurilla neapolitana* (Delle Chiaje 1823) et *Berghia coerulescens* (Laurillard 1830) d'*Aiptasia mutabilis*. Les Hydrozoaires *Eudendrium ramosum* sont la nourriture de *Flabellina affinis* (Gmelin 1791) et d'*Hervia costai* Haefelfinger 1961 et *Obelia dichotoma* celle d'*Eubranchus tricolor* (Forbes 1838). *Calma glaucoides* (Alder et Hancock 1845) dévore des œufs de Poissons et de Céphalopodes. Parmi les espèces qui se nourrissent d'algues vertes il y a *Placida dentritica* (Alder et Hancock 1843) sur *Bryopsis plumosa*, *Bosellia mimetica* Trinchese 1890 sur *Hali-medea tuna* et *Elysia viridis* (Montagu 1810) sur *Codium tomentosum*. La recherche de la nourriture est d'autant plus difficile que les Opisthobranches sont le plus souvent très spécialisés, n'acceptant qu'une seule substance nutritive. Il est étonnant de constater que

<sup>1</sup> Les recherches sur les Opisthobranches sont effectuées avec l'aide du Fonds National Suisse de la Recherche Scientifique.

les chercheurs confondent fréquemment le milieu dans lequel ils ont récolté une certaine espèce avec la nourriture de celle-ci. Aussi longtemps qu'on n'a pas de preuves formelles d'alimentation (croissance ou action des mâchoires et de la radula) on ne peut désigner telle ou telle matière comme nourriture.

Notes sur *Favorinus branchialis*.

ALDER et HANCOCK ont trouvé en 1843 des *Favorinus branchialis* (leur *Eolis alba*) sur une Eponge (*Halichondria panicea*) et ils pensaient avoir aussi découvert la nourriture de cette espèce. Pendant quelques semaines, ils ont gardé ces mollusques en aquarium et se sont aperçus que les *Favorinus* attaquent la ponte d'autres Opisthobranches. Profitant de ce fait, les auteurs ont nourri les animaux avec des pontes de *Polycera quadrilineata* (Müller 1776) ce qui leur permit de dire: « Another proof, if any were wanting, of the carnivorous habits of this genus ».

En été 1959, j'ai examiné une grande ponte d'*Aplysia fasciata* (Linné 1767) déposée au débarcadère de la Station zoologique de Villefranche-sur-Mer. La ponte est un cordon d'environ 1,5 mm de diamètre, irrégulièrement pelotonné et de consistance assez dure; il forme une masse épaisse qui recouvre une surface de 4 × 10 cm; sa coloration est rose pâle. En contrôlant le stade du développement des œufs j'ai trouvé, entre les cordons, deux exemplaires de *Favorinus branchialis* de cinq et six millimètres de longueur respectivement. L'observation minutieuse de ces mollusques révéla qu'ils dévoraient les œufs d'Aplysie. La couleur de leur foie dans les papilles était rosâtre et non café au lait comme d'habitude. Ce fait ne m'a pas étonné spécialement, plusieurs auteurs ayant signalé la grande variabilité de coloration de cette espèce. Pendant plusieurs semaines les *Favorinus* vécurent en aquarium, la taille augmenta de quatre à cinq millimètres. En offrant à ces animaux de pontes d'*Aplysia* de différentes couleurs (celles-ci peuvent en effet être blanchâtres, rosâtres ou même jaunâtres), j'ai constaté que la coloration de *Favorinus* change en moins d'une journée. Il ne s'agissait naturellement que de légères différences. L'année dernière j'ai recommencé ces expériences en choisissant des pontes de couleurs vives, telles que celles, jaunes, de *Tylodina perversa* et de *Glossodoris gracilis* (Rapp 1827), oranges de *Platydorid argo* (Linné 1767), roses d'*Aplysia fasciata* et absolument blanches comme celles de *Placida dendritica* et *Elysia viridis*.

Le résultat a donné toute une gamme de coloration du foie dans les papilles. Il est donc évident que la coloration des prédateurs change brusquement avec le changement de teinte de la nourriture. LABBÉ (1931) a remarqué ce fait, en nourrissant ses *Favorinus branchialis* var. *croisicensis* avec des *Anemonia sulcata* et *Actinia equina*, vivantes ou coupées en morceaux. Il a constaté que le sang des Opisthobranches ainsi que les amibocytes et la glande génitale devenaient rose intense et que même les pontes de *Favorinus* étaient de couleur rose. Mes expériences diffèrent sur deux points remarquables de celles de LABBÉ. D'une part mes *Favorinus* n'ont jamais accepté d'autre nourriture que des pontes. D'autre part les rubans de mes exemplaires, qui ont pondu en abondance dans mes bacs, sont toujours restées incolores quelle que soit la coloration de l'animal.

Si LABBÉ (1929) fait allusion à des races locales et parle d'une espèce mutante en se basant sur les détails dans la formation des dents de la radula, il ne peut être question de créer des sous-espèces basées sur la coloration. Tous les individus ayant acquis une coloration alimentaire, retrouvent la coloration spécifique café au lait lorsqu'on les nourrit avec des pontes blanches où après les avoir laissés jeûner pendant quelques jours. La coloration alimentaire n'est donc pas fixée dans les tissus (épiderme ou cuticule), mais uniquement dans

le tractus digestif. Rappelons cependant les observations de LABBÉ selon lesquelles le sang avait également changé de coloration.

Pour mieux comprendre les observations suivantes de *Stiliger vesiculosus* il faut connaître les caractéristiques des pontes de *Favorinus*. Il s'agit d'un cordon de 0,5 mm de diamètre et plusieurs centimètres de longueur, déposé en spirale d'Archimède très régulière (la distance qui sépare deux tours est de 1 à 2 mm). Cette

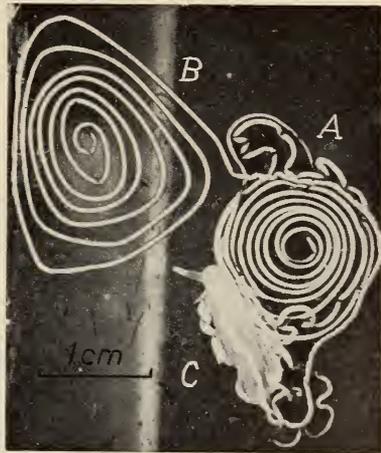


FIG. 1.  
*Favorinus branchialis* pondant (C).  
La ponte régulière (A)  
est entourée par quelques tours du  
cordon de la ponte irrégulière  
(B) pondue par l'animal C.

forme de spirale est réalisée même dans le cas où l'animal a pondu dans un coin de l'aquarium, ce qui l'a obligé à pondre sur deux verres se touchant à angle droit. Si l'on bouge l'aquarium pendant la ponte ou si la circulation d'eau est trop vigoureuse, il en résulte une ponte irrégulière. Les pontes irrégulières signalées par VAYSSIÈRE (1888) sont probablement dûes à l'une ou l'autre de ces causes. Le cordon lui-même est comparable à un tuyau en gélatine incolore et transparente dans lequel la masse des œufs reste assez mobile. Une légère pression (par exemple le *Favorinus* qui passe sur la ponte) suffit en effet à déplacer les œufs dans les deux directions possibles. L'œuf est un ovale de  $0,045 \times 0,06$  mm et la



FIG. 2. *Stiliger vesiculosus*.

masse embryogène forme un globule d'environ 0,04 mm de diamètre qui est blanchâtre. Une ponte moyenne contient quelque vingt mille œufs.

#### Notes sur *Stiliger vesiculosus*.

En faisant des expériences d'élevages des pontes de *Favorinus* j'ai observé qu'ils attaquent même leurs propres pontes. J'ai donc isolé plusieurs rubans nidamentaires. Malgré cet isolement j'ai constaté que certaines d'entre elles étaient quand même attaquées. Des parties du cordon étaient vidées de leur contenu. La ponte se trouvant encore dans un stade précoce, il ne s'agissait pas d'une éclosion. J'ai vu alors un petit Opisthobranche qui se promenait autour des pontes. Cet Opisthobranche se révéla être *Stiliger*

*vesiculosus*, petite espèce de trois millimètres de longueur appartenant à l'ordre des Monostichoglosses. C'était donc lui qui, dans le cas des pontes isolées, dévorait les œufs de *Favorinus*. En général l'attaque du *Stiliger* se passe de la manière suivante. En appuyant la bouche sur le cordon, sa radula prend contact avec la masse gélatineuse, tandis que les œufs reculent. Il lui faut au moins deux à trois minutes de mouvement de la radula pour arriver à son but qui est d'ouvrir le cordon. Ceci fait le bulbe buccal entre

en action. Il s'agit d'une sorte d'aspiration qui se manifeste par un va et vient de la masse ovigère et soudain on voit par transparence un œuf se détacher des autres et passant par la bouche, le pharynx

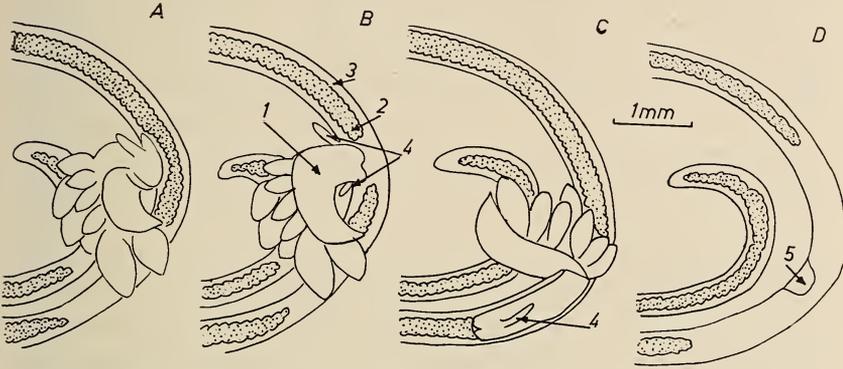


FIG. 3.

Les différentes phases d'attaque de la ponte de *Favorinus* par un *Stiliger vesiculosus*. A: L'animal commence par percer un trou dans le tube gélatineux. B: Les premiers œufs sont avalés. C: La limite de l'introduction de la partie antérieure du *Stiliger* est atteinte. D: La ponte après l'attaque. 1 — Pied du *Stiliger*. 2 — Œufs de *Favorinus* dans le tube gélatineux (3). 4 — Rhinophores du *Stiliger*. 5 — Trou dans le tube gélatineux.

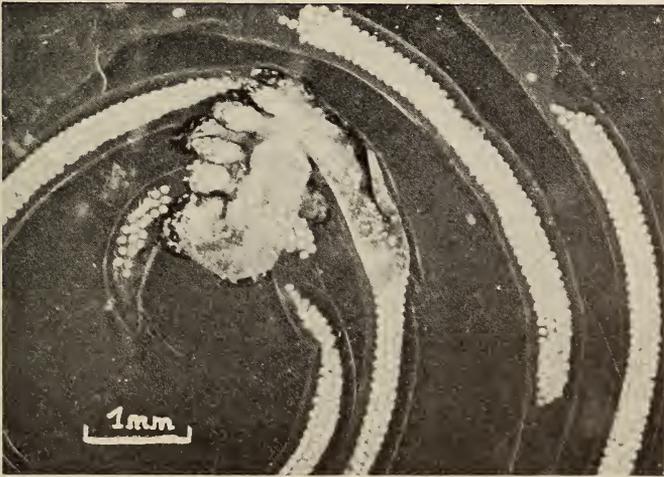


FIG. 4.

Vue générale d'une ponte de *Favorinus branchialis* partiellement détruite par un *Stiliger vesiculosus*.

et l'œsophage, disparaître dans le gésier. Presque à chaque mouvement du bulbe buccal un œuf prend le même chemin. Peu à peu, le *Stiliger* enfonce sa tête dans le cordon, profitant de la cavité laissée par les œufs absorbés. La partie antérieure du Mollusque se modifie en suivant la forme du cordon et s'enfonce jusqu'au premier rang de papilles en suçant toujours le contenu. L'animal se retire ensuite et l'opération se poursuit dans l'autre direction. Une série de photos illustre les différentes phases de cette opération.

J'ai essayé de nourrir les *Stiliger* avec d'autres pontes d'Opisthobranches, mais il me semble que celles que j'ai pu offrir (Pontes d'*Aplysia*, de *Polycera*, de *Glossodoris* et de *Bosellia*) étaient trop dures. Il faudrait des pontes fragiles, comme par exemple celles de *Placida dendritica* ou de *Flabellina affinis*. Ce fait n'a d'ailleurs rien d'étonnant si l'on tient compte du faible développement de la radula de *Stiliger*. Malheureusement cette espèce n'est pas très abondante à Villefranche et après la mort de mes trois exemplaires, chez lesquels j'ai pu constater une croissance assez nette d'environ deux millimètres, je n'ai pu continuer mes expériences avec d'autres substances alimentaires.

#### BIBLIOGRAPHIE

- ALDER, J. and HANCOCK, A. 1843. *Notice of a British species of Calliopaea d'Orb. and four new species of Eolis*. Ann. Mag. Nat. Hist. 12: 233-238.
- HAEFELFINGER, H. R. 1960. *Catalogue des Opisthobranches de la rade de Villefranche-sur-Mer et ses environs*. Rev. suisse Zool. 67: 323-351.
- LABBÉ, A. 1929. *Favorinus albus Alder et Hancock est-il une espèce en dissociation?* Bull. Soc. Zool. France 54: 594-597.
- 1931. *Le facteur alimentaire dans la coloration spécifique des Eolidiens*. C.R. Acad. Sci. Paris 193: 1465-1467.
- VAYSSIÈRE, A. 1888. *Recherches zoologiques et anatomiques sur les Mollusques Opisthobranches du golfe de Marseille, II*. Ann. Mus. Hist. Nat. Marseille 3: 1-160 (65-71).
-

N<sup>o</sup> 18. **H. Hediger.** — Tierpsychologische Beobachtungen aus dem Terrarium des Zürcher Zoos. (Mit 5 Textabbildungen).

Unter Mitarbeit von H. HEUSSER und R. HONEGGER, mit Film-Vorführung.

Tierpsychologische Abteilung der Universität Zürich am Zoologischen Garten.

1. *Der Nahrungserwerb der nordamerikanischen Alligator-Schnappschildkröte (Macrochelys temmincki).*

Vor mehr als 20 Jahren (1940) versuchte ich in einem Vortrag vor der naturforschenden Gesellschaft in Bern über „Biologische Gesetzmässigkeiten im Verhalten von Wirbeltieren“ verschiedene möglichst durchgehende, d.h. im System weit verbreitete Typen und Kategorien des Verhaltens herauszuheben, unter andern auch besondere Typen des Beuteerwerbes bei Raubtieren.

Als ein Beispiel des Köderfallen-Typs, wie er etwa durch den Anglerfisch (*Lophius piscatorius*) repräsentiert wird, nannte ich auch die namentlich im Mississippi vorkommende Geier- oder Alligator-Schnappschildkröte (*Macrochelys temmincki*), von der R. L. DITMARS (1933) berichtete, sie habe an der Innenseite des Unterkiefers zwei Fortsätze, die nicht nur wurmartig aussehen, sondern auch so bewegt werden, was zur Folge hat, dass gelegentlich die Beute (hauptsächlich Fische) dem bewegungslosen Räuber direkt ins Maul schwimmt.

Das Beispiel der Alligator-Schnappschildkröte war mir deshalb wichtig, weil hier der Köder nicht ausserhalb des Körpers wirkt, wie bei gewissen Fischen und Schlangen, sondern innerhalb der Mundhöhle. Ich war damals der Auffassung, dass Ditmars die Wirkung des eigenartigen Köders selber einwandfrei beobachtet hatte. Erst hinterher entnahm ich dem Buch von C. H. POPE (1939) die Behauptung, dass Ditmars' Köder-Beschreibung wohl richtig, sogar erstmalig war, dass er selber aber niemals Gelegenheit hatte, sich von der tatsächlichen Wirkung des eigentümlichen Köders durch direkte Beobachtung zu überzeugen.



ABB. 1.

Ein Stichling schwimmt den wurmartigen Köder in der Mundhöhle der steinähnlichen *Macrochelys temmincki* an. Foto H. Heusser.

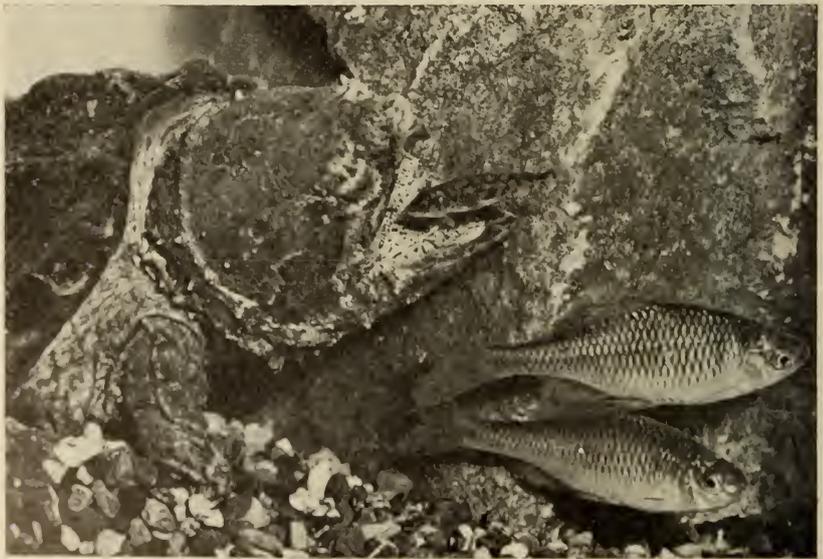


ABB. 2.

Der Stichling schwimmt in die aufgesperrte Mundhöhle der Schildkröte hinein. Foto H. Heusser.

POPE (1939) hat übrigens zu Unrecht angenommen, dass Ditmars der Entdecker des seltsamen Ködermechanismus war. Das ist nicht ganz richtig, weil H. GADOW bereits 1909 (S. 340) berichtete: „In order to attract fishes they protrude a pair of worm-like



ABB. 3.

Der Stichling zupft an dem wurmartigen, als Köder dienenden Zungen-Fortsatz, der mit der Umgebung optisch weitgehend übereinstimmenden Schildkröte. Im nächsten Sekundenbruchteil schnappen die Kiefer zu, wie das im Film mehrfach zu sehen ist. Foto H. Heusser.

pale pink filaments from the tip of the tongue“. DITMARS' Erstausgabe ist zwar 1907 erschienen, wird aber von dem sonst sehr genauen Gadow nicht erwähnt. Zudem ist Gadows Lokalisierung des Köders (tip of the tongue) präziser als die von Ditmars (inside of the lower jaw).

Nach POPE (1939) soll aber bis zu diesem Jahr niemand gesehen haben, dass es der Schildkröte tatsächlich gelingt, mit Hilfe ihres wirklich täuschenden Zungenköders Fische in die aufgesperrte Mundhöhle zu locken.

Als erste Augenzeugen der Köderwirkung der wurmförmigen Zungenfortsätze von *Macrochelys temmincki* werden in der amerikanischen Literatur ALLEN und NEILL genannt, so von A. CARR (1952, S. 58) und C. H. POPE (1955, S. 84). Keiner der sonst so gründlichen Autoren gibt jedoch in diesem Falle eine genaue Literaturstelle an.

Allen und Neill sahen — nach den genannten Zitaten — an jungen, im Aquarium gehaltenen Alligator-Schnappschildkröten, wie sie mit weit geöffnetem Rachen unter Wasser warteten, bis eine der zugesetzten Mollienisien oder Gambusien am Köder zupft und dann von den zuklappenden geierschnabelförmigen Kiefern der lauernden, grossartig getarnten Schildkröten gepackt wurden.

Im Terrarium des Zürcher Zoos, wo seit längerer Zeit drei *Macrochelys* gehalten werden, konnte die eindeutige Wirkung des in der Tat täuschenden Zungenköders von zahlreichen Beobachtern oft festgestellt werden. Namentlich Stichlinge liessen sich durch den wurmförmig zappelnden Köder anlocken, zupften daran und wurden von den zuschlagenden Kiefern gepackt oder eingeschlossen, wenn sie die vermeintliche Beute fressen wollten (Abb. 1, 2, 3).

Meinen beiden Mitarbeitern, H. Heusser und R. Honegger ist es anfangs 1962 gelungen, dieses Verhalten — meines Wissens zum erstenmal — im Film festzuhalten. Diesen beiden jungen Forschern — zusammen mit B. Soracreppa — ist es 1961 bereits gelungen, das Schiessen des Schützenfisches (*Toxotes jaculatrix*) erstmals mit 500 Bildern pro Sekunde zu filmen und auf diese Weise einer genauen Analyse zugänglich zu machen (H. HEDIGER und H. HEUSSER 1961).

Mit dem, auch von H. BÖKER (1937) erwähnten „Zungenangeln bei Schildkröten“ hat sich übrigens O. HEINROTH bereits 1932 beschäftigt. In einer Notiz tritt er den irrigen Auffassungen entgegen, dass etwas derartiges auch bei der Fransenschildkröte (*Chelys fimbriata*) vorkomme und zum Anhaken des getäuschten Fisches führe. *Chelys* hat keinen Köder im Innern der Mundhöhle und fasst die Fische nicht mechanisch mit den Kiefernändern, sondern saugt sie mit Hilfe der gewaltigen Halsmuskulatur blitz-

artig ein. Im Zürcher Zoo erschien der während des Eingesaugtwerdens fotografierte Fisch bei einer Belichtungszeit von  $1/8000$  sec. noch verschwommen. Da die Schildkröten allgemein als langsame und schwerfällige Tiere gelten, ist es gut, sich vor Augen zu halten, dass einzelne räuberische Vertreter von ihnen, namentlich solche des Köderfallentyps, auch blitzartig zu reagieren vermögen.

Die unerhört spezialisierte Köderausbildung und -verwendung bei *Macrochelys* und das ebenso spezialisierte Schiessen von *Toxotes* sind u.a. auch deswegen von besonderem biologischem Interesse, weil sowohl die Schildkröte als auch der Fisch völlig unabhängig von ihren hochdifferenzierten Spezialeinrichtungen wie ganz gewöhnliche Wasserschildkröten bzw. Fische Beute aufzunehmen vermögen.

Man kann sich daher schwerlich vorstellen, dass diese sonderbaren Organe, d.h. der Köder im Maul einer Schildkröte und der Schiessmechanismus des Schützenfisches plus das dazugehörige Verhalten (die Gebrauchsanweisung sozusagen) einem starken Selektionsdruck ausgesetzt gewesen wären.

## 2. Der Rivalenkampf unter männlichen Bindenwaranen (*Varanus salvator*).

Während über die Männchen-Kämpfe verschiedener Schlangen, die so lange als Paarungsspiele missverstanden worden sind (HEDIGER, 1961, S. 358) bereits eine ziemlich umfangreiche Literatur vorliegt (D. D. DAVIS 1936, Ch. E. SHAW 1948, 1951, E. THOMAS 1959), sind die Echsen in dieser Beziehung noch verhältnismässig wenig bearbeitet. Am ausführlichsten ist das Kampfverhalten von männlichen Meerechsen (*Amblyrhynchus cristatus*) durch I. EIBL-EIBESFELDT (1955) beschrieben worden. Ihr Kommentkampf besteht darin, dass die Männchen, die mit kegelförmigen Hornschildern bedeckten Schädeldächer gegeneinander stemmen und den Gegner so vom Platz zu schieben versuchen.

Der Kommentkampf der Warane erfolgt nach ganz anderen Regeln: Die Rivalen erheben sich biped auf ihre Hinterextremitäten und umarmen sich, die Köpfe seitlich über die Schulter nebeneinander vorbeigeschoben. Sie erinnern dabei an menschliche Ringer und versuchen sich gegenseitig umzuwerfen (Abb. 4, 5). Die erste Foto von zwei derart kämpfenden Waranen (*Varanus giganteus*) hat meines Wissens E. R. WAITE (1929) veröffentlicht, ohne jedoch dazu einen Kommentar zu geben.

R. MERTENS erwähnt in seiner umfassenden Waran-Monographie (1942) nichts von diesen imposanten Kommentkämpfen, hin-



ABB. 4.

Vorbereitung zu bipeden Aufrichtung im Rivalenkampf von *Varanus salvator* (Nach Filmausschnitten gezeichnet).

gegen gibt er 1946 in seinen „Warn- und Droh-Reaktionen der Reptilien“ eine Foto von einem biped aufgerichteten *Varanus*

*gouldii* und bespricht das Emporheben des Körpers besonders von solchen Reptilien, bei denen die Hinterbeine beträchtlich länger sind als die Vorderbeine, bei denen also eine bipede Aufrichtung bei rascher Fortbewegung fast zwangsmässig auftritt.



ABB. 5.

Die Phase der hochaufgerichteten Umarmung im Kommentkampf männlicher *Varanus salvator* (Nach Filmausschnitten gezeichnet von H. Heusser).

1958 veröffentlichte der indische Herpetologe R. Y. DERANIYAGALA eine mit Fotos versehene Schilderung eines Kommentkampfes von *Varanus bengalensis*, der im Ruhunu Reservat von ihm beobachtet wurde. Die beiden Kampfpartner waren mit einem Meter Länge jungerwachsen und schienen bereits seit einiger Zeit mit dem Rivalenkampf beschäftigt.

Vielleicht hängt es damit zusammen, dass *Deraniyagala* die eigenartigen, ruckweisen, seitlichen Kopfbewegungen nicht er-

wähnt, die wir bei unseren *Varanus salvator* von ca. 1,5 m Länge als Einleitung zum Rivalenkampf regelmässig beobachten konnten.

*Varanus salvator* hat — wie die meisten Warane — dreierlei Waffen: 1. das Gebiss, von dessen Wirksamkeit ich mich in einem unfreiwilligen Selbstversuch zur Genüge überzeugen konnte; 2. der Schwanz, der peitschenartige Hiebe auszuteilen vermag; und 3. die Krallen. Beim bipeden Ringen mit artgleichen Rivalen, welches von H. Heusser und R. Honegger im Migros-Terrarium des Zürcher Zoos erstmals im Film festgehalten werden konnte, wurde keine dieser drei Waffen eingesetzt.

Bevor es zum eigentlichen Ritual-Kampf unter den beiden Waran-Männchen kam, war gelegentlich eine Beisserei — durch die Fütterung bedingt — zu beobachten, wobei es zu blutigen Verletzungen kommen konnte. Auch Schwanzschläge wurden mitunter festgestellt (und auch im Film festgehalten). Was uns aber für die Einleitung des typischen Kommentkampfes vom *Varanus salvator* als wesentlich erscheint, ist ein eigenartiges, ruckartiges Seitwärtsbewegen des Kopfes, wie es auch im Film festgehalten wurde.

Nach dem verhältnismässig bescheidenen Material, das bis heute vorliegt, scheint es auch unter den Echsen Kampf-Typen zu geben, die innerhalb bestimmter systematischer Einheiten durchgehend Geltung haben, also von taxonomischer Bedeutung sind.

Der bis jetzt für *Varanus giganteus*, *V. gouldii*, *V. bengalensis* bildlich belegte und besonders der von *Varanus salvator* im Film festgehaltene Kommentkampf veranschaulicht in drastischer Weise die auch in ganz anderen Tiergruppen zu beobachtende Regel, dass im Rivalenkampf nicht die wirksamste, sondern die einem artspezifischen Zeremoniell entsprechende Waffe eingesetzt wird. Die wirklich gefährlichen Waffen bleiben der Auseinandersetzung mit artfremden Feinden vorbehalten.

So werden in der Regel z.B. die Bienendrohnen nicht mit dem Stachel, sondern mit den Mandibeln der Arbeiterinnen behandelt; kämpfende Klapperschlangen-Männchen beißen sich nicht, sondern kämpfen im Prinzip ähnlich wie Warane. Stinktiere benützen im Rivalenkampf nicht ihre gefährliche chemische Waffe. Giraffenbullen kämpfen nicht mit den furchtbaren Hufen, sondern mit den haargepolsterten Hörnern, usw.

Im Rivalenkampf geht es, wie K. LORENZ (1953) betont hat, nicht um die Tötung, sondern lediglich um die Unterwerfung des Gegners.

## LITERATUR

- BÖKER, H. 1937. *Einführung in die vergleichende biologische Anatomie der Wirbeltiere*, Bd. 2, Jena.
- CARR, A. 1952. *Handbook of Turtles*. Cornell University Press, Ithaca, N.Y.
- DAVIS, D. D. 1936. *Courtship and mating behaviour in Snakes*. Zool. Ser. Field thus. Nat. Hist., Vol. 20, No. 22.
- DERANIYAGALA, R. Y. 1958. *Pseudo-combat of the Monitor lizard Varanus bengalensis (Daudin)*. Spolia Zeylanica, Vol. 28, Part II.
- DITMARS, R. L. 1933. *The Reptile Book*. New York.
- EIBL-EIBESFELDT, I. 1955. *Der Kommentkampf der Meerechse (Amblyrhynchus cristatus Bell.) nebst einigen Notizen zur Biologie dieser Art*. Zs. Tierpsychol. 12: 49-62.
- GADOW, H. 1909. *Amphibia and Reptiles. (Cambridge Natural History)*. London.
- HEDIGER, H. 1941. *Biologische Gesetzmässigkeiten im Verhalten von Wirbeltieren*. Mitt. Naturf. Ges. Bern.
- 1961. *Beobachtungen zur Tierpsychologie im Zoo und im Zirkus*. Basel.
- und H. HEUSSER. 1961. *Zum „Schliessen“ des Schützenfisches, Toxotes jaculatrix*. Natur u. Volk 91, H. 7, S. 237-243.
- HEINROTH, O. 1932. *Zungenangeln bei Schildkröten*. Bl. Aquar. Terrkde. 43, Nr. 8, S. 131.
- LORENZ, K. 1953. *Verständigung unter Tieren*. Zürich.
- MERTENS, R. 1942. *Die Familie der Warane (Varanidae)*. Abh. Senckenberg. naturf. Ges. Nr. 462. Frankfurt a.M.
- POPE, C. R. 1939. *Turtles of the United States and Canada*. New York und London.
- 1955. *The Reptile World*. New York.
- SHAW, Ch. E. 1948. *The Male Combat „Dance“ of Some Crotalid Snakes*. Herpetologica 4: 137-145.
- 1951. *Male Combat in American Colubrid Snakes with Remarks on Combat in Other Colubrid and Elapid Snakes*. Herpetologica 7: 149-168.
- THOMAS, E. 1959. *Kommentkämpfe bei Vipern*. Verh. Deut. Zool. Ges., S. 112-116.
- WAITE, E. R. 1929. *The Reptiles and Amphibians of South Australia*. Adelaide.

*Anmerkung bei der Korrektur:*

Bei der in der Literatur mehrfach erwähnten Arbeit von Allen und Neill handelt es sich, wie nachträglich in Erfahrung gebracht werden konnte, um:

- ALLEN, E. ROSS and Wilfred T. NEILL. 1950. *The Alligator Snapping Turtle, Macrochelys temmincki in Florida*. Ross Allen's Reptile Institute. Special Publication No. 4, Silver Springs, Florida.

N<sup>o</sup> 19. **R. Koch** und **H. Burla**, Zürich. — Ausbreitungsleistungen von *Drosophila subobscura* und *Drosophila obscura* im Laboratoriumsversuch. (Mit 8 Abbildungen.)

Zoologisches Museum der Universität Zürich.

Die Ausbreitung bei *Drosophila* ist ein sehr komplexes Geschehen, bei dem Orientierungsleistungen, physiologische Bedingungen und Umwelteinflüsse zusammenspielen (BURLA u. GREUTER 1959 a, 1960). In der vorliegenden Veröffentlichung wird über Ausbreitungsversuche berichtet, die im Laboratorium in Anlehnung an die Methode von SAKAI et al. (1957) mit zwei *Drosophila*-Arten durchgeführt wurden und in welchen verschiedene Bedingungen variiert werden konnten.

*Material und Methode.*

Verwendet wurden *D. obscura* und *D. subobscura*, zwei in der Schweiz häufige Arten, die morphologisch ähnlich sind, sich aber in ihrer Verteilung über die Biotope unterscheiden (BURLA 1951, BURLA und GREUTER 1959 b).

Die Versuchsanordnung ist in Abb.1, welche einen Versuchsgläser-„Satz“ zeigt, dargestellt. Für die Versuche standen 10 solcher „Sätze“ zur Verfügung. Sie fanden in Klimakammern statt, in denen Temperatur, relative Feuchtigkeit und Beleuchtung konstant gehalten wurden. Bei Versuchsbeginn wurden ins zentrale Gefäß 100 Fliegen nur einer Art eingefüllt. Nach bestimmten Zeiten, die aus den Abbildungen ersichtlich sind, wurden diejenigen Fliegen gezählt, welche sich in die äusseren Tuben ausgebreitet hatten. Die Summen der festgestellten Zahlen ergaben die in den Abbildungen wiedergegebenen Werte.

In den folgenden Kapiteln sind diejenigen Faktoren einzeln besprochen, deren Einfluss auf die Ausbreitungsleistung festgestellt werden konnte.

*Temperatur.*

Es wurden je Art 25 Versuche bei 18° und ebensoviele Versuche bei 25° C durchgeführt. Abb. 2 zeigt die durchschnittlichen

Ausbreitungsleistungen im Verlauf der 24 Stunden dauernden Experimente. *D. subobscura* breitete sich stärker aus als *D. obscura*, ein Befund, der sich in der Regel auch bei den andern Versuchen wiederholte. *D. subobscura* dislozierte bei 18° stärker als bei 25°, *D. obscura* umgekehrt stärker bei 25° als bei 18° C.

Es ist anzunehmen, dass im Bereich der Vorzugstemperatur die Tiere relativ ruhig sind (ZWICKY, 1949). Auf Grund dieser Annahme können die Versuchsergebnisse so interpretiert werden,



ABB. 1.

„Satz“ aus 5 kommunizierenden Versuchstuben  
mit Mais-Agar-Hefe-Futter.

dass *D. subobscura* eine wärmeadaptierte Art ist, die bei „Kälte“ (18° C) ihre Aktivität steigert, während umgekehrt *D. obscura* eine kälteadaptierte Art ist, die durch „Wärme“ (25° C) zur Fortbewegung angeregt wird.

#### Licht.

Der Einfluss des Lichtes auf die Ausbreitung wurde nicht eingehend untersucht, dagegen zeigten Vorversuche, dass die Ausbreitungsrate mit steigender Lichtintensität zunimmt. Dabei wirkt wohl das Licht als Stimulans. Sein Einfluss nimmt mit anhaltender Einwirkung ab. Fliegen, die vor dem bei Licht durchgeführten

Versuch während 16 Std. im Dunkeln gehalten worden waren, breiteten sich um 15—400% stärker aus als ihre Artgenossen, die sich schon vor dem Versuch in einem hellen Raum befunden hatten.

#### *Relative Feuchtigkeit.*

Verschiedene relative Feuchtigkeiten wurden erzielt, indem in den Versuchstuben anstelle der Futterböden Schwefelsäure verschiedener Konzentration eingefüllt wurde (WILSON 1921). Damit die Fliegen nicht mit der Flüssigkeit in Berührung kamen, wurden über dem Säurespiegel Zwischenböden aus Glasfasertuch montiert. In total 10 Versuchen je Art wurden die Fliegen relativen Feuchtigkeiten von 20, 40, 60, 80 und 100% ausgesetzt. Für *D. subobscura* lag das Ausbreitungsmaximum bei 80%, das Minimum bei 20—40% r. F., *D. obscura* hatte dagegen das Maximum bei 20%, das Minimum bei 100% r. F. Abb. 3 zeigt das Ergebnis einer zweiten Versuchsserie mit den relativen Feuchtigkeiten 25, 75 und 100%. Auch hier ist das Aktivitätsminimum für *D. subobscura* bei trockener, für *D. obscura* aber bei feuchtigkeitsgesättigter Luft. Nimmt man ähnlich wie beim Temperaturfaktor an, dass die Fortbewegung bei Vorzugsbedingungen am geringsten ist, so besagen die Ergebnisse, dass *D. subobscura* eine trockenadaptierte, *D. obscura* eine feuchtadaptierte Art ist.

#### *Luftdruck.*

Der Einfluss des Luftdruckes auf die Ausbreitungsleistung zeigte sich zunächst in Versuchsserien, bei denen alle Bedingungen konstant gehalten wurden, der atmosphärische Druck jedoch schwankte. Es erwies sich, dass bei einem niederen Barometerstand von ca. 712 mm Hg die Fliegen beider Arten weitaus träger waren als beim normalen Wert von 720 mm Hg. Zur Prüfung des Druckeinflusses wurden pro Art je 20 Versuche in Druckkammern ausgeführt, in welchen mittels Wassersäulen Druckunterschiede gegenüber dem Normaldruck von 10 mm Hg nach oben und unten erreicht werden konnten. Beide *Drosophila*-Arten zeigten Ausbreitungsleistungen, wie sie in Abb. 4 für *D. subobscura* dargestellt sind, nämlich eine höchste Ausbreitungsleistung bei Normaldruck, eine gleichgrosse oder geringere Ausbreitungsleistung bei Ueberdruck und eine wesentlich geringere Ausbreitungsleistung bei Unterdruck. Wahrscheinlich ist weniger der absolute Druck als

vielmehr eine Druckschwankung ausschlaggebend. Möglicherweise sind es auch bei anderen Umweltfaktoren vor allem die raschen Bedingungsänderungen, auf welche die Fliegen empfindlich reagieren.

#### *Alter des Futters.*

Mit beiden Arten gleichzeitig wurden insgesamt 16 Versuche durchgeführt, in denen zwei Sorten Futter geboten wurde. In der einen Hälfte der „Sätze“ befand sich frisches Futter, das nicht älter als 1 Tag war, in der anderen Hälfte war 7—8 Tage altes Futter. Das alte Futter unterschied sich vom frischen unter anderem dadurch, dass es von Larven durchsetzt und saurer war. Die Ergebnisse dieser Versuche sind in Abb. 5 wiedergegeben. Beide Arten breiten sich auf frischem Futter stärker aus als auf altem. Wiederum tritt *D. subobscura* als die aktivere Art in Erscheinung.

Auf Grund einer 1:1 — Erwartung wurden für beide Arten gesondert Chi-Quadrate berechnet (Tab. 1). Es zeigte sich, dass der Ausbreitungsunterschied zwischen Fliegen, die auf frischem bzw. altem Futter gehalten waren, bei *D. obscura* bedeutend grösser

TABELLE 1.

*Statistische Sicherung der Unterschiede zwischen den Ausbreitungsraten bei frischem und altem Futter, für D. subobscura (sub) und D. obscura (ob).*

Die zwei ersten Zeilen enthalten Chi-Quadrate, die auf Grund einer 1:1-Erwartung berechnet wurden. Die Chi-Quadrate für Heterogenität (dritte Zeile) wurden nach der Vierfeldertafel berechnet. \* = 5%, \*\* = 1% Irrtumswahrscheinlichkeit. Durchwegs ein Freiheitsgrad.

Art		11'	22'	45'	90'	3 h.	6 h.	12 h.	24 h.
sub	$\chi^2$	0,10	1,37	0,84	2,47	5,73*	4,40*	3,04	4,88*
ob	$\chi^2$	10,28**	12,96**	13,36**	9,52**	11,00**	16,00**	12,48**	12,96**
	$\chi^2$ Het.	7,00**	6,35*	7,39**	3,56	2,53	5,37*	4,47*	3,76

ist als bei *D. subobscura*. Die Chi-Quadrate in der untersten Zeile zeigen, dass die beiden Arten verschieden stark auf den Umwelteinfluss „Alter des Futters“ reagieren.

*Fütterungszustand der Imagines.*

In 20 Versuchen wurde der Einfluss des Fütterungszustandes untersucht. Fliegen, die unmittelbar vor Versuchsbeginn während 12 Stunden auf frischem Standardfutter gehalten worden waren, wurden verglichen mit solchen, die die gleiche Zeit ohne Futter verbracht hatten. Schon kurz nach Versuchsbeginn war ein starker Aktivitätsunterschied zwischen den zwei Mustern zu erkennen, indem sich die Hungertiere bedeutend stärker ausbreiteten als die gefütterten (Abb. 7). Die Kurven für Hungertiere verlieren aber bald an Steigung, was als Erschöpfung interpretiert werden muss. Umgekehrt nimmt die Ausbreitungsleistung der vorher gefütterten Tiere im Lauf der Zeit zu; offenbar handelt es sich dabei um eine Hungerreaktion. Die betreffenden Sicherungen finden sich in Tab. 2.

TABELLE 2.

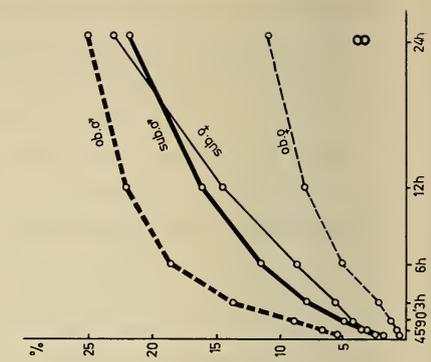
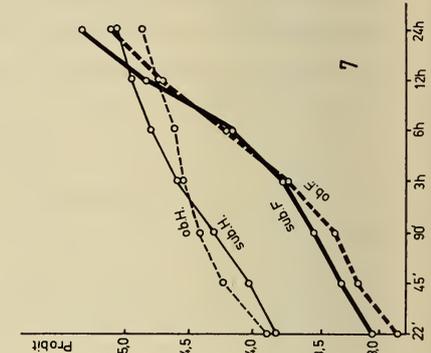
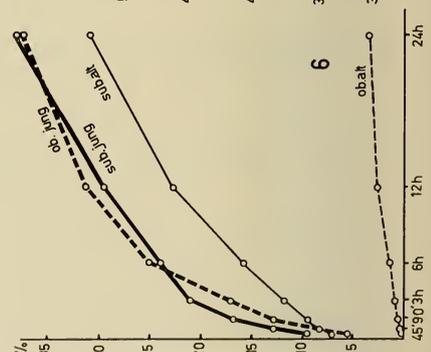
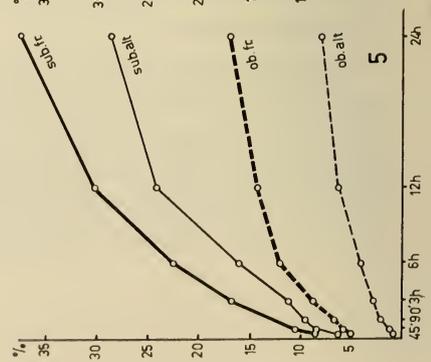
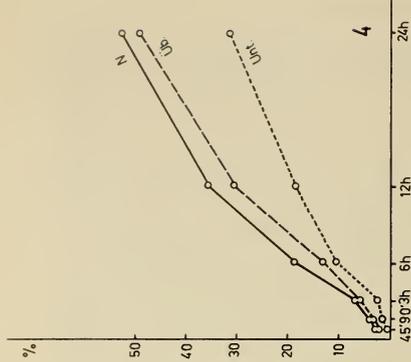
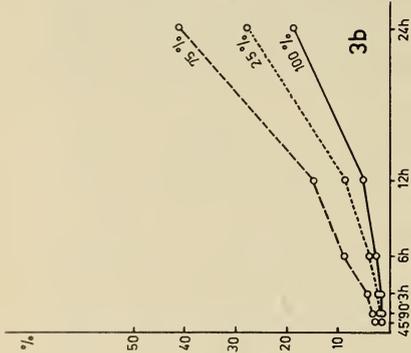
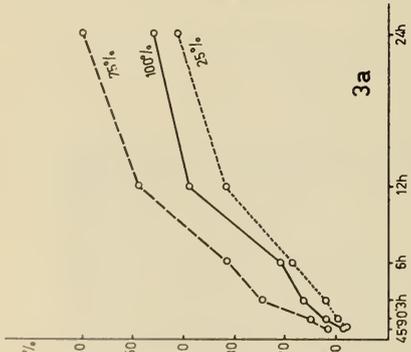
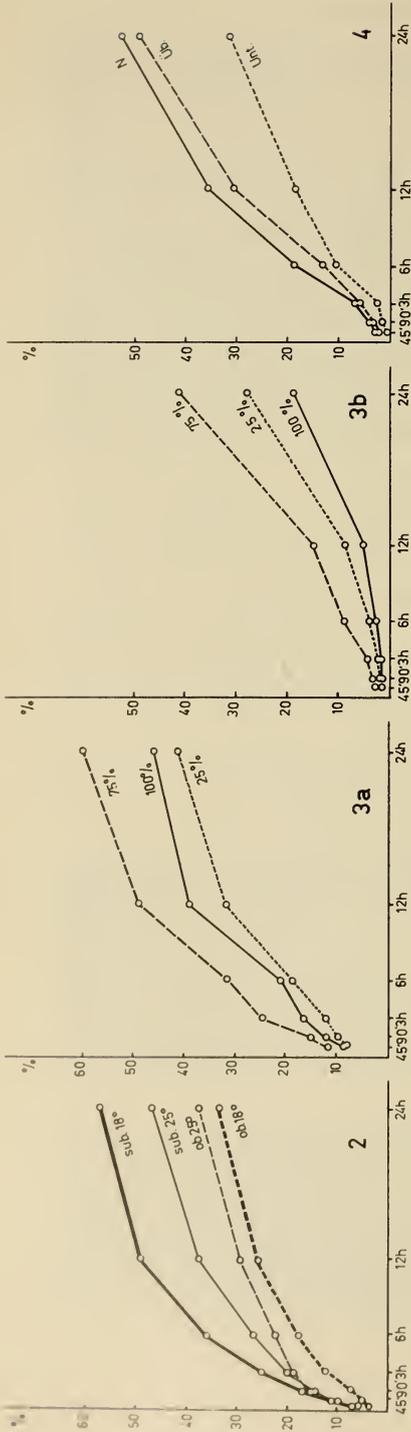
*Statistische Sicherung der Unterschiede zwischen den Ausbreitungsraten von gefütterten und von Hungertieren.*

Art		22'	45'	90'	3 h.	6 h.	12 h.	24 h.
sub ob	$\chi^2$	29,20**	35,42**	49,10**	56,84**	35,98**	0,86	5,84*
	$\chi^2$	46,44**	69,20**	80,20**	60,20**	16,82**	0,10	4,78*
	$\chi^2$ Het.	1,64	2,44	2,59	(< 1,0)			

Die Chi-Quadrate für Heterogenität sind klein, doch unterscheiden sich die Arten darin, dass der Unterschied zwischen gefütterten und Hungertieren (Abb. 7) bei *D. obscura* grösser ist als bei *D. subobscura* und die Erschöpfung der Hungertiere bei *D. obscura* rascher eintritt. Auch ist die Sterberate infolge Schwäche nach 24 Stunden grösser für *D. obscura* als für *D. subobscura*.

*Populationsdichte.*

In Vorversuchen mit 50, 100, 200 und 400 Tieren pro „Satz“ wurde bei *D. subobscura* der Einfluss der Populationsdichte untersucht. Die höchsten durchschnittlichen Ausbreitungszahlen ergaben sich bei einer Dichte von 100 Individuen pro „Satz“. Ein Schwellenwert der Populationsdichte für „Massenausbreitung“ (SAKAI et al.) war in diesen Versuchen nicht feststellbar.



Alter der Imagines.

Imagines im Alter von 10—16 Tagen wurden in 8 Versuchen je Art mit Imagines, die 0—3 Tage vor Versuchsbeginn geschlüpft waren, verglichen. Die Ergebnisse finden sich in Abb. 6. Bei beiden Arten wandern junge Tiere häufiger als alte. Dieser Aktivitätsunterschied ist bei *D. obscura* weit auffälliger als bei *D. subobscura* (Tab. 3).

TABELLE 3.

Statistische Sicherung der Unterschiede zwischen den Ausbreitungsraten von jungen und von alten Imagines.

Art		22'	45'	90'	3 h.	6 h.	12 h.	24 h.
sub ob	$\chi^2$	1,52	3,86*	8,66**	10,44**	6,10*	3,48	2,84
	$\chi^2$	19,96**	28,24**	42,66**	56,90**	83,40**	97,60**	113,50**
	$\chi^2$ Het.	11,26**	13,41**	16,94**	22,71**	37,50**	50,66**	63,78**

Geschlechtsunterschiede.

In je 20 Versuchen bei 18° und 25° wurden die Ausbreitungsleistungen der beiden Geschlechter miteinander verglichen. Abb. 8 zeigt, dass die Männchen stärker dislozieren als die Weibchen. Dieser Geschlechtsunterschied ist bei *D. obscura* grösser als bei *D. subobscura* und innerhalb *D. obscura* bei 25° grösser als bei 18° C.

ABB. 2-8.

- ABB. 2. Ausbreitungen bei 18° und 25° C, für *D. subobscura* (sub) und *D. obscura* (ob). Abszisse: Zeit von Versuchsbeginn bis Zählung. Ordinate: Summe der nach den 4 äusseren Tuben gewanderten Fliegen in Prozent aller Versuchstiere.
- ABB. 3. Ausbreitungsraten bei 3 verschiedenen relativen Feuchtigkeiten, für *D. subobscura* (3a) und *D. obscura* (3b).
- ABB. 4. Ausbreitungsraten bei Normaldruck (N, 720 mm Hg), Unterdruck (Unt., 710 mm) und Ueberdruck (Ueb., 730 mm), für *D. subobscura*.
- ABB. 5. Ausbreitungsraten bei frischem (fr.) und altem (alt) Futter.
- ABB. 6. Ausbreitungsraten von jungen und alten Imagines.
- ABB. 7. Ausbreitungsraten von gefütterten Tieren (F) und Hungertieren (H) Prozente in Probit- Transformation, Zeiten logarithmisch.
- ABB. 8. Ausbreitungsraten je Geschlecht, bei 25° C.

Die entsprechenden Sicherungen finden sich in Tab. 4. Aus ihr ist ersichtlich, dass die bei *D. subobscura* beobachteten Unterschiede zwischen den Geschlechtern nicht gesichert sind.

TABELLE 4.

*Statistische Sicherung der Unterschiede zwischen den Ausbreitungsraten von Männchen und von Weibchen.*

		Art	22'	45'	90'	3 h.	6 h.	12 h.	24 h.
18° C	sub ob	$\chi^2$	0,46	0,46	0,96	0,36	1,42	2,48	1,58
		$\chi^2$	11,56**	9,00**	4,92*	8,02**	10,88**	16,40**	11,20**
		$\chi^2$ Het.	7,81*	5,75*	5,27*	5,17*	5,27*	7,54*	12,32**
25° C	sub ob	$\chi^2$	0,21	0,02	0,10	0,90	0,33	0,21	0,18
		$\chi^2$	9,60**	28,16**	15,52**	21,66**	18,45**	16,33**	13,31**
		$\chi^2$ Het.	7,41*	12,13**	15,58**	16,31**	9,81**	13,87**	18,23**

Dieser auffallende Geschlechtsunterschied ist wahrscheinlich heterogener Natur. Möglicherweise sind die Weibchen schon ihrer Grösse wegen träger. Dazu mag kommen, dass Weibchen durch ihre Eilege-Tätigkeit stärker ans Substrat gebunden werden. Das Versuchsergebnis repräsentiert vielleicht schlecht die natürlichen Verhältnisse, da die Geschlechter völlig getrennt waren; es ist denkbar, dass Männchen bei Abwesenheit von Weibchen stärker in Unruhe geraten, als wenn die Geschlechter gemischt sind.

#### *Zusammenfassung und Besprechung.*

In Laboratoriumsversuchen wurde die Ausbreitungsrate von *D. subobscura* und *D. obscura* vergleichend untersucht. Hierbei wurde der Einfluss folgender Bedingungen geprüft: Temperatur (18° und 25° C), Licht (hell und dunkel, vor und bei Versuch), relative Feuchtigkeit, Luftdruck, Alter des Futters, Fütterungszustand der Imagines, Populationsdichte, Alter der Imagines, Geschlecht.

Mit Ausnahme der Populationsdichte hatten sämtliche untersuchten Faktoren bei beiden Arten einen Einfluss auf die Ausbreitungsleistung. Ausserdem ergab der Vergleich, dass die beiden Arten verschieden stark oder in verschiedenem Sinn (bei Tempe-

ratur und relativer Feuchtigkeit) auf die geprüften Bedingungen reagierten.

Im allgemeinen stimmen die Ergebnisse unserer Versuche gut überein mit Erwartungen, die auf Grund faunistischer Erhebungen (BURLA 1951, 1961), wie auch von Ausbreitungsversuchen im Freiland (BURLA u. GREUTER 1959 a, 1959 b, GREUTER 1962) bestanden. *D. obscura* findet sich vor allem im Innern von Laubwäldern, *D. subobscura* häufiger am Waldrand, sowie bei freistehenden Büschen und Bäumen. *D. obscura* wurde als relativ kaltadaptiert und stenoek, *D. subobscura* als relativ warmadaptiert und euryoek aufgefasst. Die Ergebnisse unserer Versuche bestätigen diese Bezeichnungen, wobei wir bei den Faktoren Temperatur und relative Feuchtigkeit von der Annahme ausgehen, dass Bedingungen im Bereich der artspezifischen Optima zur Trägheit veranlassen (Behaglichkeitsbedingungen), nicht optimale Bedingungen dagegen die Ortsveränderungen fördern. Die Euryoekie von *D. subobscura* kommt darin zum Ausdruck, dass diese Art auf alle Bedingungen mit weniger grossen Ausschlägen reagiert als *D. obscura*, während der Versuche weniger starke Hunger- und Schwächeerscheinungen zeigt und gegen extreme Bedingungen resistenter ist.

#### LITERATURVERZEICHNIS

- BURLA, H. 1951. *Systematik, Verbreitung und Oekologie der Drosophila-Arten der Schweiz*. Rev. suisse Zool. 58: 23-175.
- 1961. *Jahreszeitliche Häufigkeitsveränderungen bei einigen schweizerischen Drosophila-Arten*. Rev. suisse Zool. 68: 173-182.
- und GREUTER, M. 1959 a. *Einige Komponenten des Ausbreitungsvorgangs bei Drosophila*. Vierteljahresschrift d. Naturforschenden Ges. Zürich 104: 236-245.
- und GREUTER, M. 1959 b. *Vergleich des Migrationsverhaltens von Drosophila subobscura und D. obscura*. Rev. suisse Zool. 66: 272-279.
- und GREUTER, M. 1960. *Orientierungsversuche mit Drosophila obscura und D. subobscura*. XI. Internat. Kongress für Entomologie. 597-598.
- GREUTER, M. 1962. *Vergleich der Ausbreitungsaktivität von Drosophila subobscura und D. obscura*. Dissertation Univ. Zürich (im Druck).
- SAKAI K., NARISE, T., HIRAIZUMI, Y. and IYAMA, S. 1957. *Experimental studies on migration in Drosophila melanogaster*. Evolution XII: 93-101.

- WILSON, R. E. 1921. *Humidity control by means of sulfuric acid solution, with critical compilation of vapour pressure data.* J. of Industr. and Engen. Chemistry 13 (4): 324.
- ZWICKY, K. 1949. *Die Vorzugstemperatur, speziell bei der Gattung Drosophila.* Diplomarbeit Univ. Zürich (unveröffentlicht).

---

N<sup>o</sup> 20. **H. Mislin** und **D. Rathenow**, Mainz. — Experimentelle Untersuchungen über die Bewegungskoordination der Lymphangione (*Cavia porcellus* L.). (Mit 7 Textabbildungen.)

*Fragestellung.*

Mit dem Lymphgefäßspräparat (MISLIN 1961 *a* u. *b*) wurde gezeigt, dass das einzelne Klappensegment (Lymphangion) ein autonom-pulsierendes Leistungselement darstellt. Dennoch erfolgen die aktiven und rhythmischen Kontraktionen benachbarter Lymphangione meist koordiniert in metachroner Reihenfolge, worin wohl auch der eigentliche Förderungsmechanismus für die Lymphe zu sehen ist. Zum Studium dieser auffälligen Bewegungskoordination der relativ selbständigen Segmente, erwies sich das Lymphgefäßspräparat als besonders geeignet. Bisher wurde entwickelt, dass der Funktionszusammenhang zwischen verschiedenen Lymphangionen unmittelbarer Nachbarschaft wesentlich auf intravasalen Dehnungsreizen beruhe. Mit Anstieg des Binnendrucks steigt auch die Pulsfrequenz der Lymphangione an. Es war damit anzunehmen, dass auf dem Wege eines Zuges, durch den Dehnungszustände in angeschlossenen Segmenten geschaffen werden, eine Bewegungskoordination zustandekommt. Die gegenseitige mechanische Beeinflussung der einzelnen Lymphangione erwies sich als eine Dreifache: 1. durch den unmittelbaren Zug, den benachbarte Lymphangione aufeinander ausüben; 2. durch den Lymphumlauf selber. Die Lymphe, die aus einem Lymphangion infolge seiner

Zusammenziehung ausgetrieben wird, dehnt das benachbarte Lymphangion und bringt es auf diese Weise zur Tätigkeit; 3. durch die ligamentöse Verankerung der Lymphgefäße in ihrer unmittelbaren Umgebung, wodurch ihre Dislokation jeweils elastisch aufgefangen wird, und das Gefäß in die Ausgangslage wieder zurückgebracht wird. Durch solche Bandverbindungen können entfernt liegende Lymphgefäßabschnitte aufeinander einwirken. Es ergibt sich, dass dem Dehnungsfaktor eine entscheidende Rolle für die aktive und koordinierte Tätigkeit der Lymphgefäße zukommt.

Jedoch gibt es verschiedene Beobachtungen, die neben der myogenen Koordination auch eine nervös geregelte Koordination benachbarter Klappensegmente sicher erkennen lassen: die reiche Lymphgefäßinnervation, die Hemmung der Lymphgefäßbewegung nach Zugeinwirkung auf das Mesenterium, eine Kontraktionsanregung nach Sympathikusstimulation, die erregende positiv inotrope Wirkung von Adrenalin und Noradrenalin, welche durch Ergotamin gehemmt wird. Auch unsere weiteren pharmakologischen Versuche (MISLIN u. RATHENOW 1961) sprechen für die adrenerge Innervation der mesenterialen Lymphgefäße.

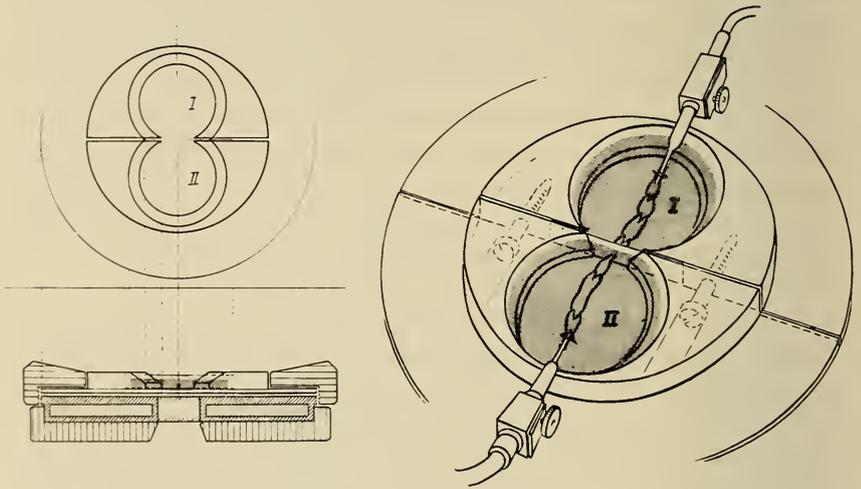
#### – Strukturelle Situation.

Das Lymphangion enthält eine Muskelmanschette, die in Klappennähe stark reduziert ist. Die Lymphklappenregion selber ist bei den feinen mesenterialen Lymphgefäßen völlig frei von Muskulatur (HORSTMANN 1959). Die Gefäße sind aus einzelnen Klappensegmenten („Lymphgefäßröhrchen“) aufgebaut, die als anatomische und funktionelle Einheiten aufzufassen sind. Die Klappen der Lymphangione sind als Taschenklappen ausgebildet und an den freien Rändern seitlich miteinander verwachsen. Sie öffnen sich im Lymphstrom nicht völlig frei und vollständig. Eine Doppellage von flachen Endothelzellen, die ein feines Gerüst kollagener Fasern zwischen sich einschliessen, ist für ihren Aufbau typisch (HORSTMANN 1959). Die Innervation der mesenterialen Lymphgefäße scheint im allgemeinen sehr ähnlich derjenigen der Blutgefäße zu sein. Dies wird besonders von KUBIK und SZABO (1955) für die Katze hervorgehoben, wobei die enge Verbindung der Lymphgefäßinnervation mit den Vater-Pacinischen Lamellenkörperchen betont wird. Die Autoren finden auch in den Klappen der Lymphgefäße feinste Ausläufer eines zarten Nervennetzes. Für

die Taschenklappen in den mesenterialen Lymphgefäßen der Meer-schweinchen gelang uns, nach Methylenblaudurchströmung, der Nachweis einer gutentwickelten Innervation, an der Basis der Klappen, die auch stellenweise gegen deren freien Enden zu ver-folgen war.

*Untersuchungsmethode.*

Das ausgeschnittene, isolierte Lymphgefäß (jeweils 8-10 Lym-phangione einer Segmentkette) eines wenige Wochen alten Meer-schweinchens wird durch das Loch einer Trennwand zweier Plexi-glasbassins hindurchgezogen. In das erste Segment des proximalen



**Zweibassin - Versuchsanordnung** I - proximal, II = distal

ABB. 1.

Aufriss (links) und Aufsichtsbild (rechts). Zur Einführung der Mikrokanülen sind die beiden Bassins (I und II) mit flachem Rand gearbeitet. Die Bassin-Verschraubung erlaubt das Auswechseln der verschiedenen dimensionierten Trennwände mit Lochung. Zwei Durchströmungskammern an der Unter-seite garantieren die verschiedenen Temperaturen bei I und II.

Trennungswand wird so dimensioniert, dass das Lymphgefäß im normalen Füllungszustand gut abdichtet. Für eine verbesserte Gefäßabschnittes und in das letzte Segment des distalen Ab-schnittes wird je eine Mikrokanüle eingebunden. Das Loch der Abdichtung können auch Bindegewebsreste des nicht völlig iso-lierten Gefäßes benützt werden. Man erhält bei dieser Gefäßmon-

tierung ein Doppelpräparat, bestehend aus proximaler Lymphangion-Kette im Bassin I und distaler Kette im Bassin II. Eine Flüssigkeitsverschiebung ist nur noch im Inneren des Lymphgefäßes möglich. Die Trennwand erlaubt eine getrennte Reizung der Lymphangione im Bassin I und im Bassin II. Die Höhe der Trennwand ist 3-5,3 mm bei einer Dicke von 0,04 mm. Die Lochbohrung liegt zwischen 0,2 und 0,3 mm (Abb. 1). Die Registrierung der aktiven Kontraktionen der Lymphangione erfolgt wie in unseren früheren Versuchen wiederum mit Mikroprojektion photoelektrisch über einen Niederfrequenzverstärker mit Direktschreibung. Das „Doppelpräparat“ wird mit Hilfe eines Objektives über ein Projektionsprisma mit rechtwinklig abgelenktem Strahlengang auf einer Bildebene abgebildet. Die Querschnittsschwankungen der Lymphangione im Bassin I und Bassin II führen zu Belichtungsänderungen der beiden Photoelemente, die an einer Spezialeinrichtung vertikal bei der Gefäßabbildung aufgesetzt und beliebig verschoben werden kann. (Abb. 2.)

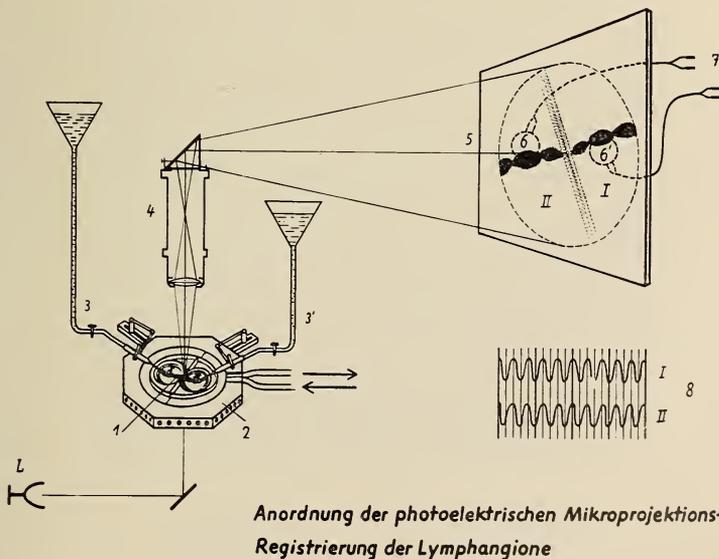


ABB. 2.

L. Lichtquelle, 1 Objekt im Versuchsgefäß mit eingebundenen Mikrokanülen, 2 Grundplatte, Mikromanipulator und Durchströmungsgefäß, 3 Druckanordnungen, 4 Projektionsobjektiv mit Prisma, 5 Projektionsebene, 6 Objektabbildung und Lage der Photoelemente, 7 Zuleitung zur Registrierapparatur, 8 Registrierkurven.

## Koordinationsanalyse.

## a) Normalrhythmik der Lymphangione (Abb. 3).

Meistens pulsieren die Klappensegmente einer aus 8-10 Lymphangionen bestehenden Gefäßkette in metachroner Reihenfolge.

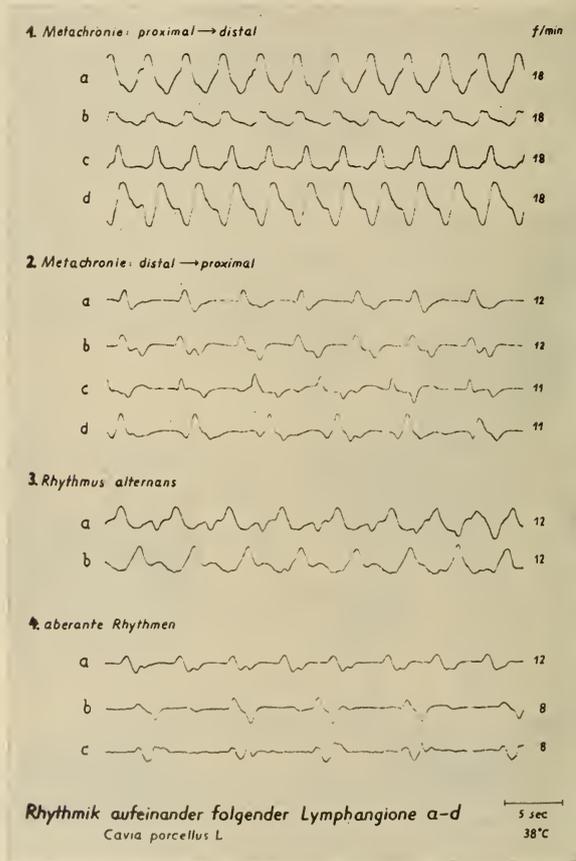


ABB. 3.

Normalrhythmik der Lymphangione.

a-d: die jeweils benachbarten Klappensegmente.  
proximal-distal = Peristaltik, distal-proximal = Antiperistaltik.

Die Metachronie verläuft in der Regel von proximal nach distal (MISLIN 1961 a), sie kann aber auch häufig von distal nach proximal gerichtet sein (MISLIN 1961 b). Benachbarte Segmente sind in

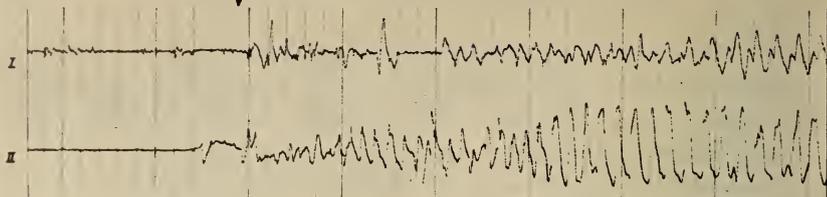
vielen Fällen alternierend tätig (MISLIN und RATHENOW 1961), oder es können einzelne Klappensegmente mit verschiedener Frequenz kontrahieren (HORSTMANN 1959), sie können aber auch völlig stillstehen, während die Nachbarsegmente starken Puls zeigen. Je nach Konditionierung und Tonus der Lymphangione werden zuweilen Klappensegmente mit aberantem Rhythmus oder ohne Puls aktiviert und wieder pulssynchron, so dass die Metachronie der ganzen Segmentkette von neuem hergestellt ist. Durch die gegenseitige Einwirkung benachbarter Lymphangione mit ihren Muskelmanschetten kann es offenbar auch rein mechanisch zur Kontraktionsübertragung kommen. Es war darum von besonderem Interesse, neben dem mechanischen Uebertragungsmechanismus, auch die Erregungsübertragung experimentell prüfen zu können. Das synergistisch-antagonistische Zusammenspiel der Lymphangione und ihre koordinierte Tätigkeit schien von beiden Uebertragungsmechanismen gesteuert zu sein.

b) *Der Dehnungsfaktor* (Abb. 4).

Am stillstehenden Lymphgefäßspräparat sind die aktiven Kontraktionen durch Anstieg des Binnendrucks resp. durch den Dehnungsreiz im Lymphangion auszulösen. Mit Druckanstieg steigt die Pulsfrequenz temperaturabhängig jeweils bis zu einem bestimmten Maximum an. Aber auch das stillstehende Lymphgefäß, bei welchem etwa Binnendruckreize versagen, kann durch einen Längsdehnungsreiz zur Spontanaktivität gebracht werden. Auch lösen Längsdehnungsreize am stillstehenden Lymphgefäß häufig Puls noch dann aus, wenn das Gefäß ohne jede Füllung ist. Im „Zweibassin-Versuch“ kann bei Druckerhöhung im distalen Lymphangion in den proximalen Segmenten (Bassin II) Puls ausgelöst werden, dabei ist eine Kontraktionsübertragung mechanisch unmöglich. Diese Auslösung gelingt auch dann, wenn die distalen Segmente infolge langfristiger Druckerhöhung bereits selber wieder zum Stillstand gekommen sind. In den stillstehenden distalen Segmenten kommt der Puls dann meist erst nach Binnendruckerhöhung in proximalen Segmenten zurück. Der Ueberleitungseffekt von distal nach proximal erfolgt auch dann, wenn die distalen Lymphangione im Stillstand verharren. Die Versuche beweisen die Induktion sowohl anadromer, wie katadromer Ueberleitungseffekte durch Dehnungsreize.

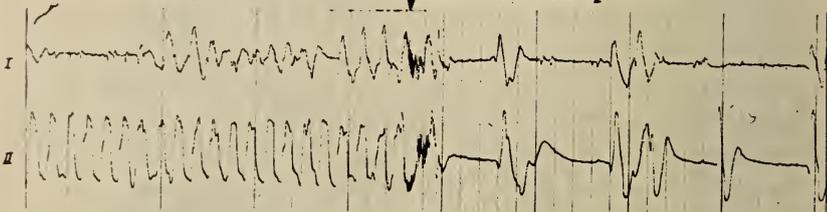
Beeinflussung proximaler (I) Lymphangione durch distale (II) Druckreize

dist. Druck: 0 cm H<sub>2</sub>O ↓ dist. Druck: 9 cm H<sub>2</sub>O



dist. Druck: 9 cm H<sub>2</sub>O

↓ dist. Druck: 0 cm H<sub>2</sub>O



proximaler Druck: 5 cm H<sub>2</sub>O

*Cavia porcellus* L

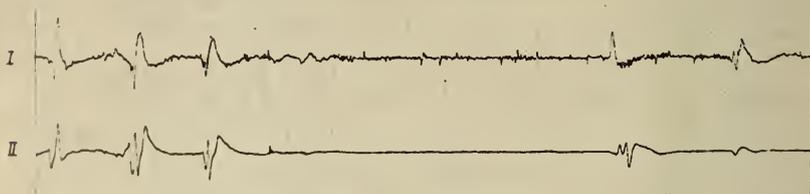
5 sec

38°C

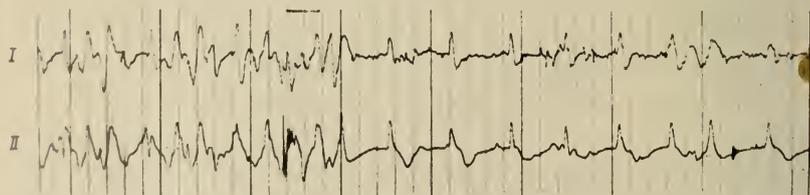
ABB. 4.

Obere Kurven: Versuch am stillstehenden Lymphgefäß. Pulsauslösung einzig durch Druckerhöhung im letzten, distalen Klappensegment. Das Lymphangion im Loch der Trennungswand wird nicht mechanisch gedehnt!

Abhängigkeit der Bewegungskoordination der Lymphangione von Temperaturreizen



↑ kurzfristiger Kältereiz (15°C)



*Cavia porcellus* L

↑ Durchströmung bei 15°C

38°C 5 sec

ABB. 5.

Die unter den Bassin I und II montierten Durchströmungskammern sind durch Luftspalt getrennt, so dass ein Temperaturausgleich zwischen I und II verhindert wird.

Beeinflussung der Bewegungskoordination der Lymphangione durch galvanische Reizung

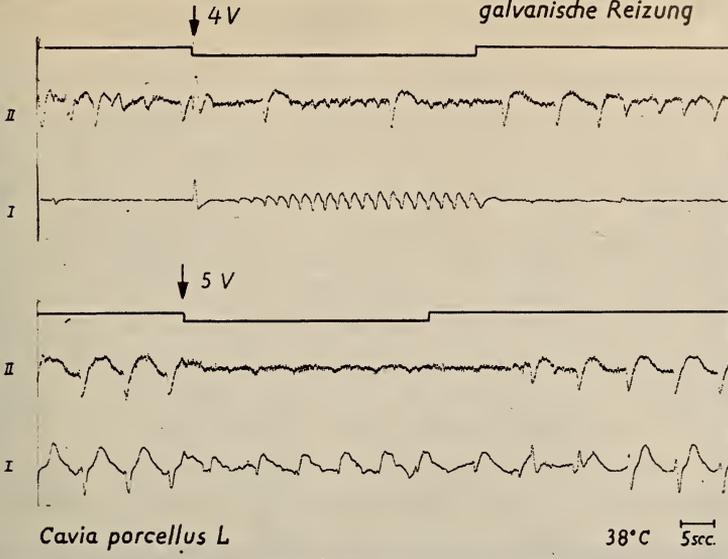


ABB. 6.

Bei den oberen Kurven: während der galvanischen Durchströmung, eine starke Pulsanregung proximal. Doch scheint auch bei diesen Versuchen die Regel der Frequenzsynchronisation aller Lymphangione eingehalten zu sein.

Einfluß von Pharmaka auf die Bewegungskoordination der Lymphangione

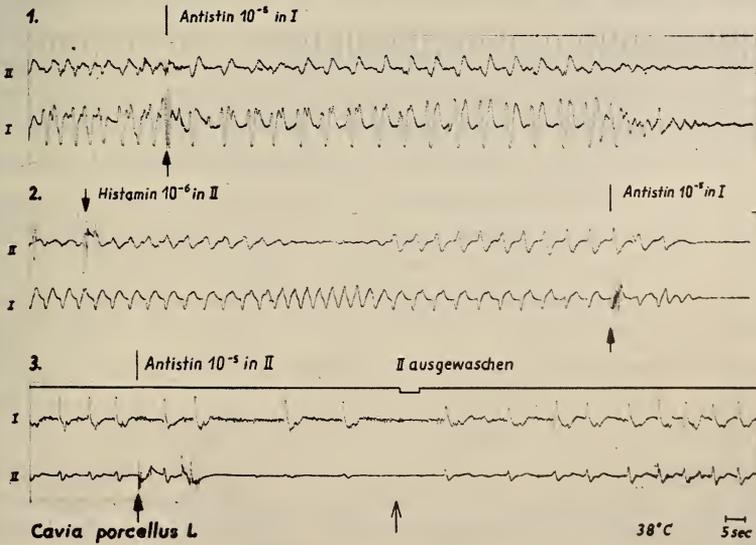


ABB. 7.

Die mit Histamin und Antistin erzeugten Ueberleitungseffekte stehen hier nur als Beispiele unter anderen. Mit Noradrenalin und Adrenalin induzieren wir ebenfalls dieselbe androme und katadrome Erregungsübertragung.

c) *Temperaturreize* (Abb. 5).

Die früher festgestellte ausgesprochene Temperaturempfindlichkeit der Lymphgefäße schien eine günstige Voraussetzung für „Zweibassin-Versuche“, in denen proximal und distal langfristig zwei verschiedene Temperaturen zur Einwirkung gebracht werden konnten. Bei synchronem Puls des Gefäßpräparats erhält man auch nach kurzfristigen Temperaturreizen (z.B. 15° C), die distal zur Einwirkung gebracht werden (II), zuweilen schlagartig Pulshemmung der proximalen Segmente. Bei langfristigen Temperaturversuchen, wobei proximal 30° C und distal 15° C eingestellt werden, erhält man eine Frequenzverminderung sowohl der proximalen wie distalen Lymphangione bei synchroner Frequenz. Wir erhalten somit katadrome und anadrome Ueberleitungseffekte.

d) *Elektrische Reize* (Abb. 6).

Unsere bisherigen elektrischen Reizerfolge zeigen, dass mit zunehmender Reizstärke eine Vertiefung der Systole der Lymphangione zu erzielen ist. Ein ausgesprochenes Refraktärstadium scheint zu fehlen. Es gelang auch nicht regelmässig, das isolierte Lymphgefäß zu tetanisieren. Wie die Kurven Abb. 8 zeigen, konnte man mit galvanischen Reizen sowohl Puls hemmen wie aber auch anregen. Sowohl anadrome wie katadrome Ueberleitungseffekte sind elektrisch induziert worden.

e) *Beeinflussung durch Pharmaka* (Abb. 7).

Die Versuchsanordnung mit den zwei Bassins erlaubt die gesonderte Applikation der Pharmaka und ihr rasches Auswaschen bei der proximalen und distalen Lymphangion-Kette. Es lassen sich mit diversen Pharmaka proximal Segmente zur Pulsation anregen, wenn die Substanz distal zugetropft worden ist. Der Erfolg tritt meist sofort ein. Eine Diffusion der Substanz von distal nach proximal kommt nicht in Frage. In den Fällen, bei denen wir keine Ueberleitungseffekte erhielten, könnten gealterte Gefäße oder Verletzungen der Strukturen der Erregungsüberleitung die Ursache gewesen sein.

In diesem Zusammenhang muss ein weiteres Experiment im Zweibassin-Versuch erwähnt werden. Es wurde ein Lymphgefäßpräparat (10 Segmente) proximal bis zur Gefässmitte scharf isoliert und bis auf die Gefässwand geschält. Die distale Hälfte behielt

restliches Bindegewebe, und auch die äussere Innervation blieb erhalten. Nach Ausbildung eines einheitlichen und synchronen Pulses beider Gefässabschnitte wurde in der Mitte mit einer Fadensligatur abgebunden. Das Abbinden führte rasch zum Stillstand des ganzen Lymphgefässes. Die distale Kette wurde hierauf mit Histamin zu starkem Puls angeregt, während die proximale Kette erst mit höheren Histaminkonzentrationen wieder aktive Kontraktionen zeigte. Diese waren aber auffallend schwächer und langsamer. Eine Synchronisation beider Gefässabschnitte trat aber nicht mehr ein. Das pharmakologische Experiment spricht wiederum eindeutig für einen nervösen Koordinationsmechanismus.

#### *Schlussfolgerungen.*

Mit diesen Versuchen am Lymphgefässpräparat sind sowohl Kontraktionsübertragung wie auch nervöse Erregungsübertragung nachgewiesen worden. Die Gemeinschaftsreaktion der Lymphangione ist somit eine mehrfach Gesicherte. Der Mechanismus der mechanischen Kontraktionsübertragung wie auch der nervöse Mechanismus der Erregungsübertragung sind beide verantwortlich für die Bewegungskoordination der Lymphangione. Neben den extramuralen Nerven sind offenbar auch lokale periphere, verhältnismässig selbständige Nervenstationen von geringer Reichweite im Segment vorhanden. Die im Lymphangion eingelagerten „intramuralen“ Nervengeflechte dürften hierher gehören. Andererseits fehlt noch der sichere Nachweis spezifischer Dehnungsrezeptoren, die regelnd in den Umfang der Lymphangiontätigkeit eingreifen könnten. SERO und UTSUSHI (1953) vermuten, dass die Lamellenkörperchen wahrscheinlich auf Veränderungen in der Druck- und Zugspannung des umgebenden Gewebes reagieren und regulatorisch in die Bewegung der Gefässe eingreifen. Zudem nehmen sie an, dass die Herkunft der markhaltigen, zu den Lamellenkörperchen ziehenden Nervenfasern aus dem N. splanchnikus stammen. Die Frage, ob also die Lamellenkörperchen als sensible Rezeptoren die Lymphbewegung kontrollieren, bleibt weiterhin offen.

Nach unseren Ergebnissen und dem Befund, dass eine oft sehr straffe Frequenz-Synchronisation der Lymphangione auftritt, darf angenommen werden, dass ein System synerg arbeitender Rezeptoren vorhanden sein muss. Es ist Aufgabe weiterer Untersuchun-

gen, das nervöse Substrat für die Bewegungskoordination der Lymphangione näher abzugrenzen und die spezifische Afferenz der Rezeptoren funktionell zu ermitteln. Vorerst haben wir uns auf den objektiven Nachweis der Kontraktionsübertragung, sowie der Erregungsübertragung beschränkt.

Der Deutschen Forschungsgemeinschaft sei für die gewährte Unterstützung der Dank ausgesprochen.

#### LITERATUR

- HORSTMANN, E. 1959. *Beobachtungen zur Motorik der Lymphgefäße*. Pflüger's Archiv, 269: 511-519.
- KUBIK, I. und SZABO, J. 1955. *Die Innervation der Lymphgefäße im Mesenterium*. Acta morph. (Budapest) 6: 25-29.
- MISLIN, H. 1961 a. *Experimenteller Nachweis der autochthonen Automatie der Lymphgefäße*. Exper. 17: 29-30.
- 1961 b. *Zur Funktionsanalyse der Lymphgefäßmotorik (Cavia porcellus L.)*. Rev. suisse Zool. 68: 228-238.
- und RATHENOW, D. 1961. *Beeinflussung der Spontanrhythmik der isolierten mesenterialen Lymphgefäße (Lymphangion) durch diverse Pharmaka (Cavia porcellus L.)*. Helv. Physiol. Acta, 19: Fasc. 4, C 87-90, V. 25.
- SETO, H. and UTSUSHI, S. 1953. *Innervation, especially sensory innervation of pancreas in human embryo*. Arch. hist. jap. 5: 283-288.

---

N<sup>o</sup> 21. **U. Rahm**, Lwiro. — Biologie und Verbreitung des afrikanischen Quastenstachlers *Atherurus africanus* Gray (*Hystricomorpha*). (Mit 12 Abbildungen.)

Institut pour la Recherche Scientifique en Afrique Centrale (IRSAC), Centre de Lwiro (Bukavu).

Die Gattung *Atherurus* umfasst zwei Arten-Gruppen, von welchen *Atherurus macrourus*, mit mehreren Unterarten, das indomalayische Faunengebiet bewohnt, während *Atherurus africanus*, *A. centralis* und *A. turneri* auf dem afrikanischen Kontinent heimisch sind.

*Verbreitung*: Das Verbreitungsgebiet des afrikanischen Quastenstachlers erstreckt sich von der Sierra Leone bis zum zentralafrika-

nischen Grabenbruch und einigen Lokalitäten in Kenya und Uganda. Abb.1 zeigt die wichtigsten Fundorte, zusammengestellt nach der Literatur und Museumsmaterial: Sierra Leone: GRAY 1842, Brit. Museum; Liberia: Brit. Mus.; Museum Basel; BÜTTIKOFER 1890; Elfenbeinküste: RAHM 1956; Ghana: CANSDALE 1953, Museum Basel, Brit. Mus., INGOLDBY 1929; Nigeria: Brit. Mus., ROSEWEAR 1953; Fernando Po: Brit. Mus.; Kamerun: Brit. Mus.,

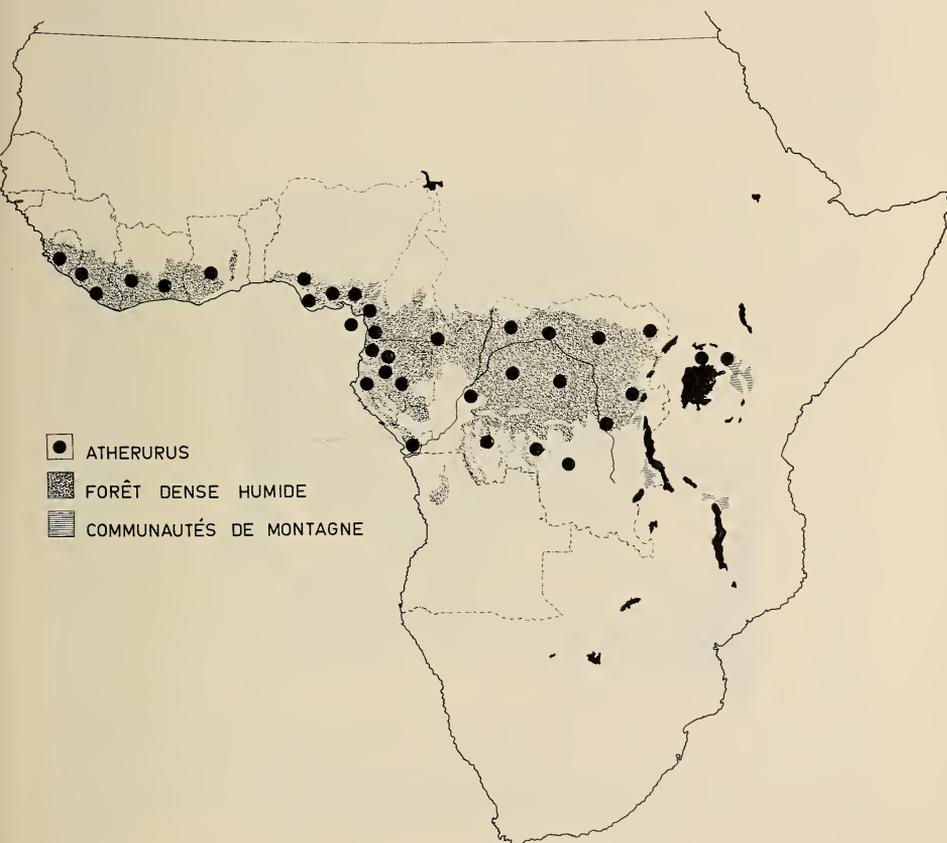


ABB. 1.

Regenwaldgebiet Afrikas mit den wichtigsten Fundorten von *Atherurus*.

DURRELL 1955, MONARD 1951, SJÖSTEDT 1895, Senckenberg Mus.; Gabon: Brit. Mus., GERVAIS 1854, MALBRANT u. MACLATCHY 1949, SCHREYER 1961; Mayombe: Brit. Mus.; Kongo: HATT 1940, Brit. Mus., SCHOUTEDEN 1947, RAHM 1962; Kenya: Brit. Mus., ALLEN

u. LAWRENCE ST. LEGER 1932; Uganda: Brit. Mus. Abb. 2 enthält die für *Atherurus centralis* bekannten Fundorte im Kongo nach Angaben von SCHOUTEDEN, Museum Tervuren und einer eigens zu diesem Zwecke durchgeführten Untersuchung (Fundorte laut unserer Untersuchung: Lusambo, Feshi, Lodja, Dekese, Gandajika, Kikwit, Mabali, Boende, Ikela, Ponhierville, Kasongo, Lubutu, Kindu). Die Vegetation auf der Karte ist nach der „Carte de la Végétation de l’Afrique“ (1958) eingezeichnet. Interessant ist, dass im südlichen Kongo im Gebiet mit „Mosaïque forêt-savane“ und „steppe herbeuse“, *Atherurus* den Galeriewäldern und Flüssen folgt und dadurch ziemlich weit nach Süden vorzudringen vermag.

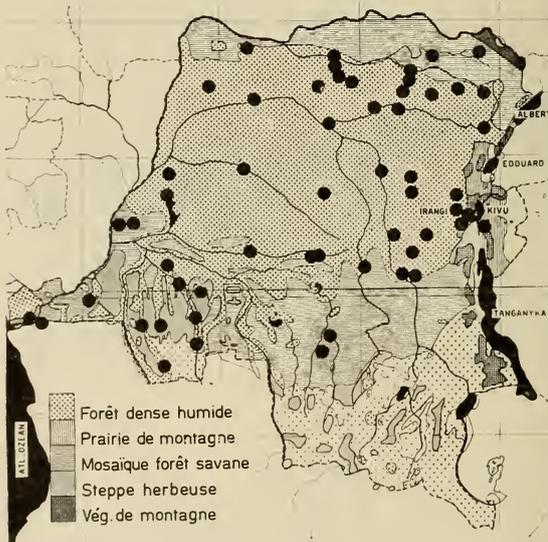


ABB. 2.  
Fundorte von *Atherurus centralis* im Kongo  
(nach SCHOUTEDEN, Museum  
Tervuren und eigenen Untersuchungen).

Auch im nördlichen Kongo findet man *Atherurus* im Galeriewald entlang einiger Flüsse im Savannengebiet (HART 1940). *Atherurus* bewohnt nicht nur den Regenwald tiefer und mittlerer Höhenlagen, sondern auch den Bergwald. Wir fanden Exemplare in den Bergen östlich (Uwinka) und westlich (Kahuzi) des Kivusees in einer Höhe bis zu 2300 m.

Die „Checklist of African Mammals“ (ALLEN) führt fünf afrikanische *Atherurus*-Arten auf: *A. africanus* (Gray), *A. armatus* (Gervais), *A. burrowsi* (Thomas), *A. centralis* (Thomas) und *A. turneri* (St. Leger). ELLERMAN erwähnt drei Arten und zwei Unterarten: *A. africanus*, *A. centralis centralis*, *A. centralis burrowsi* und

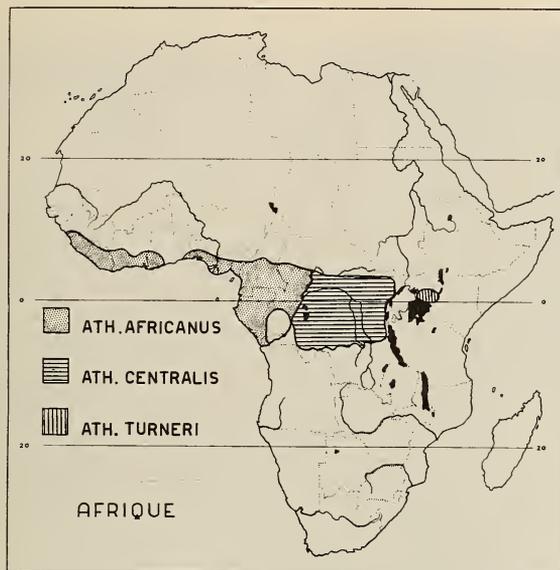


ABB. 3.  
Verbreitungsgebiete der drei afrikanischen  
Quastenstachlerarten *Atherurus*  
*africanus*, *A. centralis* und *A. turneri*.

*A. turneri*. Nach HATT (1940) ist *A. burrowsi* (Thomas) ein Synonym von *A. centralis*. In der Tat ist diese Art nur durch ein Exemplar vom Aruwimi river belegt und dieser Fundort liegt inmitten desjenigen von *A. centralis*. Nach unseren vorläufigen Untersuchungen dürfte es sich bei *A. armata* (Gervais) um eine nahe verwandte Form oder sogar um ein Synonym von *A. africana* handeln, doch soll hier nicht näher auf die Systematik eingegangen werden. *A. armata* wurde an Hand von Material aus dem Gabon beschrieben. Abb. 3 zeigt das Verbreitungsgebiet der drei Arten *Atherurus africanus*, *A. centralis* und *A. turneri*. *Atherurus turneri* ist bekannt aus dem Kakamega forest in Kenya und aus dem Mabira forest in Uganda.

*Biotop und Territorium*: Das Biotop des afrikanischen Quastenschlänglers ist, wie bereits erwähnt, das Regenwaldgebiet Afrikas, die sich von diesem Walde aus in die Savanne erstreckenden Galeriewälder, einige Bergwaldregionen entlang des zentralafrikanischen Grabenbruches und Waldenklaven in Kenya und Uganda. Nach unseren an der Elfenbeinküste und in Zentralafrika gesammelten

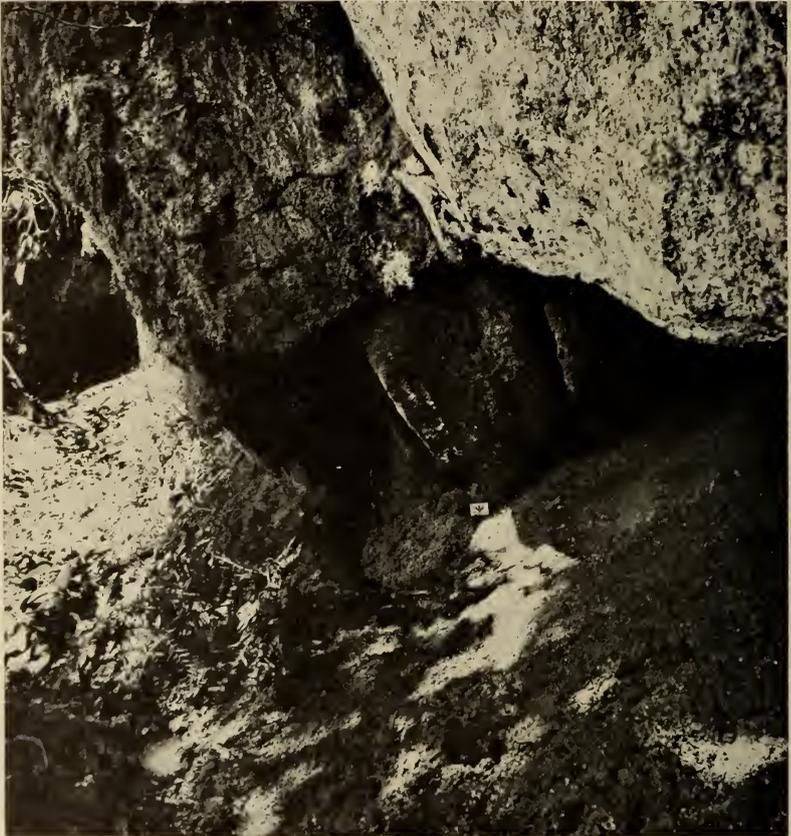


Abb. 4.

Eingang zu einer *Atherurus* Höhle unter Felsen (Irangi 1959).

Erfahrungen, scheint die Lebensweise von *Atherurus africanus* und *A. centralis* identisch zu sein; wir hatten noch keine Gelegenheit, *A. turneri* in der freien Wildbahn zu beobachten. Beide untersuchten Arten richten mit Vorliebe ihr Wohngebiet in der Nähe von Ein-

geborenenplantagen ein. Der Quastenstachler lebt in kleineren oder grösseren Familien. Angaben über die Individuenzahl pro Familie sind spärlich, die Zahlen sind recht verschieden und weitere Untersuchungen mit Hilfe von Individual-Markierungen im Feld sind notwendig. *Atherurus* ist nächtlich, verlässt seinen Unterschlupf kurz nach Einbruch der Nacht und kehrt vor der Morgendämmerung wieder in seinen Bau zurück. Unsere Beobachtungen im Feld haben



ABB. 5.

*Atherurus* Wohnhöhle in einem umgestürzten, hohlen Baumstamme  
(Fluss Iowa 1960).

gezeigt, dass einzelne Tiere gelegentlich um Mitternacht für kurze Zeit in ihre Höhlen zurückkehren ( $\frac{1}{2}$  Std. bis 2 Std.). In der Literatur finden sich einige Angaben über die Art von Unterschlupf, welche von *Atherurus* gewählt wird: MONARD (1951)

schreibt, dass sich die Tiere in Erdhöhlen und Felsspalten zurückziehen. DURRELL (1955) schreibt: „... offensichtlich bevorzugen sie Höhlen, besonders Höhlen mit kleinen Eingängen unter massiven Felsen oder unter einer Anhäufung von Felsblöcken.“ MALBRANT und MACLATCHY (1949) erwähnen Erdhöhlen, Gänge im Geröll, Baumstämme. Auch HATT (1940) und SJÖSTEDT (1895) fanden alte, umgestürzte, hohle Baumstämme als Wohnquartiere der Quastenstachler. BÜTTIKOFER (1890) berichtet hierüber aus Liberia: „Verlassene Termitenbauten bilden willkommene Wohnplätze für diese Art. Doch habe ich in den Abhängen des Cape Mount Gebirges einen Bau gefunden. Er war unter den Wurzeln eines starken Baumes angelegt und hatte sechs verschiedene Ausgänge... Am Fusse des Cap Mount Gebirges, ganz nahe am Strande, befand sich ein ähnlicher Bau zwischen hohen Felstrümmern... Ein dritter Bau wurde im Steilufer eines Flusses und ein vierter wiederum im Gefelse entdeckt.“ Unsere Feststellungen an der Elfenbeinküste (RAHM 1956) erwiesen, dass auch dort *Atherurus* den Tag in hohlen Baumstämmen oder unter Brettwurzeln und in Felshöhlen verbringt. Die Beobachtungen im Kongogebiet bestätigen diese Angaben und zusammenfassend kann gefolgert werden: *Atherurus* bewohnt natürliche Höhlen in Felsen und Geröll, alte umgestürzte, hohle Baumstämme, Gänge in Macrotermeshügeln und Kammern unter den mit Humus und Laub bedeckten Brett- und Stelzwurzeln grosser Bäume. Die Art des Unterschlupfes hängt ab vom jeweiligen Wohngebiet und wenn Felshöhlen vorhanden sind, werden diese bevorzugt. Dies ist auch der Grund, weshalb die Quastenstachler sehr oft an Bach- und Flussufern angetroffen werden. Es ist nicht die Wassernähe, sondern die dort meist vorhandenen Höhlen, welche die Tiere anlocken. Unsere Beobachtungen haben auch gezeigt, dass *Atherurus* nicht selbst Höhlen gräbt, wie z. B. *Crictomys*, sondern bereits vorhandene bewohnt. Diese werden unter Umständen etwas ausgebaut, indem Erde ausgewühlt wird, doch wird keine spezielle Lagerstätte hergerichtet. In Felsansammlungen ist es möglich, dass mehrere Quastenstachler-Familien nahe beieinander wohnen, doch hat jede Gruppe ihre eigene Wohnkammer. Dies gab Anlass zur Behauptung, dass es *Atherurus*-Familien gäbe, die aus 10–20 Individuen beständen. Wir konnten, auf dem Bauche kriechend, bis sechs Meter in eine Quastenstachlerhöhle eindringen, erreichten aber nicht die eigentliche Wohnkammer.

Messungen mit Thermohygrographen haben ergeben, dass in sechs Meter Tiefe eine konstante Luftfeuchtigkeit von 90% und eine gleichmässige Temperatur von 20° C. herrscht, während in derselben Zeitspanne ausserhalb der Höhle auf Bodenniveau die Luftfeuchtigkeit zwischen 91% und 96% und die Temperatur zwischen 19° und 26° C schwankte (14.—19. September 1959).

Von den Wohnhöhlen aus führen ausgeprägte Wechsel zu den Frasstellen. Von den von uns ausgemessenen Territorien greifen wir zwei typische Beispiele heraus (Gegend von Irangi, vergl. Abb. 2). Abb. 6 zeigt den Plan eines Territoriums einer *Atherurus* Familie (♂, ♀ und zwei Jungtiere) entlang eines Baches. Von der Wohnhöhle in einer Felsgruppe führen die Hauptwechsel dem Bachufer

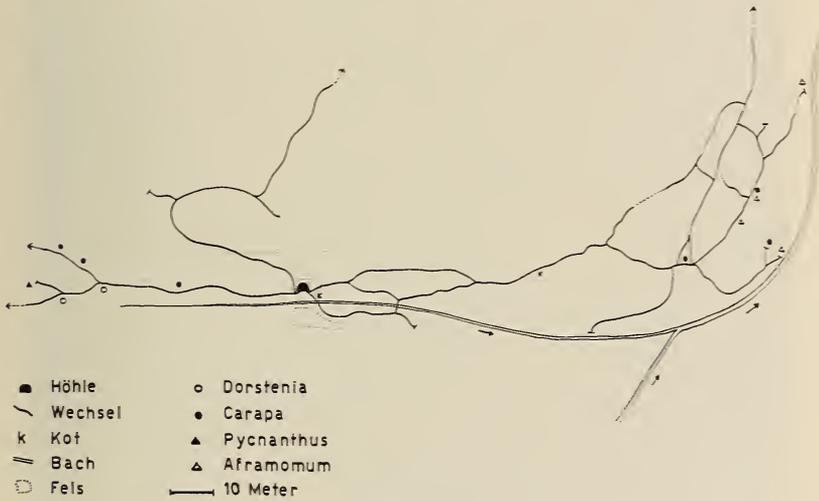


ABB. 6.

Territorium einer *Atherurus* familie entlang eines Baches (Irangi 1959).

entlang zu den verschiedenen Nahrungsquellen. Das Territorium umfasst ca 18 000 m<sup>2</sup>, doch konnten einige Wechsel an der Peripherie nicht weiter verfolgt werden, da sie zu undeutlich wurden. Diese Art von langgestrecktem Territorium ist typisch, wenn *Atherurus* eine Felshöhle an einem Bach- oder Flussufer bewohnt. Versuche mit gefangenen Quastenstachlern in einem Schwimmbecken haben ergeben, dass die Tiere sehr gut schwimmen und ohne weiteres einen Bach durchqueren können. Doch bilden Flösschen in der

Regel eine Territoriumsgränze. Abb.7 zeigt den Plan eines anderen Territoriums Typus. Es handelt sich um eine Bananen- und Maniok-plantage in einem hügeligen Waldgebiet bei Irangi (Abb. 8). Die Territoriumsgrösse beträgt ca 50 000 m<sup>2</sup>. Interessant ist, dass gewisse Wechsel nur während einer bestimmten Jahreszeit begangen werden, nämlich dann, wenn in jenem Territoriumsabschnitt gewisse Futterpflanzen Früchte tragen. Dies war besonders deutlich auf dem Wechsel, welcher zu der kleinen Waldzunge führt (in der

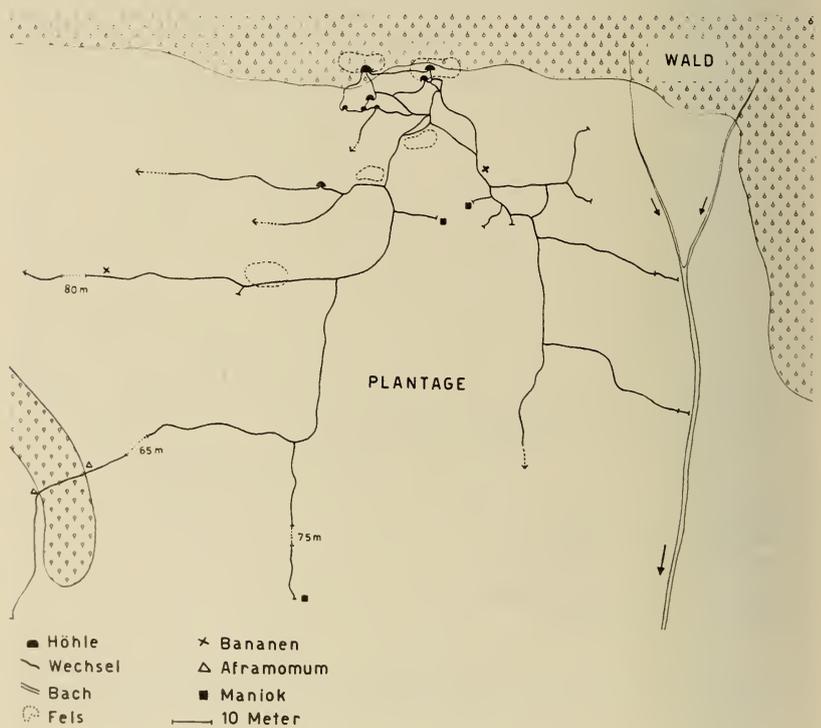


ABB. 7.

*Atherurus* Territorium in einer Eingeborenen Plantage (Irangi).

Skizze links unten), wo die Tiere einen *Aframomum*-Bestand aufsuchten, um die Früchte zu essen. Dieser Territoriums Typus ist charakteristisch für Waldgegenden mit Eingeborenenplantagen. Die Wohnhöhle befindet sich dann immer im Wald am Rande der Plantage, sei es in Felsen oder gefällten, hohlen Baumstämmen.

Gelegentlich können *Atherurus*-Wechsel mit den Pfaden der gambischen Riesenratte (*Cricetomys*) verwechselt werden. *Cricetomys* lebt in demselben Biotop wie *Atherurus*, wohnt auch in Höhlen — oft jedoch in selbstgegrabenen — und ist ebenfalls häufig an Uferböschungen anzutreffen.



ABB. 8.

Eingeborenen Plantage (Bananen und Maniok) im Waldgebiet bei Irangi.  
Lokalität des Territoriums von Abb. 7.

*Nahrung und Kot:* Ueber die Nahrung der Quastenstachler finden sich in der Literatur nur wenige Angaben. HART (1940) schreibt: „Manioc was identified in two stomachs. Also noted was the same reddish bean-like fruit which is eaten by the larger squirrels and flying squirrels, ripe plantains (Bananen) and large crickets. Palmnuts, at Akenge, where the palms were fairly abun-

dant in the forest, formed the chief item of food.“ DURRELL (1955) fand ebenfalls Palmnüsse in Atherurushöhlen. JEANNIN (1936) erwähnt Wurzeln, Rinde, Maniok, Süsskartoffeln und Früchte. MALBRANT und MACLATCHY (1949) behaupten, dass Atherurus, nach Aussagen der Eingeborenen, Elfenbein annage und dass die Eingeborenen ihre Fallen mit Elefantenknochen ködern. Die folgende Liste wurde nach den Ergebnissen unserer Untersuchungen an der Elfenbeinküste (RAHM 1956) und im Kongo zusammengestellt (die Pflanzen aus der Elfenbeinküste sind mit einem „E“, diejenigen aus dem Kongo mit einem „K“ markiert:

Wild wachsende Gewächse:

<i>Pentadesma butyracea</i>	( <i>Guttiferae</i> )	Früchte	E
<i>Mammea africana</i>	( <i>Guttiferae</i> )	»	K
<i>Strephonema pseudocola</i>	( <i>Combretaceae</i> )	»	E
<i>Trichoscypha arborea</i>	( <i>Anacardiaceae</i> )	»	E
<i>Cola nitida</i>	( <i>Sterculiaceae</i> )	»	E
<i>Rauwolfia vomitoria</i>	( <i>Apocynaceae</i> )	Wurzeln	E
<i>Pycnanthus angolensis</i>	( <i>Myristicaceae</i> )	Früchte	K
<i>Pentaclethra macrophylla</i>	( <i>Leguminosae</i> )	»	K
<i>Treculia</i> sp.	( <i>Moraceae</i> )	»	K
<i>Dorstenia</i> sp.	( <i>Moraceae</i> )	Blätter/Stengel	K
<i>Strombosia</i> sp.	( <i>Olacaceae</i> )	Früchte	K
<i>Staudtia</i> sp.	( <i>Myristicaceae</i> )	»	K
<i>Carapa</i> sp.	( <i>Meliaceae</i> )	»	K
<i>Ekebergia</i> sp.	( <i>Meliaceae</i> )	Knollen	K
<i>Uapaca</i> sp.	( <i>Euphorbiaceae</i> )	Früchte	K
<i>Aframomum</i> sp.	( <i>Zingiberaceae</i> )	»	K
<i>Irvingia gabonensis</i>	( <i>Simarubaceae</i> )	»	K
<i>Cucurbitaceae</i> -Art		»	K

Kulturpflanzen:

<i>Musa sapientium</i> (Banane)	( <i>Musaceae</i> )	Früchte	K E
<i>Elaeis guineensis</i> (Oelpalme)	( <i>Palmae</i> )	»	K E
<i>Manihot utilissima</i> (Maniok)	( <i>Euphorbiaceae</i> )	Knollen	K E
<i>Persea gratissima</i> (Avocado)	( <i>Lauraceae</i> )	Früchte	E
<i>Carica papaya</i> (Papaya)	( <i>Caricaceae</i> )	»	E
<i>Psidium guajava</i> (Guajave)	( <i>Myrtaceae</i> )	»	E
<i>Ipomoea</i> sp. (Batatas)	( <i>Convolvulaceae</i> )	Knollen	E

Die Kulturpflanzen wie Maniok, Bananen, Süsskartoffeln liefern den Hauptanteil der Nahrung für diejenigen Quastenstachler, welche ihre Territorien bei Eingeborenenplantagen haben. In

Waldgegenden ohne Siedlungen ernähren sich die Tiere vorwiegend von den Früchten der Urwaldbäume, die das ganze Jahr hindurch und in genügender Zahl vorhanden sind. Grosse Früchte und Knollen werden meist an Ort und Stelle verspiesen und *Atherurus* hinterlässt dann die typischen Frasstellen, oft mit ausgehöhlten Früchten.



Abb. 9.

Typische Frassspuren von *Atherurus* an Bananen einer umgestürzten Bananenpflanze.

Befindet sich die Nahrung in der Nähe der Wohnhöhlen, so wird sie oft in den Wohnbau geschleppt und dort verzehrt. DURRELL (1955) fand Oelpalmenkernen in einer Höhle und wir stiessen auf Reste von *Irvingia* Früchten in Wohnquartieren. Man kann jedoch bei *Atherurus* nicht von einer eigentlichen Vorratsspeicherung in ihren Bauten sprechen. Bei Tieren in Gefangenschaft stellten wir fest, dass der Wasserbedarf sehr gering ist, sofern die Tiere genügend saftreiche Früchte zur Verfügung haben. Die Frage, ob die Quasten-

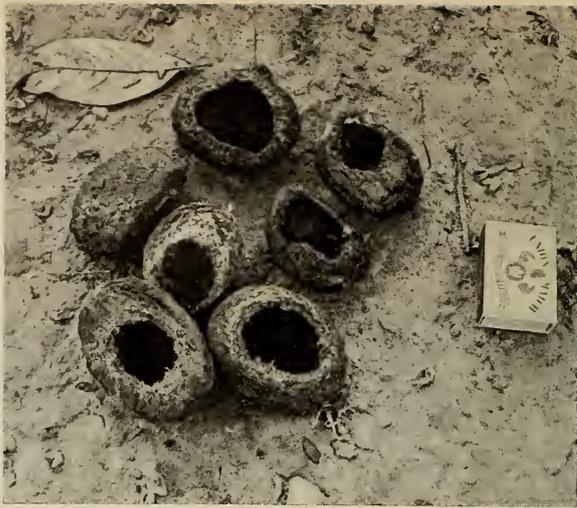


ABB. 10.  
 Von *Atherurus* ausgehöhlte Früchte  
 von *Mammea africana*.



ABB. 11.  
 Kotstelle von *Atherurus* im Territorium von Abb. 6.  
 A: alter, mit Schimmelpilz überwuchelter Kot. B: frische Losung.

stachler regelmässig auch tierische Nahrung zu sich nehmen, kann noch nicht endgültig beantwortet werden. HATT (1940) berichtet, dass im Mageninhalt von *A. centralis* im Kongo Reste von Heuschrecken gefunden wurden. Wir beobachteten an der Elfenbeinküste einen Quatenstachler in Gefangenschaft, der Würmer aus dem Erdboden scharfte und verspies.



ABB. 12.  
Losung von *Atherurus*.

*Atherurus* hat spezielle Kotstellen, die immer wieder aufgesucht werden. Abb. 11 zeigt eine solche Kotstelle, die wir im Territorium der Abb. 6 fanden. Die älteren Kotablagerungen waren bereits mit einem Schimmelpilz überwuchert und darauf waren die frischen Kotballen der Vortage zu erkennen. Auch in Freilandgehegen in Gefangenschaft wählen die Tiere stets denselben Ort, um ihren Kot zu deponieren. Die einzelnen Kotballen sind wurstförmig, etwa 5 mm dick und 10 bis 25 mm lang (Abb. 12).

Ueber die Haltung von *Atherurus* in Gefangenschaft und die Entwicklung seiner Jungtiere haben wir bereits an anderer Stelle berichtet (RAHM 1962).

*Feinde:* Der wichtigste Feind der Quastenstachler ist der Mensch. Die Eingeborenen errichten Fallen auf den Wechsellagen der Tiere, denn das Fleisch gilt als Leckerbissen. In manchen Gegenden werden die Eingeborenenplantagen durch primitive Palisadenzäune gegen die Quastenstachler geschützt und in die Zäune Schlingenfallen eingebaut, ähnlich wie dies gegen die Borstenferkel (*Thrionomys*) gemacht wird (Vergl. RAHM 1953). Im Magen einer grossen *Bitis gabonica* (*Viperidae*) fanden wir einen halb verdauten *Atherurus*.

## LITERATURVERZEICHNIS

- ALLEN, G. M. 1939. *A Checklist of African Mammals*. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard, LXXXIII, Cambridge, Mass. U.S.A.
- BÜTTIKOFER, J. 1890. *Reisebilder aus Liberia*. Leiden 1890.
- CANSDALE, G. S. 1953. *Animals of West Africa*. Longmans, Green Co., London.
- DURRELL, G. 1955. *Tiere, Tänze, Trommeln*. Franck'sche Verlagshandlung, Stuttgart.
- ELLERMAN, J. R. 1941. *The Families and Genera of Living Rodents*. London.
- GERVAIS, 1854. *Les trois Règnes de la Nature*. Hist. Nat. des Mammifères.
- HATT, R. T. 1940. *Lagomorpha and Rodentia other than Sciuridae, Anomaluridae and Idiuridae, coll. by the Amer. Mus. Nat. Hist.* Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 76.
- INGOLDBY, C. M. 1929. *On the mammals of the Gold Coast*. Ann. Mag. Nat. Hist. London 3, No. 13.
- MALBRANT, R. et MACLATCHY, A. 1949. *Faune de l'Equateur Africain Français*, tome II, Lechevalier, Paris.
- MONARD, 1951. *Résultats de la Mission Zool. Suisse au Caméroutn*. Mémoires IFAN, série sci. nat. n° 1.
- RAHM, U. 1954. *Ueber einige Säugetierfallen der basse Côte d'Ivoire*. Acta Tropica, vol. 11, n° 1.
- 1956. *Beobachtungen an Atherurus africanus (Gray) an der Elfenbeinküste*. Acta Tropica, Vol. 13, Nr. 1.
- 1962. *L'élevage et la reproduction en captivité de l'Atherurus africanus*. Mammalia, t. 25.
- ROSEWEAR, D. R. 1953. *Checklist and Atlas of Nigerian Mammals*. Lagos.
- SCHOUTEDEN, H. 1947. *De zoogdieren van Belgisch Congo en van Ruanda-Urundi Tervuren*, Ann. Mus. du Congo Belge, série II.
- SCHREYER, A. 1961. (Briefliche Mitteilung).
- SJÖSTEDT, Y. 1895. *Zur Ornithologie Kameruns mit einigen Angaben über die Säugethiere des Landes*. Kongl. Svenska Vetenskaps-Academiens handlingar, Bd. 23, No. 1.

- ST. LÉGER, J. 1932. *Description of a new species of Brush-tailed Porcupine ... from Kakamega forest, Kenya*. Ann. Mag. Nat. Hist., vol. X, serie 10.
- THOMAS, O. 1895. *On the Brush-tailed Porcupine of Central Africa*. Ann. Mag. Nat. Hist., vol. XV, serie 6.
- 1902. *On a new species of Atherurus discovered by Capt. G. Burrows on the Congo*. Ann. Mag. Nat. Hist., vol. IX, serie 7.

N<sup>o</sup> 22. **U. Rahm**, Lwiro. — Film sur *Micropotamogale ruwenzorii* (*Insectivora*).

Ce court métrage montre quelques extraits de la biologie de *Micropotamogale ruwenzorii*. La vedette est l'unique spécimen de cette espèce capturé vivant et tenu en captivité. *Micropotamogale ruwenzorii* a été décrit en 1955 par DE WITTE et FRECHKOP, de la région du Ruwenzori, et elle fait partie de la famille des *Potamogalinae* (*Insectivora*). Le film donne un aperçu de la répartition des *Potamogalinae* (*Potamogale velox*, *Micropotamogale lamottei* et *Micropotamogale ruwenzorii*) en Afrique. Ensuite il présente l'habitat naturel de l'animal, la natation, la capture d'un crabe, le repas, les excréments, la locomotion sur terre ferme, le nettoyage de la fourrure dans son abri.

Le film a été réalisé en 1960 à l'Institut pour la Recherche Scientifique en Afrique Centrale (IRSAC) à Lwiro (Bukavu, Congo) par Michel de Mévius et Ursula Rahm, sous l'égide de U. Rahm. Le film est en 16 mm, Kodachrome Commercial.

#### BIBLIOGRAPHIE

- DE WITTE, G. F. et FRECHKOP, S. 1955. *Sur une espèce encore inconnue de mammifère africain, Potamogale ruwenzorii sp. n.* Bull. Inst. Roy. Sci. Nat., Bruxelles, t. 31, n<sup>o</sup> 85.
- RAHM, U. 1960. *Note sur les spécimens actuellement connus de Micropotamogale ruwenzorii et leur répartition*. Mammalia, t. 24, n<sup>o</sup> 4.
- 1961. *Beobachtungen an der ersten in Gefangenschaft gehaltenen Mesopotamogale ruwenzorii (Mammalia - Insectivora)*. Rev. suisse Zool., T. 68, Fasc. 1 (Nr. 4).

N<sup>o</sup> 23. **H. Sägeser** und **W. Huber**, Bern. — Die Verkeilung der Frontalnaht beim Reh (*Capreolus capreolus*). (Mit 6 Textabbildungen.)

Naturhistorisches Museum Bern.

Herrn Prof. F. E. LEHMANN zum 60. Geburtstag gewidmet.

### 1. FRAGESTELLUNG

Betrachtet man männliche Rehschädel verschiedenen Alters, so fällt einem auf, dass die Naht zwischen den Frontalia bei jungen Tieren glatt und gerade, bei älteren Tieren dagegen mäanderartig verläuft (Abb. 1). Diese Mäanderbildung führt zu einer gegenseitigen Verkeilung der Stirnbeine. Der Verkeilungsgrad nimmt von vorne nach hinten rasch zu und wird zwischen den Rosenstöcken wieder schwächer. Auch die Nähte zwischen den Frontalia und den Parietalia sind hinter den Rosenstöcken stark gewunden. Wir haben die gleiche Erscheinung bei vielen anderen Geweihträgern und auch bei vielen Hornträgern festgestellt. Soweit wir sehen, liegen nur bei den Rindern andere Verhältnisse vor.

Es liegt nahe, die zunehmende Verkeilung der Frontalia mit ihrer zunehmenden Belastung durch die Kopfwaffen in kausale Beziehung zu bringen. Da jedoch auch die Frontalnaht der Rehgeissen die nämliche Mäanderbildung zeigt, muss man annehmen, dass zwischen der Verkeilung der Stirnbeine und ihrer Belastung kaum eine direkte Abhängigkeit besteht. *Es stellt sich demnach die Frage, ob der Verkeilungsgrad bei den Geissen ebenso hohe Werte erreicht, wie bei den Böcken. Ausserdem ist zu untersuchen, in welchem Lebensalter die Mäanderbildung beginnt, und wie sie mit dem Wachstum des Schädels korreliert ist.*

Wir wählten für unsere Untersuchungen das Reh, weil es der einzige Geweihträger ist, von dem wir ein genügend grosses Schädelmaterial besitzen, in dem auch die verschiedenen Altersstufen hinreichend vertreten sind. In der vorliegenden Mitteilung beschränken wir uns auf das Studium der Frontalnaht.

## 2. MATERIAL UND METHODE

Von den 60 untersuchten Rehschädeln (40 ♂ und 20 ♀) stammen 47 aus dem Kanton Bern, 2 aus dem Wallis, 1 aus dem Kanton Neuenburg, und 9 Schädel ohne Fundortsangaben sind sicher schweizerischer, wahrscheinlich bernischer Herkunft (5 davon erhielt das Berner Museum vom

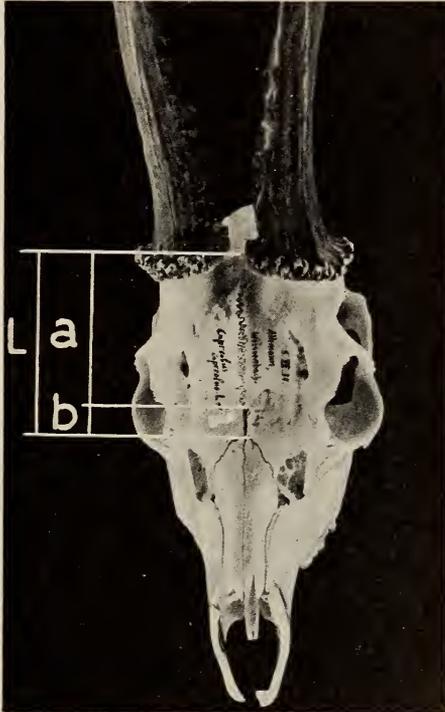


ABB. 1.

Rehschädel, 50 Monate alt.  $a$  = Falteil  
der Frontalnaht,  $b$  = Streckteil,  
 $a + b = L$  = gerade Länge der Frontalnaht.

Institut Galli-Valerio in Lausanne, 3 vom Tierpark Bern). Bei 9 Tieren war nur die dorsale Schädelpartie vorhanden, so dass Messungen an der Schädelbasis nicht möglich waren. Die Altersangaben wurden durch einen Spezialisten<sup>1</sup> überprüft.

<sup>1</sup> Wir danken Herrn Ernst Hänni, Abteilung für Jagd und Naturschutz der Kantonalen Forstdirektion in Bern, herzlich für seine Mitarbeit.

Unsere Untersuchungen erforderten die folgenden Messungen:

- a) Die *Hirnstammbasis*, also die Strecke vom vorderen Rand des Hinterhauptsloches bis zur Naht zwischen Palatinum und Pterygoid.
- b) Die *ventrale Schnauzenlänge*, d.h. die Strecke zwischen der genannten Palatinum-Pterygoidnaht und der Spitze des Praemaxillare. (Die beiden Masse ergeben zusammen die früher gebräuchliche Basilarlänge. Vgl. hiezu W. HUBER: Die Beziehung zwischen Kopflänge und Schnauzenlänge bei verschiedenen Hunderassen. Arch. Jul. Klaus-Stiftg., Bd. 27, H. 1, 1952).
- c) Die *gerade Länge der Frontalnaht* L, gefalteter und ungefalteter Teil.
- d) Die *absolute Länge der Frontalnaht* N (siehe unten).
- e) Die *Geweihlänge* links und rechts.

Die absolute Länge der gefalteten Frontalnaht wurde wie folgt gemessen: Alle Schädel wurden aus gleicher Distanz bei streifender Beleuchtung so fotografiert, dass die schwach konvex gewölbte Naht möglichst senkrecht zur Linsenaxe orientiert war. Die Kleinbildnegative wurden aus konstanter Entfernung auf ein weisses Blatt projiziert und nachgezeichnet, wobei eine lineare Vergrößerung von 4,45 erreicht wurde. Die so erhaltenen Nahtbilder wurden mit dem Kartenkurvenmesser ausgemessen. Stichproben (wiederholte Messungen) zeigten, dass diese Methode genügend genaue Resultate liefert. Die Länge der gefalteten Frontalnaht gibt übrigens den Verkeilungsgrad nur annähernd wieder, da die Frontalia auch nach der Tiefe zu miteinander verzahnt sind.

Um ein von der Schädelgrösse unabhängiges Mass der Verkeilung zu erhalten, wurde von der absoluten Länge der Frontalnaht (N) die gerade Länge (L) subtrahiert und die Differenz durch L dividiert. Der Zahlenwert  $\frac{N - L}{L}$  wird Faltindex genannt.

Um vergleichbare Werte zu erhalten, wurden auf den grafischen Darstellungen die Durchschnittsmasse der adulten Tiere über 40 Monate gleich 100 gesetzt und die übrigen Masse entsprechend umgerechnet. In der Abb. 5, wo zwischen den männlichen und weiblichen Tieren bezüglich der geraden Längen von Frontalnaht und deren Falteile ein Unterschied besteht, ist nur der Durchschnitt der Böcke gleich 100 gesetzt.

Als statistischer Test wurde der *t*-Test von „Student“ verwendet.

### 3. ERGEBNISSE

- a) *Die Entstehung des Mäandermusters.*

Betrachten wir den Faltindex  $\frac{N - L}{L}$  in Abhängigkeit vom Alter der Tiere (Abb. 2), dann sehen wir, dass die Frontalnaht nur

während einer kurzen Jugendphase ungefaltet bleibt. Es folgt dann ein nahezu gleichmässiger Anstieg der Faltindices, bis nach ca. 2 Jahren der Durchschnittswert der ausgewachsenen Tiere (berechnet aus den Werten der über 40 Monate alten Böcke und Geissen) erreicht ist. Bei den Jungtieren zwischen 5 und 15 Monaten liegen die Indexwerte der Männchen ( $0,662 \pm 0,14$ ) etwas höher

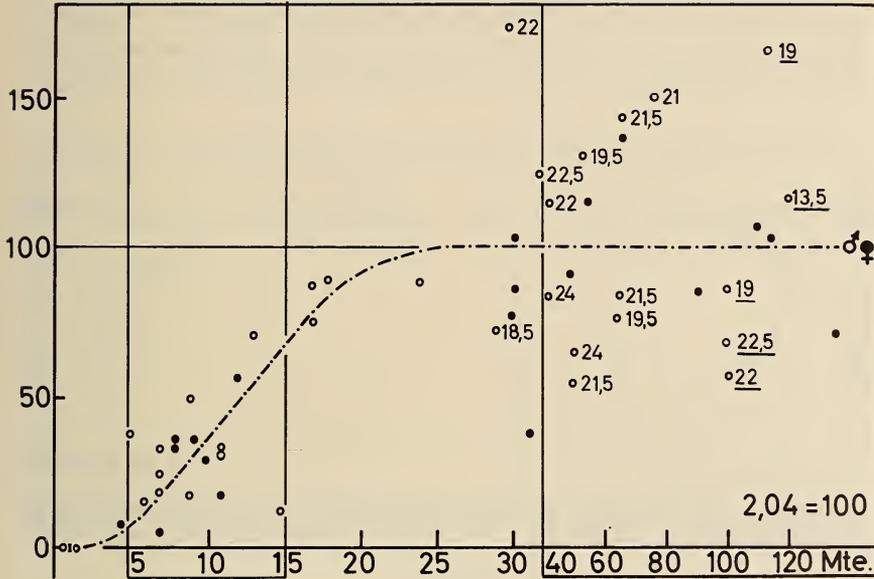


ABB. 2.

Verlauf der Faltung, dargestellt durch den Faltindex  $\frac{N - L}{L}$  (Erklärung im Text). Ordinate: Faltindex, Durchschnitt der adulten Tiere gleich 100 gesetzt. Abszisse: Alter in Monaten. Der Bereich von 0—30 Monaten ist fünffach gedehnt. Die Werte zwischen dem 5. und 15., bzw. vom 40. Monat an aufwärts wurden für die Bildung des juvenilen bzw. adulten Durchschnitts verwendet. Auch auf den übrigen Abbildungen wird der juvenile Bereich dem adulten Bereich gegenübergestellt. Die Zahlen hinter den Punkten bezeichnen die Länge der grösseren Geweihstange in cm. Unterstrichene Zahlen beziehen sich auf zurückgesetzte Geweihe alter Tiere.

als diejenigen der Weibchen ( $0,604 \pm 0,13$ ). Die Differenz lässt sich aber nicht sichern ( $P = 76\%$ ). Hingegen ist der Durchschnitt der Jungtiere ( $0,64 \pm 0,1$ ) von demjenigen der Alttiere ( $2,04 \pm 0,14$ , in Abb. 2 mit 100 gleichgesetzt) mit  $0,1\%$  sehr gut gesichert. Bei den Alttieren bestehen bezüglich des Verteilungsgrades der Frontalia keine Unterschiede (Faltindex  $\text{♂} = 2,02$ ,  $\text{♀} = 2,06$ ).

Bei adulten Tieren fällt besonders die grosse Streuung der Faltindices auf. Es stellt sich die Frage, ob die Tiere mit stark verkeilten Frontalia, also mit hohem Faltindex kräftiger sind, als die Tiere mit schwächerem Verkeilungsgrad. Dies lässt sich beim Fehlen von Grössen- bzw. Gewichtsangaben am besten an den Geweihen prüfen. Es ist bekannt, dass die kräftigen Böcke auch entsprechende Geweihe tragen. Natürlich fallen die alten Tiere, die bereits zurückgesetzt haben, ausser Betracht. Die Zahlen hinter den einzelnen Indexpunkten in Abb. 2 geben die Länge der grösseren Geweihstange als Mass für die optimale Ausbildung des Geweihs. Wie man

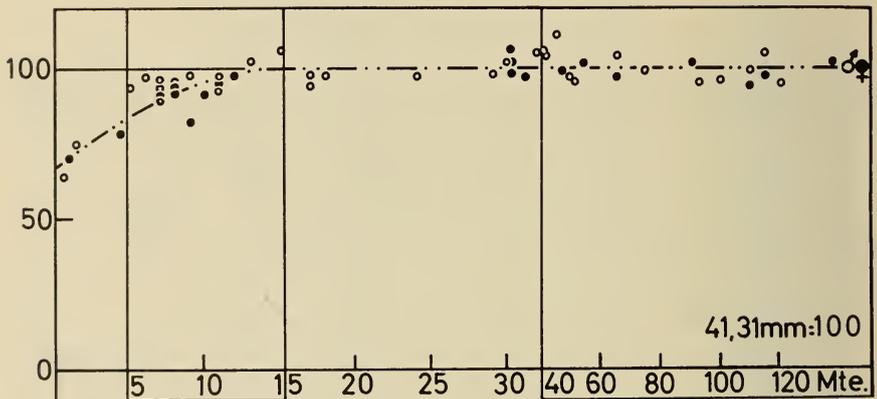


ABB. 3.

Das Wachstum der Hirnstammbasis.

Ordinate: Länge der Hirnstammbasis, Abszisse: s. Abb. 2.

aus der Verteilung dieses Masses ersehen kann, lässt sich kein Zusammenhang zwischen Verkeilungsgrad der Frontalia und der Stärke, bzw. Kondition der Tiere feststellen.

Wir haben sodann zu prüfen versucht, ob es Rehpopulationen mit starker und solche mit schwacher Verkeilung gibt. Leider kamen wir zu keinem sicheren Schluss, da die Zahl der Schädel pro Fundgebiet zu gering ist. Die Frage nach der Ursache der grossen Variabilität im Verkeilungsgrad der Stirnbeine bedarf also noch eines weiteren Studiums.

*Die Untersuchung des Faltindex erlaubt den Schluss, dass keine kausale Beziehung zwischen der Intensität des Mäandermusters und der Entwicklung des Geweihs besteht.* Die mediane Verkeilung der

Frontalia geschieht unabhängig von ihrer besonderen Wachstumsaktivität, die sich in einer fortschreitenden Anpassung der Rosenstöcke an den Ausbildungsgrad des Geweihs äussert. So stellt sich die Frage, wie anders die Mäanderbildung an der Frontalnaht mit dem Wachstum des Schädels korreliert ist.

b) *Das Längenwachstum der Schädelbasis.*

Die Verkeilung der Frontalia ist eine Wachstumserscheinung. Sie hat formal gesehen eine bedeutende Verlängerung der Frontalnaht über die Länge der Stirnbeine hinaus zur Folge. So ist es

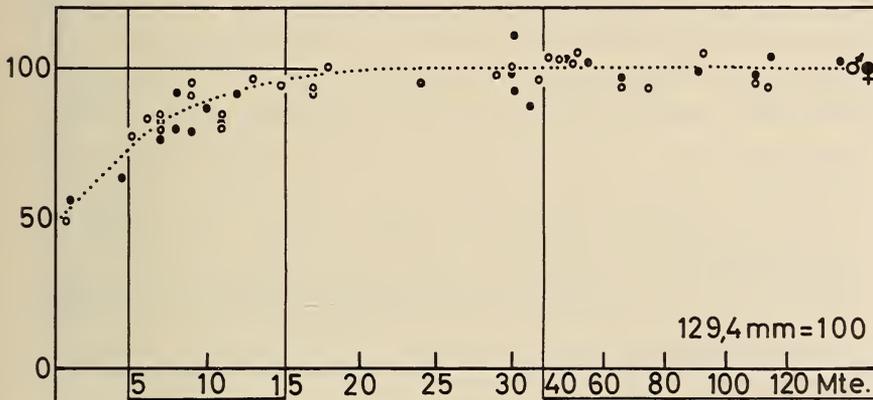


ABB. 4.

Das Wachstum der Schnauze. Ordinate: Schnauzenlänge, Abszisse: s. Abb. 2.

naheliegend, ihre Entwicklung mit dem Längenwachstum des Schädels zu vergleichen. Aus Abb. 3 ist ersichtlich, dass die Hirnstammbasis im Verlaufe des ersten Lebensjahres etwa um die Hälfte der Geburtslänge zunimmt. Ihre Länge erreicht also schon in dem von uns willkürlich abgegrenzten Bereich der juvenilen Tiere den Durchschnittswert  $39,02 \pm 0,53$  mm, der aber doch vom Durchschnitt der adulten Tiere ( $41,31 \pm 0,43$  mm, in der Darstellung mit 100 gleichgesetzt) signifikant verschieden ist ( $P = 2\%$ ).

Das Längenwachstum des Gesichtsschädels (Abb. 4) verläuft ähnlich wie dasjenige der Hirnstammbasis, beginnt jedoch ungefähr bei 50% der Endlänge und hält länger an. Auch hier ist der Durchschnitt der adulten Tiere mit  $129,4 \pm 1,33$  mm (in der Dar-

stellung mit 100 gleichgesetzt) von demjenigen der juvenilen mit  $110,3 \pm 1,2$  mm sehr gut gesichert verschieden ( $P < 0,1\%$ ). Die auf 100 erweiterte Darstellung erlaubt, die Mittelwerte von Hirnstammbasis und Schnauzenlänge juveniler Tiere miteinander zu vergleichen, wobei die letztere gesichert tiefer liegt ( $P = 0,2\%$ ). Somit muss die Wachstumskurve der Schnauze tiefer liegen und wegen ihres parallelen Verlaufs auch später den Endwert erreichen als die Kurve der Hirnstammbasis (Abb. 6). Der Gesichtsschädel erreicht seine definitive Länge etwa zu der Zeit, da auch der Faltindex nicht mehr ansteigt. Leider können wir den Zeitpunkt, da die Kurven von Faltindex und ventraler Schnauzenlänge den adulten Durchschnitt erreichen, nicht genau bestimmen, da es schwierig ist, Material der interessanten Wachstumsperiode vom 18. bis zum 28. Lebensmonat zu erhalten (Schonzeit). Es zeigt sich aber doch, dass die Verkeilung der Frontalnaht nicht mit dem Längenwachstum der konservativen Hirnstammbasis sondern mit demjenigen der Schnauze korreliert ist. *Wenn also die definitiven Schädelproportionen nach spätestens zwei Jahren verwirklicht sind, ist auch die Mäanderbildung an der Frontalnaht abgeschlossen, ob schon in diesem Lebensalter die maximale Ausbildung des Geweihs noch lange nicht erreicht ist.* So stellt sich denn die Aufgabe, dass dorsale Längenwachstum im Bereiche der Frontalnaht genauer zu untersuchen.

### c) Das Längenwachstum im Bereich der Frontalnaht.

Die Frontalnaht der adulten Tiere besteht aus einem vorderen gestreckten und einem hinteren gefalteten Teil (Abb. 1). In Abb. 5 ist das Wachstum dieser beiden Nahtteile dargestellt. Dabei ist der gestreckte Abschnitt von der Null-Linie aus nach unten und die gerade Länge des gefalteten Nahtabschnittes nach oben abgetragen. Der Höhenunterschied zwischen den beiden Kurven entspricht also der geraden Nahtlänge (L) oder, was dasselbe ist, der in der Medianebene des Schädels gemessenen Länge der Frontalia.

Nach der Geburt bleibt die Frontalnaht einige Monate ungefaltet. Dann setzt schlagartig auf einer ganz bestimmten Nahtstrecke die Verzahnung ein, was durch den senkrechten Anstieg der Kurven dargestellt ist. Der ungefaltet bleibende Teil verhält sich alsdann sehr konservativ. Er bleibt in der Länge konstant, während die gerade Länge des Falteils anfänglich bei beiden Geschlechtern,

später nur bei den Böcken noch ansteigt. Während bei den juvenilen Tieren die Männchen mit einem Durchschnitt von  $38,1 \pm 1,7$  mm von den Weibchen mit  $38,6 \pm 2,0$  mm nicht verschieden sind, zeigt sich bei den adulten Tieren ( $\sigma 47,05 \pm 1,11$  mm,  $\varphi 40,14 \pm 1,06$  mm;  $P = 2\%$ ) ein gesicherter Geschlechtsunterschied. *Der Falteil der Frontalnaht wird bei den Böcken also länger als bei den Geissen.* Wir erklären diese Differenz aus der Tatsache, dass der Endpunkt der Frontalnaht, d.h. deren Verzweigung in die lateral abgehenden

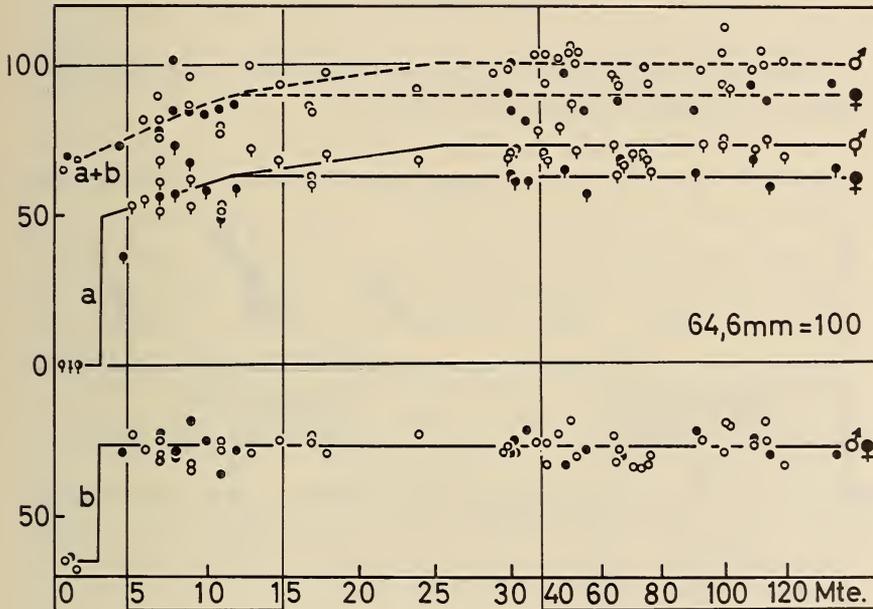


ABB. 5.

Das Wachstum der geraden Nahtlänge ( $a + b = L$ ), des Streckteils ( $b$ ) und des Faltteils ( $a$ ). Ordinate: Länge der drei Größen, bezogen auf den Durchschnitt der geraden Nahtlängen adulter Männchen; dieser ist gleich 100 gesetzt. Die Längen  $b$  sind von der Null-Linie nach unten abgetragen (vgl. Abb. 1). Abszisse: s. Abb. 2. Weitere Erläuterungen im Text.

Nähte mit den Parietalia durch das Dickenwachstum der Rosenstöcke nach hinten verschoben wird, wobei notgedrungen die Frontalnaht länger werden muss. *Als besonders interessanten Befund halten wir fest, dass der gestreckte Teil der Frontalnaht vom 3./4. Monat an immer gleich lang bleibt.* Da natürlich auch dieser Teil der Stirnbeine weiterwächst, müssen wir schliessen, dass die Ver-

keilung, die zunächst entlang eines bestimmten Nahtteils gleichzeitig in Erscheinung tritt, im selben Masse, wie die Frontalpartie länger wird, nach vorne auf den wachsenden Streckteil übergreift. Dies mag ein Grund dafür sein, dass die Mäanderbildung vorne schwächer ist als hinten. Warum dieses Uebergreifen des Verkeilungsprozesses nach vorne so geschieht, dass der Streckteil immer gleich lang bleibt, wissen wir nicht.

#### 4. DISKUSSION.

Wenn wir nun die obigen Befunde miteinander vergleichen, so können wir folgendes feststellen (Abb. 6):

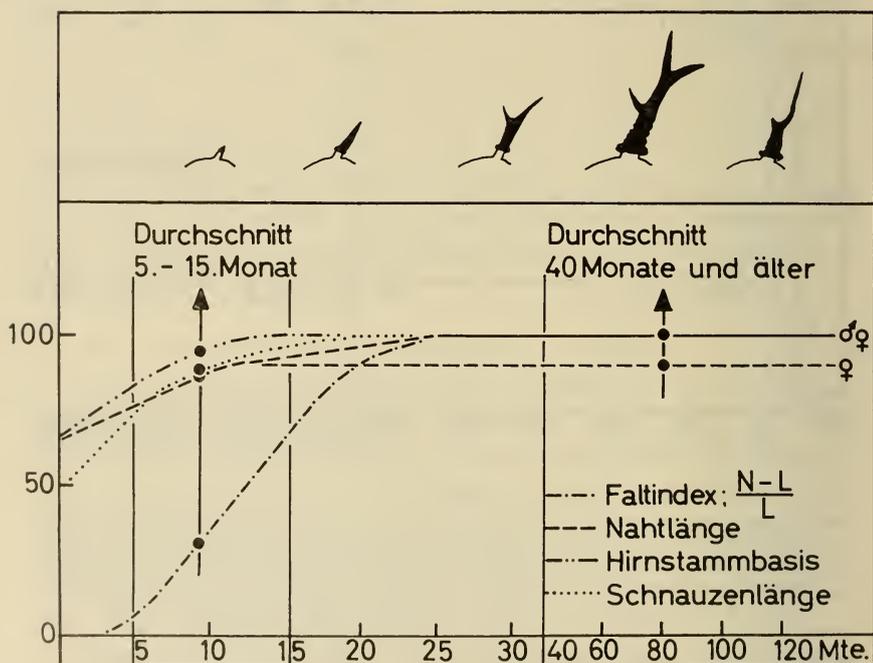


ABB. 6.

Zusammenstellung der in den Abb. 2—5 dargestellten Wachstumskurven. Die Punkte bezeichnen die Lage der Durchschnittswerte im juvenilen und im adulten Bereich. Statistische Angaben dazu im Text. Oben: Schematische Darstellung der Geweihtwicklung in Bezug auf die Zeitskala der Abszisse: Knopfspiesser, Spiesser, Gabler, Sechsender in voller Ausbildung, zurückgesetztes Geweih.

Die Verkeilung der Frontalia ist ein Wachstumsprozess, der früh und ziemlich abrupt einsetzt, und der abgeschlossen ist, wenn das Längenwachstum des Schädels zum Stillstand kommt. Dies ist nach dem zweiten Lebensjahr der Fall. Aus der Tatsache, dass die Verkeilung der Frontalia bei beiden Geschlechtern genau gleich ist (Uebereinstimmung der Faltindices) und dass sie schon abgeschlossen ist, wenn die Böcke erst zu Spiessern geworden sind, müssen wir schliessen, dass zwischen der gegenseitigen Verankerung der Stirnbeine und ihrer Belastung durch die Kopfwaffen keine kausale Beziehung besteht. Damit ist jedoch nicht gesagt, dass die Verkeilung für das Reh und mehr noch für Huftiere mit sehr schweren und ausladenden Kopfwaffen nicht doch von Vorteil ist. Die Mäanderbildung an den Schädelknochen mag Ursachen haben, die wir vorerst nicht zu durchschauen vermögen. Es könnte ihr bei den Geweih- und Hornträgern durchaus ein positiver Selektionswert zugeschrieben werden. Sie hätte also bei den Böcken auf dem Umweg über die Selektion eine funktionelle Bedeutung erlangt, die bei den Geissen belanglos ist. Die grosse Streuung der Faltindices lässt es als wünschenswert erscheinen, dieses Problem auch populationsgenetisch anzugehen.

Durch den Befund, dass der vordere Teil der Frontalnaht in einem konstanten Bereich gestreckt bleibt und zwar unabhängig vom Wachstum des Gesichtsschädels, wird die Frage nach der Determination der Länge von Falt- und Streckteil aufgeworfen, wobei wahrscheinlich ein Hauptgewicht auf die transversalen Wachstumserscheinungen gelegt werden muss. Diese sind sicher eine wichtige Voraussetzung für die Verkeilung der Frontalia. Es gibt Anzeichen für einen kausalen Zusammenhang zwischen der Verkeilung und der Aufwölbung der Naht. Diesen Problemen soll eine weitere Untersuchung gewidmet sein.

---

N<sup>o</sup> 24. **Bruno Soracreppa**, Zürich. — Oekologische Beobachtungen an Schnecken im Sihltal.

Zoologisches Museum der Universität Zürich.

Im Sihltal breitet sich an vielen Stellen ein zum Teil urwüchsiger, ausgedehnter Buchenwald aus, in dem eine reiche Molluskenfauna erwartet werden kann. In der vorliegenden Arbeit geht es darum, die Schneckenbestände des Sihltals im Hinblick auf oekologische Zusammenhänge stichprobenartig zu erfassen <sup>1</sup>.

*Methoden.*

Als Voruntersuchung besammelte ich alle mir erreichbaren Stratozönosen. Während ich dafür den ganzen Sihlwald an vielen Stellen nach Schnecken absuchte, beschränkte ich mich für meine oekologischen Beobachtungen auf vier quer zum Flusslauf gelegene Profile (Abbildung). Jedes wurde auf acht Plätzen besammelt, wobei sich vier auf dem linken und vier auf dem rechten Ufer befanden. Je zwei sich gegenüberliegende Plätze lagen auf gleicher Meereshöhe, und zwischen den einzelnen Plätzen eines Halbprofils bestand eine Höhendifferenz von 20 Metern. Für den ganzen Sihlwald ergaben sich 32 Plätze. Auf jedem Platz las ich zufallsmässig 25 Schneckenindividuen von Buchenstämmen ab. Insgesamt ergab dies 800 Tiere.

Die Feldarbeit erstreckte sich vom 20. bis zum 27. Juni 1960 und wurde nur an Regentagen, d.h. bei möglichst gleicher Luftfeuchtigkeit ausgeführt.

*Artenliste.*

Insgesamt fand ich die folgenden 39 Arten, die alle im Mittel- und im Voralpengebiet zu erwarten sind (EHRMANN 1956):

---

<sup>1</sup> Herrn Prof. Dr. Hans Burla danke ich für die Anregung zum Thema und für seine Arbeit. Herrn Dr. L. Forcart bin ich für die Durchsicht der Artenliste, sowie für Rat in Fragen der Artbestimmung verpflichtet.

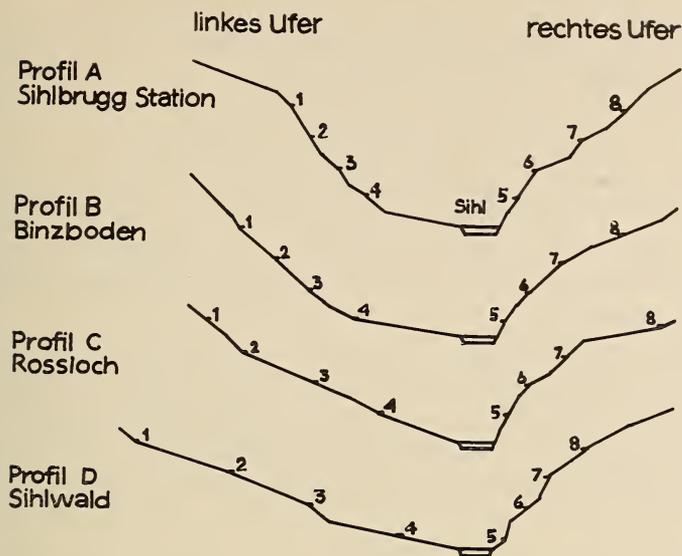


ABB. 1.

Vier Profile des Sihltals, auf denen Schnecken gesammelt wurden.

Art	Anzahl Individuen	Art	Anzahl Individuen
* <i>Arion subfuscus</i>	7	* <i>Helix pomatia</i>	29
* <i>Arion rufus</i>	34	* <i>Cepaea nemoralis</i>	6
<i>Arion circumscriptus</i>	4	* <i>Cepaea hortensis</i>	über 40
<i>Arion hortensis</i>	5	* <i>Abida secale</i>	2
* <i>Limax cinereo-niger</i>	1	* <i>Ena montana</i>	» 40
* <i>Deroceras reticulata</i>	23	* <i>Ena obscura</i>	23
* <i>Lehmannia marginata</i>	18	<i>Cochlicopa lubrica</i>	» 40
<i>Aegopinella nitens</i>	über 40	* <i>Cochlodina laminata</i>	» 40
<i>Vitrea subrimata</i>	35	* <i>Iphigena plicatula</i>	» 40
<i>Punctum pygmaeum</i>	8	<i>Iphigena lineolata</i>	2
* <i>Discus rotundatus</i>	32	* <i>Iphigena ventricosa</i>	6
<i>Bradybaena fruticosa</i>	2	* <i>Clausilia dubia</i>	1
* <i>Trichia plebeja</i>	21	* <i>Lacinaria plicata</i>	9
* <i>Trichia villosa</i>	» 40	<i>Succinea putris</i>	» 40
<i>Trichia edentula</i>	9	<i>Succinea pfeifferi</i>	5
* <i>Monachoides incarnatus</i>	» 40	<i>Succinea oblonga</i>	17
* <i>Helicodonta obvoluta</i>	» 40	<i>Ancylus fluviatilis</i>	» 40
* <i>Helicigona lapicida</i>	» 40	<i>Lymnea auricularia</i>	» 40
* <i>Arianta arbustorum</i>	» 40	<i>Lymnea truncatula</i>	8
* <i>Isognomostoma personata</i>	» 40		

Die 24 mit \* bezeichneten Arten wurden an den Buchenstämmen der vier Profile festgestellt, z.T. jedoch auch bei der vorbereitenden Sammeltätigkeit in andern Stratozönosen.

*Analyse der Häufigkeiten einiger Arten.*

Sechs der 24 festgestellten Arten machten mit 613 Individuen etwa drei Viertel des gefundenen Materials aus. Sie waren so zahlreich, dass sich Vergleiche zwischen den Häufigkeiten auf den beiden Ufern anstellen liessen. Die betreffenden Fangzahlen finden sich in Tabelle 1:

Wie aus der Tabelle 1 ersichtlich ist, kommen die zwei zur Familie der Clausiliiden gehörenden Arten *Iphigenia plicatula* und *Cochlodina laminata* auf beiden Ufern etwa gleich häufig vor. Die entsprechenden Chi-Quadrate für Heterogenität sind nicht gesichert und besagen damit, dass auch die Unterschiede zwischen

TABELLE 1.

*Häufigkeiten der sechs dominierenden Schneckenarten in der Stammschicht der beiden Ufer.*

Arten	Individuenzahl		Chi-Quadrate	
	linkes Ufer	rechtes Ufer	zwischen den Ufern	Heterogenität
<i>Iphigenia plicatula</i> . . .	66	75	0,57	5,62 (2)
<i>Cochlodina laminata</i> . . .	37	44	0,66	6,24 (3)
<i>Helicigona lapicida</i> . . .	13	74	42,6**	6,2 (2)*
<i>Helicodonta obvolvata</i> . . .	15	41	12,2**	5,5 (2)
<i>Trichia villosa</i> . . . . .	106	33	38,4**	10,99 (3)*
<i>Eua montana</i> . . . . .	65	33	12,2**	10,71 (3)*

Das  $\chi^2$  für Unterschied zwischen den Ufern hat einen Freiheitsgrad. Bei den Chi-Quadraten für Heterogenität sind die entsprechenden Freiheitsgrade in Klammern angegeben. Mit \* ist Sicherung bei 5%, \*\* bei 1% Irrtumswahrscheinlichkeit bezeichnet.

den Profilen innerhalb der Fehlerwahrscheinlichkeit liegen. Zwei Arten, nämlich *Helicigona lapicida* und *Helicodonta obvolvata* sind auf dem rechten Ufer häufiger zu treffen. Besonders eindrücklich zeigt dies *Helicigona lapicida*. Wie aus dem  $\chi^2$  für Heterogenität ersichtlich, ist die Art von Profil zu Profil verschieden häufig auf den zwei Ufern vertreten.

*Trichia villosa* und *Ena montana* scheinen das linke Ufer zu bevorzugen, denn man findet sie dort bedeutend häufiger. Aber auch von Profil zu Profil unterliegt die Verteilung dieser Arten auf die beiden Ufer erhebliche Schwankungen, wie dies aus dem für beide Arten gesicherten  $\chi^2$  für Heterogenität hervorgeht.

Von *Helicigona lapicida* wird vielfach beschrieben, dass sie an feuchten Felsen zu finden sei (EHRMANN 1956). Darum ist es wahrscheinlich, dass sie an steilen Hängen mit Felsen vermehrt vorkommt, d.h. dass eine Beziehung zwischen der Häufigkeit der Art und dem Gefälle des Hanges besteht. Die entsprechende Regressionsrechnung ergab eine Steigung der Regressionsgeraden von 0,34, welche bei der Irrtumswahrscheinlichkeit von  $p < 5\%$  gesichert von der Horizontalen verschieden ist. Aus diesem Befund schliessen wir, dass die Häufigkeit von *Helicigona lapicida* mit der Neigung des Hanges zunimmt. Einerseits wird diese Tatsache durch das häufige Vorkommen an Felsen erklärt, jedoch kommt die Art auch an Steilhängen vermehrt vor, in denen Felspartien fehlen.

Die gesicherte Regression wird aber auch verständlich, wenn wir die Vegetation berücksichtigen. Ordnen wir die Funde von *Helicigona lapicida* nach den Vegetationstypen (ETTER 1947) der Plätze, so ergibt sich folgende Zusammenstellung:

Vegetationstyp	Anzahl Plätze	Total Individuen	Individuen pro Platz
B . . . . .	12	20	1,67
AE + B . . . . .	11	13	1,18
St . . . . .	9	56	6,22
Summe . . . . .	32	89	2,78

Hierbei gilt: B = Buchenwald im engeren Sinne, AE + B = feuchter Ahorn-Eschenwald und Buchenwald, oder Eschen-, oder Eichenhagbuchenwald, St = eibenreicher Steilhangwald.

*Helicigona lapicida* wurde also besonders häufig im eibenreichen Steilhangwald gefunden. Ein Vierfeldertest, der die Häufigkeit im eibenreichen Steilhangwald mit der gesamten Häufigkeit in den übrigen Waldtypen vergleicht, ergibt ein  $\chi^2$  von 11,4, welches für einen Freiheitsgrad mit  $p < 1\%$  gut gesichert ist. Hieraus schlies-

sen wir, dass *Helicigona lapicida* den eibenreichen Steilhangwald gegenüber den andern Vegetationen bevorzugt. Es ist darum sehr wahrscheinlich, dass die Vegetation und nicht die Steilheit des Geländes die Ursache für das häufige Vorkommen der Art bildet.

*Trichia villosa*, die auf dem linken Ufer häufiger ist, zeigt ebenfalls eine Beziehung zur Vegetation:

Vegetationstyp	Anzahl Plätze	Total Individuen	Individuen pro Platz
B . . . . .	12	63	5,25
AE + B . . . . .	11	61	5,55
St . . . . .	9	15	1,67
Summe . . . . .	32	139	4,37

Es erweist sich, dass die Art im Gegensatz zur vorhergehenden im eibenreichen Steilhangwald am seltensten gefunden wurde. Wiederum unterstützt ein Vierfeldertest mit einem  $\chi^2$  von 6,5 ( $p < 5\%$ ) diese Vermutung. *Trichia villosa* bevorzugt also den Buchenwald im engeren Sinne und den feuchten Ahorn-Eschenwald. Damit wird es auch verständlich, dass ich diese Art vor allem auf dem linken Ufer fand, wo diese Waldtypen vorherrschen.

Eine dritte Art mit Beziehung zum Vegetationstyp ist *Helicodonta obvoluta*:

Vegetationstyp	Anzahl Plätze	Total Individuen	Individuen pro Platz
B . . . . .	12	8	0,66
AE + B . . . . .	11	32	2,9
St . . . . .	9	22	2,44
Summe . . . . .	32	62	1,94

Ein Vierfeldertest mit einer Sicherung von  $p < 1\%$  bestätigt, dass die Art den eigentlichen Buchenwald meidet. Dieser ist auf der linken Talseite aber vorherrschend, und es ist darum verständlich, dass die Art dort seltener zu treffen ist.

*Vergleich der Artenhäufigkeit beider Ufer.*

Zwischen den beiden Talseiten zeigen sich Unterschiede sowohl in Bezug auf ihre Vegetation als auch in der Neigung ihrer Hänge. Die rechte Talseite ist im allgemeinen im Sammelgebiet etwas steiler (Abb.) als die linke. Ausserdem ist sie meist mit einem lichten Wald bewachsen, was zum Teil mit dem starken Gefälle des Hanges zusammenhängt. Aus diesem Grunde bescheint die Sonne an vielen Stellen den Waldboden, sodass er, besonders im Sommer, austrocknen kann. Im Gegensatz dazu steht auf der linken Talseite der Wald im allgemeinen so dicht, dass der Boden auch im Sommer eine relativ hohe Feuchtigkeit behält. In den Zuflüssen der Sihl unterscheiden sich die beiden Talseiten in einigen Tierarten (HÖHN-OCHSER 1937). Es ist darum naheliegend, zu untersuchen, ob auf beiden Talseiten auch verschiedene Anzahlen Schneckenarten festzustellen sind (Tabelle 2):

TABELLE 2.  
*Anzahl Arten an den verschiedenen Sammelplätzen*

Plätze	linkes Ufer					rechtes Ufer					beide Ufer zusammen Summe eines Profils
	1	2	3	4	Summe	5	6	7	8	Summe	
Profil A	10	7	8	9	34	8	9	9	8	34	68
» B	4	9	7	8	28	6	10	10	6	32	60
» C	10	8	8	6	32	7	6	7	10	30	62
» D	6	8	6	9	29	4	10	8	7	29	58
Summe	30	32	29	32	123	25	35	34	31	125	248

Im Mittel wurden an den Plätzen des linken Ufers  $7,63 \times 0,4$ , auf den Plätzen des rechten Ufers  $7,87 \times 0,48$  Arten gefunden. Diese beiden Durchschnitte sind statistisch nicht verschieden.

Eine weitere Möglichkeit, die Artenzahlen der beiden Ufer zu vergleichen, ergab die Methode von MACARTHUR (1961). Es handelt sich um die Berechnung des Artenreichtumsindex nach der Formel:

$$w = - \sum_i p_i \log_e p_i$$

Wobei  $p_i$  der theoretische Anteil der Schneckenindividuen der  $i$ -ten Art ist. Ein hoher Artenreichtumsindex steht für eine reiche

Schneckenfauna. Die Berechnung ergab für die linke Talseite einen Index von 1,4494, für die rechte Talseite einen Wert von 1,5442. Die Differenz zwischen den beiden Indices ist ebenfalls nicht gesichert, sodass in dieser Untersuchung kein Unterschied zwischen der Anzahl Arten beider Ufer herauskommt.

#### *Zusammenfassung.*

In einer faunistisch oekologischen Sammelarbeit wurden im Sihlwald 39 Schneckenarten festgestellt. Sechs davon liessen sich für oekologische Vergleiche verwenden. Diese ergaben, dass zwei der Arten auf beiden Sihlufern gleich häufig vorkommen. Die restlichen bevorzugen das eine oder andere Ufer, z.B. *Helicigona lapicida* das rechte, das vielfach mit eibenreichem Steilhangwald bewachsen ist. Ausserdem kommt diese Schnecke auch an feuchten Felsen vor, die auf dem rechten steileren Ufer häufiger sind als auf dem linken. *Trichia villosa*, die das linke Ufer bevorzugt, meidet im Gegensatz zur vorher erwähnten Art den eibenreichen Steilhangwald. *Helicodonta obvoluta* bevorzugt wiederum das rechte Ufer; es konnte gezeigt werden, dass die Art den auf dem linken Ufer dominierenden Buchenwald im engeren Sinne meidet. *Ena montana* ist linksufrig häufiger, doch fand ich für diese Tatsache keine Erklärung. Es ist aus diesen Befunden nicht ersichtlich, welche Pflanzen der betreffenden Vegetationstypen für das häufige Vorkommen der Arten ausschlaggebend sind. Biozönologische Untersuchungen würden in dieser Frage möglicherweise weiterführen.

Ein Vergleich der Reichhaltigkeiten der Schneckenfaunen beider Ufer zeigt keinen Unterschied. Der Sihlwald stellt für Schnecken ein faunistisch mehr oder weniger homogenes Milieu dar. Eine gewisse Inhomogenität drückt sich demnach nur darin aus, dass vier häufige Schneckenarten eines der beiden Ufer bevorzugen.

#### LITERATURVERZEICHNIS

- EHRMANN, P. 1956. *Die Tierwelt Mitteleuropas*, Band II: *Mollusca*. Leipzig.  
 ETTER, H. 1947. *Vegetationskarte des Sihlwaldes* der Stadt Zürich, Nr. 24.  
 Beiheft zu den Zeitschriften des Schweizer Forstvereins.  
 HÖHN-OCHSNER, W. 1937. *Die Pflanzen- und Tierwelt unserer Heimat*.  
 Neujahrsblatt der Lesegesellschaft Wädenswil.  
 MACARTHUR, R. H. and J. U. MACARTHUR. 1961. *On bird species diversity*. Ecology 42 (3).
-

N<sup>o</sup> 25. **René Camenzind**, Zürich. — Untersuchungen über die bisexuelle Fortpflanzung einer paedogenetischen Gallmücke. (Mit einer Textabbildung).

Zoologisches Institut der E.T.H. Zürich.

In der Familie der Gallmücken (*Itonididae*) gibt es Arten, bei denen sich bereits die Larven parthenogenetisch fortpflanzen können. Diese Vermehrungsart wird als Paedogenese bezeichnet. Sie wurde zum ersten Mal vor genau hundert Jahren durch den russischen Zoologen WAGNER (1862) bei der Gallmücke *Miastor metraloas* beobachtet. Die folgenden Ausführungen betreffen die Art *Heteropeza pygmaea* Winnertz 1846 (syn. *Oligarces paradoxus* Meinert 1865). Die grundlegenden Untersuchungen über die Morphologie und Physiologie ihrer Paedogenese und ihres Fortpflanzungszyklus stammen von ULRICH (1934, 1936).

Vom Fortpflanzungszyklus von *Heteropeza pygmaea* war bis zu Beginn der vorliegenden Untersuchungen folgendes bekannt: Im Ovar einer jungen weiblichen Larve entwickeln sich die Eier parthenogenetisch, sie gelangen in die Leibeshöhle und wachsen dort zu jungen Larven heran, die schliesslich aus ihrer inzwischen abgestorbenen Mutterlarve ausschlüpfen. Sind diese Nachkommen alles weibliche Larven, sog. undeterminierte Tochterlarven (Abb. 1: TL), so wird ihre Mutterlarve als Weibchenmutter bezeichnet (Abb. 1: WM). Sind die Nachkommen ausschliesslich männliche Larven, so wird die Mutter Männchenmutter genannt (Abb. 1: MM). Erzeugt die Mutterlarve gleichzeitig männliche und weibliche Nachkommen, so nennt man sie Männchen-Weibchenmutter (Abb. 1: MWM). Die männlichen Nachkommen sind Imagolarven. Sie sind bedeutend grösser als die Tochterlarven, und ihre Augen sind weit getrennt. Bald nach dem Schlüpfen bilden sie eine für die Gallmücken typische Brustgräte (*Spatula sternalis*) aus. Sie verpuppen sich und werden zu männlichen Imagines (Abb. 1: IL ♂ → P ♂ → I ♂). Statt sich paedogenetisch zu vermehren, kann die Tochterlarve auch zur weiblichen Imagolarve werden, sich verpuppen und zur weiblichen Imago verwandeln (Abb. 1: IL ♀ → P ♀ → I ♀).

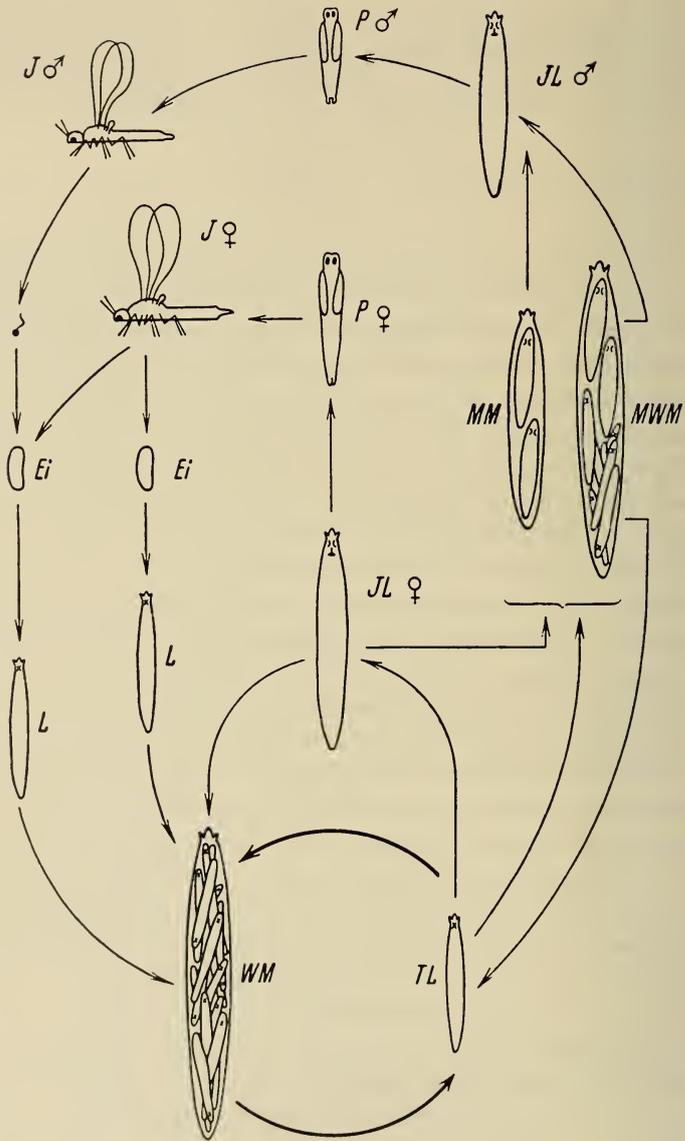


Abb. 1.

Schema des Generationswechsels von *Heteropeza pygmaea* (syn. *Oligarces paradoxus*). Nach ULRICH (1936), ergänzt. Erklärung im Text.

Die weibliche Imagolarve hat ebenfalls deutlich getrennte Augen und eine Brustgräte. Sie kann während einiger Zeit ihrer Entwicklung, selbst wenn diese äusseren Merkmale bereits ausgebildet sind, noch „umkehren“ und zu einer der drei paedogenetischen Mutterlarven werden (Abb. 1: IL ♀ → WM, IL ♀ → MM, IL ♀ → MWM).

Ueber die Fortpflanzung der Imagines war lange Zeit nichts bekannt. Die Männchen traten anfänglich in den Zuchtschalen auffallend selten auf. Die weiblichen Imagines bilden nur 2-3 Eier. Diese Beobachtungen liessen die Vermutung aufkommen, dass die bisexuelle Fortpflanzung bei *Heteropeza pygmaea* zurückgebildet sein könnte und dass die Paedogenese zur alleinigen Vermehrungsart geworden ist. Eine parthenogenetische Entwicklung der Imago-Eier wurde nie beobachtet. Nach vielen erfolglosen Versuchen gelang es ULRICH (1943 und mündliche Mitteilung), einige Imagines zur Kopulation zu bringen. Von den wenigen gelegten Eiern haben sich zwei entwickelt. Aus einem Ei ist die Larve geschlüpft, sie konnte jedoch nicht aufgezogen werden. Damit war zwar erwiesen, dass die Imagines fortpflanzungsfähig sind, es blieb jedoch ungewiss, ob die Eilarven zu Weibchenmüttern werden können, ob also der Fortpflanzungszyklus geschlossen ist.

#### *Material und Methode.*

Die vorliegenden Untersuchungen wurden an einer paedogenetischen Linie von *Heteropeza pygmaea* durchgeführt, welche aus dem Gebiet des Katzensees, Kanton Zürich, stammt (Linie 2 K). Die Larven wurden unter der Rinde eines toten Birkenstrunkes gefunden.

Die Zucht von Weibchenmüttern wird folgendermassen durchgeführt: In sterile Petrischalen wird ein Malz-Agarnährboden gegossen (2% Agar, 0,5% Malzextrakt, 97,5% dest. Wasser, 8 cem pro Schale). Auf den Nährboden wird der Pilz *Peniophora albula* geimpft und bei 25° C während drei Tagen wachsen gelassen. Dann werden auf das Pilzmycel 20 Tochterlarven pro Schale gesetzt. Die Larven saugen zu ihrer Ernährung die Pilzhyphen aus. Bei einer Zuchttemperatur von 25° C werden die Tochterlarven in 6 Tagen zu Weibchenmüttern.

Für die Zucht der Männchen konnte eine Methode von HAUSCHTECK (1962) in leicht veränderter Form übernommen

werden. Auf einem Nährboden mit hoher Malzkonzentration (2% Malzextrakt, 2,6% Agar, 95,4% dest. Wasser, 40 ccm pro Schale von 8 cm Durchmesser) wird der Pilz *Peniophora albula* geimpft und bei 25° C sieben Tage wachsen gelassen. Dann werden in die Zuchtschalen 24 reife Weibchenmütter von 3-3,5 mm Länge eingesetzt. Ein grosser Teil der schlüpfenden Tochterlarven wird zu Männchenmüttern und zu Männchen-Weibchenmüttern. Die männlichen Imagolarven werden zur Verpuppung in Glasschalen übertragen, deren Boden mit feuchtem Löschpapier ausgelegt ist. Sind die Puppen schlüpfreif, so werden die Schalen offen unter eine Lampe gestellt. Die geschlüpften Männchen werden, nach Schlüpfzeit getrennt, in Petrischalen auf trockenes Löschpapier gesetzt.

Für die Zucht der weiblichen Imagines konnten von NIKOLEI (1961) einige besondere Pilze übernommen werden (*Trichoderma viride* M56, *Polystictus zonatus* 4007 u.a.). Die Tochterlarven der von ihm untersuchten paedogenetischen Gallmücken-Arten, wie auch die Tochterlarven von *Heteropeza pygmaea* werden auf diesen Pilzen zum grossen Teil zu Imagolarven, die sich in den Zuchtschalen verpuppen. Die schlüpfreifen weiblichen Puppen werden auf feuchtes Löschpapier übertragen und die Schalen ebenfalls offen unter eine Lampe gestellt. Die geschlüpften weiblichen Imagines werden bis zur Kopulation nach Schlüpfzeit getrennt gehalten.

Zur Kopulation werden 1-2 Stunden alte Weibchen mit 2-3 Stunden alten Männchen zusammen in gedeckte Glasschalen gebracht, welche von einer Seite mit konzentriertem Licht beleuchtet werden. Die Tiere laufen zum Licht, Männchen und Weibchen kommen dabei in Kontakt, und es finden Kopulationen statt.

### *Ergebnisse.*

Um vorerst die Frage abzuklären, ob sich die Imago-Eier bei der untersuchten Linie 2K von *Heteropeza pygmaea* parthenogenetisch entwickeln können, wurden die weiblichen Imagines unmittelbar nach dem Schlüpfen in Glasschalen gebracht, deren Boden mit feuchtem, dickem Löschpapier ausgelegt war. Die Weibchen legten zum grossen Teil ihre Eier ab. Diese entwickelten sich (siehe Tabelle 1), und aus den meisten Eiern schlüpfen die Eilarven. Die Imago-Eier der Linie 2K können sich also unbefruchtet entwickeln.

TABELLE 1.

Vergleich der bisexualen und der parthenogenetischen Linien  
von *Heteropeza pygmaea*.

			Bisexuelle Linien = Nachkommen aus Eiern von begatteten weiblichen Imagines	Parthenogene- tische Linien = Nachkommen aus Eiern von unbegatteten weiblichen Imagines
Eient- wicklung	Anzahl abgelegter Eier . . . . .		96 im Mittel 2 Eier pro Weibchen	681 im Mittel 2 Eier pro Weibchen
	entwickelte Eier . . . . .		82 von 96 = 85%	603 von 681 = 89%
	geschlüpfte Eilarven . . . . .		70 von 82 = 85%	480 von 603 = 80%
Aufzucht der Larven auf den Pilzen:	<i>Peniophora albula</i>	Anzahl der Eilarven, die überlebten und zu Weibchenmüttern wurden. (= Weibchenmütter der I. Generation.)	20 von 32 = 63%	12 von 234 = 5%
		Anzahl der Tochterlarven der I. Generation, die überlebten und zu Weibchenmüttern wurden. (= Weibchenmütter der II. Generation)	114 von 124 92%	29 von 72 = 40%
		Anzahl der Tochterlarven der II. Generation, die überlebten und zu Weibchenmüttern wurden (= Weibchenmütter der III. Generation)	243 von 247 = 98%	30 von 76 = 40%
		Anzahl der Tochterlarven der III. Generation, die überlebten und zu Weibchenmüttern wurden (= Weibchenmütter der IV. Generation)	73 von 73 = 100%	12 von 18 = 67%
	<i>Trichoderma viride</i> (M 56)	Anzahl der Eilarven, die überlebten und zu Weibchenmüttern wurden.	5 von 16 = 31%	2 von 75 = 3%
	<i>Polystictus zonatus</i> (4007)	Anzahl der Eilarven, die überlebten und zu Weibchenmüttern wurden.	13 von 23 = 56%	3 von 85 = 4%

Die begatteten Weibchen legten ihre Eier gleich häufig ab wie die nicht begatteten, und auch der Prozentsatz der entwickelten Eier war annähernd gleich hoch. Auch beim Schlüpfen der Eilarven zeigten sich keine wesentlichen Unterschiede (Tabelle 1).

Da sich die Eier nicht begatteter Weibchen entwickelt haben, könnten die Eier begatteter Weibchen auch nicht befruchtet sein und sich parthenogenetisch entwickelt haben. Vorerst schien es, dass nur zytologische Untersuchungen diese Frage entscheiden könnten. Doch es zeigten sich im Verhalten begatteter und nicht begatteter Weibchen bei der Eiablage und in der Aufzucht der aus ihren Eiern entstandenen Eilarven derart auffallende Unterschiede, dass die Frage der Befruchtung bereits ohne zytologische Befunde mit ziemlicher Sicherheit beantwortet werden kann. Die begatteten Weibchen suchten unmittelbar nach dem Einsetzen in Schalen mit feuchtem Löschpapier nach einer Gelegenheit zur Eiablage. Sie legten ihre Eier meistens in feine Ritzen und Falten des Löschpapiers ab. Die nicht begatteten Weibchen verhielten sich ganz anders. Sie liefen und schwirrten erst lange Zeit in den Schalen umher und begannen erst mit der Eiablage, wenn sie bereits schwach und hilflos waren oder wenn sie mit ihren Flügeln an dem Kondenswasser kleben blieben, das sich an der Schalenwand niedergeschlagen hatte. Alle ihre Eier fanden sich an der Glaswand oder verstreut auf dem Löschpapier, nie jedoch im Löschpapier. Doch sowohl die begatteten wie die nicht begatteten Weibchen legten im Mittel zwei Eier ab. Wie bereits erwähnt, entwickelten sich diese gleich häufig, und auch der Anteil der geschlüpften Eilarven war fast gleich hoch.

Umso überraschender war es, dass sich die geschlüpften Eilarven in der Aufzucht ganz deutlich unterschieden (Tabelle 1). Sowohl bei einer Aufzucht auf dem gebräuchlichen Pilz *Peniophora albula* wie auch auf den Pilzen *Trichoderma viride* und *Polystictus zonatus* wurden von den Eilarven aus Eiern begatteter Weibchen mehr als zehnmal soviel zu Weibchenmüttern als unter gleichen Zuchtbedingungen von den Eilarven aus Eiern unbegatteter Weibchen. Alle Eilarven, die nicht zu Weibchenmüttern wurden, sind nach ein bis mehreren Tagen gestorben. Wurden die Tochterlarven dieser Weibchenmütter wieder auf frischen Pilz gesetzt, so wurde von den Nachkommen aus Eiern unbegatteter Weibchen nur ein kleiner Teil zu Weibchenmüttern, während die Nachkommen aus Eiern

begatteter Weibchen fast alle zu Weibchenmüttern wurden. Dieser Unterschied blieb auch noch bei der nächsten und übernächsten Generation bestehen.

Aus diesem Unterschied in der Ueberlebens- und Entwicklungsfähigkeit der Eilarven und ihrer Nachkommen darf wohl mit ziemlicher Sicherheit geschlossen werden, dass es bei der Kopulation zu einer Befruchtung der Eier kommt. Es handelt sich also offenbar bei den Eilarven und deren Nachkommen aus Eiern begatteter Weibchen um bisexuelle Linien, während die Nachkommen aus Eiern nicht begatteter Weibchen parthenogenetische Linien bilden. Natürlich könnten begattete Weibchen neben befruchteten gelegentlich auch einige unbefruchtete Eier ablegen.

Es ist zu vermuten, dass bei den parthenogenetischen Linien die meisten Eilarven und ein Teil der Tochterlarven der ersten Generation wegen einer nicht normalen chromosomalen Konstitution, welche durch das Fehlen der Befruchtung bedingt ist, nur sehr wenig lebensfähig sind. Dass der Anteil der lebensfähigen Larven im Laufe der ersten Generationen langsam zunimmt, könnte durch Selektion bedingt sein. Genauere Einsicht werden erst die zytologischen Untersuchungen ermöglichen.

Die Versuche, in denen die Eilarven auf den Pilzen *Trichoderma viride* und *Polystictus zonatus* aufgezogen wurden, zeigen uns noch etwas anderes: Es handelt sich bei den beiden Pilzen um Arten, welche bei undeterminierten Tochterlarven metamorphoseauslösend wirken, d.h. ein grosser Teil der Tochterlarven wird auf diesen Pilzen zu Imagolarven, die sich verpuppen. Von den Eilarven wurde jedoch keine einzige zur Verpuppung gebracht, weder bei den bisexuellen noch bei den parthenogenetischen Linien. Alle Eilarven, die aufgezogen werden konnten, wurden zu Weibchenmüttern.

Neben der Linie 2K von *Heteropeza pygmaea* konnte eine Linie gefunden werden, deren Imago-Eier sich nicht oder nur selten parthenogenetisch entwickeln (Linie OC aus Champignonkulturen der Landwirtschaftlichen Versuchsanstalt Wädenswil, Kanton Zürich). Die Weibchen legen im Mittel ebenfalls 2 Eier. Von den insgesamt 225 untersuchten Eiern haben sich nur 16 entwickelt (7%). Von den 16 Eilarven sind lediglich 5 aus dem Ei geschlüpft, und es konnte keine zur Weibchenmutter aufgezogen werden.

Die Gallmücke *Heteropeza pygmaea* hat also einen heterogenen Generationswechsel. Sie kann sich einerseits paedogenetisch, an-

dererseits bisexuell fortpflanzen. Die Eilarven aus Eiern begatteter Weibchen werden zu Weibchenmüttern (Abb. 1: Ei → L → WM). Es gibt Rassen, bei denen sich die weiblichen Imagines ausserdem auch parthenogenetisch fortpflanzen können. Die Larven aus ihren unbefruchteten Eiern werden ebenfalls zu Weibchenmüttern, allerdings weit weniger häufig (Abb. 1: unbefruchtetes Ei → L → WM). Ob die Eilarven noch weitere Entwicklungsmöglichkeiten haben, ob sie also wie die undeterminierten Tochterlarven auch zu Männchenmüttern, zu Männchen-Weibchenmüttern oder durch Metamorphose zu weiblichen Imagines werden können, ist noch ungewiss. Nach den bisherigen Beobachtungen scheint es eher so, dass sowohl die bisexuellen wie die parthenogenetischen Linien von der Eilarve weg erst eine oder gar mehrere paedogenetische Generationen durchlaufen müssen, ehe ihre Tochterlarven wieder alle Entwicklungsrichtungen einschlagen können.

#### LITERATUR

- HAUSCHTECK, E. 1962 *Die Zytologie der Paedogenese und der Geschlechtsbestimmung einer heterogenen Gallmücke*. Chromosoma. (Im Druck.)
- NIKOLEI, E. 1961. *Vergleichende Untersuchungen zur Fortpflanzung heterogener Gallmücken unter experimentellen Bedingungen*. Z. Morph. Oekol. Tiere 50: 281-329.
- ULRICH, H. 1934. *Experimentelle Untersuchungen über den Generationswechsel einer paedogenetischen Gallmücke*. Rev. suisse Zool. 41: 423-428.
- 1936. *Experimentelle Untersuchungen über den Generationswechsel der heterogenen Cecidomyide Oligarces paradoxus*. Z. Vererbungslehre 71: 1-60.
- 1943. *Ueber den Einfluss verschiedener, den Ernährungsgrad bestimmender Kulturbedingungen auf Entwicklungsgeschwindigkeit, Wachstum und Nachkommenzahl der lebendgebärenden Larven von Oligarces paradoxus (Cecidom., Dipt.)*. Biol. Zbl. 63: 109-142.
- WAGNER, N. 1862. *Ueber spontane Fortpflanzung der Larven bei den Insekten*. Russisch, Kasan.





N° 19.	R. KOCH und H. BURLA, Ausbreitungsleistungen von <i>Drosophila subobscura</i> und <i>Drosophila obscura</i> im Laboratoriumsversuch. (Mit 8 Abbildungen) . . . . .	325
N° 20.	H. MISLIN und D. RATHENOW, Experimentelle Untersuchungen über die Bewegungskoordination der Lymphangione ( <i>Cavia porcellus</i> L.). (Mit 7 Textabbildungen) . . . . .	334
N° 21.	U. RAHM, Biologie und Verbreitung des afrikanischen Quastenstachlers <i>Atherurus africanus</i> Gray ( <i>Hystricomorpha</i> ). (Mit 12 Abbildungen) . . .	344
N° 22.	U. RAHM, Film sur <i>Micropotamogale ruwenzorii</i> ( <i>Insectivora</i> ) . . . . .	359
N° 23.	H. SÄGESSER und W. HUBER, Die Verkellung der Frontalnaht beim Reh ( <i>Capreolus capreolus</i> ). (Mit 6 Textabbildungen) . . . . .	360
N° 24.	Bruno SORACREPPA, Oekologische Beobachtungen an Schnecken im Sihltal . . . . .	370
N° 25.	René CAMENZIND, Untersuchungen über die bisexuelle Fortpflanzung einer paedogenetischen Gallmücke. (Mit einer Textabbildung) . . . . .	377

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. OLIGOCHÈTES par E. PIGUET et K. BRETSCHER	» 18.—
Fasc. 8. COPÉPODES par M. THIÉBAUD	» 18.—
Fasc. 9. OPILIONS par R. DE LESSERT	» 11.—
Fasc. 10. SCORPIONS par R. DE LESSERT	» 3.50
Fasc. 11. ROTATEURS par E.-F. WEBER et G. MONTET	» 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, BRANCHIOBELLES et POLYCHÈTES 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<sup>re</sup> partie. — FOSSILES — 1 vol. 4<sup>o</sup> avec 117 planches. Fr. 300.—

---

COLLEMBOLENFAUNA EUROPAS von H. GISIN

312 Seiten, 554 Abbildungen Fr. 24.—

590.5494

Tome 69

Fascicule 3 (N° 26-32)

Septembre 1962

---

---

# 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

1962



# REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 69. En cours de publication.

	Pages
N° 1. H. GISIN, Sur la faune européenne des Collemboles IV. (Avec 27 figures dans le texte) . . . . .	1
N° 2. V. AELLEN et P. STRINATI, Nouveaux matériaux pour une faune cavernicole de la Suisse . . . . .	25
N° 3. R. BERNASCONI, Ueber einige für die Schweiz neue oder seltene höhlenbewohnende Insekten, Crustaceen und Mollusken . . . . .	67
N° 4. M. IMPEKOVEN, Die Jugendentwicklung des Teichrohrsängers ( <i>Acrocephalus scirpaceus</i> ). Eine Verhaltensstudie . . . . .	77
N° 5. M. VON ORELLI, Die Uebertragung der Spermatophore von <i>Octopus vulgaris</i> und <i>Eledone</i> ( <i>Cephalopoda</i> ). (Mit 1 Kunstdrucktafel und 1 Textabbildung) . . . . .	193
N° 6. J. SCHWOERBEL, <i>Lebertia</i> ( <i>Hexalebertia</i> ) <i>sefveoides</i> n. spec., eine neue Quellmilbe aus den Alpen ( <i>Hydracarina</i> ). (Mit 3 Textabbildungen) . . . . .	203
N° 7. I. WALKER, <i>Drosophila</i> und <i>Pseudeucoila</i> III. Selektionsversuche zur Steigerung der Resistenz des Parasiten gegen die Abwehrreaktion des Wirtes. (Mit 3 graphischen Darstellungen) . . . . .	209
N° 8. W. WITTMER, 15. Beitrag zur Kenntnis der <i>Malacodermata</i> Afrikas (Col.). (Mit 16 Textabbildungen) . . . . .	229
N° 9. P. A. TSCHUMI, Form- und Musterbildung bei der Tetrapodenextremität. (Mit 7 Textabbildungen) . . . . .	239
N° 10. J. SCHWARTZKOPFF, Der Gehörsinn bei Insekten und Wirbeltieren. (Mit 17 Abbildungen) . . . . .	256
N° 11. MICHAEL BALLS, Spontaneous neoplasms in amphibians. Summary. . . . .	285
N° 12. A. W. BLACKLER, Transfer of Primordial Germ-Cells between two Species of <i>Xenopus</i> Lævis. Summary . . . . .	286
N° 13. Jacques BOVET, Mise en évidence d'un effet directionnel dans le retour au gîte des Rongeurs. Résumé . . . . .	287
N° 14. P. S. CHEN, Trennung der freien Aminosäuren und Peptide von Seegeleiern mittels Ionen-austauschchromatographie. <sup>1</sup> (Mit 1 Textabbildung und 3 Tabellen) . . . . .	288
N° 15. Edw. FLÜCKIGER und Petra OPERSCHALL, Die funktionelle Reife der Neurohypophyse bei neonaten Nestflüchtern und Nesthockern . . . . .	297
N° 16. E. HADORN und D. BUCK, Ueber Entwicklungsleistungen transplantierte Teilstücke von Flügel-Imaginalscheiben von <i>Drosophila melanogaster</i> (Mit 5 Abbildungen) . . . . .	302
N° 17. Hans-Rudolf HAEFELFINGER, Quelques faits concernant la nutrition chez <i>Favorinus branchialis</i> (Rathke 1806) et <i>Stiliger vesiculosus</i> (Deshayes 1864), deux Mollusques Opisthobranches. (Avec 4 figures dans le texte) . . . . .	311
N° 18. H. HEDIGER, Tierpsychologische Beobachtungen aus dem Terrarium des Zürcher Zoos. (Mit 5 Textabbildungen) . . . . .	317

( 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

## Contribution à l'étude des Trématodes de Chiroptères

Revision du sous-genre *Paralecithodendrium* Odhner 1911

par

**GEORGES DUBOIS**

Avec 8 figures dans le texte.

ODHNER (1911, pp. 76-77), dans sa diagnose des *Lecithodendriidae*, indique que les vitellogènes sont diversement placés, mais jamais en arrière du milieu du corps. Dans ses considérations sur le genre *Lecithodendrium* Looss (*op. cit.*, pp. 77-78), il attire l'attention sur la forme de l'ovaire qui peut être soit entier et post- ou paracétabulaire, soit lobé ou presque branchu, et préacétabulaire. Aussi divise-t-il le genre établi par Looss en deux sous-genres: *Lecithodendrium* Looss s. str. et *Paralecithodendrium*, accordant ainsi moins d'importance à l'emplacement des vitellogènes qu'à l'aspect de la gonade femelle.

Le sous-genre *Paralecithodendrium* Odhner 1911 comprenait à l'origine les trois espèces de Lécithodendriidés (N° 12, 13 et 14), retrouvées par l'Expédition zoologique suédoise en Égypte et dans la région du Nil blanc: « *Lecithodendrium glandulosum* » Looss 1896, « *Lecithodendrium sphaerula* » Looss 1896 et « *Lecithodendrium obtusum* » Looss 1896, auxquelles ODHNER ajoutait *L. anticum* Stafford 1905. Le sous-genre était ainsi caractérisé (*op. cit.*, p. 78): « Ovarium gelappt oder fast verzweigt, vor dem Bauchsaugnapf ».

TRAVASSOS (1921) éleva *Paralecithodendrium* au rang de genre,<sup>1</sup> dont il changea abusivement l'acception en lui attribuant des

<sup>1</sup> CABALLERO (1960, p. 230) adopte cette promotion.

espèces à ovaire non lobé, telles que *chilostoma* Mehlis, *pyramidum* Looss, *urna* Looss ou *cordiforme* Braun (toutes du sous-genre actuel *Prosthodendrium* Dollfus); il reléqua dans le genre *Lecithodendrium* les espèces à vitellogènes posttesticulaires.

DOLLFUS (1937, pp. 8 et 9) dénonça cet abus et fit remarquer que ODHNER n'indiqua pas de type pour son sous-genre, mais cita en premier lieu *glandulosum*, auquel on peut donc assigner cette fonction. Il plaça *Paralecithodendrium* dans le genre *Prosthodendrium* Dollfus 1931, en raison de la situation prétesticulaire des vitellogènes.

Dans une contribution récente (1961, pp. 276, 295, 298, 299 et 300), nous avons attribué le *Distoma sphaerula* de Looss à un nouveau sous-genre, *Paracanthatrium* Dub., qui représente une subdivision du genre *Acanthatrium* Faust 1919.

MACY, HEYNEMANN et KUNTZ (1961, p. 14) ont considéré le *Distomum obtusum* de Looss comme synonyme de *D. glandulosum*.

Quant au *Lecithodendrium anticum* Stafford, espèce canadienne trouvée chez « *Vespertilio subtilis* Say », il est douteux qu'il s'agisse d'un *Paralecithodendrium*, puisque STAFFORD (1905, p. 693) décrit l'ovaire comme un organe piriforme, « with the big end turned forwards ». La description (non illustrée) est si vague que l'espèce doit être reléguée dans les « *species inquirendae* ».

Looss (1896, pp. 73-76) avait décrit comme *species incerta* un « *Distomum chefrenianum* », de *Rhinopoma microphyllum* (Brünnich), qui paraît être la forme immature du *D. glandulosum* Looss<sup>1</sup> (provenance identique: Pyramides de Gizèh).

Depuis la publication du travail de ODHNER (1911), plusieurs espèces ou variétés ont été décrites, attribuées ou attribuables au sous-genre ou au genre *Paralecithodendrium*:

*Lecithodendrium ovimagnosum* Bhalerao 1926;

*Lecithodendrium glandulosum porodavi* Bhalerao 1926;

*Paralecithodendrium liliputianum* Travassos 1928;<sup>2</sup>

<sup>1</sup> DOLLFUS (*op. cit.*, p. 12) indique: « *glandulosum* Looss 1896 (= *chefrenianum* Looss 1896) ».

<sup>2</sup> DOLLFUS (*op. cit.*, p. 14) a relégué ce parasite brésilien, de *Peropteryx macrotis macrotis* (Wagner) [= *P. canina* Wied.], dans les *species inquirendae*. Il ne paraît pas être un *Paralecithodendrium* car l'ovaire postacétabulaire n'est pas lobé. Tout récemment, J. F. TEIXEIRA DE FREITAS (1961) a attribué ce Ver au genre *Edcaballerotrema* Freitas 1960, de la famille des *Anenterotrematidae* Yamaguti 1958.

- Prosthodendrium (Paralecithodendrium) nokomis* Macy 1937;  
*Prosthodendrium (Paralecithodendrium) lucifugi* Macy 1937;  
*Lecithodendrium asadai* Fukui et Ogata 1938;  
*Prosthodendrium (Paralecithodendrium) tetralobulatum* Caballero  
1943;  
*Paralecithodendrium aranhai* Lent, de Freitas et Proença 1945;  
*Paralecithodendrium skrjabini* Shaldibin (*in* Skarbilovich 1948);  
*Paralecithodendrium molenkampi* Lie-Kian-Joe 1951;  
*Prosthodendrium hepaticum* Chen 1954;  
*Prosthodendrium ovimagnosum compactum* Chen 1954;  
*Paralecithodendrium magnioris* Gupta et Bhardwaj 1958;  
*Paralecithodendrium brachycolon* de Freitas et Dobbin 1960.

D'après les descriptions originales, on peut présumer que le statut de plusieurs de ces espèces ou variétés est invalide. Pour vérifier cette présomption, nous avons examiné divers matériaux:

9 spécimens de *Prosthodendrium (Paralecithodendrium) glandulosum* (Looss), de l'intestin grêle de *Taphozus perforatus* E. Geoffroy [Égypte: Pyramides de Gizeh, 14 mai 1951; coll. R. W. Macy N° PE 2508 A], obtenus par échange du Dr R. W. Macy, que nous remercions;

9 spécimens de *Prosthodendrium (Paralecithodendrium) ovimagnosum* (Bhalerao), de «*Pachyotus borbonicus*»<sup>1</sup> [Abyssinie, 1936; coll. Ch. Joyeux], mentionnés par JOYEUX, BAER et MARTIN (1937, p. 416), déposés à l'Institut de zoologie de l'Université de Neuchâtel et obligeamment mis à notre disposition par le professeur Jean G. Baer;

2 paratypes de *Paralecithodendrium molenkampi* Lie-Kian-Joe, de l'intestin grêle d'un Homme [Java] (malheureusement imprégnés de tanin), obtenus en communication grâce à l'obligeance du professeur J. J. C. Buckley, du « London School of Hygiene and Tropical Medicine », à Londres;

1 paratype (N° 8956) de *Prosthodendrium (Paralecithodendrium) nokomis* Macy, de l'intestin de *Eptesicus fuscus* (Beauvois) [St Paul, Minn., février 1935], que nous avons pu examiner par l'entremise du Dr Allen McIntosh, de l'« Agricultural Research Center », de Beltsville MD.;

<sup>1</sup> Le Dr Aellen nous informe que « l'espèce a été démembrée; il n'existe en Abyssinie que deux espèces, *leucogaster* et *nigrita* », qui appartiennent actuellement au genre *Scotophilus* Leach.

Le type et seul exemplaire de *Prosthodendrium* (*Paralecithodendrium*) *tetralobulatum* Caballero, de l'intestin grêle de *Balan-tiopteryx plicata plicata* Peters (= *B. ochoterenai*) [Coll. Helm. Inst. Biol., Mexico, N° 198], que le Dr E. Caballero a eu la grande amabilité de nous prêter.

Nous remercions encore le professeur Tamao Fukui, de Kyoto, des marques renouvelées de son obligeance: après maints services déjà rendus, il a bien voulu traduire le texte japonais du travail qu'il a publié en 1938 avec la collaboration du Dr Toji Ogata.

Enfin nous exprimons notre gratitude au Dr Villy Aellen, du Muséum d'Histoire Naturelle de Genève, qui a eu l'amabilité de vérifier la nomenclature des Chauves-souris citées dans cette étude.

### ÉTUDE COMPARATIVE DES ESPÈCES

On doit tout d'abord exclure de la liste des espèces précitées le *Paralecithodendrium skrjabini* Shaldibin 1948, en raison de l'absence d'une masse prostatique préacétabulaire et de la présence d'une fausse poche du cirre latérale, falciforme, avec pore sexuel soi-disant au-devant de la ventouse ventrale. Si ce pore était paracétabulaire, il pourrait s'agir d'une espèce appartenant au genre *Limatulum* Travassos 1921 *sensu*.

Le *Prosthodendrium* (*Paralecithodendrium*) *tetralobulatum* Caballero 1943 doit être également exclu du sous-genre *Paralecithodendrium*. En effet, l'examen du type et seul exemplaire de ce Trématode nous a convaincu que E. CABALLERO a dû confondre l'ovaire avec le testicule sous-jacent (désigné comme « testiculo derecho »<sup>1</sup>). C'est ce testicule qui est profondément lobé (lobulation très probablement accidentelle) et non l'ovaire! Nous en trouvons la preuve dans le fait que sa coloration bleue et sa texture granulaire se retrouvent dans le testicule opposé, qui est réniforme et post-acétabulaire.<sup>2</sup> L'ovaire, au contraire, est ovoïde à presque sphérique (107/99 $\mu$ ), plus violacé, et présente une structure massive, caractérisée par des ovocytes bien distincts. La microphotographie (CABALLERO 1943, fig. 4) accuse très nettement la différence entre

<sup>1</sup> Testicule gauche, en réalité, car le Ver que représente la figure 3 est vu dorsalement (et non ventralement).

<sup>2</sup> Cette forme et cette situation aberrantes peuvent s'expliquer par la déformation du Ver dont le tube digestif est dévié vers la gauche et l'acétabulum vers la droite.

l'organe femelle (plus sombre et plus dense) et les testicules. Quant à la masse prostatique, elle apparaît claviforme, déviée latéralement, finement délimitée et occupée par une volumineuse vésicule séminale convolulée. (Les cellules prostatiques ne sont pas visibles). Le pore génital est précétabulaire.

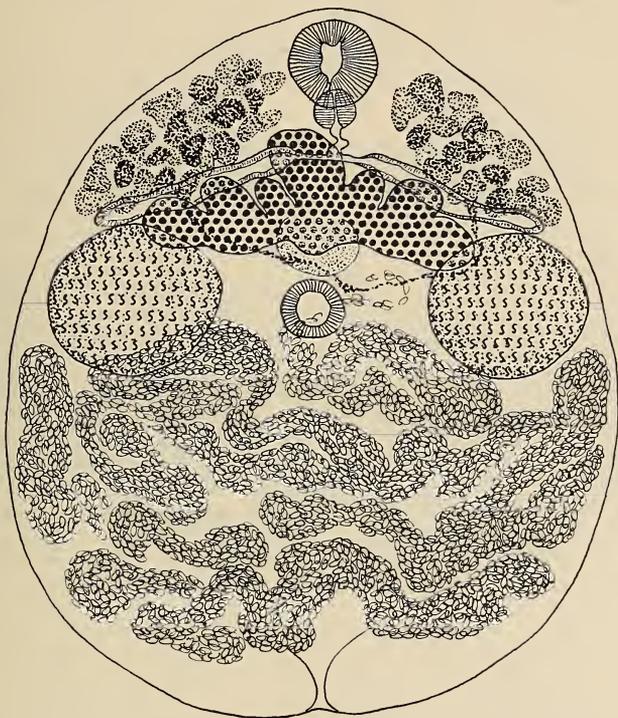


FIG. 1.

*Prosthodendrium (Paralecithodendrium) ovimagnosum* (Bhalerao 1926),  
de « *Pachyotus borbonicus* ».

[Coll. Ch. Joyeux, Abyssinie 1936].

Vue ventrale. Longueur: 1,16 mm.

Les figures 1 à 5 sont à la même échelle.

Ce parasite ne peut appartenir qu'au sous-genre *Prosthodendrium* Dollfus, en raison de l'aspect non lobé de son ovaire et de ses vitellogènes prétesticulaires. Il nous paraît vraisemblable de le rapporter au *Prosthodendrium (P.) paeminosum* Caballero 1943 (syn. de *P. (P.) naviculum* Macy 1936, cf. DUBOIS 1955, pp. 485 et 502; 1960, p. 41), décrit dans le même travail (CABALLERO,

*op. cit.*, pp. 423-426) comme parasite du même hôte (*Balantiopteryx ochoterenai*, syn. de *B. plicata plicata* Peters) et provenant du même lieu (petites cavernes de la rive gauche du Rio Nexapa, à la hauteur d'Izucar de Matamoros, Pue.).

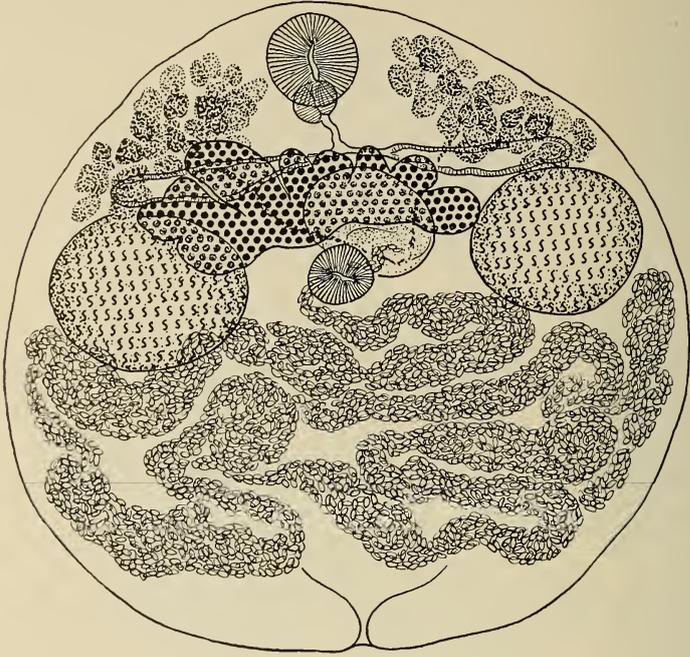


FIG. 2.

*Prosthodendrium (Paralecithodendrium) ovimagnosum* (Bhalerao 1926),  
de « *Pachyotus borbonicus* ».  
[Coll. Ch. Joyeux, Abyssinie 1936].  
Vue ventrale. Longueur: 1,10 mm.

Parmi les espèces subsistant dans le sous-genre *Paralecithodendrium*, une des mieux caractérisées est sans conteste *Prosthodendrium (Paralecithodendrium) ovimagnosum* (Bhalerao 1926), dont le professeur Ch. Joyeux, de Marseille, a retrouvé plusieurs exemplaires en Abyssinie (cf. JOYEUX, BAER et MARTIN 1937, p. 416). Ces exemplaires (conservés à l'Institut de zoologie de l'Université de Neuchâtel) n'ayant pas été décrits, nous en avons fait l'étude et en donnons les mesures et les caractéristiques dans le tableau I (fig. 1-2).

TABEAU I.  
*Prosthodendrium (Paralecithodendrium) ovimagnosum (Bhalerao)*

	<i>ovimagnosum</i> description originale	<i>magnioris</i> Gupta et Bhardwaj 1958	<i>asadaï</i> Fukui et Ogata 1941	<i>ovimagnosum</i> Coll. Ch. Joyeux Abyssinie
Longueur du corps . . . . .	0,40-0,97 mm	0,60 mm	1,4 mm	0,95-1,25 mm
Largeur du corps . . . . .	0,40-0,93	0,43	0,97	0,89-1,14
Forme du corps . . . . .	rond à piriforme	piriforme	fusiforme	rond à piriforme
Ventouse buccale . . . . .	120-140 $\mu$	160/140 $\mu$	140 $\mu$	130-150 $\mu$
Ventouse ventrale . . . . .	80-110	72/91	130	95-115
Pharynx . . . . .	30	22/26	70	57-68/63-68
Rapport $\frac{\text{vent. bucc.}}{\text{vent. ventr.}}$ . . . . .	1,5	1,8	1,1	1,3-1,4
Diam. moy. corps . . . . .	6,3	3,5	8,5	6,4-8
Diam. moy. vent. bucc. . . . .				
Longueur des caeca . . . . .	180-220 $\mu$	courts	230-270 $\mu$	300-390 $\mu$
» de l'œsophage . . . . .	très court	—	50	jusqu'à 100
Ovaire	s'étendant transversalement sur plus de la distance intertesticulaire	multilobé et préacétabulaire		
diam. ant.-post. . . . .	$\frac{150-170}{450-500}$	$\frac{60}{220}$	$\frac{170-220}{340-380}$	$\frac{190-240}{450-570}$
diam. transv. . . . .				
Testicules . . . . .	170-180/160-170	87/110-120	220-250/250-320	165-320/210-320
Eufs . . . . .	15-20/9-13	19/7	19-22/10-11	17-21/9-12
Hôtes . . . . .	<i>Tadarida (Chaerophon) plicata</i>	<i>Megaderma lyra</i>	<i>Vesperilio murinus</i>	« <i>Pachyotus borbonicus</i> »
Distribution géographique.	Birmanie	Inde	Mandchourie	Abyssinie

L'espèce *ovimagnosum* (Bhalerao) a été retrouvée en Chine (à Canton) par H. T. CHEN qui en donne une esquisse originale (1954, fig. 50), sans description.

Le professeur Tamao FUKUI et le Dr Toji OGATA ont publié en 1941 la description d'un *Lecithodendrium asadai* signalé par une note préliminaire datant de 1938 (écrite en japonais et non illustrée). Ce parasite, provenant de Mandchourie, présente un ovaire développé transversalement et multilobé antérieurement, d'aspect coralloïde et tout à fait comparable à celui de *P. (P.) ovimagnosum*. Comme chez ce dernier, les testicules sont plus gros que la masse prostatique; leur légère lobulation ne saurait constituer un caractère différentiel, si bien qu'à l'instar de H. T. CHEN (1954, p. 161) nous considérons ce Ver comme identique à l'espèce de BHALERAO.

Le *Paralecithodendrium magnioris* de N. K. GUPTA et O. N. BHARDWAJ (1958), provenant de Gurdaspur (India), ne nous paraît pas distinct de *P. (P.) ovimagnosum*, bien qu'il soit représenté avec une ventouse buccale relativement grande, mais ne dépassant pas la limite spécifique (150 $\mu$ ). L'ovaire est multilobé et s'étend transversalement sur une distance supérieure à celle qui sépare les testicules. Tout au plus pourrait-on considérer cette forme quelque peu aberrante comme une variété d'*ovimagnosum*, si la grandeur relative de la ventouse buccale s'avérait être un caractère constant.

Une autre espèce bien caractérisée est le *Prosthodendrium (Paralecithodendrium) aranhai* Lent, de Freitas et Proença 1945, espèce sud-américaine (Paraguay), que nous identifions avec *P. (P.) brachycolon* de Freitas et Dobbin 1960. Ce sont les deux seules formes dont la ventouse buccale soit plus petite que l'acétabulum. Celui-ci est nettement postéquatorial. L'ovaire est trilobé, relativement petit, et les testicules sont très en avant de la zone acétabulaire, déterminant une récurrence des caeca (au moins à l'état de contraction). L'œsophage peut dépasser 200 $\mu$  de longueur.

TEIXEIRA DE FREITAS et DOBBIN (1960, p. 60) distinguaient *P. brachycolon* de *P. aranhai* par la forme du corps (plus long que large chez le premier, plus large que long chez le second), par les caeca plus courts (« muito curtos »), par l'aspect de l'ovaire (qui n'est pas nettement trilobé chez *P. brachycolon*) et par celui de la

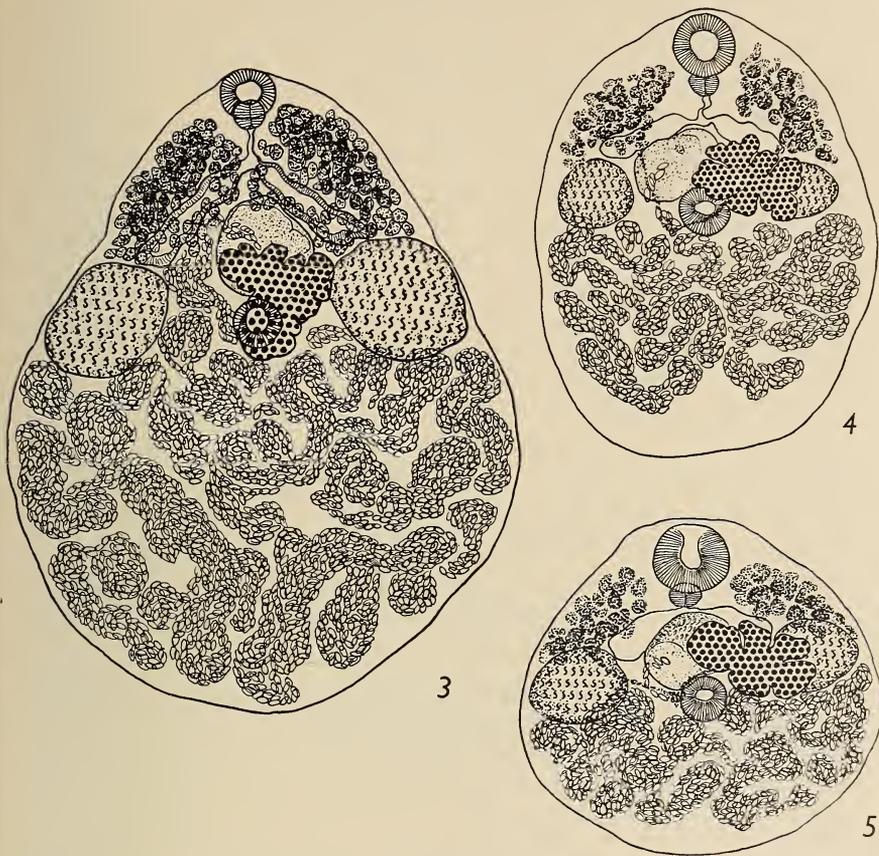


FIG. 3.

*Prosthodendrium (Paralecithodendrium) nokomis* Macy 1937,  
de *Eptesicus fuscus* (Beauvois) [Paratype N° 8956].  
Vue dorsale. Longueur: 0,99 mm.

FIG. 4.

*Prosthodendrium (Paralecithodendrium) glandulosum* (Looss 1896),  
de *Taphozous perforatus* E. Geoffroy [R. W. Macy leg., PE 2508 A].  
Vue dorsale. Longueur: 0,71 mm. (Par suite d'une déchirure équatoriale du  
Ver, les testicules apparaissent submarginaux.)

FIG. 5.

*Prosthodendrium (Paralecithodendrium) glandulosum* (Looss 1896),  
de *Taphozous perforatus* E. Geoffroy [R. W. Macy leg., PE 2508 A].  
Vue dorsale. Longueur: 0,57 mm.

masse prostatique. Or les deux descriptions de celle-ci correspondent mot pour mot! Quant aux autres différences, elles tiennent selon nous au degré de croissance ou de maturité et au mode de fixation: *brachycolon* mesure moins d'un millimètre, *aranhai* plus d'un millimètre; le premier, étant plus jeune, a un ovaire moins nettement lobé. Par ailleurs, la lecture comparée des deux diagnoses révèle de nombreuses similitudes, en particulier au sujet de la position de l'acetabulum et de la glande de Mehlis, de la forme et de la situation des testicules, de l'aspect et de la localisation des vitellogènes. Les deux formes, l'une du Brésil, l'autre du Paraguay, ont un hôte commun (*Molossus major crassicaudatus* E. Geoff.) et un habitat semblable (intestin grêle).<sup>1</sup>

R. W. MACY (1937) a décrit un *Prosthodendrium* (*Paralecithodendrium*) *nokomis* trouvé aux États-Unis (Minnesota), dont le type se caractérise par un ovaire localisé au niveau des testicules et non antérieur à l'acetabulum, et par des vitellogènes « consisting of numerous, closely packed follicles filling most of body anterior to the testes ». Cependant, chez l'un des paratypes (N° 8956), que nous avons examiné (fig. 3), l'ovaire se développe au-devant de la ventouse ventrale, tout en restant intertesticulaire. Cette situation plus avancée de la gonade femelle se retrouve chez le type et seul spécimen de *Prosthodendrium* (*Paralecithodendrium*) *lucifugi* Macy 1937, qui provient également de l'État de Minnesota et que nous considérons comme synonyme de *P. (P.) nokomis* (voir tableau II).

Parmi les espèces restantes, aucun doute ne subsiste sur l'identité de trois d'entre elles: *Prosthodendrium hepaticum* Chen 1954 et *P. ovimagosum compactum* Chen 1954, toutes deux de *Scotophilus temmincki castaneus* Gray et de la même localité (Canton, Chine), puis « *Lecithodendrium ovimagosum* » Tubanguï 1928 *nec* Bhalerao 1926, de *Scotophilus temmincki temmincki* (Horsfield), recueilli à Los Baños (dans l'île de Luzon, Philippines). Ces trois formes ont le même habitus, une cuticule très finement spinescente (observée comme telle chez les deux premières), un acetabulum prééquatorial, un ovaire préacetabulaire, latéral à submédian, divisé antérieurement en trois, quatre ou cinq lobes ou digitations, des testicules

<sup>1</sup> Nous n'avons pas reçu le matériel original à l'examen.

TABLEAU II.

	<i>P. (P.) nokomis</i> Macy 1937		<i>P. (P.) lucifugi</i> Macy 1937
	Type	Paratype N° 8956	
Forme du Ver . . . . .	ovale	piriforme	ovale
Longueur du corps . .	0,94 mm	0,99 mm	0,52 mm
Largeur du corps . .	0,83	0,80	0,41
Ventouse buccale . .	66/100 $\mu$	75/93 $\mu$	73/93 $\mu$
Pharynx . . . . .	33	47	41
Ventouse ventrale . .	70	75	62
Ovaire . . . . .	121/162	183/193	95/157
Testicules . . . . .	190/150	215-230/160-200	150/95
Masse prostatique . .	160	150/170	120
Œufs . . . . .	18-19/11-12	16-21/10-12	20/11-12
Œsophage . . . . .	court	court	court
Situation de l'ovaire .	"not anterior to ventral sucker"	en grande partie précétabulaire	précétabulaire
Situation des testicules	paracétabulaires et prééquatoriaux		paracétabulaires et légèrement prééquatoriaux
Vitellogènes . . . . .	"consisting of numerous, closely packed follicles, filling most of body anterior to the testes"		"consisting of com- pact masses of fol- licles, filling most of body anterior to testes..."
Distribution géogr. .	St Paul, Minn.		Minneapolis, Minn.
Hôtes . . . . .	<i>Eptesicus fuscus</i> <i>Lasiurus borealis</i>		<i>Myotis lucifugus</i>

paracétabulaires, plus gros que la masse prostatique (voir tableau III). Cette espèce orientale porte le nom de *Prosthodendrium (Paralecithodendrium) hepaticum* Chen 1954, le matériel-type ayant été trouvé dans le foie et les canaux biliaires (tandis que la forme *ovimagosum compactum* se localisait à l'intestin).

On rapprocherait facilement de *P. (P.) hepaticum* le *Paralecithodendrium molenkampii* de LIE-KIAN-JOE (1951), décrit comme parasite humain dans l'île de Java et que Molenkamp avait déjà récolté dans l'intestin grêle d'un Indonésien. Ce Ver a les

TABLEAU III.

	<i>P. (P.) hepaticum</i> Chen 1954			<i>P. (P.) molienkampei</i> Lie-Kian-Joc 1951
	<i>hepaticum</i> Chen 1954	<i>ovimagnosum</i> <i>compactum</i> Chen 1954	<i>ovimagnosum</i> Tubangui 1928 <i>nec</i> Bhalerao 1926	
Longueur du corps . . . . .	0,85 mm	0,58-0,73 mm	0,36-1,04 mm	0,4-0,8 mm
Largeur du corps . . . . .	0,73	0,37-0,53	0,26-0,80	0,37-0,58
Forme du corps . . . . .	largement ovale	largement ovale	piriforme à ovale	ovale ou plus ou moins rond
Ventouse buccale . . . . .	140 $\mu$	110/117 $\mu$	60-120 $\mu$	105-150 $\mu$
Ventouse ventrale . . . . .	127	82/80	50-100	100-140
Pharynx . . . . .	66/63	37/38	30-50	40-60
Rapport $\frac{\text{vent. bucc.}}{\text{vent. ventr.}}$ . . . . .	1,1	4,4	1,2	1,3
Diam. moy. corps . . . . .	5,6	5	4,7	3,7
Diam. moy. vent. bucc. . . . .				
Situation vent. ventr. . . . .	prééquatoriale	prééquatoriale	équatoriale ou prééquatoriale très courts (jusqu'à 200 $\mu$ )	postéquatoriale
Longueur des caeca . . . . .	160 $\mu$	150 $\mu$	absent	130 $\mu$
» de l'œsophage . . . . .	36	très court		très court
Ovaire . . . . .	précécabulaire, à 3 (4-5) lobes 140	précécabulaire, à 3-5 lobes 81-161	précécabulaire, lobé	précécabulaire, à 3 (4) lobes 145
diam. ant. post. . . . .	232	177-258	200-250	140
diam. transv. . . . .	107-115/155-156	99-104/123-128	100-120/150-200	90-150
Testicules . . . . .	paracécabulaires	paracécabulaires	paracécabulaires	précécabulaires
Masse prostatique . . . . .	118/100 < testicules	97/70 < testicules	70-140 < testicules	170 > testicules
Œufs . . . . .	21/11	19/11	26/14	21-26/8-13*
Hôtes . . . . .	<i>Scotophilus</i> <i>temmincki</i> <i>castaneus</i>	<i>Scotophilus</i> <i>temmincki</i> <i>castaneus</i>	<i>Scotophilus</i> <i>temmincki</i> <i>temmincki</i>	Homme
Distribution géographique . . . . .	Chine (Canton)	Chine (Canton)	Philippines (Luzon)	Java

\* D'après la description originale, les œufs mesurent 24-26/8-10  $\mu$  et d'après nos observations, 21-25/11-13  $\mu$ .

mêmes dimensions que *P. hepaticum*, un ovaire triangulaire à trois lobes (quelquefois quatre); mais l'acetabulum est équatorial ou postéquatorial, et les testicules sont nettement précétabulaires, étant situés dans la région antérieure du corps, au niveau de la masse prostatique qui est plus grande qu'eux. La ventouse buccale est relativement plus développée que celle de *P. hepaticum*: la valeur du rapport des diamètres moyens « corps/ventouse » étant

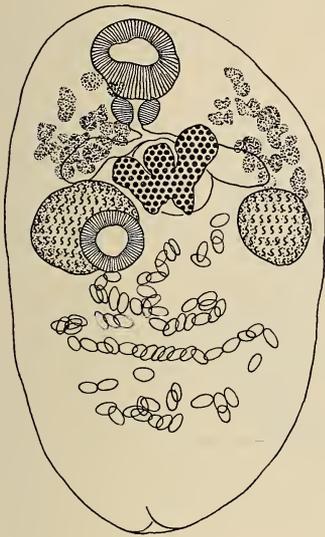


FIG. 6.

*Prosthodendrium* (*Paralecithodendrium*) *glandulosum* (Looss 1896), de *Taphozous perforatus* E. Geoffroy [R. W. Macy leg., PE 2508 A].  
Vue ventrale. Longueur: 0,56 mm.

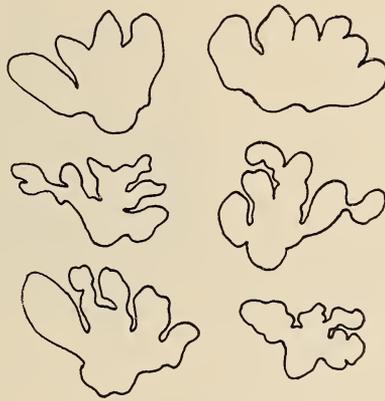


FIG. 7.

Quelques aspects de l'ovaire de *Prosthodendrium* (*Paralecithodendrium*) *hepaticum* Chen 1954, de *Scotophilus temmincki castaneus* Gray (d'après CHEN 1954).

de 3,7 (d'après la figure 7 de la description originale) au lieu de 4,7 à 5,6 (voir tableau III).<sup>1</sup> Bien qu'il s'agisse très probablement d'un parasite erratique, ces différences justifient jusqu'à preuve du contraire le maintien de *P. molenkampi* qui d'ailleurs aurait la priorité sur *P. hepaticum*.

Quant au type subgénérique, *Prosthodendrium* (*Paralecithodendrium*) *glandulosum* (Looss 1896), il a été retrouvé en Égypte par

<sup>1</sup> D'après notre examen, les œufs de *P. (P.) molenkampi* mesurent 21-25/11-13  $\mu$ .

T. ODHNER (1911) chez un *Lavia frons* (E. Geoffr.) [= *Megaderma frons*], puis à plusieurs reprises par R. W. MACY, D. HEYNEMAN et R. E. KUNTZ (1961) dans diverses Chauves-souris: *Taphozous nudiventris* Cretzschmar, *Taphozous perforatus* E. Geoffroy, *Rhinolophus clivosus brachygnathus* Andersen, *Rhinopoma microphyllum* (Brünnich) et *Rhinopoma hardwickei cystops* Thomas. Ces trois auteurs lui ont attribué comme synonyme le *Distomum obtusum* Looss 1896, trouvé plusieurs fois dans l'intestin du Caméléon, par Looss à Alexandrie, et une fois dans le même hôte, par ODHNER

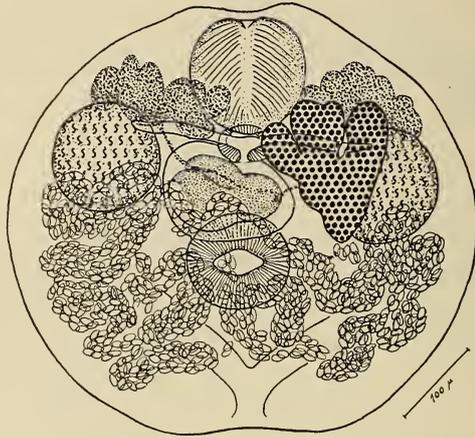


FIG. 8.

*Prosthodendrium* (*Paralecithodendrium*)  
*molenkampi* Lie-Kian-Joe 1951.

Vue dorsale (d'après LIE-KIAN-JOE 1951, fig. 7).

au Caire. Nous réunissons dans le tableau IV les mesures données par ces divers auteurs et y ajoutons celles que nous avons prises sur les 9 exemplaires reçus du D<sup>r</sup> R. W. Macy et identifiés par lui (hôte: *Taphozous perforatus* E. Geoffroy; Giza Pyramid, 14.V. 1951) (fig. 4-6).

Comme nous l'avons dit (p. 386, note 1), DOLLFUS (1937, p. 12) admettait l'identité de *Distomum glandulosum* et de *D. chefrenianum* Looss 1896; celui-ci paraît bien être la forme immature du premier (hôte commun: *Rhinopoma microphyllum*). Cette synonymie est admise par CHEN (1954, p. 158).

La variété décrite sommairement par BHALERAO (1926, p. 183) sous le nom de « *Lecithodendrium glandulosum porodavi* » se rapporte

TABLEAU IV.  
*Prosthodendrium (Paralecithodendrium) glandulosum* (Looss)

	<i>glandulosum</i>			<i>obtusum</i>		
	Looss 1896	ODHNER 1911	MACY et al. 1961	nos mesures (coll. R. W. Macy)	Looss 1896	ODHNER 1911
Longueur du corps . . . . .	1,3-1,4 mm	0,6 mm	0,86 mm	0,51-0,71 mm	jusqu'à 2,4 mm	0,9-1 mm
Largeur du corps . . . . .	0,70	0,6	1,08	0,53-0,59	1,65	0,9-1
Ventouse buccale . . . . .	110 $\mu$	—	153 $\mu$	100-120/105-130 $\mu$	270 $\mu$	200-220 $\mu$
Ventouse ventrale . . . . .	90	—	170	63-78 / 68-82	220	160
Pharynx . . . . .	40	—	—	42-50 / 50-57	—	—
Œsophage . . . . .	150	—	—	30-40	100	—
Ovaire . . . . .	—	—	180	105-145/190-225	—	—
Testicules . . . . .	230/150	—	300	100-128/120-157	—	—
Masse prostatique . . . . .	—	—	320	105-125/150-170	max. 450	—
Œufs . . . . .	18/10	—	20-21/11-13	17-23 / 9-12	25/11	—
Situation de l'acetabulum . . . . .	légèrement postacétabulaire	—	équatoriale	46-54/100	légèrement précétabulaire	équatoriale
Diam. moy. ventr. bucc. . . . .	2,7	—	—	2,1-2,4	—	—
Diam. moy. pharynx . . . . .	—	—	—	—	—	—
Diam. moy. corps . . . . .	9,3	—	6,3	4,5-6	7,5	4,5
Diam. moy. vent. bucc. . . . .	—	—	—	—	—	—
Hôtes . . . . .	Diverses Chauves-souris					Caméléon
Distribution géographique . . . . .	Égypte					Égypte

assez bien à *Prosthodendrium (Paralecithodendrium) hepaticum* Chen. A défaut de données plus précises et dans l'impossibilité d'obtenir le matériel original, nous renonçons à en préciser l'attribution.

Ainsi donc, six espèces constituent le sous-genre *Paralecithodendrium* Odhner 1911, pour lequel nous proposons la diagnose suivante:

*Lecithodendriinae*: *Prosthodendrium* à ovaire adulte fortement lobé (souvent tri- à multilobé) ou presque branchu antérieurement, généralement précécabulaire (quelquefois paracécabulaire), sub-médian à latéral (dextre).

Espèce-type: *Prosthodendrium (Paralecithodendrium) glandulosum* (Looss 1896) Odhner 1911 et Dollfus 1931 [syn. *Distomum obtusum* Looss 1896 et probablement *D. chefrenianum* Looss 1896].

#### DIAGNOSES DES 6 ESPÈCES

*Prosthodendrium (Paralecithodendrium) aranhai* Lent, de Freitas et Proença 1945. — Corps arrondi ( $\pm 1$  mm), plus large que long par contraction (jusqu'à 1,02-1,16/1,12-1,29 mm), à cuticule inerme. Ventouse buccale (57-80/80-98  $\mu$ ) plus petite que l'acécabulum postéquatorial (80-115  $\mu$ ). Oesophage long (150-250  $\mu$ ); caeca étroits et légèrement récurrents, se terminant devant les testicules situés très en avant de la zone acécabulaire et antérieurs à la volumineuse masse prostatique. Ovaire trilobé, relativement petit, situé entre cette dernière et le testicule droit. Vitellogènes précaecaux, constitués par de nombreux follicules localisés dans la zone œsophagienne (dans la concavité des caeca). Oeufs 16-21/10-15  $\mu$ . Paraguay et Brésil.

Synonyme: *Paralecithodendrium brachycolon* de Freitas et Dobbin 1960.

*Prosthodendrium (Paralecithodendrium) glandulosum* (Looss 1896). — Corps ovale à fusiforme (0,56-2,40/0,35-1,65 mm), s'arrondissant par contraction au point d'être plus large que long (0,51-0,86/0,53-1,08 mm), à cuticule apparemment inerme.<sup>1</sup> Ven-

<sup>1</sup> Avec de fortes lentilles, dit Looss à propos de son *Distomum obtusum*, on distingue « une quantité innombrable de pointes fines » ne mesurant pas plus de 1,5  $\mu$ .

touse buccale (100-270  $\mu$ ) plus grande que l'acetabulum <sup>1</sup> équatorial (70-220  $\mu$ ). Oesophage court (jusqu'à 150  $\mu$ ); caeca courts, se terminant en massue devant les testicules plus ou moins préacétabulaires, marginaux, subégaux à la masse prostatique, jusqu'à deux fois plus gros (100-450  $\mu$ ) que la ventouse buccale. Ovaire moyen, préacétabulaire, submédian à latéral (dextre), d'abord trilobé (chez les exemplaires jeunes), puis plurilobé, découpé sur tout son pourtour (à lobes radiaires, parfois lobulés), en sorte qu'il peut apparaître amibiforme, n'excédant pas transversalement la distance intertesticulaire. Vitellogènes précaecaux, moyennement développés, constituant deux amas de follicules distants de la ligne médiane. Oeufs 17-25/9-13  $\mu$ . Trouvé chez diverses Chauves-souris et chez le Caméléon en Égypte.

Synonymes: *Distomum glandulosum* Looss 1896, *D. obtusum* Looss 1896 et probablement *D. chefrenianum* Looss 1896.

*Prosthodendrium (Paralecithodendrium) hepaticum* Chen 1954. Corps largement ovale à piriforme (0,36-1,04/0,26-0,80 mm), à cuticule très finement spinescente. Ventouse buccale (60-140  $\mu$ ) plus grande que l'acetabulum (50-127  $\mu$ ) prééquatorial (rapport des diamètres moyens: corps/ventouse buccale = 4,7-5,6). Oesophage et caeca très courts, ceux-ci se terminant devant les testicules paracétabulaires et submarginaires (100-120/120-200  $\mu$ ), plus gros que la masse prostatique (70-140  $\mu$ ). Ovaire (80-160/175-260  $\mu$ ) plus grand que cette dernière, situé entre elle et le testicule droit, préacétabulaire, latéral à submédian (dextre) et développé en forme d'éventail à 3 (4 ou 5) lobes ou digitations antérieurs, à découpeure rappelant parfois la feuille d'acanthé. Vitellogènes précaecaux, moyennement développés, constitués par 20 à 40 follicules de chaque côté, à la hauteur du pharynx. Oeufs 19-26/11-14  $\mu$ . Parasite de divers *Scotophilus*. Chine (Canton) et Philippines (Luzon).

Synonymes: *Lecithodendrium ovimagosum* Tubangui 1928 *nec* Bhalerao 1926; *Prosthodendrium ovimagosum compactum* Chen 1954.

*Prosthodendrium (Paralecithodendrium) molenkampii* Lie-Kian-Joe 1951. Corps ovale (0,40-0,80/0,37-0,58 mm) ou arrondi, plus large que long par contraction, à cuticule finement spinescente

<sup>1</sup> MACY, HEYNEMAN et KUNTZ (1961) décrivent et figurent un exemplaire très contracté, ayant l'acetabulum plus grand que la ventouse buccale.

(en tout cas dans la région acétabulo-génitale). Ventouse buccale (105/150  $\mu$ ) légèrement plus grande que l'acetabulum (100/140  $\mu$ ) équatorial ou postéquatorial (rapport des diamètres moyens: corps/ventouse buccale = 3,7).<sup>1</sup> Oesophage et caeca très courts, ceux-ci se terminant devant les testicules préacétabulaires, prééquatoriaux et submarginiaux (90-150  $\mu$ ), plus petits que la masse prostatique (jusqu'à 170  $\mu$  de diamètre). Ovaire plus petit que cette dernière, situé entre elle et le testicule droit, préacétabulaire, latéral (dextre) et développé en forme d'éventail trilobé (parfois quadrilobé). Vitellogènes précaecaux, constitués d'assez gros follicules. Oeufs 21-26/8-13  $\mu$ . Trouvé chez l'Homme, en Indonésie (Java).

*Prosthodendrium (Paralecithodendrium) nokomis* Macy 1937. Corps ovale à piriforme (0,52-0,99/0,41-0,83 mm), à cuticule inerme, à ventouses petites. Ventouse buccale (66-75/93-100  $\mu$ ) plus grande que l'acetabulum (62-75  $\mu$ ) plus ou moins prééquatorial (rapport des diamètres moyens: corps/ventouse buccale = 11).<sup>2</sup> Oesophage court; caeca se terminant devant les testicules marginaux, prééquatoriaux et paracétabulaires. Ovaire irrégulièrement lobé, para- ou préacétabulaire. Vitellogènes à très nombreux follicules constituant deux amas compacts dans le tiers antérieur du corps, masquant les caeca et rapprochés de la ligne médiane. Oeufs 16-21/10-12  $\mu$ . États-Unis.

Synonyme: *Prosthodendrium (Paralecithodendrium) lucifugi* Macy 1937.

*Prosthodendrium (Paralecithodendrium) ovimagnosum* (Bhalerao 1926).— Corps arrondi à piriforme ou fusiforme (0,40-1,40/0,40-1,15 mm), à cuticule inerme. Ventouse buccale (120-150  $\mu$ ) plus grande que l'acetabulum (80-130  $\mu$ ) prééquatorial (rapport des diamètres moyens: corps/ventouse buccale = 6,3-8,5). Oesophage court (jusqu'à 100  $\mu$ ); caeca courts (180-390  $\mu$ ), se terminant devant les testicules paracétabulaires et marginaux (160-320/170-320  $\mu$ ), plus gros que la masse prostatique (125-200/145-220  $\mu$ ). Ovaire grand (150-240/340-570  $\mu$ ), multilobé antérieurement, préacétabulaire, médian ou submédian, débutant entre cette dernière

<sup>1</sup> D'après la figure 7 de la description originale.

<sup>2</sup> Sur le matériel-type.

et le testicule droit pour se développer transversalement et plus ou moins asymétriquement en une crête coralloïde ou flabellée, pouvant occuper plus de la distance intertesticulaire. Vitellogènes précaecaux, moyennement développés, constitués par 25 à 30 follicules de chaque côté. Oeufs 15-22/9-13  $\mu$ . Parasite de divers Chiroptères. Birmanie, Inde, Mandchourie, Abyssinie.

Synonymes: *Lecithodendrium ovimagnosum* Bhalerao 1926, *L. asadai* Fukui et Ogata 1938; *Paralecithodendrium magnioris* Gupta et Bhardwaj 1958.

CLÉ DE DÉTERMINATION DES ESPÈCES  
DU SOUS-GENRE *PARALECITHODENDRIUM*  
ODHNER 1911

1. Ventouse buccale < acetabulum qui est postéquatorial.  
[Ovaire trilobé, relativement petit. Testicules très en avant de la zone acétabulaire. Oesophage long de 150-250  $\mu$ ].  
Paraguay et Brésil .  
    *P. (P.) aranhai* Lent, de Freitas et Proença 1945  
Ventouse buccale > acetabulum . . . . . 2
2. Ovaire fortement développé transversalement (jusqu'à 570  $\mu$ ) et multilobé antérieurement, en forme de crête coralloïde ou flabellée, pouvant occuper plus de la distance intertesticulaire. Birmanie, Inde, Mandchourie, Abyssinie.  
    *P. (P.) ovimagnosum* (Bhalerao 1926)
- Ovaire moyen, dont l'axe transversal (jusqu'à 250  $\mu$ ) n'excède pas (ou guère) la distance intertesticulaire . . . 3
3. Vitellogènes constitués par de très nombreux follicules formant deux amas compacts qui occupent le tiers antérieur du corps, masquant les caeca et rapprochés de la ligne médiane. Ovaire souvent ou en partie dans la zone acétabulaire. Ventouses relativement petites. États-Unis  
    *P. (P.) nokomis* Macy 1937
- Vitellogènes moins étendus, constitués par 20 à 40 follicules assez gros et précaecaux, formant deux amas généralement distants de la ligne médiane. Ovaire toujours précétabulaire. Ventouses moyennes . . . . . 4

4. Ovaire d'abord trilobé, puis plurilobé, amibiforme, découpé sur tout son pourtour. Testicules marginaux, subégaux à la masse prostatique. Égypte.

*P. (P.) glandulosum* (Looss 1896)

- Ovaire d'abord trilobé, puis en forme d'éventail à 3, 4 ou 5 lobes dirigés antérieurement. Testicules latéraux. Asie. 5

5. Ovaire et testicules plus grands que la masse prostatique. Acetabulum prééquatorial. Testicules paracétabulaires. Rapport des diamètres moyens: corps/ventouse buccale = 4,7-5,6. Parasite de divers *Scotophilus*. Chine (Canton) et Philippines (Luzon).

*P. (P.) hepaticum* Chen 1954

- Ovaire et testicules plus petits que la masse prostatique. Acetabulum postéquatorial. Testicules nettement préacétabulaires. Rapport des diamètres moyens: corps/ventouse buccale = 3,7. Trouvé chez l'Homme en Indonésie (Java).

*P. (P.) molenkampii* Lie-Kian-Joe 1951

## RÉSUMÉ

Les diagnoses et les synonymies des 6 espèces attribuables au sous-genre *Paralecithodendrium* Odhner 1911 sont établies ainsi qu'une clé de détermination.

Sont exclus du sous-genre: *P. liliputianum* Travassos 1928 (attribué par TEIXEIRA DE FREITAS (1961) au genre *Edcaballerotrema* Freitas 1960); *P. skrjabini* Shaldibin 1948, en raison de l'absence d'une masse prostatique préacétabulaire et de la présence d'une fausse poche du cirre (rapprochement éventuel de *Limatulum* Travassos 1921 *sensu*); *Prosthodendrium (Paralecithodendrium) tetralobulatum* Caballero 1943, transféré dans le sous-genre *Prosthodendrium* Dollfus 1931 et considéré comme identique à *paeminosum* Caballero 1943 (= *Prosthodendrium (Prosthodendrium) naviculum* Macy 1936).

*Lecithodendrium anticum* Stafford 1905, attribué par ODHNER à *Paralecithodendrium*, est relégué dans les « *species inquirendae* ».

## SUMMARY

Diagnoses and synonyms of 6 species attributed to the sub-genus *Paralecithodendrium* Odhner 1911 are established together with

a key. Are removed from the sub-genus: *P. liliputianum* Travassos 1928 (attributed to the genus *Edcaballerotrema* Freitas 1960); *P. skrjabini* Shaldibin 1948 on account of its lacking a preacetabular prostatic mass and having a pseudo-cirrus pouch (eventual relationship with *Limatulum* Travassos 1921 *sensu*); *Prosthodendrium* (*Paralecithodendrium*) *tetralobulatum* Caballero 1943 is transferred to the sub-genus *Prosthodendrium* Dollfus 1931 and is considered identical to *paeminosum* Caballero 1943 (= *Prosthodendrium* (*Prosthodendrium*) *naviculum* Macy 1936). *Lecithodendrium anticum* Stafford 1905 placed by Odhner in the genus *Paralecithodendrium* is considered a *species inquirenda*.

### ZUSAMMENFASSUNG

Es werden die Diagnosen und die Synonyme der 6 zur Untergattung *Paralecithodendrium* Odhner 1911 gehörenden Arten gegeben, sowie ein Bestimmungsschlüssel.

Nicht zu dieser Untergattung gehören: *P. liliputianum* Travassos 1928 (durch TEIXEIRA DE FREITAS 1961 der Gattung *Edcaballerotrema* Freitas 1960 zugewiesen); *P. skrjabini* Shaldibin 1948, weil sie keine Prostatamasse vor dem Bauchsaugnapf hat und dafür einen falschen Cirrusbeutel (eventuell in die Nähe von *Limatulum* Travassos 1921 zu stellen); *Prosthodendrium* (*Paralecithodendrium*) *tetralobulatum* Caballero 1943 gehört in die Untergattung *Prosthodendrium* Dollfus 1931 und dürfte identisch sein mit *paeminosum* Caballero 1943 (= *Pr. naviculum* Macy 1936). *Lecithodendrium anticum* Stafford 1905, welche Art ODHNER (1911) zu *Paralecithodendrium* stellte, wird hier zu den "*species inquirendae*" verwiesen.

### BIBLIOGRAPHIE

- BHALERAO, G. D. 1926. *The intestinal parasites of the bat—(Nyctinomus plicatus) with a list of the Trematodes hitherto recorded from Burma.* J. Burma Res. Soc. Rangoon 15 (3): 181-195.
- CABALLERO, E. 1943. *Algunas especies de Trematodos de los Murcielagos de la region de Izucar de Matamoros, Pue.* V. An. Inst. Biol. Mexico 14 (2): 423-430.

- CABALLERO, E. 1960. *Trematodos de los Murcielagos de Mexico. VIII. Catalogo taxonomico de los Trematodos que parasitan a los Murcielagos (Mammalia, Chiroptera Blumenbach, 1774)*. An. Inst. Biol. Mexico 31 (1-2): 215-287.
- CHEN, H. T. 1954. *On the taxonomy of Prosthodendrium Dollfus, 1931 and Longitrema gen. nov., with a description of two new species and a new variety (Trematoda: Lecithodendriidae)*. Acta Zool. Sinica 6 (2): 176-182 (texte chinois: 147-175).
- DOLLFUS, R. Ph. 1937. *Sur Distoma ascidia P. J. Van Beneden 1873 [nec Linstow, nec Looss] et le genre Prosthodendrium R. Ph. Dollfus 1931 [Trematoda. Lecithodendriinae]*. Bull. Mus. Hist. nat. Belg. 13 (23): 1-21.
- DUBOIS, G. 1955. *Les Trématodes de Chiroptères de la collection Villy Aellen*. Rev. suisse Zool. 62 (3): 469-506.
- 1960. *Contribution à l'étude des Trématodes de Chiroptères. Revision du sous-genre Prosthodendrium Dollfus 1931 et des genres Lecithodendrium Looss 1896 et Pycnoporus Looss 1899*. Rev. suisse Zool. 67 (1): 1-80.
- 1961. *Contribution à l'étude des Trématodes de Chiroptères. Le genre Acanthatrium Faust 1919*. Rev. suisse Zool. 68 (29): 273-304.
- FUKUI, T. and T. OGATA. 1938. *A new trematode of Manchurian bat*. Dobutsugaku-Zasshi 51: 98-99 (en japonais).
- 1941. *A new species of trematode from a Manchurian bat*. Bull. biogeogr. Soc. Japan 11 (9): 69-76.
- GUPTA, N. K. and O. N. BHARDWAJ. 1958. *On two new trematodes of bats, Lyroderma lyra (Geoffroy) in Gurdaspur, India*. Res. Bull. Panjab Univ. N° 141 (Zool.): 75-79.
- JOYEUX, Ch., BAER, J. G. et R. MARTIN, 1937. *Sur quelques helminthes de la Somalie-Nord. (Deuxième note.)* Bull. Soc. Path. exot. 30: 416-422.
- LENT, H., TEIXEIRA DE FREITAS, J. F. e M. C. PROENÇA. 1945. *Trematódeos de morcegos colecionados no Paraguay*. Rev. Brasil Biol. 5 (4): 499-507.
- LIE-KIAN-JOE. 1951. *Some human flukes from Indonesia*. Doc. neerl. et indon. de morb. trop. 3 (2): 105-116.
- LOOSS, A. 1896. *Recherches sur la faune parasitaire de l'Égypte. Première partie*. Mém. Inst. Égypt. 3: 1-252.
- MACY, R. W. 1937. *Two new species of Paralecithodendrium (Trematoda) from bats*. Papers on Helminthology, Skrjabin jubilee vol. Moscow 1937: 363-365.
- MACY, R. W., HEYNEMAN, D. and R. E. KUNTZ, 1961. *Records of Trematodes of the Families Lecithodendriidae, Dicrocoeliidae, and Heterophyidae from Chiroptera Collected in Egypt and Yemen, S. W. Arabia*. Proc. helminth. Soc. 28 (1): 13-17.

- ODHNER, T. 1911. *Nordostafrikanische Trematoden grösstenteils von Weissen Nil. (von der schwedischen zool. Expedition gesammelt)*. Zool. Exp. Egypt and White Nile IV, 170 p.
- SHALDIBIN in SKARBILOVICH, 1948, in SKRJABIN: [*Trematodes of animals and man*], vol. 2: 237-590, Moskva.
- STAFFORD, J. 1905. *Trematodes from Canadian vertebrates*. Zool. Anz. 28: 681-694.
- TEIXEIRA DE FREITAS, J. F. 1961. *Sobre o Paralecithodendrium liliputianum Travassos, 1928 (Trematoda)*. Mem. Inst. Oswaldo Cruz, Rio de J. 59 (1): 45-57.
- TEIXEIRA DE FREITAS, J. F. e J. E. DOBBIN JR. 1960. *Nota prévia sobre novo trematódeo de género Paralecithodendrium Odhner, 1911*. Atas Soc. Biol. Rio de J. 4 (4): 59-60.
- TRAVASSOS, L. 1921. *Contribuições para o conhecimento da fauna helmintológica brasileira. XV. Sobre as espécies brasileiras da família Lecithodendriidae Odhner 1911*. Arch. Esc. super. Agricult. e Med. veter. Nictheroy 5 (1-2): 73-79.
- 1928. *Contribution à l'étude des Lecithodendriidae du Brésil*. Mem. Inst. Oswaldo Cruz, Rio de J. 21 (1): 189-194 (en portugais); 195-199.
- TUBANGUI, M. A. 1928. *Trematode parasites of Philippine vertebrates*. Philip. Journ. Sci. 36 (3): 351-371.
- YAMAGUTI, S. 1958. *Systema Helminthum. I. The digenetic Trematodes of Vertebrates*. 1575 p., New York-London.
-



# Untersuchungen über die Wirkung der Letalfaktoren *l 52* und *l 8* von *Drosophila melanogaster*

von

**Regula Dorothea Gloor**

Zoologisch-vergleichend anatomisches Institut  
der Universität Zürich<sup>1</sup>.

Mit 20 Textabbildungen.

## INHALT

I. Einleitung . . . . .	410
II. Material und Methoden . . . . .	411
1. Zucht . . . . .	411
2. Messungen . . . . .	411
3. Histologische Untersuchungen . . . . .	412
4. Chromatographie der freien Eiweissbausteine . . . . .	412
5. Nahrungsaufnahme . . . . .	413
III. Der Faktor <i>l 52</i> . . . . .	413
1. Lokalisationsversuch und Genetik . . . . .	413
2. Beschreibung der Mutante . . . . .	415
a) Äusserlich sichtbares Schädigungsmuster . . . . .	415
b) Histologische Veränderungen der <i>l 52</i> -Larven . . . . .	419
c) Zahl der Speicheldrüsenkerne . . . . .	421
d) Nahrungsaufnahme . . . . .	421
3. Das physiologische Schädigungsmuster . . . . .	423
a) Das Verhalten der Gesamtmenge ninhydrinpositiver Stoffe im Laufe der Entwicklung . . . . .	423
b) Die freien Aminosäuren und Peptide . . . . .	424

<sup>1</sup> Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. E. Hadorn, danke ich herzlich für die Anregung und Leitung dieser Arbeit, sowie für die Ausführung der Transplantationen.

4. Transplantationsversuche . . . . .	425
5. Diskussion . . . . .	428
a) Zur chromosomalen Grundlage . . . . .	428
b) Zum Schädigungsmuster . . . . .	428
c) Der phasenspezifische Stillstand . . . . .	429
IV. Der Faktor <i>l8</i> . . . . .	430
1. Genetik . . . . .	430
2. Entwicklung der Mutante . . . . .	430
a) Schlüpfrate, Ueberlebensdauer und allgemeine Ent- wicklungsleistung . . . . .	430
b) Körperwachstum . . . . .	431
3. Histologische Merkmale . . . . .	437
a) Speicheldrüsenkerne . . . . .	437
b) Verschiedene Organsysteme . . . . .	439
4. Physiologische Phäne . . . . .	443
a) Verhalten der Gesamtmenge ninhydrinpositiver Stoffe im Laufe der Entwicklung . . . . .	443
b) Veränderung der Eiweissbauteile in der Mutante . . . . .	447
5. Transplantationsversuche . . . . .	450
6. Diskussion der Ergebnisse . . . . .	453
a) Zu den morphologischen Phänen . . . . .	453
b) Zu den Transplantationen normaler Ringdrüsen . . . . .	455
c) Zu den physiologischen Phänen . . . . .	455
Zusammenfassung, Résumé, Summary . . . . .	456
Literaturverzeichnis . . . . .	461

## I. EINLEITUNG

Neu auftretende Letalfaktoren können als spezifische Naturexperimente aufgefasst werden, die uns Einblicke in die entwicklungsphysiologische Bedeutung bestimmter Chromosomenloci vermitteln (HADORN 1955). Daher ist es angezeigt, die Wirkungsmuster möglichst vieler Letalmutanten zu analysieren; auf diesem Wege sollte es gelingen, ständig sich vermehrende Informationen über den ontogenetischen Einsatz der Gene zu gewinnen.

Aus verschiedenen mit Röntgenstrahlen und Chemikalien an *Drosophila melanogaster* durchgeführten Versuchen<sup>1</sup> wurden 17 re-

<sup>1</sup> Für die Ueberlassung des Materials spreche ich Herrn Prof. Dr. F. Sobels, Leiden, meinen besten Dank aus.

cessive Letalfaktoren des X-Chromosoms weitergezüchtet, deren Letalphase im Larven- oder Puppenstadium liegt. Die vorliegende Arbeit berichtet über die Untersuchungen an zwei dieser Letalfaktoren.

Zum Verständnis der Wirkungsweise dieser Mutanten musste zunächst die genaue Letalphase festgestellt werden. Danach wurde versucht, das Inventar der sichtbaren Phäne aufzustellen, die in ihrer Gesamtheit das mehr oder weniger komplizierte pleiotrope Schädigungsmuster (HADORN 1948) des Letalfaktors aufzeigen. Um allfällige Beziehungen zwischen morphologischen Veränderungen und abnormal verlaufenden Stoffwechselfvorgängen aufzudecken, wurde schliesslich mit papierchromatographischen Methoden versucht, eventuelle biochemische Auswirkungen der Mutationen nachzuweisen.

## II. MATERIAL UND METHODEN

### 1. Zucht.

Die Letalfaktoren *l 8* und *l 52* wurden in einem balancierten System über einem Muller-5-Chromosom *M5* (*sc<sup>s</sup> B In<sup>s</sup> ω<sup>a</sup> sc<sup>8</sup>*) auf Standardfutter bei 25° C gezüchtet. In jeder neuen Generation wurden die heterozygoten *l 8/M5* – resp. *l 52/M5* – Weibchen mit hemizygoten *M5* – Männchen aus derselben Zucht ausgekreuzt und die homozygoten *M5/M5* – Weibchen entfernt. Aus einer solchen Kreuzung gehen 50% Männchen hervor, die für den Letalfaktor hemizygot sind. Schon im zweiten Larvenstadium sind die hemizygoten *M5* – Männchen an ihren farblosen Malpighischen Gefässen von den letalen Larven mit gelben Malpighi zu unterscheiden. Der Kürze halber werden in dieser Arbeit die hemizygoten *l 8/-* und *l 52/-* Männchen als *l 8-* resp. *l 52-* Larven bezeichnet. Die für die verschiedenen Untersuchungen benötigten Tiere bestimmten Alters stammen aus Gelegen, die während 2 Stunden (h) von 20—25 Weibchen abgelegt wurden. Bei der Verwendung dieser 2 h-Gelege schwankt das Alter der Larven, von der Eiablage an gerechnet, nicht mehr als um  $\pm 1$  h. Da die letalen Larven des *l 8*-Stammes ziemlich lange überleben, wurden die 120 h alten Tiere in neue Schalen umgesetzt; dadurch sollten störende Einflüsse des nicht mehr frischen Futters vermieden werden.

### 2. Messungen.

Die einzelnen in physiologischer Lösung aus den Larven herauspräparierten Organe wurden mit einem Okularmikrometer gemessen. Durch die Wahl verschiedener Objektivvergrösserungen konnte die Messgenauigkeit der Objektgrösse angepasst werden. Für die Berechnung der

Körperlänge und Breite narkotisierte ich die Larven mit Aether, trocknete sie auf dem Objektträger mit Filterpapier und konnte dann unter dem Binokular die grösste Länge und Breite bestimmen. Für die Untersuchungen der Speicheldrüsenkerne wurden die herauspräparierten Drüsen in 10% Formol fixiert und mit Feulgen gefärbt.

### 3. *Histologische Untersuchungen.*

Das Fixieren normaler und letaler Larven in Carnoy erfolgte je nach Grösse der Tiere während 2—5 h. Nach kurzem Anfixieren wurden die Larven vorn und hinten leicht aufgerissen, was das Eindringen der Fixierflüssigkeit erleichtert. Über Aceton und tertiären Butylalkohol wurden immer 4—5 Individuen nebeneinander in Paraffin eingebettet, 6  $\mu$  dick geschnitten und mit Haematoxylin-Eosin gefärbt. Die Hämolymphe-Ausstriche färbte ich mit May-Grünwald Giemsa nach Pappenheim.

### 4. *Chromatographie der freien Eiweissbausteine.*

Für die qualitative und quantitative Untersuchung der freien Aminosäuren und Peptide wurden je 3 Larven für eindimensionale, bzw. 15 für zweidimensionale Chromatogramme den Futterschalen entnommen, in dest. Wasser gewaschen, auf Filterpapier getrocknet und darauf in einem Glasröhrchen homogenisiert. Das Abtrennen der Körpereiwisse erfolgte durch Extrahieren mit 10 resp. 40 mm<sup>3</sup> 80% Methanol und nachfolgendes Zentrifugieren. Die überstehende Flüssigkeit wurde auf Whatman I — Filterpapier (28×46 cm) übertragen. Dabei zeigte es sich, dass auf den eindimensionalen Chromatogrammen die Trennung der einzelnen Stoffe wesentlich besser ist, wenn das Filterpapier vorher während mindestens 24 h absteigend mit 3% NH<sub>3</sub> — Wasser gewaschen wird. Für die Chromatographie-Methoden waren folgende Arbeiten wegweisend: BOISSONNAS (1950), HADORN und MITCHELL (1951), BRUSH und MITARBEITER (1951), AUCLAIR und DUBREUIL (1953), CHEN und HADORN (1954), STUMM-ZOLLINGER (1954), BENZ (1955) und FAULHABER (1959). Die eindimensionalen Chromatogramme entwickelte ich zweimal aufsteigend in 70% Propanol+1% NH<sub>3</sub>, die zweidimensionalen in 70% Propanol aufsteigend in der ersten Dimension und absteigend in wassergesättigtem Phenol in der zweiten Dimension. Die getrockneten Chromatogramme wurden durch eine 0,5% Lösung von Ninhydrin in Aceton gezogen, und die blauvioletten und gelben Flecken der ninhydrinpositiven Stoffe durch Aufhängen während 10 Min. bei Zimmertemperatur und anschliessendes Erwärmen auf 60° C (30 Min.) sichtbar gemacht.

Zur quantitativen Auswertung der eindimensionalen Chromatogramme wurden die Bogen in je 3 cm breite Streifen aufgeteilt, die jeweils die Flecken einer Einzelbestimmung enthielten. Als Kontrolle diente für jedes Chromatogramm ein Blindwertstreifen der gleichen Breite. Mit einem Photovolt Densitometer (Spinco-Analytrol) konnten

die so erhaltenen Streifen direkt ausgewertet werden. Für die quantitative Bestimmung der zweidimensionalen Chromatogramme planimetrierte ich die Flächeninhalte der einzelnen Flecken, um die Blindwertkorrektur des Chromatographiepapiers berechnen zu können. Das Eluieren der ninhydrinpositiven Stoffe erfolgte in saurer Methanol-Cu(NO<sub>3</sub>)<sub>2</sub>-Lösung (500 ml Methanol, 2 ml gesättigte, wässrige Cu(NO<sub>3</sub>)<sub>2</sub>-Lösung und 0,3 ml 10%-ige HNO<sub>3</sub>). Die Flecken und eine Papierblindprobe von bekannter Fläche wurden ausgeschnitten und im Reagensglas mit je 5 ml Methanol-Cu(NO<sub>3</sub>)<sub>2</sub>-Lösung eluiert. Frühestens nach zwei Stunden konnte im Beckman-Spektrophotometer bei konstanter Wellenlänge von 510 m  $\mu$  die photometrische Bestimmung der Extinktionswerte vorgenommen werden.

Zur Bestimmung der Gesamtmenge der ninhydrin-positiven Stoffe wurde je eine Larve direkt auf dem Chromatographiepapier mit einem Glasstab zerquetscht, die Chromatogramme aufsteigend in 70% Propanol entwickelt und anschliessend die Freien Aminosäuren und Peptide mit Ninhydrin sichtbar gemacht. Für die quantitative Auswertung wurden gleichgrosse Streifen, welche je die ninhydrin-positiven Stoffe eines Tieres enthielten, aus dem Chromatogramm herausgeschnitten und zur Kontrolle pro Bogen ein Blindwertstreifen gleichen Flächeninhaltes untersucht. Die ninhydrin-positiven Stoffe wurden in 5 ml Methanol-Kupferlösung eluiert.

#### 5. Nahrungsaufnahme.

Um die Nahrungsaufnahme der überlebenden letalen Tiere zu prüfen, wurde die Frischhefe mit Tierkohle, Neutralrot oder Lackmus vermengt und in bestimmten Zeitabständen diese Stoffe im Darm der Larven nachgewiesen.

### III. DER FAKTOR *l 52*

#### 1. LOKALISATIONSVERSUCH UND GENETIK

Der Faktor *l 52* ist ein rezessiver geschlechtsgekoppelter Letalfaktor. Zur Lokalisation wurden die Crossing-overs zwischen dem *l 52*-Chromosom und einem X-Chromosom mit den rezessiven Faktoren *sc ec ct v g f* (*scut* 0,0, *echinus* 5,5, *cut* 20,0 *vermilion* 33,0, *garnet* 44,4, *forked* 56,7) bestimmt. Männchen und Weibchen wurden getrennt ausgezählt, da die Lage der X-chromosomalen Letalfaktoren in Bezug auf die Markierungsloci daran zu erkennen ist, dass nur für die zwei dem Letalfaktor benachbarten rezessiven Loci beide Rekombinationstypen unter den ausgezählten Männchen gefunden werden können. Nehmen wir zum Beispiel an, der zu bestimmende Letalfaktor *l* liege zwischen *ec* und *ct*. In der  $F_1$

der Kreuzung  $sc\ ec\ +^l\ ct\ v\ / +^{sc}\ +^{ec}\ l\ +^{ct}\ +^v \times sc\ ec\ +^l\ ct\ v\ / -$  wird sich für ein Crossing-over zwischen  $sc$  und  $ec$  nur die Neukombination  $+^{sc}\ ec\ +^l\ ct\ v$  unter den ausgezählten Männchen finden, da die komplementäre Kombination den Faktor  $l$  aufweist ( $sc\ +^{ec}\ l\ +^{ct}\ +^v$ ) und somit letal ist. Dasselbe gilt auch für den Austausch zwischen  $ct$  und  $v$ . Nur für den Sektor  $ec-ct$  erhalten wir beide Möglichkeiten, da das Crossing-over sowohl rechts, wie links von  $l$  auftreten kann und einmal  $+^{sc}\ +^{ec}$  mit  $+^l\ ct\ v$ , das andere Mal  $sc\ ec\ +^l$  mit  $+^{ct}\ +^v$  kombiniert.

Im Falle von  $l\ 52$  fanden sich nun aber unter den 693 ausgezählten Männchen für keinen der 6 Markierungsfaktoren beide Rekombinationen. Danach muss der Letalfaktor  $l\ 52$  sehr nahe bei einem der bekannten Loci liegen, sodass ein Crossing-over sehr selten ist, oder aber er liegt rechts von *forked* (d.h. zwischen  $f$  und der SFA), da nur Männchen, die das Merkmal *forked* tragen, vital sind. Ein genauer Locus kann somit für den Letalfaktor  $l\ 52$  noch nicht angegeben werden.

TABELLE 1.

*Gezählte (gez) und erwartete (erw) Austauschhäufigkeiten zwischen den Loci  $sc, ec, ct, v, g, f$  des X-chromosoms bei  $sc\ ec\ ct\ +^l\ (?)\ v\ g\ f\ / +^{sc}\ +^{ec}\ +^{ct}\ l\ (?)\ +^v\ +^g\ +^f$  — Weibchen. Chr. S. Chromosomen-Sektor; erw Co erwartete Crossingover-Häufigkeit; n Co non Crossovers; N Gesamtzahl.*

Chr. S	♂			♀			♂+♀			erw Co
	gez	erw	Co in %	gez	erw	Co in %	gez	erw	Co in %	
$sc/ec$	38	38	5,5	124	77	8,9	162	115	$7,8 \pm 0,59$	5,5
$ec/ct$	153	101	22,1	315	202	22,6	468	302	$22,4 \pm 0,91$	14,5
$ct/v$	97	90	14,0	206	181	14,8	303	251	$14,5 \pm 0,77$	13,0
$v/g$	44	79	6,3	99	159	7,1	143	238	$6,9 \pm 0,56$	11,4
$g/f$	25	85	3,6	64	171	4,6	89	256	$4,3 \pm 0,44$	12,3
n Co	316	300	—	583	601	—	919	922	—	—
N	693	693	51,5	1391	1391	59,0	2084	2084	$55,9 \pm 1,09$	56,7

Es fällt jedoch auf, dass die beobachteten Austauschhäufigkeiten für die einzelnen Loci nicht den erwarteten Werten entsprechen, die gesamte Crossing-over-Rate für das ganze Chromosom aber nicht verändert ist. Vergleichen wir in Tab. 1 die Crossing-over-

Werte für Männchen, Weibchen und für das Total der untersuchten Fliegen mit den in der letzten Kolonne rechts angegebenen erwarteten Austauschhäufigkeiten, so sehen wir, dass für den Chromosomenabschnitt *ec-ct* viel zu viele Crossing-overs beobachtet werden. Um einen Klassifikationsfehler kann es sich dabei kaum handeln, da alle diese Tiere das Normalallel des oft nicht ganz deutlich zu erkennenden Faktors *echinus* tragen. Der Zunahme in diesem Chromosomenabschnitt steht nun aber im Bereiche von *garnet* und *forked* eine deutliche Verminderung der auftretenden Crossing-overs gegenüber. Auf eine mögliche Deutung dieser Phänomene werden wir später noch zu sprechen kommen (S. 428).

## 2. BESCHREIBUNG DER MUTANTE

### a) *Aeusserlich sichtbares Schädigungsmuster.*

#### *α) Schlüpftrate und Ueberlebensdauer.*

Die Schlüpftrate der Nachkommen aus der Kreuzung *l 52/M5* × *M5/-*, die zu 50% letale Männchen ergeben sollte, ist im Vergleich zum Wildstamm „*Sevelen*“ nur leicht vermindert. Von 683 ausgezählten Eiern schlüpften bis 26 h nach der Eiablage 611 Larven, dies entspricht einer durchschnittlichen Rate von 89,5% gegenüber 96% bei einem Wild-Kontrollstamm („*Sevelen*“). Entfernt man aus 1 h-Gelegen alle 30 Min. die frisch geschlüpften Larven und zieht sie in getrennten Schalen auf, so zeigt es sich, dass die letalen *l 52*-Larven meist erst zwischen 22 und 26 h, ihre normalen Geschwister aber schon zwischen 20-23 h nach der Eiablage schlüpfen. Demnach greift der Letalfaktor *l 52* in geringem Ausmasse schon in die frühesten Entwicklungsprozesse ein und bedingt dadurch ein späteres Schlüpfen und eine eventuell leicht erhöhte embryonale Sterblichkeit. Genauere Aussagen sind jedoch nicht möglich, da die Embryonen nicht speziell untersucht wurden.

Die frisch geschlüpften letalen Lärvchen unterscheiden sich in der Grösse noch kaum von den Kontrollen und fressen wie diese. Doch bleiben sie bald im Wachstum zurück, häuten sich aber noch vom 1. zum 2. Larvenstadium. Auf diesem Stadium überleben nun die letalen Tiere noch längere Zeit, zum Teil bis 8 Tage nach der Eiablage. Im Gegensatz zur Mutante *letalmeander*, die allerdings noch die Häutung zum 3. Stadium vollzieht (SCHMID 1949), scheinen

bei *l 52* alle Organe gleichzeitig ihr Wachstum einzustellen, sodass wir proportioniert verkleinerte Larven des 2. Stadiums feststellen. An folgenden Merkmalen sind die *l 52*-Tiere leicht von ihren normalen Geschwistern zu unterscheiden:

1. Die Körpergrösse der Larven ist deutlich vermindert.
2. Der Fettkörper ist nur mangelhaft ausgebildet, die Larven erscheinen daher viel durchsichtiger als normale Geschwister.
3. In den meisten Fällen kann eine Melanisierung des Analogorganes (GLOOR und CHEN 1950) beobachtet werden.

In keiner der verschiedenen Zuchten vermochten sich die letalen *l 52*-Larven über das 2. Stadium hinaus zu entwickeln. Somit gehört *l 52* zu den wenigen bis jetzt bekannten Letalfaktoren, deren Hauptletalphase im zweiten Larvenstadium liegt (vg. RIZKI 1952).

#### β) Körperwachstum.

Für die Untersuchungen des Körperwachstums wurden in Abständen von 24 h je 20 Tiere den Zuchtschalen entnommen und ihre Länge und grösste Breite bestimmt (vgl. S. 414). Da sich die letalen Larven des 1. Stadiums noch nicht eindeutig von ihren normalen Geschwistern unterscheiden lassen, zogen wir die Tiere einzeln in kleinen Schalen auf, sodass die gemessenen Letalen später mit Sicherheit von den Kontrollen getrennt werden konnten. Die *l 52*-Tiere wurden über die Verpuppungszeit der Kontrollen hinaus bis zum 8. Tage nach der Eiablage weitergezüchtet. Zu diesem Zeitpunkte sterben mehr als 80% der Tiere; nur wenige überleben bis zum 9. Tag.

In Abb. 1 sind die Messresultate wiedergegeben. Die Ergebnisse für die Kontrollen stimmen im wesentlichen mit denen von GLOOR (1943) und SCHMID (1949) überein; allerdings geben diese Autoren für die ersten Stadien etwas tiefere Masszahlen an. Andererseits fand GLOOR für die 96 stündigen Larven leicht höhere Werte.

Schon kurz nach dem Schlüpfen, das ca. 20-26 h nach der Eiablage erfolgt, verlangsamten die *l 52*-Larven ihr Wachstum gegenüber den +/- Tieren. So finden wir den Mittelwert der Letalen schon im ersten Larvenstadium (Messpunkt 30 h) unter dem Normalwert. Die *l 52*-Larven erreichen ihre Maximalgrösse erst 168 h nach der Eiablage; sie haben dann annähernd die Körper-

länge normaler Kontrollen des 2. Stadiums kurz vor der Häutung zum 3. Stadium erreicht. Zu diesem Zeitpunkt wird das Wachstum der Larven vollständig eingestellt, und sie sterben nach 1 bis 2 Tagen. Das leichte Abfallen der Kurve in Abb. 1 zwischen 168

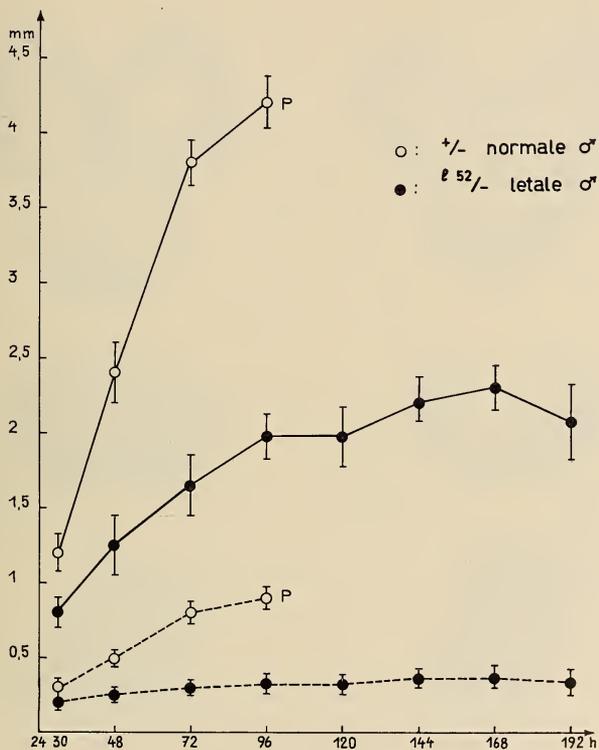


ABB. 1.

Verlauf der Mittelwertskurve für die Zunahme von Länge (ausgezogen) und Breite (unterbrochen) normaler und letaler Larven. Ordinate: Masse in mm; Abszisse: Alter in h ab Eiablage (25° C). P Zeitpunkt der Pupariumbildung. Mittelwerte und Standardabweichung aus je 20 Individuen berechnet.

und 192 h kann wahrscheinlich auf ein Erschlaffen und Schrumpfen der Larvenhaut zurückgeführt werden.

Wie weit dies nur durch einen Wasserverlust bedingt wird, muss noch offen bleiben, da sich das Gewicht zu dieser Zeit kaum verändert (vgl. Abb. 2).

Bei den normalen Larven nimmt die Breite ebenso ausgeprägt wie die Länge zu (Abb. 1). Die Kurve für die Letalen steigt dagegen nur gering an und verläuft 96 h nach der Eiablage horizontal. In keinem Falle werden die Werte der Kontrollen erreicht.

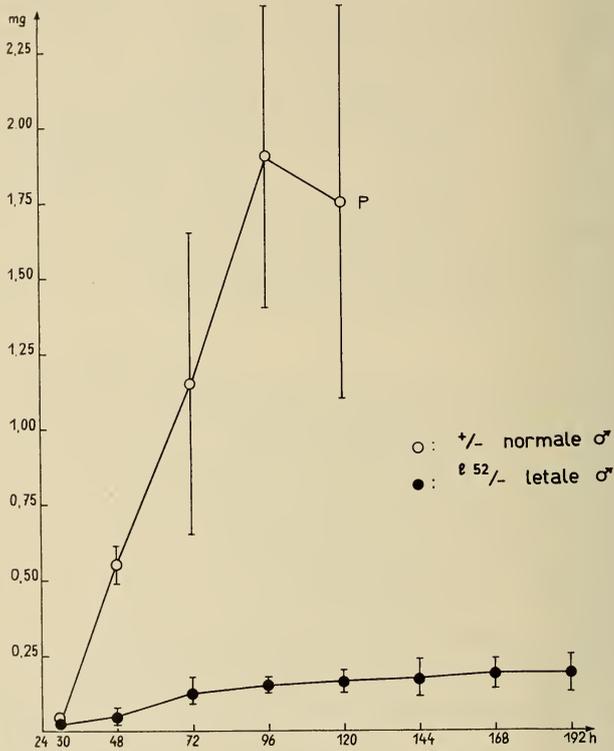


ABB. 2.

Verlauf der Mittelwertskurve für die Gewichtszunahme normaler (oben) und letaler (unten) Larven. Ordinate: Frischgewicht pro Individuum in mg; Abszisse: Alter in h ab Eiablage (25° C). P Zeitpunkt der Pupariumbildung. Mittelwerte und Standardabweichung aus je 20 Einzelbestimmungen berechnet.

Noch deutlicher als bei Körperlänge und -breite sind die Gewichtsunterschiede zwischen normalen und letalen Larven. In Abb. 2 sind die Ergebnisse aus je 20 Einzelbestimmungen wiedergegeben. Am augenfälligsten ist der Unterschied für die Werte der 48 h alten Tiere. Das Gewicht der letalen Larven beträgt zu

diesem Zeitpunkte nur 9,1% der normalen Geschwister. Im Laufe des Überlebens ist eine geringe Gewichtszunahme festzustellen, doch erreichen die *l52*-Tiere maximal nur 34,5% der Kontrollen von 48 h.

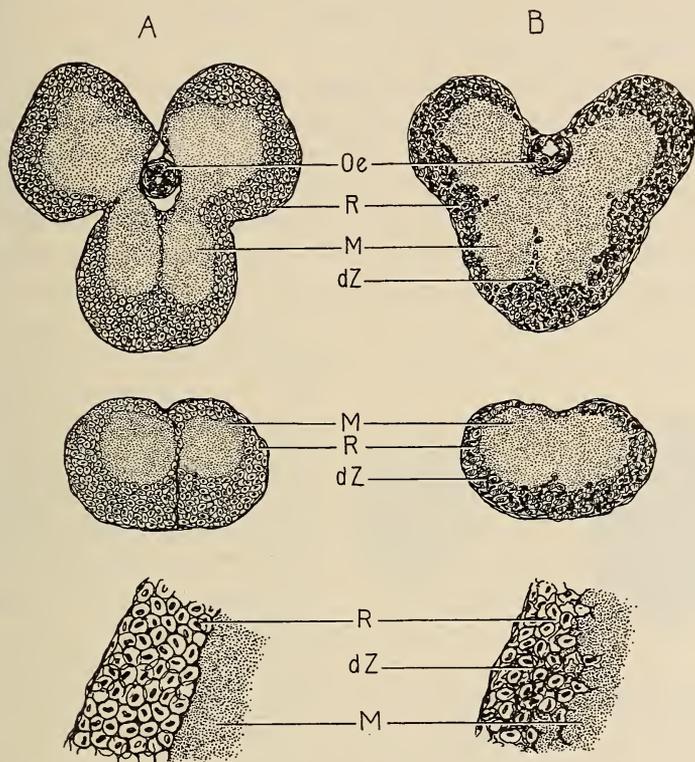


ABB. 3.

Schnitt durch ein normales (A) und letales (B) Gehirn (oben) und Unterschlundganglion (Mitte). Detailbild (unten). +/- Larven 48 h, *l52*-Larven 72 h alt. R Rinde, M Mark, dZ degenerierte Zellen, Oe Oesophagus. Vergr. 288 mal, Detailbild Vergr. 792 mal.

b) *Histologische Veränderungen der l52-Larven.*

In Zeitabständen von je 24 h wurden überlebende letale Larven geschnitten und gefärbt (vgl. S. 412). Als Kontrollen dienten Präparate von +/- Tieren des zweiten Stadiums Gehirn und Unterschlundganglion der letalen Larven unterscheiden

sich in Grösse und Form kaum von normalen Kontrollen (Abb. 3). Jedoch schon 48 h nach der Eiablage erscheinen die Zellkerne in der Rindenschicht lockerer gelagert, und die Abgrenzung gegenüber dem Markteil ist unscharf. An einzelnen Stellen treten degenerierende Zellen auf, deren Zahl sich mit zunehmendem Alter der *l 52*-Tiere vermehrt.

Auf den Schnitten der normalen  $+/-$  Tiere sind die um das larvale Gehirn angeordneten Imaginalscheiben als schmale, wenig gefaltete, aber intensiv sich färbende Bänder zu erkennen. In den letalen Larven findet man an den entsprechenden Stellen nur geringe Ansammlungen schwach gefärbter Zellen, die als letale Imaginalscheiben anzusprechen sind. Doch zeigen diese abortiven Imaginalorgane nie eine klar begrenzte Form (vgl. auch S. 426).

Auch im Hodengewebe (Abb. 4) kann man schon sehr früh Unterschiede zwischen normalen und *l 52*-Larven beobachten. Ausser der wesentlich kleineren Form — oft nur die Hälfte der normalen Grösse — ist auch die Zellgrösse vermindert, obschon die Kerne gleichgross wie bei den Kontrollen erscheinen. Das Plasma lässt sich wesentlich weniger gut anfärben, was mit dazu beiträgt, dass sich die einzelnen Zellen nur undeutlich voneinander abheben. Degenerierte Spermatogonien sind aber nirgends zu beobachten, und die letalen Hoden weisen noch eine sehr kompakte Struktur auf (vgl. S. 426 und S. 441).

Der Darmtraktus der letalen *l 52*-Larven ist weitgehend normal ausgebildet. Das Lumen erscheint jedoch in den meisten Fällen vergrössert, da die Zellen der Darmwand zum Teil weniger hoch sind als bei den Kontrolltieren; doch ist der Stäbchensaum überall gut ausgebildet.

Die Zellzahl des Fettkörpers ist in den *l 52*-Tieren stark reduziert und die Grösse der einzelnen Zellen etwas vermindert. Der histologische Aufbau ist aber nicht verändert.

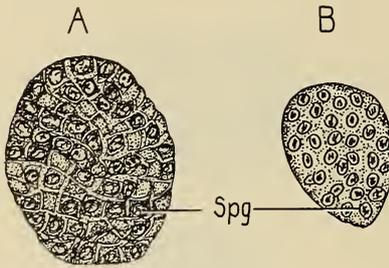


ABB. 4.

Schnitt durch einen normalen (A) und letalen (B) larvalen Hoden.  $+/-$  Larven 48 h, *l 52*-Larven 72 h alt. Spg Spermatogonien. Vergr. 400 mal.

c) *Zahl der Speicheldrüsenkerne.*

Nach den Untersuchungen von SONNENBLICK (1940) können in den Speicheldrüsen während der Larvenentwicklung keine Mitosen festgestellt werden. Schon vor dem Schlüpfen der Larven, ist somit die Kern- und Zellzahl des Drüsenkörpers festgelegt und verändert sich nicht mehr bis zur Verpuppung. Die Grössenzunahme beruht somit nur auf einer Vergrösserung der Zellvolumina. So konnten für die Zählungen letale Tiere von 120 h verwendet werden, deren Speicheldrüsengrösse ungefähr der normalen des zweiten Larvenstadiums entspricht. Mit wenigen Ausnahmen ist die Zellzahl der beiden Drüsenschänkel nicht gleich gross, sodass ein längerer und ein kürzerer Schenkel zu unterscheiden ist. Da es nach GROB (1952) auch möglich ist, Unterschiede zwischen den Geschlechtern festzustellen, wurden nur Speicheldrüsen von männlichen Larven als Kontrollen verwendet.

TABELLE 2.

*Zahl (Mittelwerte und ihre mittleren Fehler) der Speicheldrüsenkerne normaler +/— und letaler l 52-Larven. P Wahrscheinlichkeit für nur zufällige Unterschiede zwischen Kontrollen und l 52.*

Stamm	n	Längerer Schenkel	Kürzerer Schenkel	Mittel beider Schenkel
+/—	15	129,0 ± 3,39	121,0 ± 2,89	125,0 ± 2,54
<i>l 52</i>	15	138,7 ± 3,40	129,2 ± 2,30	134,0 ± 1,33
P		0,05	0,05	0,001

Zählt man die Kernzahl der einzelnen Schenkel letaler und normaler Speicheldrüsen getrennt aus (Tab. 2), so erhält man mit einem t-Test eine schwache Sicherung für erhöhte Werte bei *l 52*-Tieren (P = 0,05). Für die Summe der beiden Schenkel ist der Unterschied dagegen gesichert.

d) *Nahrungsaufnahme.*

Da, wie wir gesehen haben (vgl. S. 416), das Wachstum der überlebenden Larven nur gering ist, stellte sich die Frage, ob diese Störung auf eine ungenügende Nahrungsaufnahme zurückzuführen ist. Es wurden deshalb je 20 Larven von 72 h auf feuchtem Filter-

papier und Frischhefe, welcher entweder Lackmus, Kohle oder Neutralrot beigelegt wurde, weiter gezüchtet. Schon nach kurzer Zeit konnte bei allen drei Versuchsserien Farbstoff im Darm der letalen Tiere beobachtet werden. Die Larven, welche mit Lackmus

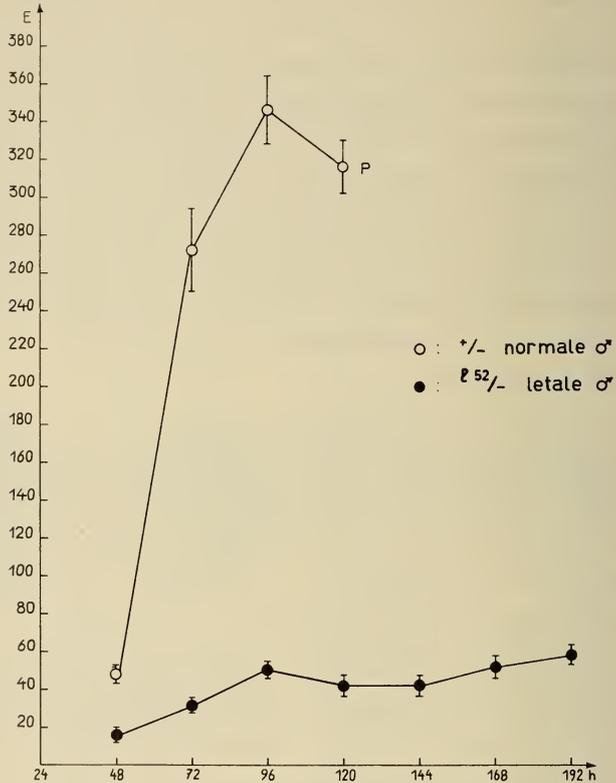


ABB. 5.

Verlauf der Gesamtmenge der freien Aminosäuren und Peptide für +/— (oben) und *l* 52-Tiere (unten) bezogen auf eine Larve. Die einzelnen Punkte entsprechen den Mittelwerten aus je 8-10 Einzelbestimmungen, deren Streuung in der Kurve angegeben ist. P Zeitpunkt der Pupariumbildung. Abszisse: Alter der Tiere in h ab Eiablage (25° C); Ordinate: Extinktionswerte × 1000.

gefüttert wurden, zeigten die normale Aufteilung in einen sauren vorderen und einen alkalischen hinteren Darmabschnitt (STRASBURGER 1932). Diese Schichtung des Darminhaltes, wie auch die Nahrungsaufnahme, verändert sich nicht bis zum Tode der Tiere.

## 3. DAS PHYSIOLOGISCHE SCHÄDIGUNGSMUSTER

a) *Das Verhalten der Gesamtmenge ninhydrinpositiver Stoffe im Laufe der Entwicklung.*

Da die letalen Tiere nicht mit Sicherheit vor dem zweiten Larvenstadium erkannt werden können, wurden als erstes Untersuchungsstadium 48 h alte Tiere verwendet (von der Eiablage an gerechnet) und alle übrigen Messungen in Abständen von je 24 h durchgeführt (Technik S. 412).

*α) Gesamtmenge pro Larve.*

Während der ersten drei Tage der larvalen Entwicklung steigt bei normalen Larven die Gesamtmenge der freien Aminosäuren und Peptide sehr stark an, besonders ausgeprägt in der ersten Zeit nach der Häutung zum 3. Larvenstadium (Abb. 5). In den migrierenden Larven fallen bis zur Verpuppung (120 h) die Werte wieder leicht ab.

Diese Resultate stehen im Einklang mit den Beobachtungen von HADORN und STUMM-ZOLLINGER (1953), BENZ (1955) und FAULHABER (1959).

Auch die letalen Larven zeigen eine Zunahme der freien Aminosäuren und Peptide. Zu Beginn der Entwicklung liegen die Werte weit unter denen der Kontrollen. Erst im Alter von 96 h wird ungefähr die Menge erreicht, die für die normalen Geschwister am Ende des 2. Larvenstadiums charakteristisch ist. Nach einem geringen Abfall steigt die Kurve erneut an. 192 h nach der Eiablage, d.h. vor dem Absterben der Tiere, liegen die Werte sogar etwas höher als beim ersten Maximum.

*β) Gesamtmenge pro mg Frischgewicht.*

Die Abb. 6 zeigt, dass die Kontrollwerte von 48 h an bis zur Puparisierung (P) stark abnehmen. Dies beruht wohl zur Hauptsache auf der ausgeprägten Entwicklung des Fettkörpers. Die letalen Larven aber, die fast keinen Fettkörper aufbauen, zeigen einen sehr starken Anstieg mit einem Maximum bei 96 h, das über den Kontrollwerten der gleich alten Normallarven des 3. Stadiums liegt. Doch wird der hohe Wert der physiologisch gleich alten Kontrolltiere (48 h) von den Letalen nie erreicht. Da nach 144 h bei den letalen Larven keine wesentliche Gewichtszunahme mehr

beobachtet werden kann, ist nach den Befunden der Abb. 5 zu erwarten, dass die Kurvenwerte nach einem deutlichen Abfall zwischen 96 und 120 h wieder ansteigen.

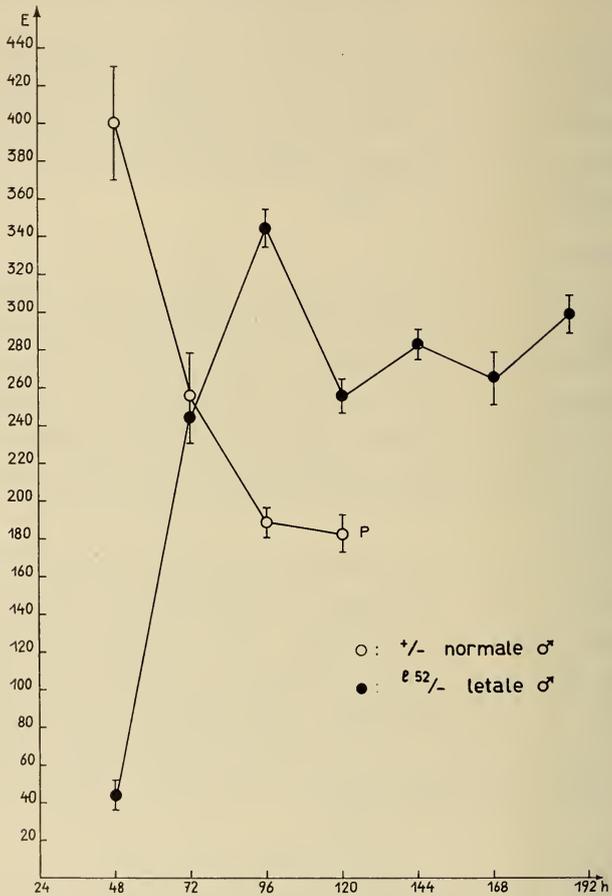


ABB. 6.

Verlauf der Gesamtmenge der freien Aminosäuren und Peptide für +/- und *l* 52 pro mg Frischgewicht. Bezeichnungen gleich wie Abb. 5.

### b) Die freien Aminosäuren und Peptide.

Die quantitative Untersuchung an eindimensionalen Chromatogrammen ergab für die ninhydrinpositiven Stoffe der letalen Tiere

das selbe Stoffmuster wie für den Wildstamm. Auch die mengenmässige Aufteilung ist mit wenigen Ausnahmen gleich wie bei den Kontrollen. Nur die Extinktionswerte eines Peptids (Peptid 3, vgl. Abb. 19c) und des Glutamins nehmen auf den Chromatogrammen der letalen Larven wesentlich stärker zu. Im Gegensatz dazu liegen die Werte des Tyrosins in allen Altersstadien deutlich unter denen der Kontrollen. Nach diesen Befunden scheint der Proteinstoffwechsel aber nicht entscheidend betroffen zu sein: wenn auch die Zunahme an freien Aminosäuren und Peptiden in den letalen Larven verzögert ist, werden doch im Laufe des Überlebens Werte erreicht, die denen der physiologisch gleich alten Larven im zweiten Stadium entsprechen.

4. TRANSPLANTATIONSVERSUCHE

Verschiedene Organanlagen (Gonaden und Imaginalscheiben) wurden im Transplantationsversuch auf ihr Leistungsvermögen im normalen Wirtsmilieu geprüft. Bei diesen Versuchen war man darauf bedacht, den schädigenden Einfluss des letalen Milieus möglichst klein zu halten. Da aber die letalen Larven im Wachstum so sehr hinter ihren normalen Geschwistern zurückbleiben und im Alter von 48 h (vgl. Abb. 1) erst die Grösse der Kontrolltiere von 30 h erreichen, konnten als Spender erst 72 h alte letale Larven verwendet werden, die physiologisch weitgehend den +/- Tieren des 2. Stadiums entsprechen.

TABELLE 3.

*Transplantation von normalen +/- und letalen 152 larvalen Hoden in normale Wirtslarven von 48 und 72 h.*

Implantat	n	Wirt	Transplantationserfolg		
			Imaginärer Hoden	Restkörper	Kein Implantat gefunden
Hoden +/- 48 h	15	+/- 72 h	13	1	1
Hoden 152 72 h	20	+/- 72 h	—	2	18
Hoden +/- 48 h	16	+/- 48 h	15	1	—
Hoden 152 72 h	16	+/- 48 h	—	1	15

**Gonaden:** Die letalen Hoden wurden in der ersten Versuchsserie in Wirtslarven des frühen dritten Stadiums implantiert (Tab. 3). Von 15 Kontrollversuchen wurden in 13 Fällen nach der Metamorphose des Wirtes normal entwickelte Hoden gefunden. Von den letalen Gonaden aber fanden sich im metamorphosierten Wirt nur in 2 von 20 Fällen kleine schwarze Restkörper. In allen übrigen Wirten war das Implantat offenbar schon vollkommen abgebaut worden. Eine Weiterentwicklung des letalen Gewebes wurde nirgends beobachtet. Dieses Versagen beruht aber vielleicht nur darauf, dass der Entwicklungsrückstand im letalen Hoden vom Zeitpunkt der Implantation an bis zur Metamorphose des Wirtes nicht aufgeholt werden kann, und die Gonaden daher noch nicht in der Lage sind, die Metamorphose mitzumachen. Deshalb wurden in einer zweiten Versuchsserie die larvalen *l 52*-Hoden in Wirtslarven des zweiten Stadiums implantiert (Tab. 3). Trotz der nun verlängerten Entwicklungszeit in der normalen Umgebung vermochte keines der letalen Implantate zum Adultorgan zu metamorphosieren. Die meisten degenerierten vollständig, und nur eines konnte noch als Restkörper gefunden werden. Somit scheint *l 52* sich letal autonom in den Hoden auszuwirken.

**Gehirn und Imaginalscheiben:** Beim Sezieren der Spender konnten die auf den Schnittpräparaten festgestellten Unterschiede zwischen  $+/-$  und *l 52*-Larven wieder beobachtet werden (S. 420). Gehirn und Unterschlundganglion sind in der Grösse kaum verschieden, doch fehlen beim Letalstamm die Imaginalscheiben fast vollständig. So überrascht das Ergebnis der Transplantationsversuche nicht weiter: Nur in 2 von 40 mit Implantaten beschiekten Wirten wurde ein kleiner Restkörper gefunden. Somit konnten weder die Imaginalscheiben noch das Gehirn die Metamorphose durchführen, beziehungsweise überstehen. Der prozentuale Anteil an degenerierten Implantaten war auch in den Kontrollversuchen relativ hoch, da die transplantierten Gewebeteile ziemlich gross und empfindlich sind und deshalb durch die Operation leicht verletzt werden. Dennoch konnten sich in über 60% der Fälle verschiedene Anteile von Gehirn, Augen und Kopfkapsel imaginal entwickeln.

Nach diesen Befunden lässt sich allerdings noch nicht endgültig entscheiden, ob die Wirkung des Letalfaktors *l 52* in den Imaginalscheiben primär autonom ist, oder ob schon sehr früh, d.h. vor der

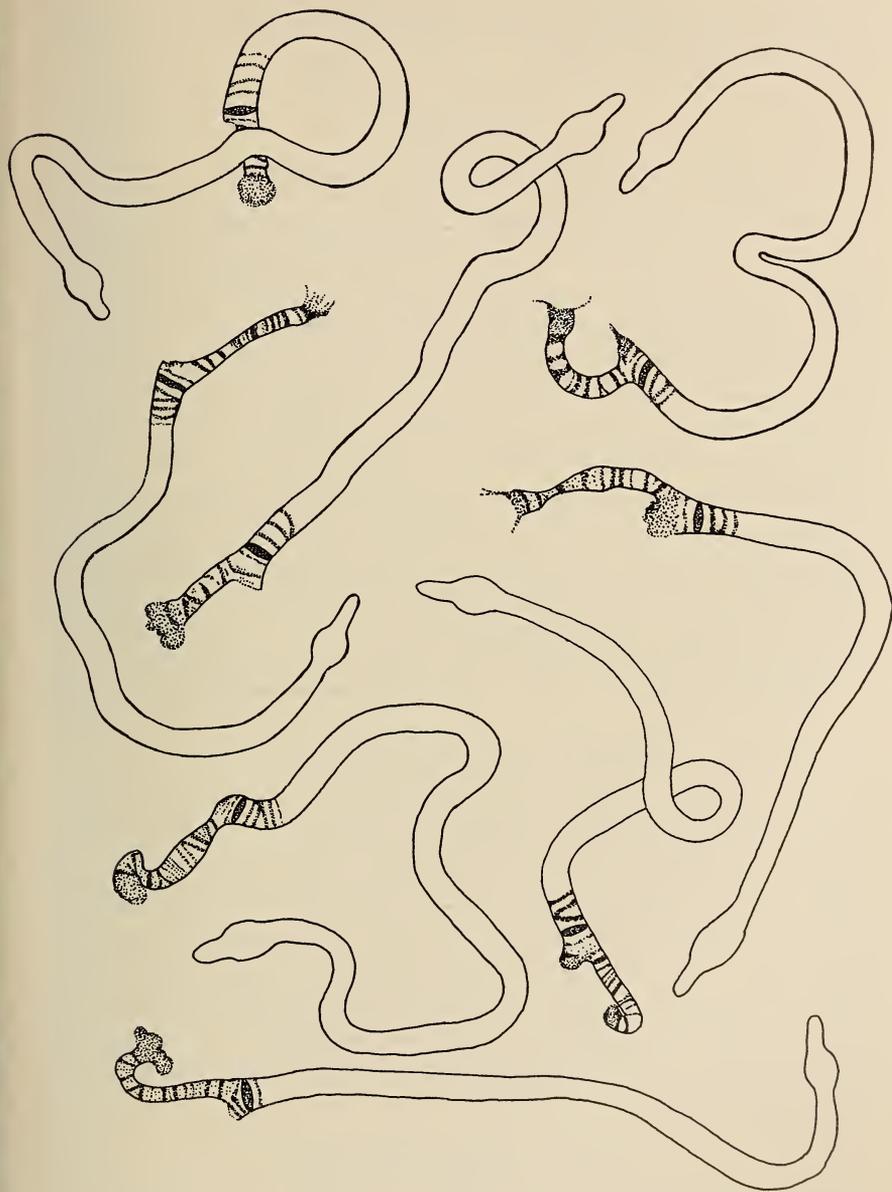


ABB. 7.

X-Chromosom verschiedener heterozygoter *l52/+* Weibchen. Nur Bänder-spektrum des rechten veränderten Chromosomenabschnittes genau ge-zeichnet.

Transplantation schädigende und irreparable Einflüsse der letalen Umgebung wirksam waren.

## 5. DISKUSSION

### a) Zur chromosomalen Grundlagen.

Die verringerte Crossingover-Häufigkeit im Abschnitt *garnet-forked* des X-Chromosoms (vgl. Tab. 1) deutet auf eine chromosomale Veränderung in dieser Region hin. Es konnte auch auf vielen Speicheldrüsenpräparaten heterozygoter *l 52*-Weibchen eine deutliche Verdünnung am rechten Ende des letalen X-Chromosoms beobachtet werden (Abb. 7), die die Bänder rechts von *Bar* (so zum Beispiel den Locus *carnation*) umfasst. Dass der *Bar*-Locus nicht betroffen ist ergibt sich daraus, dass in allen bisher durchgeführten Kreuzungen mit *l 52* der Faktor *Bar* des *M5*-Chromosoms sich in den heterozygoten Weibchen (*l 52/M5*) nie hemizygot auswirkte. Die recessive Mutante *carnation* (62,5) jedoch sollte, falls es sich beim Faktor *l 52* wirklich um eine Deficiency handelte, in den heterozygoten *l 52/car*-Tieren sichtbar sein. Dies wurde nun aber in keinem der über 3000 untersuchten Tiere beobachtet. Es scheint zudem auch wenig wahrscheinlich, dass die hemizygoten Träger einer so grossen Deficiency bis zum zweiten Larvenstadium überleben können. Es dürfte eher eine Translokation des fehlenden Chromosomenabschnittes an eines der Autosomen vorliegen. Deshalb wurden für das II., III. und IV. Chromosom Translokationsteste durchgeführt, die aber in allen drei Fällen negativ ausfielen. Auch zeigten die Mitosen in Ganglienzellen der heterozygoten Weibchen in den meisten Fällen der untersuchten Metaphasen zwei normale X-Chromosomen. So bleibt vorläufig die Frage noch unbeantwortet, auf welche chromosomale Veränderung die Wirkung des Letalfaktors *l 52* zurückzuführen ist, und worauf die auf den Speicheldrüsenpräparaten sichtbare Verminderung des Chromosomenmaterials beruht.

### b) Zum Schädigungsmuster.

Die verschiedenen morphologischen Phäne, wie vermindertes Wachstum und geringere Gewichtszunahme, erhöhte embryonale Sterblichkeit und Degenerationserscheinungen in den einzelnen Organsystemen, deuten auf frühes Wirken des Letalfaktor *l 52* hin.

In seinem histologischen Aufbau kaum verändert ist der Darmtraktus. Die Nahrungsaufnahme ist normal, doch könnten Abbau und Aufnahme der Nährstoffe durch die Darmwand betroffen sein, da der Fettkörper in den letalen Larven nur sehr schwach entwickelt ist. Dagegen aber spricht das kaum veränderte Inventar der freien Eiweissbausteine, die auch quantitativ, obschon mit ziemlich grosser Verzögerung, die Kontrollwerte der physiologisch gleich alten Tiere erreichen.

Die Vermehrung der Zellzahl in den larvalen Speicheldrüsen scheint zunächst nicht in das Gesamtbild des Schädigungsmusters hineinzupassen, da wir sonst überall eine ausgesprochene Hemmung der Entwicklungsvorgänge beobachten konnten. Dieser Verzögerung entspricht auch die geringe Volumenzunahme des Drüsenkörpers. Die Zellzahl wird aber schon viel früher, in der Embryonalentwicklung festgelegt (SONNENBLICK 1940). Nun zeigen die Bestimmungen der Schlüpftrate (vgl. S. 415) aber ausser einer erhöhten embryonalen Sterblichkeit auch eine Verlängerung der Embryonalentwicklung. Dadurch wird wahrscheinlich auch die Zeitdauer der Mitosetätigkeit in den Speicheldrüsenanlagen verlängert, was zu einer grösseren Anzahl von Kernen in den larvalen Speicheldrüsen führen kann.

### c) *Der phasenspezifische Stillstand.*

Der Faktor *l 52* zählt zu den wenigen bis jetzt bekannten Letalfaktoren, deren Letalphase im zweiten Larvenstadium liegt (vgl. HADORN 1955 und RIZKI 1952). Da aber nach den vorläufigen Untersuchungen noch nichts genaueres über die chromosomale Grundlage gesagt werden kann (S. 428), ist es bis jetzt auch noch nicht möglich zu entscheiden, in welchem Masse die am rechten Chromosomenende liegenden Gene betroffen sind. Dennoch ist der Zeitpunkt von besonderem Interesse, da für die meisten schon untersuchten Chromosomenveränderungen von entsprechendem Ausmass am linken Chromosomenende die Letalphase in die embryonale oder frühlarvale Entwicklung fällt (vgl. HADORN 1955). In Übereinstimmung mit der Theorie „Vom stufenweisen Einsatz der einzelnen Gene“ (HADORN 1955) wäre daher anzunehmen, dass die am rechten Ende des X-Chromosoms betroffenen Genloci für die embryonalen und frühlarvalen Entwicklungsprozesse nicht unbedingt notwendig sind.

IV. DER FAKTOR *l 8*

## 1. GENETIK

Der Letalfaktor *l 8* liegt im X-Chromosom und wird in einem balancierten System über *M 5* gezüchtet. Die Lokalisation erfolgte wie bei *l 52* (S. 413) mit den bekannten rezessiven Faktoren *sc*, *ec*, *ct*, *v*, *g*, *f*. Unter den 604 ausgezählten Männchen traten für die Strecke *ct-v* beide möglichen Neukombinationen auf. Danach muss *l 8* zwischen diesen beiden Loci liegen (vg. S. 413). Für diesen Abstand wurden 85 Crossingover ausgezählt. In 8 der Fälle wurde  $+^{l8}$  von *ct* und in 77 von *v* getrennt. Daraus lässt sich der Abstand in bezug auf *ct* und *v* berechnen. Bezogen auf *ct* ergibt sich der Locus  $21,32 \pm 1,46$  und bezogen auf *v* der Locus  $20,25 \pm 1,11$ . Nach der Regel, dass die obere und untere Grenze durch den dreifachen Wert von  $\sigma$  gegeben ist, erhalten wir einen Bereich von 19,0-23,6. Da aber *l 8* nach den erhaltenen Crossingovers nicht links von *ct* (20,0) liegen kann, können wir den Bereich auf 20,0-23,6 einschränken.

## 2. ENTWICKLUNG DER MUTANTE

## a) Schlüpfrate, Ueberlebensdauer und allgemeine Entwicklungsleistung.

Die Schlüpfrate des *l 8*-Stammes unterscheidet sich mit 96,5% nicht von der eines Wildstammes („*Sevelen*“) mit 96%. Daraus kann auf eine normale Embryonalentwicklung geschlossen werden. Die letalen Tiere häuten sich auch gleichzeitig mit ihren normalen Geschwistern. Das Grössenwachstum ist anfangs kaum verzögert. Nach der Häutung zum 3. Larvenstadium entwickeln sich die *l 8*-Tiere nicht mehr weiter. Sie überleben auf dieser Entwicklungsstufe, bis die gleich alten Kontrollen als Imagines ausschlüpfen. Höchstens 17% der letalen Larven bilden 8-9 Tage nach der Eiablage noch ein Puparium, das jedoch viel länger ist als normal. Der Kopf und die übrigen Imaginalanlagen werden in solchen Pseudopuppen (HADORN 1937) nie ausgestülpt. Demnach ist *l 8* ein monophasischer, spätlarvaler Letalfaktor.

Mit zunehmendem Alter der überlebenden letalen Tiere wird das Analorgan (GLOOR und CHEN 1950) immer häufiger melanisiert,

und es treten grosse melanotische Pseudotumoren auf. Beim Absterben der Tiere weisen mehr als 75% aller letalen Larven Tumoren auf, die jedoch die Lebensdauer kaum beeinträchtigen. In allen *l8*-Larven ist der Fettkörper stark reduziert.

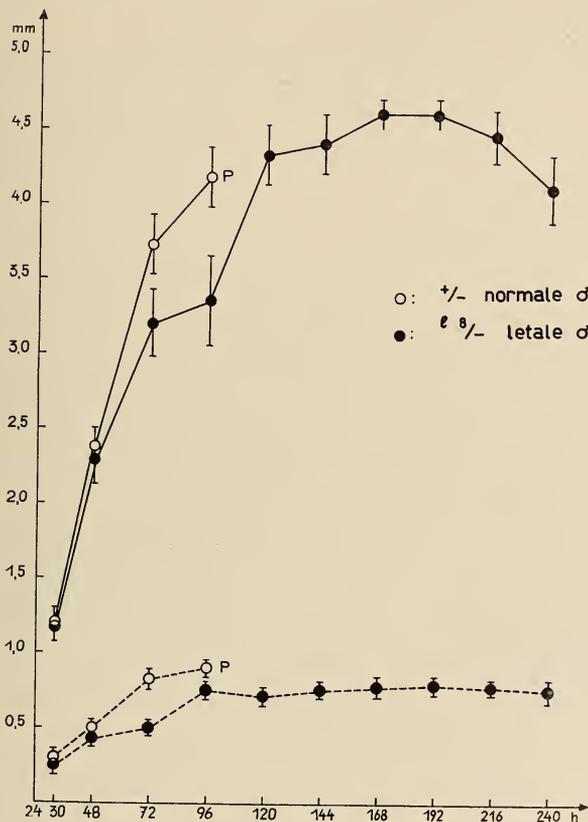


ABB. 8.

Verlauf der Mittelwertskurve für die Zunahme der Länge (ausgezogen) und Breite (unterbrochen) normaler und letaler Larven. Ordinate: Mass in mm; Abszisse: Alter in h ab Eiablage (25°C). P Zeitpunkt der Pupariumbildung. Mittelwerte und Standardabweichung aus je 20 Individuen berechnet.

b) Körperwachstum.

α) Länge und Breite.

Die untersuchten Larven des 1. Stadiums wurden wiederum einzeln in kleinen Schalen aufgezogen (S.416), so dass die gemessenen

letalen Tiere mit Sicherheit von den Kontrollen getrennt werden konnten. Die überlebenden letalen Larven wurden auf frischem Futter bis 10 Tage nach der Eiablage weitergezüchtet. Diesen Zeitpunkt überleben höchstens 2-3% der Tiere, die in den meisten Fällen Pseudopuppen bildeten.

In Abb. 8 sind die Messresultate wiedergegeben. Auf die geringfügigen Unterschiede der Ergebnisse für die normalen Larven zu den Arbeiten von GLOOR (1943) und SCHMID (1949) wurde bereits hingewiesen (S. 416). Die letalen Larven des 1. und 2. Stadiums unterscheiden sich noch kaum in Länge und Breite von ihren normalen Geschwistern. In den nun folgenden 24 h (48-72 h) bleiben sie jedoch im Wachstum zurück, sodass der Normalindex (prozentualer Anteil der Körperlänge und -breite der letalen Larven bezogen auf normale Kontrollen) von 96,2% auf 85,5% fällt. Die Wachstumsverzögerung wird in den nächsten 24 h noch ausgeprägter. Die Grösse der letalen Larven beträgt jetzt nur noch 82,8% der Kontrollen. Während sich nun die normalen Larven in den folgenden Stunden verpuppen, setzt bei den *l 8*-Tieren ein starkes Wachstum ein und nach 24 h ist der „Vorsprung“ der  $+/-$  Larven aufgeholt. In den nachfolgenden Tagen wachsen die überlebenden *l 8*-Larven noch etwas weiter und erreichen 168 h nach der Eiablage mit einem Normalindex von 110,4% ihre grösste Körperlänge. Nach diesem Maximum, das ungefähr 24 h erhalten bleibt, beginnt die letale Larvenhaut in den letzten 1-2 Tagen vor dem Tode der Tiere zu schrumpfen. Die gleichzeitig damit verbundene Gewichtsabnahme (Abb. 9) deutet auf einen Wasserverlust hin.

Auch bei den Messwerten der grössten Larvenbreite ist eine entsprechende Wachstumsverzögerung um 24 h zu beobachten, nur wird hier der Wert der Kontrollen nie erreicht. Dies beruht sicher zum grössten Teil auf dem nur mangelhaft ausgebildeten Fettkörper.

### *β) Gewichtszunahme.*

Die Verzögerung in der Entwicklung der *l 8*-Larven ist in der Zunahme des Gewichts noch deutlicher ausgeprägt (Abb. 9). Die Kurven verlaufen mit einer Verschiebung um 24 h parallel, ohne dass jedoch die letalen das Gewicht der normalen Larven erreichen würden. Nach einer Gewichtsabnahme im Alter von 120 h, entsprechend den  $+/-$  Larven von 96 h, verändert sich das Körper-

gewicht der letalen Tiere kaum mehr. Erst 192 h nach der Eiablage fällt mit dem Beginn des langsamen Absterbens die Kurve für das Körpergewicht parallel zur entsprechenden Abnahme der Längen- und Breitenmasse.

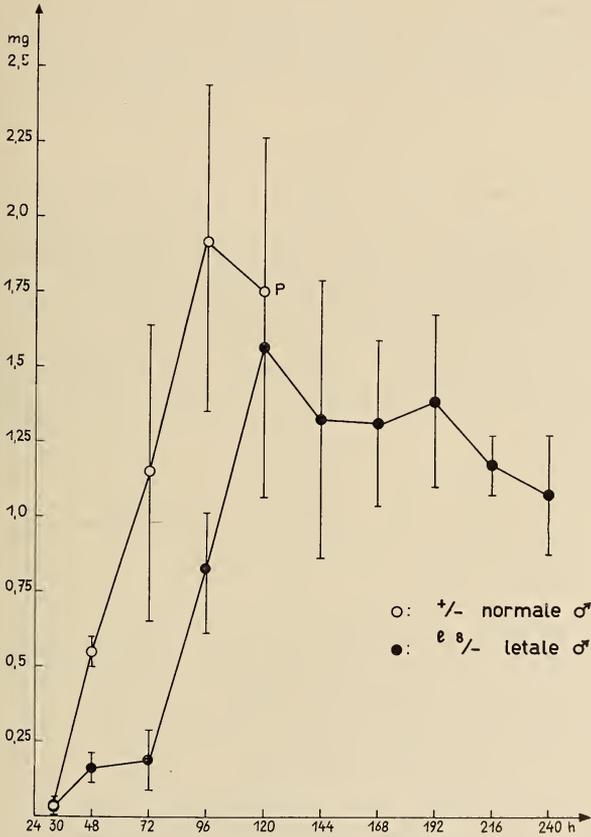


ABB. 9.

Verlauf der Mittelwertskurve für die Gewichtszunahme normaler (oben) und letaler (unten) Larven. Ordinate: Frischgewicht pro Individuum in mg; Abszisse: Alter in h ab Eiablage (25° C). P Zeitpunkt der Pupa-riumbildung. Mittelwerte und Standardabweichung aus je 20 Einzelbestimmungen berechnet.

γ) Einzelne Organsysteme.

In den folgenden Untersuchungen ging es darum, festzustellen, ob die äusserlich sichtbare Verzögerung des Körperwachstums auch

in den einzelnen Organsystemen nach 120 h eingeholt wird. In den Tab. 4-7 sind ausser den Messergebnissen noch die Sicherungen P (t-Test) für die Differenzen zwischen den zeitlich absolut, beziehungsweise den physiologisch entsprechend gleichweit entwickelten Tieren angegeben.

Die Länge des Darms ist wie erwartet bei den letalen Larven von 96 h geringer als bei den gleich alten Kontrollen (Tab. 4). Der Unterschied gleicht sich aber in den nächsten 24 h fast völlig

TABELLE 4.

*Darmlänge (in mm) und Verhältnis von Körperlänge zu Darmlänge normaler +/- und letaler l 8-Larven. P Wahrscheinlichkeit für nur zufällige Unterschiede in der Darmlänge normaler und letaler Larven. Oberer Wert (0,004) für absolut gleich alte, unterer Wert für physiologisch entsprechende Tiere (120 h gegen 96 h).*

Alter	Stamm	Darmlänge	Körperl./ Darml.	P
96 h	+/-	12,05 ± 0,212	1 : 2,8	0,004
	l 8	10,23 ± 0,470	1 : 2,7	
120 h	l 8	11,27 ± 0,322	1 : 2,7	0,05

aus. Das Verhältnis von Körperlänge zu Darmlänge zeigt uns, dass in den l 8-Tieren das Wachstum dieses Organsystems proportional mit der Grössenzunahme erfolgt. Der Wert von 1 : 2,8 für die Kontrollen stimmt genau mit den Ergebnissen von GROB (1952) überein. Da die Darmlänge der letalen Larven nie ganz diejenige der normalen erreicht, ist es verständlich, dass auch die Verhältniszahlen tiefer liegen. Doch ist der Unterschied wegen der relativ grossen Streuung nicht gesichert.

Für die Untersuchungen der letalen Gonaden wurde an den in physiologischer Lösung herauspräparierten Hoden der grösste Durchmesser bestimmt und mit den Messungen an normalen Hoden aus 96 h alten Larven verglichen (Tab. 5). Die Kontrollwerte meiner Versuchsserien stimmen weitgehend mit den Resultaten von KERKIS (1931), GLOOR (1943) und SCHMID (1949) überein. Sie liegen jedoch etwas höher. Dies dürfte auf Unterschiede in den verwendeten Stämmen zurückzuführen sein. 96 h nach

TABELLE 5.

Grösster Durchmesser (in  $\mu$ ) normaler +/— und letaler *l8* larvaler Hoden. *P* Wahrscheinlichkeit für nur zufällige Unterschiede normaler und letaler Hoden. Oberer Wert für absolut gleich alte (96 h), unterer Wert für physiologisch entsprechende Tiere (120 h gegen 96 h).

Alter	+/—	<i>l8</i>	<i>P</i>
96 h	297 $\pm$ 7,51	119 $\pm$ 3,52	< 0,001
120 h	—	121 $\pm$ 5,17	< 0,001

der Eiablage erreichen die letalen Hoden ihren grössten Durchmesser. Dieser beträgt aber nur 40% eines normal ausgebildeten Hodens. Die Struktur der letalen Gonaden erscheint durchsichtiger und weniger kompakt als bei normalen. Wie weit die Entwicklungspotenz durch *l8* betroffen wird sollen Transplantationsversuche zeigen (S. 450).

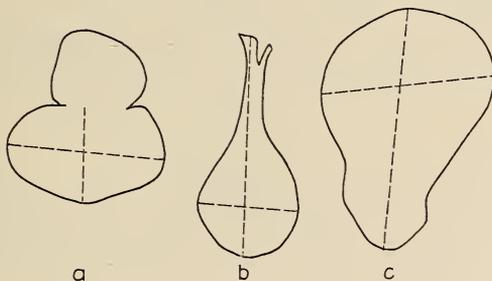


ABB. 10.

Zu Tab. 6. Messtrecken als gestrichelte Linien in Augen-Antennenscheibe (a), ventrale Mesothorakalscheibe (b) und Flügelscheibe (c) eingetragen. Vergr. 50 mal.

Die letalen Imaginalscheiben entsprechen in ihrer äusseren Form ganz denjenigen der normalen Larven. Sie sind jedoch wesentlich kleiner und zarter ausgebildet. In Abb. 10 sind schematisch die verwendeten Messtrecken in den einzelnen Imaginalscheiben eingetragen. Die Messresultate (Tab. 6) der +/— Tiere liegen für die drei untersuchten Imaginalscheibenpaare etwas unter den von GLOOR (1945) und GROB (1952) beobachteten Werten.

In den l 8-Larven erreichen jedoch die Imaginalscheiben in Länge und Breite höchstens 50-60% der Kontrollen. Wie in den Gonaden wird 96 h nach der Eiablage das Wachstum eingestellt.

TABELLE 6.

Längen und Breiten (in  $\mu$ ) normaler +/— und letaler l 8 Imaginalscheiben. Unterschiede alle hoch gesichert verschieden ( $P < 0,001$ ), sowohl für absolut, wie physiologisch entsprechende Entwicklungsstadien.

Imaginal-scheibe	Alter	Mass	+/—	l 8
Flügelscheibe	96 h	Länge	438 $\pm$ 9,05	230 $\pm$ 6,11
		Breite	315 $\pm$ 6,62	142 $\pm$ 6,00
	120 h	Länge	—	229 $\pm$ 9,22
		Breite	—	125 $\pm$ 1,24
Augenscheiben (ohne Antennen- anteil)	96 h	Länge	201 $\pm$ 9,94	106 $\pm$ 3,29
		Breite	203 $\pm$ 11,90	95 $\pm$ 7,16
	120 h	Länge	—	97,8 $\pm$ 8,84
		Breite	—	86,4 $\pm$ 2,16
Ventralscheibe Mesothorakal- scheibe	96 h	Länge	341 $\pm$ 5,56	214 $\pm$ 7,15
		Breite	183 $\pm$ 14,75	74,5 $\pm$ 3,29
	120 h	Länge	—	195 $\pm$ 6,07
		Breite	—	69,8 $\pm$ 4,14

TABELLE 7.

Länge und Breite (in  $\mu$ ) normaler +/— und letaler l 8 Speicheldrüsen. Alle Unterschiede hoch gesichert verschieden ( $P < 0,001$ ), sowohl für absolut, wie physiologisch entsprechende Tiere.

Alter	Mass	+/—	l 8
96 h	Länge	1329 $\pm$ 30,58	549 $\pm$ 21,19
	Breite	175 $\pm$ 5,19	56,8 $\pm$ 4,12
120 h	Länge	—	534 $\pm$ 24,55
	Breite	—	61,7 $\pm$ 4,68

Auch die Speicheldrüsen erreichen in den *l8*-Larven schon mit 96 h ihre grösste Länge und Breite (Tab. 7); obschon das Hauptwachstum der normalen Speicheldrüsen erst zwischen dem 3. und 4. Tage erfolgt (GROB 1946), kann in dem physiologisch entsprechenden Zeitabschnitt von 96-120 h bei den letalen Larven keine Grössenzunahme beobachtet werden. Die Länge der Drüsen schenkel beträgt höchstens 40% der Norm, die Breite sogar nur 30%. Aeusserlich scheint aber die Struktur nicht verändert.

### 3. HISTOLOGISCHE MERKMALE

#### a) Speicheldrüsenkerne.

Da in allen bis jetzt untersuchten Organsystemen des Letalstammes *l8* eine Verzögerung oder ein vorzeitiger Stillstand des Wachstums beobachtet werden konnte, wurden wie bei *l52* (S. 421) auch hier die Kernzahlen der letalen Speicheldrüsen mit normalen verglichen. Für diese Untersuchungen wurden die Larven teils bei 25° C, teils bei 18° C gezüchtet. Bei der tieferen Temperatur wird die Entwicklungszeit stark verlängert, was zu einer Vermehrung der Zellzahl in den einzelnen Organsystemen führen könnte. In Tabl. 8 sind die mittleren Kernzahlen für die einzelnen

TABELLE 8.

*Kernzahlen normaler +/— und letaler l8 Speicheldrüsen bei verschiedenen Zuchttemperaturen. P Wahrscheinlichkeit für nur zufällige Unterschiede zwischen den normalen und letalen Kernzahlen. Unterschiede zwischen 25° C und 18° C für +/— und l8 gesichert.*

Stamm	n	Längerer Schenkel	P	Kürzerer Schenkel	P	Mittel beider Schenkel	P
+/— 25°C	12	134,83 ± 1,04	<0,001	121,83 ± 2,95	>0,05	128,1 ± 3,46	0,05
<i>l8</i> 25°C	14	125,50 ± 1,76		117,3 ± 2,36		121,30 ± 1,60	
+/— 18°C	10	146,83 ± 1,74	<0,001	137,83 ± 1,88	<0,001	141,30 ± 2,85	<0,001
<i>l8</i> 18°C	14	135,82 ± 2,10		127,91 ± 1,86		131,8 ± 1,47	

Schenkel, wie auch für die Speicheldrüsen als Ganzes angegeben. Die Drüsen wurden bei normalen und letalen Larven aus 96 h alten Tieren herausgezielt und mit Feulgen gefärbt. In den Speicheldrüsen der bei 25° C gezüchteten letalen Larven sind weniger Kerne enthalten als in den Kontrollen. Der Unterschied ist aber nur schwach gesichert, da die Streuung der Einzelwerte ziemlich gross ist. Deutlicher sind die Unterschiede zwischen den bei 18° C gehaltenen Tieren. Wie erwartet nimmt mit verlängerter Embryonalentwicklung auch die Kernzahl zu. In den normalen Larven ist diese Zunahme etwas grösser als bei den letalen, sodass wir nun für beide Schenkel, wie für den ganzen Drüsenkörper gesicherte Unterschiede erhalten.

Die geringere Kernzahl in den letalen Larven vermag allein den Grössenunterschied (Tab. 7) in der Ausbildung der Speicheldrüsen gegenüber den normalen Kontrollen nicht zu erklären. Nach der Kernplasma-Relation müsste die Zellgrösse direkt von der Grösse des Zellkerns abhängig sein. Die Kernvolumina lassen sich nach der Formel  $V = 4/3\pi ab^2$  berechnen, wobei a der halbe grösste und b der halbe kleinste Durchmesser ist. Der konstante Faktor  $4/3\pi$  wurde für diese nur vergleichende Betrachtung der Tab. 9 weglassen.

TABELLE 9.

*Kernvolumina der Speicheldrüsen (in  $\mu^3$ ) normaler +/— und letaler 18 Larven. Unterschiede zwischen normalen und letalen Kernvolumina hoch gesichert.*

Alter	Kernvolumen in	
	18	+/—
96 h	17,948 ± 0,843	141,622 ± 8,462
120 h	18,409 ± 1,101	—

Die Kernvolumina in normalen Speicheldrüsen sind mindestens 6-7 mal grösser als bei 18-Larven. Die Zunahme zwischen 96 und 120 h ist bei 18 nur gering und liegt innerhalb der Streuung des Materials.

b) *Verschiedene Organsysteme*

Für die histologischen Untersuchungen der übrigen Organsysteme wurden *l8*-Larven von 72, 96, 120, 144 und 168 h fixiert und geschnitten. Als Kontrollen dienten Präparate von 72 und 96 h alten „*Sevelen*“-Tieren (Technik vgl. S. 412).

Im Nervensystem konnte histologisch kein Unterschied zwischen Normalen und Letalen beobachtet werden. Nur die Grösse der Ganglien ist, wie bei den meisten übrigen Organsystemen, in den *l8*-Tieren gegenüber den Kontrollen vermindert.

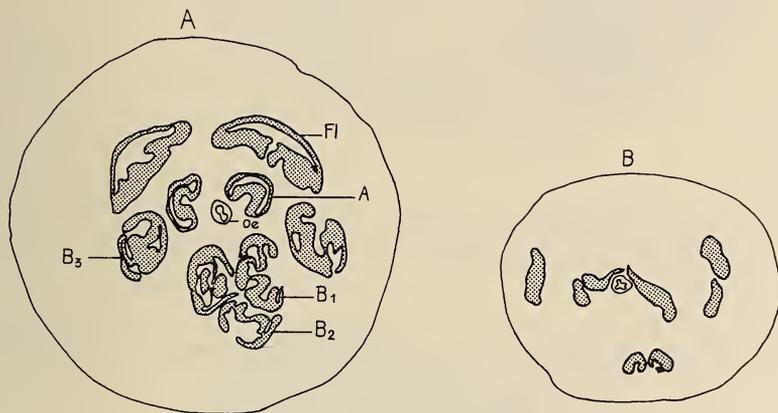


ABB. 11.

Querschnitt durch normale (A) und letale (B) Imaginalscheiben 96 h alter Larven. Fl Flügel, A Augen, B<sub>1</sub>-B<sub>3</sub> erste, zweite und dritte Beine, Oe Oesophagus. Vergr. 75 mal.

Die Speicheldrüsen der *l8*-Larven sind nicht nur kleiner (Tab. 7), sondern auch in ihrem histologischen Aufbau verschieden von den normalen. Die Struktur der Zellkerne erscheint lockerer, und da auch das Lumen des letalen Drüsenkörpers weiter ist, weisen die *l8*-Zellen nicht die für +/- Tiere charakteristische, gegen das Zentrum hin sich verjüngende Form auf.

Darmtraktus und Malpighische Gefässe sind normal entwickelt. Der Mitteldarm weist einen gut ausgebildeten Stäbchensaum auf. In vivo können die Malpighi manchmal weniger intensiv gelbgefärbt sein, als beim normalen Genotyp.

Die Muskulatur der *l8*-Larven ist ziemlich stark reduziert, weist aber eine normale Querstreifung auf. Die Kerne enthalten

im Gegensatz zur Mutante *letal-polymorph* (*lpm*, Benz 1957) keine pyknotischen Einschlüsse.

In den Imaginalscheiben sind keine histologischen Abnormalitäten sichtbar, doch sind sie bedeutend kleiner als normal (Tab. 6 und Abb. 11), und nur in wenigen Fällen leicht gefaltet.

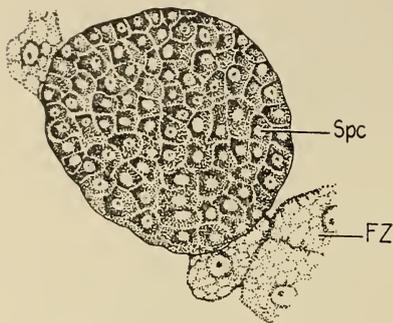


ABB. 12.

Hoden einer 96-stündigen normalen Larve. Querschnitt. Spc Spermatozyten, FZ Fettzelle. Vergr. 285 mal.

Die Hauptzellen der Ringdrüse sind im Vergleich zu normalen Ringdrüsen etwas verkleinert. Der strukturelle Aufbau scheint aber nicht verändert zu sein.

Wie schon bei der äusseren Untersuchung auffällt (S. 432), ist der Fettkörper der *l8*-Larven stark vermindert. Histologisch unterscheiden sich die einzelnen Fettzellen nur durch ihre etwas verringerte Grösse von normalen Zellen.

Die letalen Hoden weisen verschiedene Grade von Degenerationserscheinungen auf. Abb. 12 zeigt den Schnitt durch einen

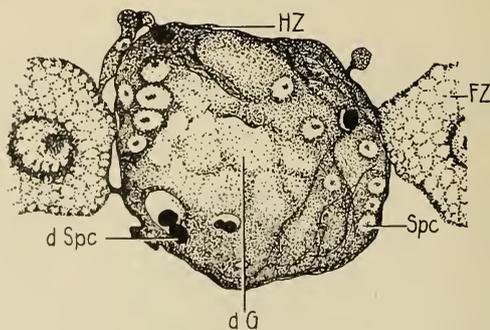


ABB. 13.

Hoden einer 96-stündigen letalen Larve. Querschnitt. Spc Spermatozyten, dSpc degenerierte Spermatozyten, dG degeneriertes schwammiges Gewebe, HZ Hüllenzelle, FZ Fettzelle. Vergr. 822 mal.

normalen verpuppungsreifen Hoden, auf dem deutlich die grossen Spermatozyten (Spe) zu erkennen sind. Der Schnitt durch eine

gleich alte letale Gonade (Abb. 13) zeigt bereits weit fortgeschrittene Degenerationserscheinungen. Am Rande sind neben degenerierten Zellen noch einige normale Spermatocyten und Hüllenzellen (HZ) zu erkennen. In der Mitte aber ist die Struktur des Gewebes undeutlich und schwammig und hat sich an einzelnen Stellen schon vollständig aufgelöst.

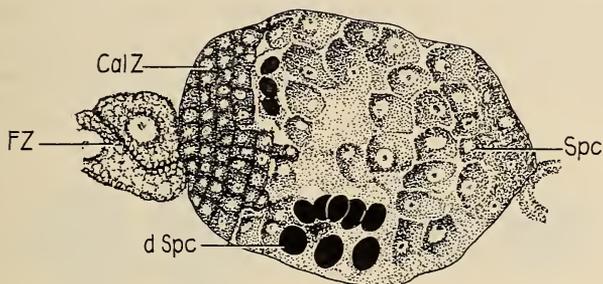


ABB. 14.

Hoden einer 72-stündigen letalen Larve. Querschnitt. Spc Spermatocyten, dSpc degenerierte Spermatocyten, CalZ Calotten-Zellen, FZ Fettzelle. Vergr. 822 mal.

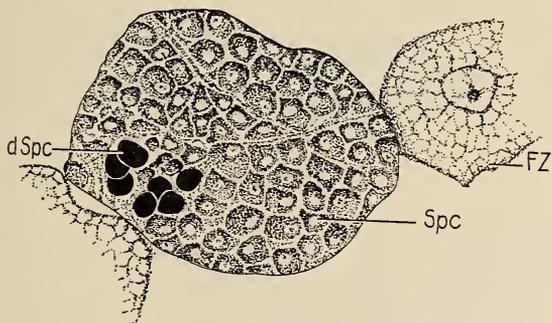


ABB. 15.

Hoden einer 120-stündigen letalen Larve. Querschnitt. Spc Spermatocyten, dSpc degenerierte Spermatocyten, FZ Fettzelle. Vergr. 822 mal.

Schon zu Beginn des dritten Larvenstadiums (Abb. 14) können die ersten degenerierten Keimzellen in den letalen Hoden beobachtet werden. Der Zellverband ist aber in allen Fällen noch kompakt. Abb. 14 zeigt neben degenerierten und normalen Spermatocyten auf der „linken“ Seite der Gonade die von GLOOR (1943) beschriebenen Calottenzellen, die normal ausgebildet sind. Das

Ausmass der Degenerationserscheinungen kann bei den Tieren aus ein und derselben Zuchtschale sehr stark variieren. So zeigt zum Beispiel Abb. 15 die Gonade eines 120 h alten Tieres. Im Gegensatz zur Larve in Abb. 13 sind hier erst wenige pyknotische Zellen festzustellen, und die abgestorbenen Spermatoocyten haben sich noch nicht aufgelöst.

Die Lymphdrüsen (Abb. 16) sind in den letalen 18-Larven schon 96 h nach der Eiablage stark vergrössert und der Gewebeverband beginnt sich in vereinzelt Fällen schon aufzulösen. Gewisse

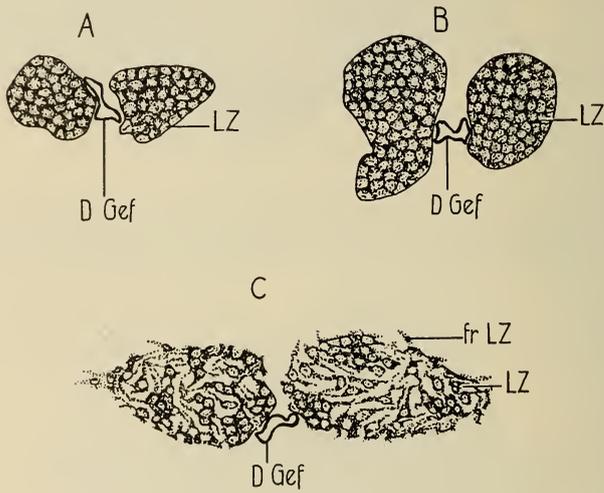


ABB. 16.

Querschnitt durch die Lymphdrüsen einer 96-stündigen normalen (A), einer 96-stündigen letalen (B) und einer 120-stündigen letalen (C) Larve. LZ Lymphzellen, DGef Dorsalgefässe, frLZ freie Lymphzellen. Vergr. 280 mal.

Degenerations- und Auflösungserscheinungen konnte jedoch SHATOURY (1955) auch für normale Lymphdrüsen des späten dritten Larvenstadiums feststellen. Beim Sezieren von normalen und letalen Larven in physiologischer Lösung zeigte es sich, dass die starke Grössenzunahme der Lymphdrüsen in den überlebenden 18-Larven mit einer Auflösung der festen Form des Organs verbunden ist. In Abb. 16 ist der Schnitt durch eine solche 120 h alte Lymphdrüse wiedergegeben.

Ausser der fast dreifachen Vergrösserung des Volumens fällt vor allem der lockere Bau und das Austreten freigewordener Lymphzellen auf. Hämolympheausstriche ergaben auch bei alten letalen Larven eine vermehrte Zahl von Podocyten (vgl. WALKER 1959).

Zusammenfassend kann festgehalten werden, dass die Wirkung des Letalfaktors *l8* vor allem die Gonaden, Lymphdrüsen, Speicheldrüsen, den Fettkörper und die Muskulatur betrifft. Auf der Muskulatur- und Fettkörperreduktion beruht auch die verminderte Körpergrösse (S. 432).

#### 4. PHYSIOLOGISCHE PHÄNE

##### a) *Verhalten der Gesamtmenge ninhydrinpositiver Stoffe im Laufe der Entwicklung*

Ein sicheres Unterscheiden der *l8*- und *M5*-Männchen ist erst im 2. Larvenstadium möglich, daher wurden die ersten Bestimmungen an 48 h alten Larven vorgenommen. Alle späteren Messungen wurden in Abständen von je 24 h ausgeführt.

Die auf eindimensionalen Chromatogrammen bestimmte Gesamtmenge ninhydrinpositiver Stoffe (Technik S. 412) wurde sowohl pro Individuum (Abb. 17), wie auch pro mg Frischgewicht (Abb. 18) berechnet.

##### *α). Gesamtmenge pro Tier (Abb. 17).*

Am Anfang des 2. Larvenstadiums unterscheiden sich die letalen *l8* und die normalen Larven kaum (Abb. 17). Wie wir bereits für *l52* (Abb. 5) feststellten, steigt in den Kontrollen die Menge der ninhydrinpositiven Stoffe bis zum Alter von 96 h stark an und nimmt gegen die Verpuppung hin wieder leicht ab. Die letalen Larven zeigen während des 2. Larvenstadiums eine nur geringe Zunahme. Mit einer Verzögerung von wiederum 24 h gegenüber dem Wildstamm (vgl. Körperwachstum und Gewichtszunahme S. 432) erfolgt anschliessend ein starker Anstieg, der 120 h nach der Eiablage ein Maximum erreicht, das die Höchstwerte der Kontrollen deutlich übertrifft. Die in der nachfolgenden Zeit des Überlebens eintretende Abnahme ist sehr ausgeprägt, so dass am 10. Tage, kurz vor dem Tode der letalen Larven, beinahe wieder die Werte von 72 h erreicht werden.

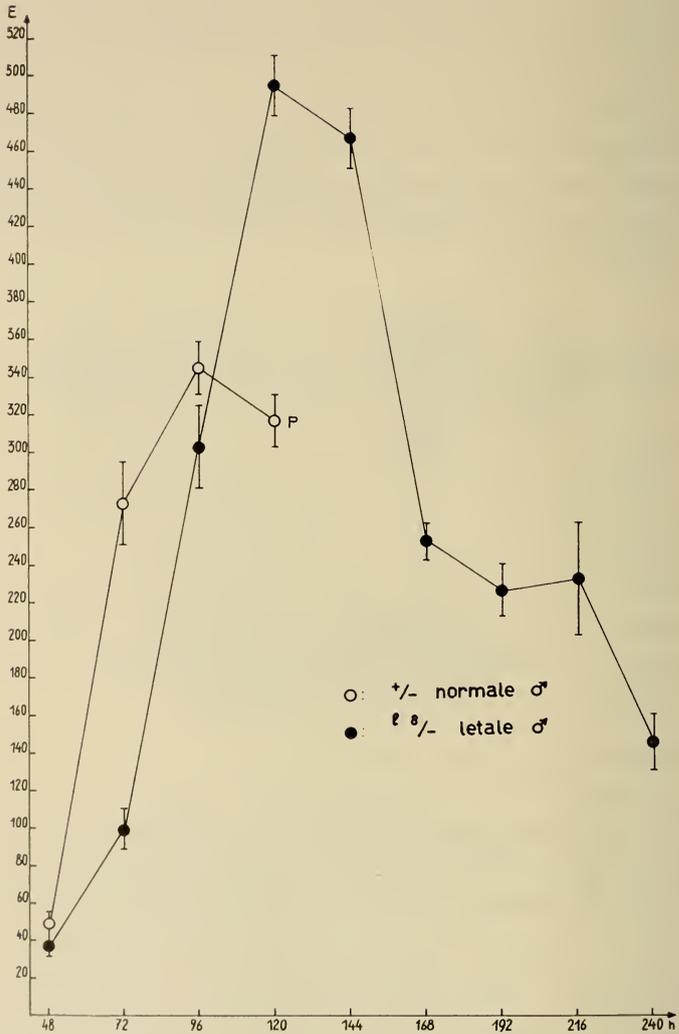


Abb. 17.

Verlauf der Gesamtmenge der freien Aminosäuren und Peptide für +/- und *l<sup>8</sup>*-Tiere bezogen auf eine Larve. Die einzelnen Punkte entsprechen den Mittelwerten aus je 8-10 Einzelbestimmungen, deren Streuung in der Kurve angegeben ist. P Zeitpunkt der Pupariumbildung. Abszisse: Alter der Tiere in h ab Eiablage (25° C); Ordinate: Extinktiwerte × 1000.

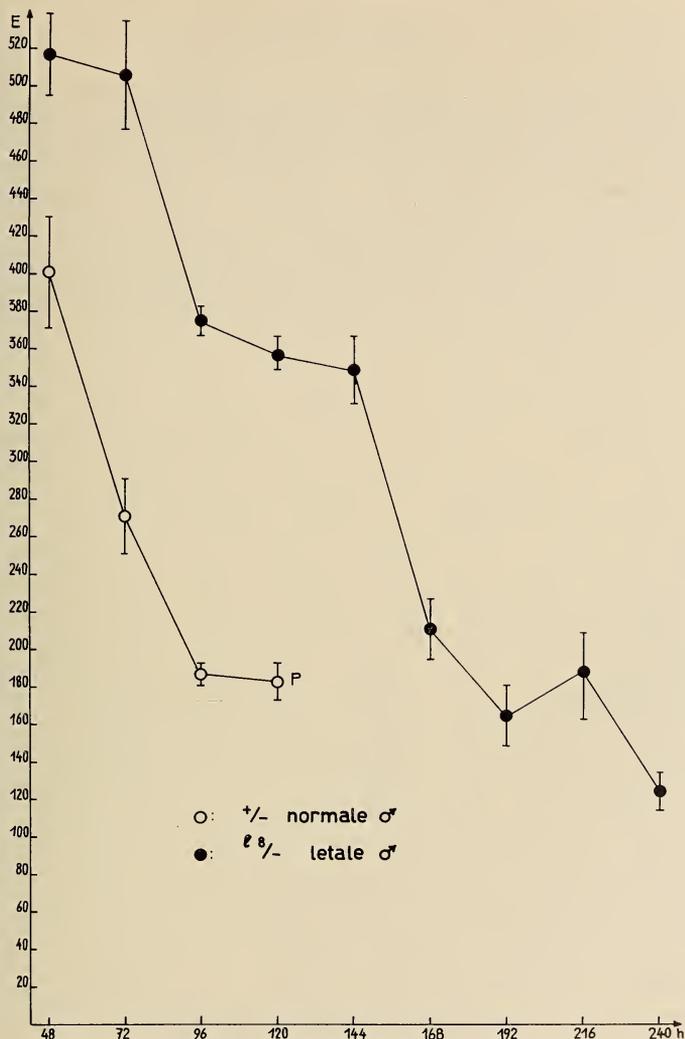


ABB. 18.

Verlauf der Gesamtmenge der freien Aminosäuren und Peptide für +/- und *l8* pro mg Frischgewicht. Bezeichnungen gleich wie Abb. 17.

$\beta$ ) Gesamtmenge in bezug auf 1 mg Frischgewicht (Abb. 18).

Wie erwartet liegen die Werte der letalen Tiere (Abb. 18) in diesem Falle wesentlich höher als die der Kontrollen, da bereits die Gewichtskurven (Abb. 9) für die einzelnen Entwicklungsstadien

TABELLE 10.

Übersichtstabelle zu den Aminosäuren- und Peptidkurven von +/— und 18 Tieren. Dabei ist angegeben ob im 2. (L II) und 3. (L III) Larvenstadium die Quantität der betreffenden Substanz in den beiden Genotypen die selbe sei (=), oder ob die 18 Tiere mehr (+) oder weniger (—) davon enthalten. In der Kolonne Maximum/Höhe ist eingetragen, ob das Maximum in den 18 Larven höher (+) oder niedriger (—) liegt als in den Kontrollen (die 2 Zeichen bei Glycin und  $\beta$ -Alanin bedeuten eine zweigipflige Kurve, Abb. 19 h und m). Aus der Kolonne Maximum/Zeit ist ersichtlich um wie viele Stunden das Maximum verfrüht (—) oder verspätet (+) erreicht wird.

Substanz	Quantität		Maximum	
	L II	L III	Höhe	Zeit
Leucin . . . . .	=	—	=	+24
Valin . . . . .	=	—	=	+24
Peptid 2. . . . .	=	—	—	=
Peptid 3. . . . .	=	—	—	+24
Arginin . . . . .	=	—	—	+48
$\alpha$ -Alanin . . . . .	=	—	+	+48
Threonin . . . . .	=	—	+	+48
Asparaginsäure . .	—	=	+	+48
Histidin . . . . .	+	—	+	+48
$\gamma$ -Aminobuttersäure	=	—	+	+48
Prolin . . . . .	=	—	+	+48
Glutamin . . . . .	—	—	+	+48
Peptid 4. . . . .	+	+	+	+48
Peptid 1. . . . .	=	+	+	+48
Glycin . . . . .	+	—	+/+	+48/+96
Tyrosin . . . . .	=	+	+	=
Glutaminsäure . .	+	—	+	+24
Lysin . . . . .	=	=	+	+24
Serin . . . . .	+	+	+	+72
Cystin . . . . .	=	+	+	+96
$\beta$ -Alanin . . . . .	=	+	—/+	—24/+48

deutliche Unterschiede zeigen. Die Letalkurve verläuft jedoch annähernd parallel zur Normalkurve. Die Wachstumsverzögerung wird hier weniger deutlich sichtbar. Sie lässt sich aber dennoch an der geringen Abnahme der 18-Werte zwischen 48 und 72 h nachweisen. Dass die Gesamtmenge der freien Aminosäuren und Peptide in bezug auf das Frischgewicht mit zunehmendem Alter der letalen Larven immer mehr abnehmen muss, geht aus einem Vergleich der Abb. 9 und 17 hervor.

b) *Veränderung der Eiweissbausteine in der Mutante*

Es stellt sich nun die Frage, ob an der vermehrten Gesamtmenge ninhydrinpositiver Stoffe in den letalen *l8*-Larven alle Komponenten gleichermaßen beteiligt sind. Vergleichende papierchromatographische Untersuchungen der einzelnen Stadien des Normalstages („*Sevelen*“) und der Letalen ergaben einen Einblick in die quantitative Verteilung der einzelnen Eiweissbausteine. Erfasst wurden ausser einigen in höherer Konzentration vorkommenden Peptiden die meisten Aminosäuren und das Glutamin (Tab. 10). Einige Substanzen, wie Phenylalanin und Tryptophan, wurden wegen der geringen Menge nicht berücksichtigt (Technik S. 412). Das qualitative Stoffmuster der *+/-*- und *l8*-Larven, wie auch die quantitative Verteilung in den Kontrollen entsprechen weitgehend den von FAULHABER (1959) für *lgl/Cy* angegebenen Aminosäuren und Peptiden. Die erhöhte Konzentration ninhydrinpositiver Stoffe kann somit in den letalen Tieren nur auf einer relativen Zunahme der einzelnen Aminosäuren und Peptide beruhen.

Es zeigte sich nun, dass nicht alle Eiweissbausteine gleich stark vermehrt im Körperextrakt auftreten. Nur zwei Aminosäuren, Valin und Leucin, weisen im Vergleich zu den Kontrollen quantitativ keinen Unterschied auf (Tab. 10). Im mittleren zweiten und anfangs des dritten Stadiums enthalten die normalen und letalen Larven gleich viel Leucin (Abb. 19a). Dann aber erfolgt in den *+/-*-Larven ein steiler Anstieg, während in den *l8*-Tieren die Konzentration nur gering zunimmt. Erst in den nun folgenden 24 h steigt auch in den Letalen der Leucingehalt stark an und erreicht denselben Wert wie die Kontrollen. In der nachfolgenden Zeit des Überlebens der *l8*-Larven zeigt die Kurve des Leucins nach einem ausgeprägten Abfall noch einmal einen geringen Anstieg zwischen 144 und 168 h, der aber wegen der starken Streuung des Materials nicht gesichert ist. Nachher nehmen die Werte bis zum Tode der Tiere ab. Auch Prolin zeigt dieselbe Verzögerung um 24 h bis zur Erreichung des Kontrollwertes (Tab. 10).

Arginin und die Peptide 2 und 3 erreichen in den letalen Larven nie die Werte der Kontrolltiere (Tab. 10). Einzig beim Peptide 2 (Abb. 19b) fällt zeitlich für die Letalen und Kontrollen das Maximum zusammen, beträgt bei *l8* aber nur etwas mehr als die Hälfte des normalen. Im Gegensatz zum Peptid 2 weist der Kurvenver-

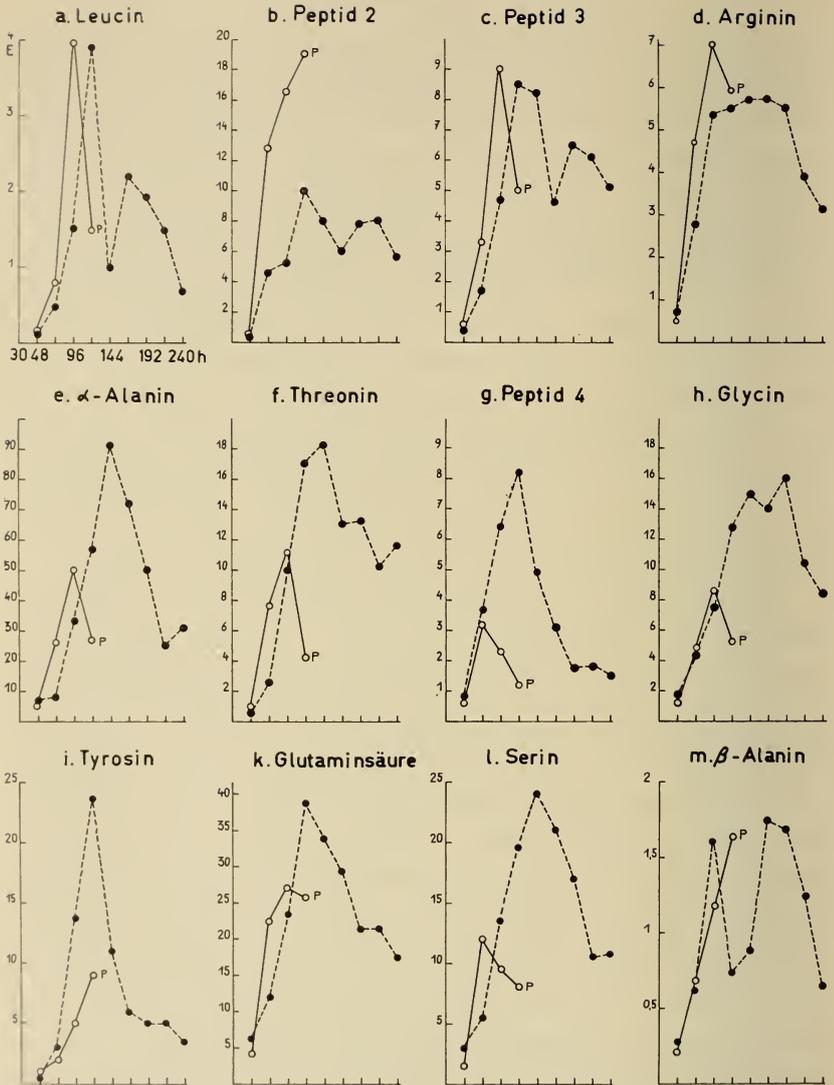


ABB. 19.

*a m.* Kurven verschiedener Eiweissbausteine die während der Entwicklung der +/+ Tiere (—) und l/l-Tiere (- - - -) Unterschiede aufweisen. Abszisse: Alter der Tiere in h ab Eiablage (25°C); Ordinate: Extinktionswerte > 1000. Die Mittelwerte wurden aus je 6-8 Einzelbestimmungen berechnet. P Zeitpunkt der Pupariumbildung.

lauf des Peptides 3 eine deutliche Verschiebung um 24 h gegenüber den normalen Werten auf (Abb. 19c). Das Maximum liegt nur wenig unter dem der +/— Tiere. Der Abbau ist in den darauffolgenden 24 h nur gering und setzt erst deutlich bei den 144 h alten Larven ein. Aehnlich verhält sich das Arginin (Abb. 19d), nur bleibt hier der maximale Wert über mehrere Tage erhalten und die Kurve fällt erst 2 Tage vor dem Tode der Larven ab.

Die Mehrheit der Aminosäuren sowie auch die Peptide 1 und 4 erreichen aber in den letalen Tieren zum Teil wesentlich höhere Werte als im Kontrollstamm. In den meisten Fällen, so bei  $\alpha$ -Alanin, Threonin, Asparaginsäure, Histidin,  $\gamma$ -Aminobuttersäure, Prolin, Glutamin und den Peptiden 1 und 4 liegt das Maximum der Werte 48 h später als in den +/— Larven (Tab. 10). In Abb. 19 e-g sind als Beispiele die Kurven für  $\alpha$ -Alanin, Threonin und das Peptid 4 angegeben.  $\alpha$ -Alanin und Threonin zeigen wieder die für die ersten Entwicklungstage typische Verschiebung der Kurve um 24 h. Einzig beim Peptid 4, das wahrscheinlich auch noch Asparagin enthält, liegen die Werte der letalen Tiere durchwegs höher als die der Kontrollen. Die Unterschiede sind jedoch für 48 and 72 h nicht gesichert.

Der Kurvenverlauf des Glycins weist zwei Maxima auf (Abb. 19h). Das erste liegt wie bei der vorhergehenden Gruppe 48 h nach dem der Kontrollen, das zweite bei 192 h. Der Unterschied zu den tieferliegenden Werten von 168 h ist jedoch nicht gesichert.

Auch die restlichen untersuchten Aminosäuren Tyrosin (Abb. 19i), Glutaminsäure (Abb. 19k), Lysin, Serin, (Abb. 19 l), Cystin und  $\beta$ -Alanin (Abb. 19m) weisen das gemeinsame Merkmal einer erhöhten Konzentration auf, nur werden hier die Maxima zu verschiedenen Zeitpunkten erreicht.

Tabelle 10 zeigt, dass schon im 2. Larvenstadium für Asparaginsäure, Histidin, Glutamin, Glycin, Glutaminsäure, Serin und das Peptid 4 geringfügige Unterschiede zwischen normalen und letalen Larven nachweisbar sind. Die grossen Differenzen treten aber erst im 3. Larvenstadium zwischen den verpuppungsreifen normalen und den 120 h alten letalen Larven auf, die physiologisch gleich alt sind. Bis auf Leucin und Prolin sind alle Aminosäuren, zum Teil in sehr ausgeprägtem Masse, vermehrt. Im Gegensatz zur Letalmutante *letal-translucida* (*ltr*) (HADORN und STUMM-ZOLLINGER 1953) aber nimmt die Menge an freien Amino-

säuren und Peptiden in den *l 8*-Larven nach dem 5. — 6. Tage, von der Eiablage an gerechnet, bis zum Tode der Tiere wieder stetig ab.

### 5. TRANSPLANTATIONSVERSUCHE

Gonaden: In einer ersten Versuchsserie (Tabl 11) implantierten wir Hoden aus 90 h alten Tieren in 72 stündige normale Wirtslarven. Nach der Metamorphose des Wirtes konnten von den 22 letalen Implantaten nur noch 9 gefunden werden; davon 5 als schwarze Restkörper. In den restlichen 4 Fällen aber metamorphosierten die letalen Hoden im normalen Wirt zu adulten Organen, deren Grösse jedoch sehr wesentlich hinter den Implantaten aus

TABELLE 11.

*Transplantation von normalen (+/—) und letalen (l 8) larvalen Hoden in normale Wirtslarven von 72 h.*

Implantat	n	Wirt	Transplantationserfolg		
			Imaginärer Hoden	Restkörper	kein Implantat gefunden
Hoden +/— 90 h	12	+/— 72 h	11	1	—
Hoden <i>l 8</i> 90 h			4 sehr klein		
Hoden +/— 72 h	10	+/— 72 h	10	—	—
Hoden <i>l 8</i> 72 h	35	+/— 72 h	6 sehr klein z.T. Fusion	10	19

+/— Larven zurückbleibt. Es entwickeln sich höchstens sehr kleine Bläschen, in denen aber nie reife Spermien gebildet werden. In einer zweiten Versuchsserie wurden an Stelle der 90 h alten Gonaden Hoden aus letalen Larven des frühen 3. Stadiums (72 h) transplantiert. Die Ergebnisse sind in Tab. 11 wiedergegeben. In den Kontrollversuchen konnte in allen operierten Tieren die implantierte Gonadenanlage als metamorphosierter Hoden wiedergefunden werden. Aus den transplantierten larvalen Hoden der *l 8*-Tiere

entwickelte sich in keinem Falle ein Hoden von der Grösse des Wildstammes. Von den 6 nach der Metamorphose des Wirtes noch erhaltenen letalen Implantaten waren zwei mit den normalen Gonaden des Wirtes fusioniert; konnten aber noch als deutlich sichtbare Anschwellungen an den Spitzen der spiralisierten +/— Hoden erkannt werden. Danach scheint sich der Letalfaktor ausser in einigen Hüllzellen, die sich zu imaginal pigmentierten Zellen weiter zu entwickeln vermögen, im Hodengewebe autonom auszuwirken.

**Imaginalscheiben:** Wie schon aus den Längen- und Breitenmessungen (vgl. Tab. 6) hervorgeht, beträgt die Grösse der letalen Imaginalscheiben nur die Hälfte der physiologisch gleich alten aus normalen +/— Larven; zudem fehlt die typische Reliefbildung weitgehend. Transplantationsversuche sollten nun abklären, in welchem Masse diese Wachstums- und Differenzierungsverzögerung durch eine direkte, autonome Wirkung des Faktors *l8* im Anlagesystem selbst bedingt ist, oder ob hier nur ein schädigender Einfluss des letalen Milieus vorliegt. Es wurden letale Augen-, Bein- und Flügelscheiben aus 72 h alten Larven herausgeziert und in gleich alte +/— Wirtslarven implantiert. Nach der Metamorphose der Wirtstiere konnten in 80% der Fälle normal entwickelte imaginale Organe gefunden werden. Dass es sich um keinen Irrtum in der Versuchsanordnung handeln kann, und an Stelle der letalen Imaginalscheiben etwa die Anlagen aus den gleich alten *M5*-Tieren transplantiert wurden, beweist das in allen implantierten Augen normal ausgebildete rote Pigment. Somit ist das ungenügende Wachstum und die geringe Differenzierung der Imaginalscheiben nicht auf eine irreparable Wirkung des Letalfaktors zurückzuführen, sondern als sekundäre Folge des gestörten Stoffwechsels im umgebenden letalen Milieu aufzufassen.

**Ringdrüse:** Nur in ganz wenigen Fällen (S. 430) bilden die überlebenden letalen Larven zwischen dem 8. und 10. Tage nach der Eiablage ein langgestrecktes Puparium, eine sog. Pseudopuppe (HADORN 1937). Der Kopf und die übrigen Imaginalanlagen werden in keinem Falle ausgestülpt.

Wie HADORN (1937) zeigte, wird das für die Verpuppung verantwortliche Hormon bei *Drosophila* in der Ringdrüse gebildet. Transplantiert man Ringdrüsen verpuppungsreifer, normaler Lar-

ven in die letalen Tiere des Stammes *lgl* (*lethal giant larvae*), so setzt nach einigen Stunden die Pupariumbildung ein (HADORN 1937). Eine Unterfunktion der Ringdrüse kommt auch beim Faktor *l8* als Ursache der nur seltenen und dann sehr späten Ausbildung

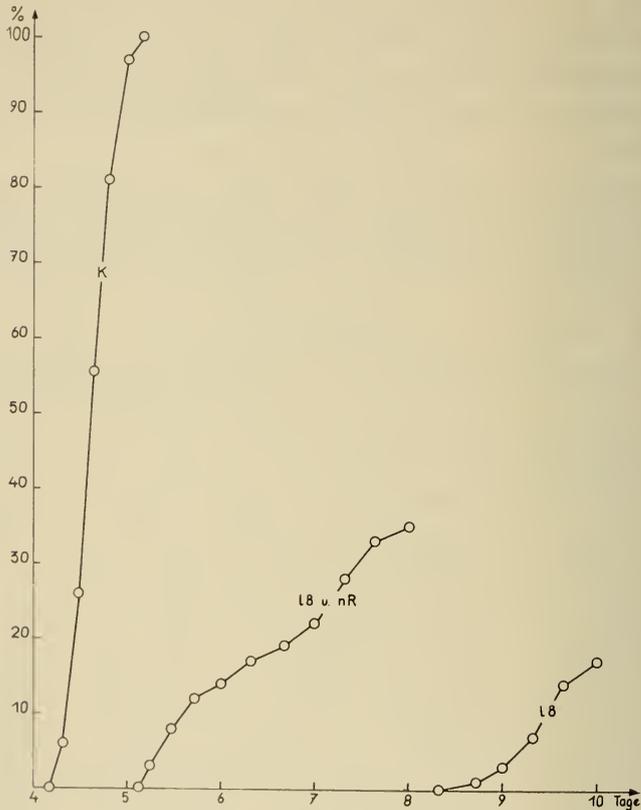


ABB. 20.

Pupariumbildung normaler und letaler Larven. Auf der Ordinate ist in Prozenten der Anteil der Individuen angegeben, die zu dem auf der Abszisse bezeichneten Zeitpunkte die Bildung des Pupariums vollendet haben. K Kontrollen (nach HADORN 1955 für  $n = 154$ ); *l8 u nR* *l8*-Tiere mit implantierter normaler Ringdrüse ( $n = 120$ ); *l8 l8*-Tiere ohne implantierte Ringdrüse ( $n = 195$ ).

eines Pupariums in Frage. Durch Transplantationen normaler Ringdrüsen aus verpuppungsreifen Larven versuchten wir daher auch bei diesem Genotypus eine höhere Verpuppungszahl zu erhalten. Abb. 20 zeigt die Verpuppungszahlen letaler Larven mit

und ohne implantierte Ringdrüse, und als Kontrollen den Wildstamm „*Sevelen*“. Die Anzahl der gebildeten Pseudopuppen ist bei den letalen Tieren mit Ringdrüsen-Implantat doppelt so gross als bei den unbehandelten *l8*-Larven; zudem werden nach der Implantation normaler Ringdrüsen die Puppenhüllen viel früher gebildet. Im Gegensatz zu *lgl* wird der Erfolg aber erst nach 24-48 h sichtbar. In keiner der Versuchsserien, die in Abb. 20 zusammengefasst sind, konnte eine Verpuppungsrate über 35% erreicht werden. Die restlichen 65% der operierten *l8*-Tiere lebten noch einige Tage als Larven weiter und starben, wie die nicht behandelten Larven, zwischen dem 9. und 10. Tage nach der Eiablage. Kein Tier aus der Implantationsserie entwickelte sich über das Pseudopuppenstadium hinaus.

## 6. DISKUSSION DER ERGEBNISSE

### a) *Zu den morphologischen Phänen.*

Die Wirkung des Faktors *l8* wird in einer Wachstumsverzögerung von mindestens 24 h gegenüber den Kontrollen sichtbar. Ausser der Körperlänge vermag nur der Darmtraktus diesen Rückstand aufzuholen. Alle übrigen Organsysteme stellen ihr Wachstum 96 h nach der Eiablage ein (Tab. 5, 6, 7). Da die Grössenzunahme der histologisch normal gebauten Imaginalscheiben nur gering ist, kann auch die normalerweise im dritten Larvenstadium auftretende Faltung der Scheiben nicht erwartet werden. Die Wachstumshemmung ist aber in den Imaginalscheiben, wie die Transplantationsversuche zeigten (S. 451), nicht autonom, sondern indirekt durch die geschädigte Umgebung bedingt.

Anders verhält es sich in den letalen Gonaden. Schon 72 h nach der Eiablage treten hier die ersten Degenerationerscheinungen auf. Die Spermatocyten sterben ab und lösen sich auf (Abb. 13-15), sodass schon 24 h später im Innern einzelner Hoden keine feste Struktur mehr beobachtet werden kann. Die Randzellen werden dabei erst später betroffen. Daher lassen die letalen Hoden beim Sezieren äusserlich noch keine sichtbaren Veränderungen erkennen und zeigen nur im Innern zum Teil etwas hellere Stellen. Die grosse Variabilität im Ausmass der Degenerationerscheinungen innerhalb einer Zuchtschale erklärt auch die Unter-

schiede in den Ergebnissen der Transplantationsversuche (S. 450). In den wenigen Fällen, da die letalen Hoden im normalen Wirt bis nach der Metamorphose erhalten bleiben und sich zu kleinen Bläschen entwickeln, handelt es sich wohl um Implantate, die im letalen Milieu noch nicht alle weiteren Entwicklungspotenzen eingebüsst haben. Ungeklärt bleibt aber, ob die letalen Gonaden im Transplantat wegen der autonomen Wirkung des Faktors *l 8* nicht zu normal entwickelten Hoden mit reifen Spermien heranwachsen, oder ob sie schon vor der Transplantation so sehr geschädigt waren, dass im normalen Wirt diese Veränderungen nicht wieder rückgängig gemacht werden können.

Die Untersuchungen an den Speicheldrüsen ergaben, dass bereits im Embryonalstadium der Letalfaktor *l 8* in die Entwicklung eingreift und die Anlage dieses Organsystems hemmend beeinflusst. Nach dem Schlüpfen des Larven fanden in den Speicheldrüsen nur noch intranukleare Chromatidteilungen statt, die zur Polytaenie führen und gleichzeitig auch eine Vergrösserung des Kernvolumens bewirken. Die Chromosomen der *l 8*-Tiere erreichen nie den hohen Polytaeniegrad der normalen. Dieser Unterschied in den Kernvolumina (Tab. 9) erklärt auch die ungenügende Entwicklung des ganzen Drüsenkörpers. Wird aber durch niedrigere Zuchttemperatur die Embryonalentwicklung der letalen Larven künstlich verlängert, so steigt auch in den Speicheldrüsen der *l 8*-Tiere die Zellzahl. Die Zunahme ist aber etwas geringer als in den Kontrollen (Tab. 8). Vielleicht wirkt hier der Faktor *l 8* verzögernd auf die Mitosevorgänge in der Speicheldrüsenanlage. Es ist nun möglich, dass sich in der nachfolgenden larvalen Entwicklung durch ein längeres Einwirken des Letalfaktors diese hemmenden Einflüsse verstärken und auch die intranuklearen Chromatidteilungen beeinflussen.

Das Anschwellen und Auflösen der Lymphdrüsen letaler Larven nach dem 4. Entwicklungstage führt zu der Zunahme melanotischer Pseudotumoren. Auch in den normalen Larven zeigen die Lymphdrüsen am Ende des 3. Larvenstadiums gewisse Degenerations- und Auflösungserscheinungen (SHATOURY 1955), dies aber ohne wesentliche Grössenzunahme. In den *l 8*-Tieren aber vergrössert sich das Volumen um ein Vielfaches und der Drüsenkörper beginnt in viele Teile zu zerfallen. Kleinere Gruppen oder einzelne Lymphzellen, die sich losgelöst haben, schwimmen nun frei in der

Hämolymphe herum (BARIGOZZI et al. 1958). Dort ballen sie sich zusammen und lagern Melanin ein. Da dieser Prozess in den letalen Larven 96 h nach der Eiablage einsetzt, ist es nicht weiter erstaunlich, dass wir erst in den älteren überlebenden Larven melanotische Pseudotumoren antreffen.

b) *Zu den Transplantationen normaler Ringdrüsen.*

Die Transplantationsversuche von normalen Ringdrüsen in 96 h alte letale Larven haben gezeigt, dass dadurch die Rate der Pupariumbildung sehr wesentlich verbessert werden kann. Nach diesen Untersuchungen lässt sich jedoch noch nicht entscheiden, ob die Bildung des Puparisierungshormons vollständig unterbleibt, oder nur sehr stark vermindert ist. Das Auftreten vereinzelter Pseudopuppen am Ende der Überlebensperiode spricht für die Annahme einer verminderten Hormonproduktion. In diesem Falle würde in den letalen Ringdrüsen das Hormon nur in so geringer Menge gebildet, dass erst nach längerer Zeit (d. h. am 9.—10. Tage des Überlebens) in einzelnen Larven der für die Bildung eines Pupariums notwendige Schwellenwert überschritten wird. Es steht jedoch fest, dass die mangelnde Hormonproduktion nicht eines der Hauptphänomene des Letalfaktors *l8* sein kann, da trotz Transplantation normaler Ringdrüsen die letalen Larven sich nie über das Pseudopuppenstadium hinaus entwickeln. Es scheint viel mehr das Reaktionssystem selbst betroffen zu sein.

c) *Zu den physiologischen Phänomenen*

Ein Vergleich der für *l8* erhaltenen Befunde über die Veränderungen der Gesamtmenge ninhydrinpositiver Stoffe mit den beiden Letalmutanten *lme* und *ltr* zeigt, dass hier ein anderes Schädigungsmuster vorliegt. Konnten SCHMID (1949) und CHEN und HADORN (1955) für *lme* aufzeigen, dass die Verdauung der Eiweiße verunmöglicht ist, so ist bei der Mutante *ltr* der Aufbau der körpereigenen Eiweiße gestört (HADORN und STUMM-ZOLLINGER 1953 und STUMM-ZOLLINGER 1954). Bei der Mutante *l8* sind die Ergebnisse schwieriger zu interpretieren. Trotz der erhöhten Menge ninhydrinpositiver Stoffe tritt keine vermehrte Flüssigkeitsmenge in den Larven auf, wie sie die überlebenden *ltr*-Tiere aufweisen. Wenn der Überschuss an freien Aminosäuren nur die Folge

einer ungenügenden Proteinsynthese ist, sollten im Körperextrakt der *l8*- und *ltr*- (STUMM-ZOLLINGER 1954) Larven dieselben Eiweissbausteine vermehrt auftreten. Dies trifft nun auch für Glutamin, Lysin, Glycin, Serin und Threonin zu, nur dass in den *l8* Tieren zudem auch noch Cystin, Tyrosin,  $\alpha$ -Alanin, Histidin,  $\gamma$ -Aminobuttersäure, Prolin, das Peptid 1 und Glutaminsäure in stark vermehrter Konzentration auftreten. Von den in *ltr* nur schwach vertretenen Stoffen  $\alpha$ -Alanin, Prolin, Peptide 1 und 2 ist bei den *l8*-Larven nur das Peptid 2 stark vermindert. In ihrer Konzentration wenig herabgesetzt sind Arginin und das Peptid 3. Die stark erhöhte Konzentration des  $\alpha$ -Alanins weist auf eine Ähnlichkeit mit der Letalmutante *l(1)7* (LEWIS 1954) hin.

Bei den älteren letalen Larven scheint die Eiweissynthese immer mehr reduziert zu werden. Für diese Annahme spricht die stark abfallende Gesamtmenge der ninhydrinpositiven Stoffe. Wahrscheinlich ist die Nahrungsaufnahme der überlebenden *l8* Larven nur noch gering und so müssen die Tiere einen grossen Teil ihrer Energie aus den im Körper gespeicherten freien Aminosäuren und Peptide beziehen, da auch der Fettkörper überall nur sehr schwach entwickelt ist.

Doch ist eine vollständige Deutung der verschiedenen physiologischen Phäne sehr schwierig, und es lässt sich vorläufig noch nicht sagen, ob diese Stoffwechselstörungen primärer oder sekundärer Natur sind. Es sind noch genauere Untersuchungen, auch der Veränderungen im Proteingehalt während des Überlebens, notwendig, um deutlicheren Einblick in die Wirkungsweise des Letalfaktors *l8* zu erhalten.

## 7. ZUSAMMENFASSUNG

### a) *Der Faktor l 52*

1. Für den Faktor *l 52* wurde ein Locus rechts von *Bar* berechnet. Auf den Speicheldrüsenpräparaten konnte für diese Region eine Verminderung des Chromosomenmaterials beobachtet werden. Die Crossingover-Häufigkeit längs des letalen X-Chromosoms weist eine abnormale Verteilung auf.

2. Der Faktor *l 52* wirkt bereits embryonal, indem er ein verspätetes Schlüpfen der Larven bedingt. Die Hauptwirkungsphase

und Letalkrise liegt jedoch im zweiten Larvenstadium. Durchbrenner wurden keine beobachtet.

3. Körperwachstum und Gewichtszunahme der *l 52*-Tiere sind stark verzögert.

4. Histologische Veränderungen finden sich vor allem im Gehirn und Unterschlundganglion, sowie in den Hoden und Imaginalscheiben.

5. Die Zahl der Speicheldrüsenkerne ist vermehrt.

6. Bei normalen und letalen Larven wurde der Gehalt an freien Aminosäuren und Peptiden bestimmt. Ausser einer Verzögerung in der Zunahme bei *l 52* konnten keine wesentlichen Unterschiede beobachtet werden.

7. Die Nahrungsaufnahme wird durch den Faktor *l 52* nicht betroffen, doch sind eventuell Abbau und Aufnahme durch die Darmwand beeinträchtigt.

8. Im Transplantationsversuch zeigten Hoden und Imaginalscheiben autonome Letalität.

#### b) *Der Faktor l 8*

1. Der Faktor *l 8* liegt im Bereich von 1-20,0—23,6.

2. Die *l 8*-Tiere überleben als Larven des dritten Stadiums bis zum 10. Tage nach der Eiablage. Selten werden Pseudopuppen gebildet.

3. In den überlebenden letalen Larven treten mit zunehmendem Alter melanotische Pseudotumoren auf.

4. Längenwachstum und Gewichtszunahme weisen in den *l 8*-Tieren eine Verzögerung um 24 h im Vergleich zu den Kontrollen auf.

5. Die morphologischen Veränderung der einzelnen Organsysteme wurden untersucht. Das Wachstum wird ausser im Darmtraktus überall 96 h nach der Eiablage eingestellt.

6. Die einzelnen Organe wurden histologisch untersucht. Verschiedene Grade von Degenerationserscheinungen konnten in den larvalen Hoden beobachtet werden.

7. Die Lymphdrüsen weisen mit zunehmendem Alter der letalen Larven Auflösungserscheinungen auf.

8. Der Proteinstoffwechsel der Mutante ist deutlich verändert. Die Konzentration der freien Aminosäuren und Peptide ist wesentlich erhöht. Die einzelnen Verbindungen sind ungleich stark an dieser Zunahme beteiligt. Das Stoffinventar selbst ist aber qualitativ nicht verändert.

9. Die Imaginalseiben zeigen im Transplantationsversuch keine autonome Zell-Letalität: sie entwickeln sich zu normalen Augen, Beinen und Flügeln. Dagegen setzt sich im transplanteriten larvalen Hoden eine autonome Letalität durch.

10. Durch Transplantation normaler Ringdrüsen konnte in einer grösseren Prozentzahl der letalen Larven eine Puparisierung bewirkt werden, ohne jedoch eine Metamorphose auszulösen.

## RÉSUMÉ

### a) *Facteur l 52*

1. Le facteur létal *l 52* est localisé à droite du facteur *Bar*. Les chromosomes des glandes salivaires montrent un rétrécissement dans cette région. La fréquence des crossing-over le long du chromosome *x* létal présente une distribution anormale.

2. Le facteur *l 52* agit dès le stade embryonnaire et provoque un retard de l'éclosion, mais la crise létale se produit au 2<sup>e</sup> stade larvaire qu'aucun individu ne franchit.

3. La croissance en longueur et en poids est fortement réduite.

4. Les modifications histologiques sont surtout marquées dans les testicules et les disques imaginaux.

5. Le nombre des noyaux est augmenté dans les glandes salivaires.

6. Il n'a pas été observé d'anomalie dans la teneur en acides aminés libres et en peptides, en dehors d'un retard dans leur formation.

7. Le facteur *l 52* ne modifie pas l'appétit mais influe parfois sur l'assimilation au niveau de la paroi intestinale.

8. Transplantés sur individus normaux, les testicules et les disques imaginaux ont montré une létalité propre.

b) *Facteur l 8*

1. Il se situe entre 20.0 et 23.6.
2. Les larves porteuses de *l 8* atteignent le 3<sup>e</sup> stade et survivent jusqu'à 10 jours après l'éclosion. Elles atteignent rarement le stade de pseudopupe.
3. Celles qui survivent le plus longtemps, présentent des pseudotumeurs mélaniques.
4. La croissance en longueur et en poids sont retardés de 24 h. en comparaison des témoins.
5. Le tube digestif peut se développer jusqu'à 120 h., mais la croissance générale s'arrête 96 h. après l'éclosion.
6. L'examen histologique révèle divers degrés de dégénérescence dans les testicules larvaires.
7. Les glandes lymphatiques présentent une dégénérescence progressive.
8. Le métabolisme des protéines est modifié quantitativement mais non qualitativement. La concentration des acides aminés libres et des peptides est notablement accrue, mais elle diffère selon les composants.
9. Les disques imaginaux ne présentent pas de létalité propre, transplantés, ils se développent en pattes, ailes et yeux normaux. Le testicule au contraire est frappé de létalité.
10. Par transplantation de glandes annulaires normales sur larves létales, on a pu obtenir la pupaison dans un certain nombre de cas mais jamais la métamorphose.

## SUMMARY

a) *Factor l 52*

1. The factor *l 52* was calculated to be to the right of *Bar*. A narrowing of the chromosomal material could be observed from salivary gland preparations. The crossing-over frequency was found to have an abnormal distribution along the lethal X-chromosome.
2. The action of *l 52* begins in the embryonic stage as demonstrated by the larva's late hatching from the egg. However, the

primary lethal crisis is in the second larval instar. Survivors beyond this stage are never observed.

3. Body growth and weight increase of *l 52*-animals is markedly reduced.

4. Histological changes are found primarily in the central nervous system. Further changes are noted in the testes and imaginal discs.

5. The number of salivary gland nuclei is increased.

6. *l 52*-larvae have a smaller amount of total free amino acids and peptides on the first day after hatching, but this amount later reaches levels equivalent to wild type second instar larvae and remains there throughout life. No qualitative differences were detected between the lethal and wild type strains.

7. Testes and imaginal discs show autonomous lethality as demonstrated through transplantation experiments.

#### b) *Factor l 52*

1. The factor *l 8* lies between 20.0 and 23.6 on the X-chromosome.

2. *l 8*-animals survive through the third instar for up to 10 days of age. Rarely are pseudopupae formed.

3. In the surviving lethal larvae melanotic pseudotumors appear with old age.

4. Growth in length and weight increase of *l 8*-animals throughout larval development was shown to be 24 hours slower than the controls.

5. The intestinal tract reaches normal proportions at 120 hours after hatching, but growth of all other organs ceases at 96 hours.

6. Different degrees of degeneration could be observed in the lethal larval testes.

7. The lymph glands show more degenerative changes with increased age of the lethal larvae.

8. There is no qualitative change in free amino acids and peptides from that of wild type, but there is a marked increase in the

quantitative content of all of them. However, this increase is not equivalent for all the different substances.

9. The imaginal discs show no autonomous cell lethality in transplantation experiments; development of eyes, wings and legs is normal. On the other hand, an autonomous lethality can be demonstrated for transplanted larval testes.

10. Through transplantation of normal ring glands a larger percentage of lethal larvae could be carried through to pupal formation, but metamorphosis did not occur.

#### LITERATURVERZEICHNIS

- AUCLAIR, J. L. et R. DUBREUIL. 1953. *Etude sur les aminés libres de l'hémolymphe des insectes par la méthode de chromatographie sur papier filtre*. Canad. J. Zool. 31: 30.
- BARIGOZZI, C., M. C. CASTIGLIONI and A. DI PASQUALE. 1958. *Morphogenesis of Melanotic Tumours (pseudotumours) and its Genetical control, in three Wild Stocks of D. melanogaster*. Exper. XIV/12: 443.
- BENZ, G. 1955. *Quantitative Veränderungen der Aminosäuren und Polypeptide während der Entwicklung von Drosophila melanogaster*. Arch. Jul. Klaus-Stiftg. 30: 498.
- 1957. *Untersuchungen über die Wirkung der Letalfaktoren letalbluter (lbl) und letal-polymorph (lpm) von Drosophila melanogaster*. Z. indukt. Abstamm.-u. Vererb.-Lehre 88: 78.
- BOISSONNAS, R. A. 1950. *Dosage colométrique des aminés séparés par chromatographie sur papier*. Helv. Chim. Acta 33: 1975.
- BRUSH, M. K., R. K. BOUTWELL, A. D. BARTON and C. HEIDELBERGER. 1951. *Destruction of amino acids during filter paper chromatography*. Science 113: 2923.
- CHEN, P. S. und E. HADORN. 1954. *Vergleichende Untersuchungen über die freien Aminosäuren in der larvalen Haemolymphe von Drosophila, Ephestia und Coretra*. Rev. Suisse Zool. 61: 437.
- EPHRUSSI, B. and G. W. BEADLE. 1946. *A technique of transplantation for Drosophila*. Amer. Naturalist 70: 218.
- FAULHABER, I. 1959. *Biochemische Untersuchungen zum Eiweiss-Stoffwechsel der Letalmutante lethal giant larvae (lgl) von Drosophila melanogaster*. Z. Vererb.-Lehre 90: 299.

- GLOOR, H. 1943. *Entwicklungsphysiologische Untersuchungen an den Gonaden einer Letalrasse (lgl) von Drosophila melanogaster*. Rev. Suisse Zool. 50: 339.
- 1945. *Zur Entwicklungsphysiologie und Genetik des Letalfaktors crc bei Drosophila melanogaster*. Arch. Jul. Klaus-Stiftg. 20: 209.
- und P. S. CHEN. 1950. *Über ein Analorgan bei Drosophila-Larven*. Rev. Suisse Zool. 57: 26.
- GROB, H. 1946. *Entwicklungsphysiologische Untersuchungen an den Speicheldrüsen der Letalrasse lgl von Drosophila melanogaster*. Arch. Jul. Klaus-Stiftg. 21: 342.
- 1952. *Entwicklungsphysiologische Untersuchungen an den Speicheldrüsen, dem Darmtraktus und den Imaginalscheiben einer Letalrasse (lgl) von Drosophila melanogaster*. Z. Vererb.-Lehre 84: 320.
- HADORN, E. 1937. *An accelerating effect of normal „ring-glands“ on puparium formation in lethal larvae of Drosophila melanogaster*. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 23: 478.
- 1948. *Gene action in growth and differentiation of lethal mutants of Drosophila*. Symp. Soc. exp. Biol. Cambridge 2: 177.
- 1955. *Letalfaktoren*. Stuttgart.
- und P. S. CHEN. 1955. *Zur Stoffwechselphysiologie der Mutante lme von Drosophila melanogaster*. Rev. Suisse Zool. 62: 2.
- 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.
- und E. STUMM-ZOLLINGER. 1953. *Untersuchungen zur biochemischen Auswirkung der Mutante „letal-translucida“ (ltr) von Drosophila melanogaster*. Rev. Suisse Zool. 60: 506.
- KERKIS, J. 1931. *The growth of the gonads in Drosophila melanogaster*. Genetics 16: 212.
- LEWIS, H. W. 1954. *Studies on a melanoma-producing lethal in Drosophila*. J. exp. Zool. 126: 235.
- RIZKI, M. T. M. 1952. *Ontogenetic distribution of genetic lethality in Drosophila willistoni*. Genetics 37: 619.
- SCHMID, W. 1949. *Analyse der letalen Wirkung des Faktors lme (letal-meander) von Drosophila melanogaster*. Z. Vererb.-Lehre 83: 220.
- SHATOORY, H. H. E. 1955. *The structure of the lymph glands of Drosophila larvae*. Roux'Archiv für Entwicklungsmechanik 147: 489.
- SONNENBLICK, B. 1940. *The salivary glands in the embryo of Drosophila melanogaster*. Genetics 25: 137.
- STRASBURGER, M. 1932. *Bau, Funktion und Variabilität des Darmtraktus von Drosophila melanogaster Meigen*. Z.wiss.Zool. 140: 539.

- STUMM-ZOLLINGER, E. 1954. *Vergleichende Analyse der Aminosäuren und Peptide in der Hämolymphe des Wildtyps und der Mutante „letal-translucida“ (ltr) von Drosophila melanogaster*. Z. induct. Abstamm.-u. Vererb.-Lehre 86: 126.
- WALKER, I. 1959. *Die Abwehrreaktion des Wirtes Drosophila melanogaster gegen die zoophage Cynipide Pseudeucoila bochei Weld*. Rev. Suisse Zool. 66: 27.
-



Le croisement des espèces  
parthénogénétique et bisexuée chez *Luffia*  
(Lépidoptère Psychide).  
Les élevages et leur résultats. \*

par

**Marguerite NARBEL-HOFSTETTER**

Laboratoire de Zoologie de l'Université de Lausanne.

Avec 6 figures dans le texte.

Le genre *Luffia* est représenté en Europe par deux espèces, l'une bisexuée, *L. lapidella* Goeze, l'autre parthénogénétique, *L. ferchaultella* Steph. L'espèce parthénogénétique est constituée par de nombreuses souches différant les unes des autres par des détails de la morphologie et du comportement (Mc DONOGH, 1943). Elles présentent toutes, mais à des degrés divers, une certaine variabilité cytologique (NARBEL-HOFSTETTER, 1961). De plus, les populations parthénogénétiques sont plus ou moins distantes géographiquement des populations bisexuées, dont elles dérivent évidemment. Elles sont donc vraisemblablement plus ou moins anciennes. L'ensemble de ces faits pose le problème de la validité de l'espèce parthénogénétique. Le croisement des femelles de *ferchaultella* avec les mâles de *lapidella* et l'examen de la  $F_1$  devraient permettre de préciser la nature des relations entre les deux espèces et de voir en particulier si l'acquisition de la parthénogénèse chez *Luffia* est irréversible ou pas. Un travail préliminaire sur la cytologie de l'œuf parthénogénétique fécondé a pu établir que

---

\* Travail subventionné par le Fonds national suisse de la recherche scientifique.

celui-ci est toujours inséminé mais que les premières phases du développement se déroulent néanmoins selon le modèle parthéno-génétique (NARBEL-HOFSTETTER, 1956).

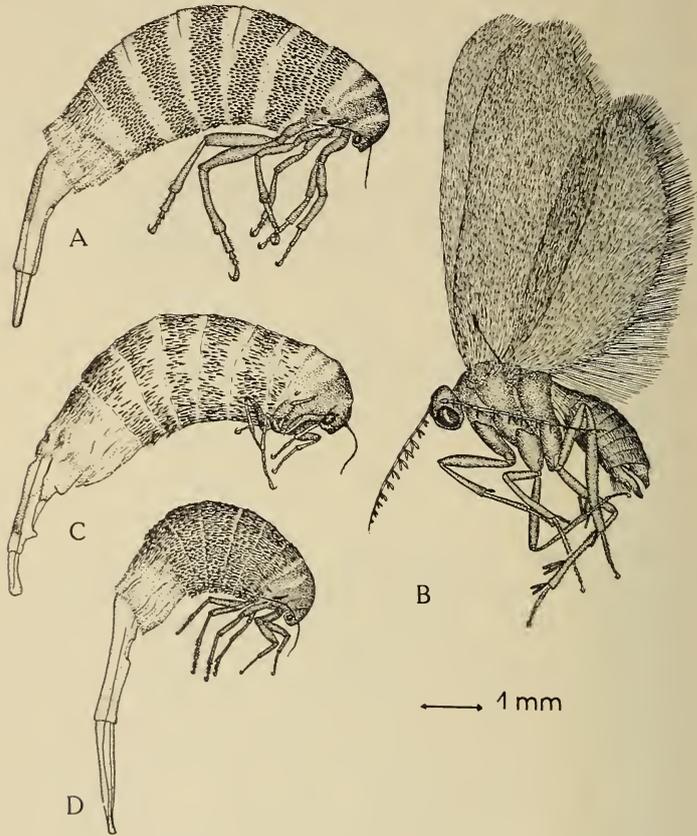


FIG. 1.

Adultes normaux: A) *Luffia lapidella* ♀. B) *L. lapidella* ♂.  
C) *L. ferchaultella* ♀ (Malmaison). D) *L. ferchaultella* ♀ (St-Nom).

#### CROISEMENT ET ÉLEVAGE.

Au cours de trois périodes d'éclosion (1955, 57 et 60), j'ai effectué le croisement de la femelle de *ferchaultella* et du mâle de *lapidella* plus de 150 fois. Les mâles (fig. 1 B) proviennent de 6 populations normales et connues. Les femelles sont originaires de 5 populations dont la cytologie et le comportement ont été

étudiés (NARBEL-HOFSTETTER, 1961). Ces populations parthéno-génétiques diffèrent les unes des autres par plusieurs caractères. La population anglaise de Theale et les populations françaises de Saint-Nom et d'Orry donnent des femelles petites (fig. 1 D), peu fécondes et difficiles à élever. Les stations françaises de Malmaison et de Saclas, beaucoup plus proches géographiquement

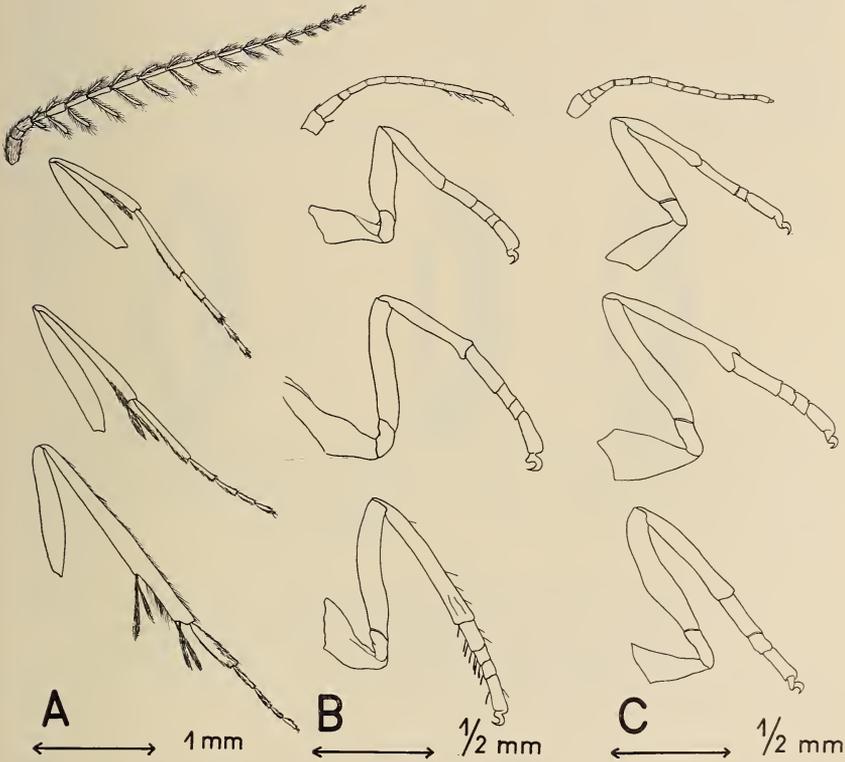


FIG. 2.

Antennes et pattes des adultes normaux. A) *L. lapidella* ♂ (Saclas).  
 B) *L. lapidella* ♀ (Mesocco). C) *L. ferchaultella* ♀ (Malmaison).

des stations bisexuées et vraisemblablement d'origine plus récente, donnent des femelles plus grosses (fig. 1 C), plus fécondes et plus robustes. Les différences morphologiques entre femelles de *lapidella* et de *ferchaultella*, signalées par MAC DONOGH (1941), ne sont pas constantes, et parfois moins importantes que celles qui distinguent l'une de l'autre deux souches de *ferchaultella*. Les organes les plus

visibles, comme les pattes et les antennes, sont rarement caractéristiques d'une forme ou de l'autre (fig. 1 A, C et D et 2 B et C). Au point de vue du comportement, les femelles des deux espèces sont généralement faciles à distinguer. Dans la grande majorité des cas, la femelle de *ferchaultella*, à peine éclos et sortie du fourreau larvaire, s'agrippe à ce dernier et introduit son tube ovipositeur par l'orifice qu'elle a percé jusque dans l'exuvie qu'elle vient de quitter (fig. 3 A). Elle la remplit d'œufs puis se laisse tomber à terre et meurt. Il arrive parfois que la femelle ait un moment d'hésitation après son éclosion, qu'elle ne pondre pas aussitôt mais qu'elle adopte pour quelques secondes ou quelques minutes la

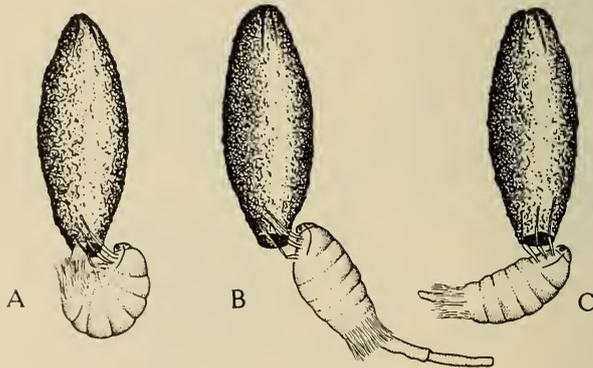


FIG. 3.

Comportement des femelles (schémas). A) ♀ de *lapidella* ou de *ferchaultella* en train de pondre dans son fourreau larvaire. B) ♀ de *lapidella* étendant son tube ovipositeur dans l'attente de l'accouplement. C) ♀ de *lapidella* en position de repos.

position d'attente caractéristique de la femelle de *lapidella* (fig. 3 B). Dans la mesure où elle étend son tube ovipositeur, découvrant l'orifice copulateur, elle attire le mâle, et c'est pendant ce court instant que l'accouplement peut se produire. Le mâle paraît être attiré aussi bien par la femelle de *ferchaultella* que par celle de *lapidella*. Des accouplements spontanés avec des femelles parthénogénétiques se sont produits, même en la présence de femelles de *lapidella*. Les petites dimensions de certaines femelles de *ferchaultella* peuvent constituer un obstacle à l'accouplement et expliquer l'échec de plusieurs tentatives. Néanmoins sur 150 femelles parthéno-

génétiques fécondées, une centaine ont pondu tous leurs œufs, soit 15 à 50 œufs chacune; 32 pontes ont été élevées.

Comme dans les élevages normaux de *lapidella* et de *ferchaultella*, les œufs donnent naissance au bout d'un mois, soit en août, à de jeunes chenilles. Le nombre des œufs ne se développant pas, très faible, ne dépasse pas celui qu'on observe dans les élevages normaux. Les chenilles sont élevées jusqu'en juin de l'année suivante, époque de la nymphose. Celle-ci dure environ trois semaines et les adultes éclosent en juillet. Comparés aux élevages bisexués et parthénogénétiques, les élevages résultant du croisement des deux espèces sont généralement plus délicats et la mortalité y est plus élevée, surtout au moment de la dernière mue larvaire et pendant la nymphose. Elle atteint le 75% des individus, tandis que dans les élevages normaux elle n'en dépasse pas le 45% (NARBEL-HOFSTETTER, 1957).

#### RÉSULTATS GLOBAUX DES ÉLEVAGES.

La mortalité élevée a donc considérablement restreint le nombre des individus arrivés au stade d'imago. De plus, 15 individus ont été sacrifiés soit comme larve, soit comme nymphe, pour examen cytologique. Les individus morts en nymphose ont été examinés au point de vue morphologique, et les adultes l'ont été tant au point de vue de leur morphologie externe que de leur comportement.

Les adultes issus des 32 élevages, soit 234 individus, peuvent se répartir de la façon suivante: 87 femelles parthénogénétiques, 5 femelles ayant le comportement de l'espèce bisexuée et ayant pondu après accouplement, 39 femelles à comportement variable mais ne pondant pas, 99 individus intersexués et enfin 4 mâles.

*Les 87 femelles parthénogénétiques* ont l'aspect et le comportement des femelles de *ferchaultella*. Elles ont pondu aussitôt après leur éclosion la totalité ou la plus grande partie de leurs œufs. Les pontes qui n'ont pas été fixées pour la cytologie ont presque toutes donné naissance à de jeunes chenilles viables en nombre normal. Une partie d'entr'elles a été réservée à l'élevage. Seuls les œufs de deux pontes ne se sont pas développés. Ce premier lot de femelles parthénogénétiques est donc vraisemblablement formé d'individus à hérédité strictement maternelle.

Les 5 femelles ayant le comportement des femelles de *lapidella*, mises en présence de mâles, ont été fécondées et ont pondu. Leurs œufs ont été fixés.

Les 39 femelles qui n'ont pas pondu présentent tous les caractères morphologiques des femelles normales, c'est-à-dire aucun caractère visiblement intersexué. Etant donné les difficultés qu'il y a à distinguer les femelles de *ferchaultella* et de *lapidella*, il est pratique-

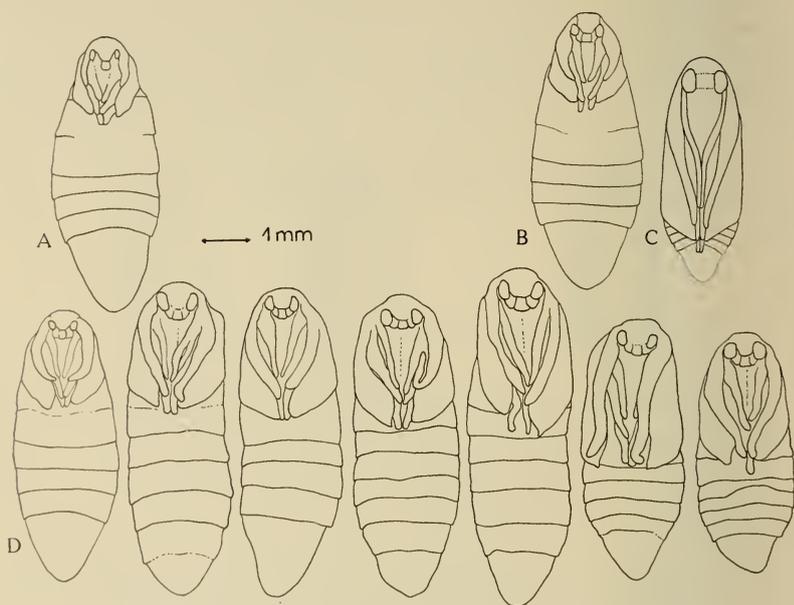


FIG. 4.

Nymphes normales et intersexuées. A) *L. ferchaultella* (Malmaison) ♀. B) *L. lapidella* ♀. C) *L. lapidella* ♂. D) Nymphes issues du croisement des deux espèces, et provenant toutes du même élevage (n° 31).

ment impossible de les classer avec certitude dans l'une ou l'autre espèce. Au point de vue du comportement, certaines d'entre elles rappellent *ferchaultella*, elles paraissent faire des efforts pour pondre, mais n'y parviennent pas. Il est difficile de voir si leur stérilité est due à un défaut anatomique ou à une perturbation du comportement. D'autres ont une attitude indécise (fig. 3 C) ou agitée, présentant des éléments des comportements des deux espèces. Elles n'attirent pas les mâles. D'autres enfin ont le comportement de la femelle de *lapidella*, elles étendent leur tube ovipositeur et ne

cherchent pas à pondre parthénogénétiquement. Maintenus à l'isolement, elles meurent sans avoir pondu. Mises en présence de mâles, il est possible qu'elles auraient pondu, comme les 5 femelles constituant la catégorie précédente, qui ont été tirées de ce lot.

Les 99 individus intersexués présentent tous des anomalies morphologiques qui leur donnent un aspect intermédiaire entre ceux des deux sexes (fig. 4, 5 et 6). Ces anomalies ont été examinées à la loupe binoculaire. De ce premier examen, on peut tirer les constatations suivantes :

Les anomalies morphologiques portent sur tous les organes visibles présentant un dimorphisme sexuel, donc chez *Luffia* pratiquement sur tous les organes. Ces anomalies sont plus ou moins marquées, présentant un « degré d'intersexualité » plus ou moins

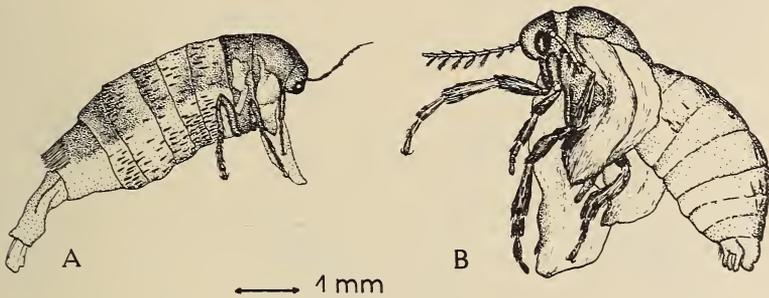


FIG. 5.

Adultes nettement intersexués. A) de l'élevage n° 8. B) de l'élevage n° 32.

élevé. Chez un individu donné, les différents organes manifestent à peu près le même degré d'intersexualité. Cette homogénéité des degrés d'intersexualité est plus constante chez les individus faiblement intersexués, c'est-à-dire proches morphologiquement de la femelle, que chez les individus moyennement ou fortement intersexués (fig. 6 et 5). D'autre part, quand on compare l'aspect d'un individu et l'exuvie qu'il vient de quitter, on constate que la nymphe et l'adulte présentent à peu près le même degré d'intersexualité. Les asymétries sont fréquentes et d'autant plus marquées que le degré d'intersexualité est plus élevé (fig. 5). Il arrive souvent que les organes d'un côté de l'animal soient plus intersexués que ceux de l'autre côté (fig. 5), mais je n'ai jamais observé d'individu vraiment gynandromorphe.

Les individus très proches de la femelle sont les plus fréquents. Ils ont l'aspect général d'une femelle (fig. 6), mais leurs antennes, leurs ailes et leurs armatures génitales sont légèrement modifiées dans le sens mâle: les antennes un peu ramifiées, les ailes un peu allongées et le tube ovipositeur déformé. Les malformations des armatures génitales sont les plus visibles, mais les plus difficiles à interpréter à cause de leur complexité embryologique, et aussi à cause des mouvements violents et anormaux qui ont été effectués par l'animal. Il est possible qu'un certain nombre des femelles

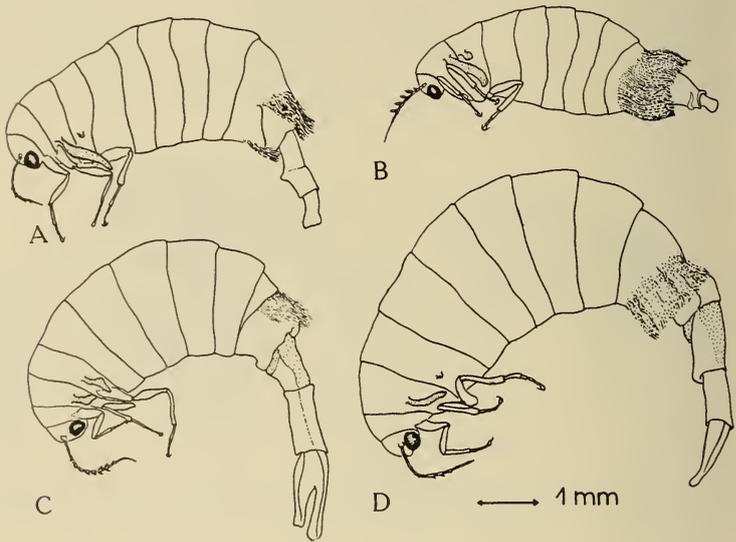


FIG. 6.

Adultes légèrement intersexués. A), B) et C) de l'élevage n° 6. D) de l'élevage n° 16.

stériles de la catégorie précédente présentent des caractères intersexués encore plus inapparents qui ont échappé à l'examen. La variabilité morphologique des femelles normales rend illusoire la plupart des analyses plus précises.

Les individus franchement intermédiaires entre les deux sexes sont rares (fig. 5). En plus des organes cités plus haut, les pattes, la forme générale du corps et la pilosité sont affectés. Ces adultes moyennement intersexués se sont fréquemment blessés ou amputés d'un appendice lors de leur éclosion. Une partie de leurs écailles et de leurs poils reste souvent dans l'exuvie.

Je n'ai pas obtenu d'individus très proches du mâle. Il est très possible que, si cette catégorie existe, elle soit particulièrement délicate.

Les individus intersexués provenant d'un seul et même élevage peuvent présenter des degrés d'intersexualité différents. Certains élevages en ont livré toute une gamme (fig. 4 D). D'autres élevages n'ont fourni que des individus très proches de la femelle.

D'une façon générale, les intersexués sont plus grands que les individus normaux (fig. 4) et leur développement larvaire est un peu plus lent. Leur comportement est varié, mais toujours anormal. Il présente des éléments du comportement des deux sexes et des deux espèces, il est généralement agité et désordonné. Ces individus sont presque toujours stériles. Quelques individus très faiblement intersexués ont pondu parthénogénétiquement deux ou trois œufs, qui ont été fixés. Je ne sais donc pas s'ils auraient donné naissance à des individus viables. La plupart des intersexués ont l'abdomen translucide, donc privé d'œufs.

*Les 4 mâles* ont un aspect et un comportement qui paraissent absolument normaux. J'ai cherché en vain des traces d'intersexualité dans leur morphologie externe. Trois d'entre eux se sont accouplés, l'un même à cinq reprises. Les œufs fécondés par ces mâles se sont développés, la présence du spermatozoïde y a été constatée. Les œufs qui n'ont pas été fixés ont donné naissance à de petites chenilles viables.

Les individus morts en cours de nymphose sont nombreux. Ce sont 56 femelles apparemment normales et 58 intersexués (fig. 4 D). Le nombre des individus morts pendant les premiers stades larvaires est également élevé (566 sur un total de 910). Ils n'ont pas été examinés.

#### RÉPARTITION DES DIFFÉRENTES CATÉGORIES D'INDIVIDUS ET CARACTÉRISTIQUES DES ÉLEVAGES.

Le tableau ci-dessous donne la répartition des diverses catégories d'individus dans les élevages.

Quoique les chiffres soient peu élevés, on peut faire quelques constatations:

a) Les individus issus d'un élevage forment rarement un ensemble homogène. La plupart des élevages livrent des femelles

TABLEAU 1.

*Répartition des diverses catégories d'individus dans les élevages.*

Elev.	Origine des parents		Individus morts avant la nympheose ou fixés ( )	Individus morts en nympheose			Individus parvenus à l'état adulte				
	♀	♂		♀	I	♂	♀ parth.	♀ stér.	♀ bisex.	Inter- sexués	♂
1	Theale	Mesocco	14				10	3			
2	Theale	Mesocco	15	1	2		5	1	2	7	
3	Theale	Lostallo	7	2	1		4	1		7	
4	Theale	Lostallo 18	14	6						7	
5	Saint-Nom	Mesocco	8	3			11			7	
6	Saint-Nom	Mesocco	17	1	4					10	
7	Saint-Nom	Mesocco	22	1						2	
8	Saint-Nom	Mesocco	21 (4)		1					1	
9	Saint-Nom	Mesocco	14	1			2				
10	Saint-Nom	Chantilly	17		2		1			3	
11	Saint-Nom	Chantilly 28	39		2		1	1		2	
12	Saint-Nom	Chantilly 28	19 (2)								
13	Saint-Nom	Chantilly 29	20	6			2			3	
14	Saint-Nom	Chantilly 29	34 (1)		1					3	
15	Saint-Nom	Chantilly 29	17	2						6	
16	Saint-Nom	Lostallo	20 (1)	1	2			4		10	
17	Saint-Nom	inconnu	7	4			1			3	
18	Saint-Nom	inconnu	4 (1)				3				
19	Orry	Mesocco	32	6			5	3			
20	Orry	Chantilly	19				1			1	
21	Saclas	Soazza	19		2		5			1	
22	Saclas	Lostallo 18	17		7						
23	Malmaison	Lostallo	34	10			8	2			
24	Malmaison	Lostallo	17	2				1		5	
25	Malmaison	Soazza	27	1			2	16		5	
26	Malmaison	Mesocco	17 (2)					4	1	5	
27	Malmaison	Mesocco	7		4			1	1	10	3
28	Malmaison	Mesocco	8 (4)	1	2						
29	Malmaison	Chantilly	17	4	5		15				
30	Malmaison	Chantilly	5	2	1		1	1	1		1
31	Malmaison	Saclas	13		20		1	1			
32	Malmaison	Compiègne	25	2	2		9			1	
Totaux partiels:			566	56	58		87	39	5	99	4
Total des individus: 914			Total des individus morts au cours des stades larvaires: 680, soit 75%			Total des individus arrivés au stade adulte: 234, soit 25%					

parthénogénétiques, des femelles stériles et des individus intersexués, arrivant ou non au stade d'imago.

b) Certains élevages (n<sup>os</sup> 7, 8, 12, 14, 20, 23, 31) présentent une mortalité particulièrement élevée.

c) La population d'origine de la femelle ne paraît pas jouer de rôle quant au type de développement de sa descendance. En particulier les populations à parthénogénèse vraisemblablement ancienne (Theale, Saint-Nom, Orry) ne donnent pas plus de femelles parthénogénétiques que les populations où la parthénogénèse est probablement plus récente (Malmaison, Saclas). La proportion d'individus intersexués dans ces deux catégories d'élevages est pratiquement la même (42% et 44%). Les femelles de type bisexué proviennent aussi bien des élevages dont la mère est de Theale que de Malmaison. Il faut noter toutefois que les élevages ayant fourni des mâles (n<sup>os</sup> 27 et 30) ont fourni également des femelles de type bisexué et que les femelles qui sont à l'origine de ces deux élevages proviennent toutes deux de Malmaison, station parthénogénétique très proche topographiquement et morphologiquement d'une population bisexuée.

d) La population d'origine du mâle importe peu. Les mâles des six populations utilisées ont eu chacun une descendance variée.

e) Les caractéristiques individuelles du mâle ne paraissent pas plus importantes. Les élevages 4 et 22 sont issus du même mâle, de même que les élevages 11 et 12 d'une part et 13 à 15 de l'autre. Ces groupes d'élevages n'ont pas de caractéristiques communes marquées. Il est possible que l'âge du mâle joue un rôle: les élevages 5 et 29, issus de mâles âgés (4<sup>e</sup> et 5<sup>e</sup> accouplements) ont donné une forte proportion de femelles parthénogénétiques. Mais ici comme ailleurs, les chiffres sont trop bas pour être significatifs.

#### CONCLUSIONS.

De cette étude de la morphologie et du comportement des individus résultant du croisement de *L. ferchaultella* avec le mâle de *lapidella*, on peut tirer quelques conclusions provisoires:

1. *L'œuf parthénogénétique fécondé, quelle que soit son origine, a plusieurs possibilités de développement.*

a) développement purement parthénogénétique, aboutissant à l'éclosion de femelles parthénogénétiques à hérédité strictement maternelle.

b) développement de type intersexué, vraisemblablement à la suite de la fusion du pronucleus mâle avec un noyau diploïde de l'œuf qui a conservé le processus automictique parthénogénétique. L'individu intersexué serait alors triploïde ou une mosaïque de cellules diploïdes et triploïdes.

c) développement de type bisexué aboutissant à la formation de mâles et de femelles de type bisexué. Ce type de développement me paraît difficilement explicable. L'œuf parthénogénétique fécondé est-il capable, sous l'action du spermatozoïde, de faire retour au processus normal de maturation et de se développer en individu normal de l'espèce bisexuée ? Ou bien sommes-nous en présence d'un type extrême d'intersexualité, indécélé morphologiquement, associé avec une fertilité normale et une lignée germinale vraisemblablement diploïde ? En attendant des documents plus précis, je penche pour la seconde hypothèse.

L'étude cytologique, déjà commencée, doit permettre d'élucider le problème de l'origine de ces différentes catégories d'individus.

2. L'*intersexualité* apparaissant chez *Luffia* est le résultat le plus intéressant de ce croisement. Ce phénomène bien connu chez plusieurs Lépidoptères a été l'objet de recherches particulièrement poussées chez *Lymantria* (GOLDSCHMIDT) et *Solenobia* (SEILER et ses collaborateurs). Chez *Luffia* il semble que l'on retrouve la plupart des caractéristiques de l'intersexualité mises en évidence chez *Solenobia*. L'origine des individus intersexués est à peu près la même, le résultat global des élevages et leur forte mortalité également (SEILER et PUCHTA, 1956). Le dimorphisme sexuel est aussi marqué, donc le matériel aussi favorable. Dans la mesure où l'on peut comparer les résultats d'un rapide examen à ceux d'une analyse beaucoup plus poussée (SEILER, 1937, 1941, 1949, 1951, KEIL, 1935, NÜESCH, 1941, HUMBEL, 1950), ces résultats sont très semblables : la fréquence des individus proches de la femelle, la rareté des individus nettement intermédiaires, l'existence des asymétries et les corrélations existant entre les degrés d'intersexualité des différents organes ou des différents stades d'un individu. En l'absence d'une analyse histologique, il est naturellement impossible

de proposer une théorie sur le mode de réalisation de l'intersexualité chez *Luffia*: mosaïque sexuelle comme chez *Solenobia*, développement successivement mâle et femelle comme chez *Lymantria*, ou encore autre chose.

3. *Le problème de la validité de l'espèce parthénogénétique* posé au début de ce travail n'est pas résolu d'une façon catégorique. Si le croisement des deux espèces est possible et relativement facile, l'existence d'une  $F_1$  constituée principalement de femelles parthénogénétiques et d'individus intersexués stériles indique que les deux espèces sont séparées par des barrières génétiques. La présence dans la  $F_1$  de mâles fertiles et de femelles de type *lapidella* montre en revanche que ces barrières ne sont pas constantes et que l'espèce parthénogénétique n'est pas encore complètement détachée de sa souche bisexuée. Dans l'état actuel des recherches, il m'est impossible de préciser si les différentes populations de *ferchaultella* se distinguent les unes des autres à cet égard.

Les figures ont été dessinées à la chambre claire sur loupe binoculaire Leitz par M<sup>lle</sup> Danielle Petitpierre, laborantine.

#### RÉSUMÉ.

Le croisement de la femelle de *Luffia ferchaultella*, normalement parthénogénétique, avec le mâle de l'espèce voisine, *L. lapidella*, est réalisable. Il donne une descendance composée principalement de femelles parthénogénétiques et d'individus intersexués, et secondairement de femelles stériles et d'individus, mâles et femelles, de type bisexué et fertiles.

#### ZUSAMMENFASSUNG

Die Kreuzung zwischen dem Weibchen von *Luffia ferchaultella*, welches normalerweise parthenogenetisch ist, mit der nahe verwandten Art *L. lapidella* ist durchführbar. Sie ergibt eine Nachkommenschaft welche sich hauptsächlich aus parthenogenetischen Weibchen und Intersexen zusammensetzt; daneben entstehen sterile Weibchen, sowie fruchtbare Männchen und Weibchen.

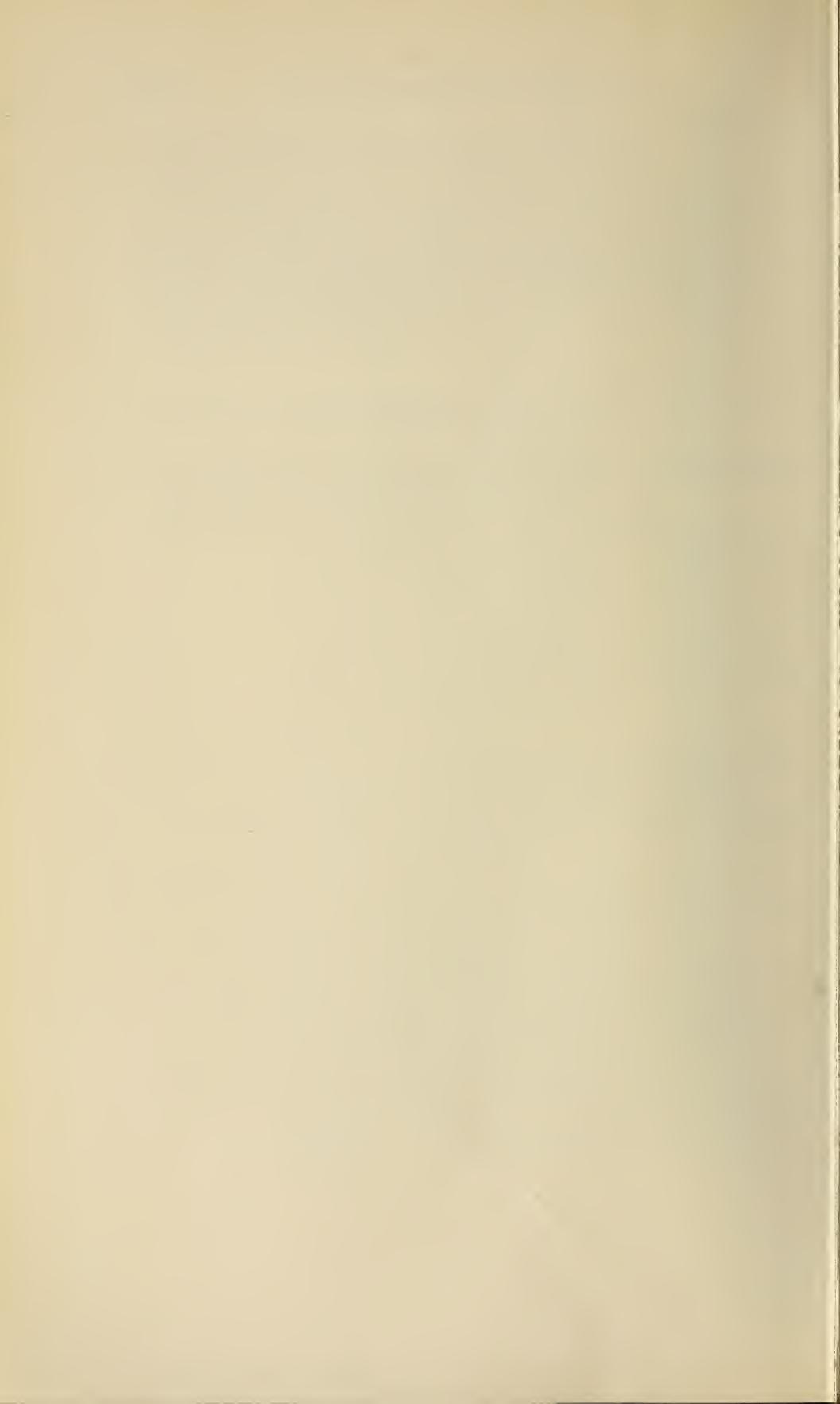
## SUMMARY.

Crossing the normally parthenogenetic female of *Luffia ferchaultella* with males of the related species *L. lapidella* has been successful. The result consists principally of parthenogenetic females and intersexes, and secondarily of sterile females as well as fertile males and females of the bisexual type.

## BIBLIOGRAPHIE

- GOLDSCHMIDT, R. 1931. *Die sexuellen Zwischenstufen*. Springer, Berlin.  
 — 1949. *The interpretation of the triploid intersexes of Solenobia*. *Experientia* 5: 417-425.
- HUMBEL, E. 1950. *Ergebnisse aus der Kreuzung parthenogenetischer und zweigeschlechtlicher Schmetterlinge. IX Analyse männchenähnlicher Intersexe von Solenobia triquetrella F. R.* *Rev. suisse de Zool.* 57: 155-235.
- KEIL, I. 1935. *Ergebnisse aus der Kreuzung parthenogenetischer und zweigeschlechtlicher Schmetterlinge. II. Die äussere Morphologie der F<sub>1</sub> Puppen aus den Solenobia triquetrella-Kreuzungen (vorläufige Mitteilung)*. *Rev. suisse de Zool.* 42: 427-436.
- McDONOGH, R. S. 1941. *The morphology of Luffia ferchaultella (Stephens) and a comparison with Luffia lapidella (Goeze) (Lep. Psychidae)*. *Trans. Soc. brit. Entom.* 7: 191-209.  
 — 1943. *The variation in adult structure of Luffia ferchaultella (Stephens) (Lepidopt. Psychidae)*. *Trans. roy. Entom. Soc. London* 93: 149-172.
- NARBEL-HOFSTETTER, M. 1956. *La cytologie des Luffia (Lépid. Psych.) : Le croisement de l'espèce parthénogénétique avec l'espèce bisexuée*. *Rev. suisse de Zool.* 63: 203-208.  
 — 1957. *Thélytoquie et pseudogamie chez Luffia (Lépidoptère Psychide)*. *Arch. Klaus-Stift. Vererb.-Forsch.* 32: 469-474.  
 — 1961. *Cytologie comparée de l'espèce parthénogénétique Luffia ferchaultella Steph. et de l'espèce bisexuée L. lapidella Goeze (Lepidoptera Psychidae)*. *Chromosoma* 12: 505-552.
- NÜESCH, H. 1941. *Ergebnisse aus der Kreuzung parthenogenetischer und zweigeschlechtlicher Schmetterlinge. VII. Die Morphologie der intersexen F<sub>1</sub> — Imagotiere von Solenobia triquetrella F. R.* *Arch. Klaus-Stift. Vererb.-Forsch.* 16: 373-468.

- SEILER, J. 1937. *Ergebnisse aus der Kreuzung parthenogenetischer und zweigeschlechtlicher Schmetterlinge. V. Die Solenobia Intersexe und die Deutungen des Phänomens der Intersexualität.* Rev. suisse de Zool. 44: 283-307. 1941. *Idem VIII. Warum treten in  $F_1$  der Kreuzung tetraploid-parthenogenetischer Weibchen von Solenobia triquetrella mit Männchen bisexueller Rassen alle Zwischenstufen zwischen den beiden Geschlechtern auf?* Z. Vererbungslehre 79: 473-486.
- 1949. *Resultate aus einer Artkreuzung zwischen Solenobia triquetrella F. R. x Solenobia fumosella H. (Lepid. Psychidae) mit Intersexualität in  $F_1$ .* Arch. Klaus-Stift. Vererb.-Forsch. 24: 124-154.
- SEILER, J. und Mitarbeiter. 1951. *Analyse des intersexen Fühlers von Solenobia triquetrella (Psychidae, Lepid.).* Rev. suisse de Zool. 54: 489-495.
- SEILER, J. und O. PUCHTA. 1956. *Die Fortpflanzungsbiologie der Solenobien (Lepid. Psychidae), Verhalten bei Artkreuzungen und  $F_1$ -Resultate.* Roux' Arch. für Entw.-Mech. 149: 115-246.
-



Vergleichend-anatomische  
Untersuchungen am Gehirn von *Lophiomys*,  
*Tatera*, *Brachyuromys* und  
*Petromus* (*Mammalia*, *Rodentia*).

von

**G. PILLERI**

Hirnanatomisches Institut Waldau/Bern.

Mit 6 Textabbildungen.

EINLEITUNG

Die Kenntnisse über das Zentralnervensystem der afrikanischen Nagetiere stecken noch in den Anfängen. Andererseits ist die systematische Stellung vieler Arten und Gruppen (*Pectinator*, *Ctenodactylus*, *Capromus*, *Pedetes*, *Bathyergidae*, etc.) noch sehr unklar. Die Hirnform kann oft die Verwandtschaft einer systematischen Einheit in einfacherer Weise aufzeigen, als die Form anderer Organe, welche durch extreme Spezialisierung oft zu verändert sind. Aus diesem Grunde ist die Untersuchung des Zentralorgans auch für die Systematik sehr aufschlussreich.

Die in der vorliegenden Arbeit beschriebenen Präparate 1, 2 und 4 stammen aus dem Prosectorium der Zoological Society of London und wurden mir freundlicherweise von Herrn Professor Dr. W. C. OSMAN HILL überlassen. Das Präparat 3 stammt aus dem Naturhistorischen Museum in Paris und wurde mir durch Herrn Dr. F. PETTÉR vermittelt. Beiden Kollegen bin ich für das kostbare Material zu grossem Dank verpflichtet.

## MYOMORPHA

Familie: CRICETIDAE. Gattung: *Lophiomys* Milne Edwards 1867.

1. *Lophiomys ibeanus*.

Hirnbeschreibung: Das Gewicht des alkoholfixierten Gehirnes beträgt 2,8 gr.

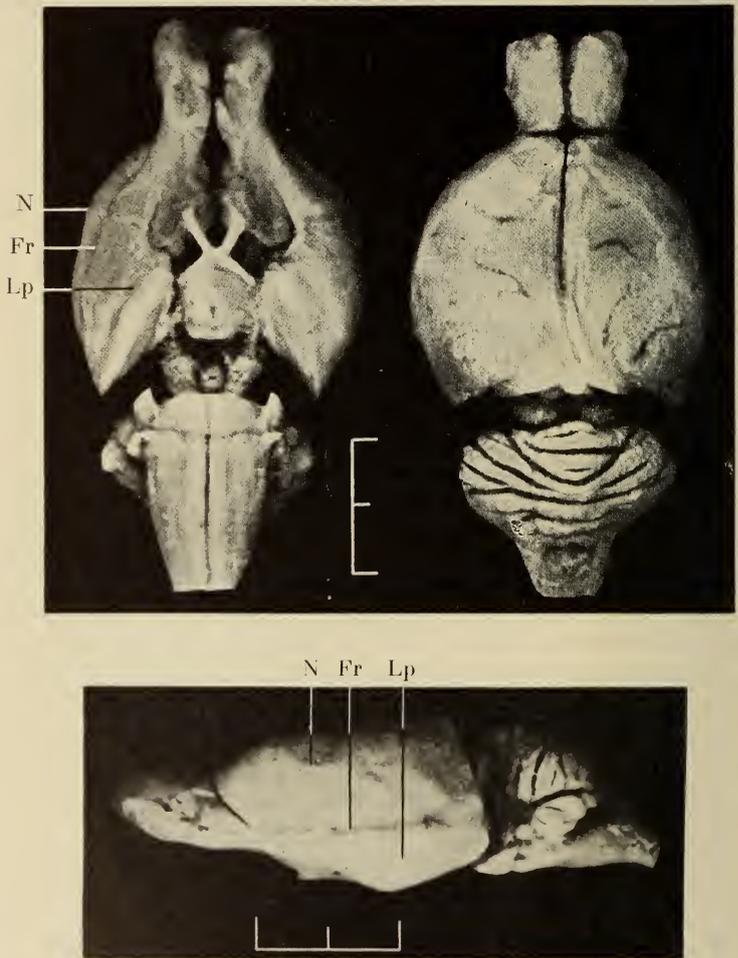


ABB. 1.

Orale, dorsale und li-laterale Aufnahme des Gehirns von *Lophiomys ibeanus*.  
 N = Neocortex, Fr = Fissura rhinalis, Lp = Lobus piriformis (Palaeocortex).  
 Masstab = 1 cm.

Dorsal betrachtet (Abb. 1 a) sind die Seitenkonturen des Grosshirns regelmässig, die kaudale Mantelkante ist ausgehöhlt und liegt dem Kleinhirn dicht an (im Präparat klaffen Kleinhirn und Grosshirn wegen der alkoholbedingten Schrumpfung etwas weit). Die Bulbi olfactorii sind vom Frontalpol nicht überlagert. Die Lamina quadrigemina ist am frischen Präparat dorsal nicht

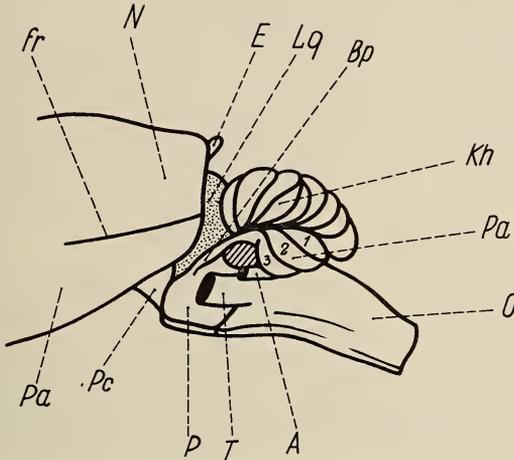


ABB. 2.

Schematische Darstellung der seitlichen Kleinhirnstruktur von *Lophiomys ibeanus*: fr = Fissura rhinalis, N = Neocortex, E = Epiphyse, Lq = Lamina quadrigemina, Bp = Brachium pontis ad Cerebellum, Kh = Kleinhirn (Hemisphäre), Pa = Paraflocculus (Der Flocculus ist schraffiert!), O = Medulla oblongata, A = Nervus acusticus, T = Nervus trigeminus, P = Pons, Pc = Pedunculus cerebri, Pa = Palaeocortex (Lobus piriformis).

sichtbar. Das Cerebellum ist ovoidal, breiter als lang, nicht so breit wie das Grosshirn. Die Lamellierung ist für einen Vertreter der *Myomorpha* beträchtlich. Im freien Wurmabschnitt zählt man 10 Lamellen und ebensoviele enthält die Kleinhirnhemisphäre. Die Paraflocculi sind bei Dorsalansicht kaum vorspringend und sind dicht den Hemisphären angewachsen. Sie bestehen aus drei Lamellen die am Brachium pontis ad cerebellum ansetzen, welches dachförmig über einen kleinen, uklamellierten Flocculus verläuft (Abb. 1 b). In der Profilansicht sind die Grosshirnhemisphären deutlich abgeplattet, die Fissura rhinalis verläuft ziemlich aboral, die kaudale Kontur der Hemisphäre ist von der Seite gesehen fast vertikal. Die Hirnbasis (Abb. 1 a) zeigt einen deutlichen Pe-

dunculus olfactorius, die Sehnerven sind dünnkalibrig, der Hypothalamus springt oral deutlich hervor, die Pars oralis tuberis ist, vergleichend — anatomisch betrachtet, nicht sehr lang (wie z. B. bei den Muridae). Die Fossa interpeduncularis ist ziemlich weit, die Struktur der Brücke und der Medulla oblongata ist aus den Abbildungen ersichtlich. Die Hypophyse (Abb. 6, 3) ist viel breiter als lang und bei dorsaler Betrachtung von ovaler Form. Die Neurohypophyse ist in der Adenohypophyse eingebettet; sie ist von oben betrachtet birnenförmig und so lang wie die Adenohypophyse. Bei der Profilansicht ist nur der adenohypophysäre Teil sichtbar. Die orale Fläche der Drüse ist konvex.

Familie: CRICETIDAE. Gattung: *Tatera* Lataste 1882.

## 2. *Tatera kempii*.

Hirnbeschreibung: Das Gewicht des alkoholfixierten Gehirnes beträgt 1,4 gr.

Dorsal betrachtet (Abb. 3 a) sind die Grosshirnhemisphären in der kaudalen Hälfte stark lateral ausgeladen und die Seitenkonturen sind hier stark abgerundet. Die Frontalpole sind zugespitzt und überdecken nicht die schlanken, verlängerten Bulbi olfactorii. Die dorsale Grosshirnfläche ist von keiner echten Rindenfurche durchzogen. Das Kleinhirn ist ziemlich eng dem Grosshirn angewachsen und lässt nur einen winzigen Teil des Tectum unbedeckt. Das Cerebellum ist schmaler als das Grosshirn, der Sulcus paramedianus ist nur im dorsokaudalen Bereich ausgeprägt, die Lingula verlängert sich dachförmig über der Rautengrube. Die Paraflocculi sind mässig entwickelt und bestehen nur aus einer abgeplatteten Lamelle. Bei Profilbetrachtung (Abb. 3 b) fällt die ausgeprägte orbitale Aushöhlung auf. Dadurch werden die schräg gestellten Tubercula olfactoria von der Seite gänzlich sichtbar. Die Fissura rhinalis ist nur als Gefässfurche vorhanden und verläuft etwa zwischen dem unteren und dem mittleren Drittel der Gesamthöhe der Hemisphäre. Der Flocculus ist etwa so gross wie der Paraflocculus und besteht ebenfalls nur aus einer Lamelle. Bei oraler Ansicht (Abb. 3 a) erscheint das Chiasmagebiet durch die beidseitige orbitale Aushöhlung stark eingengt, die Sehnerven verlaufen eine Strecke eng nebeneinander. Der Lobus

piriformis ist stark vorspringend. Die Pars oralis tuberis ist 1 mm lang, die Corpora mammillaria sind durch die Hypophysenform oral etwas abgeplattet und liegen sehr nahe an dem freien Brücken-

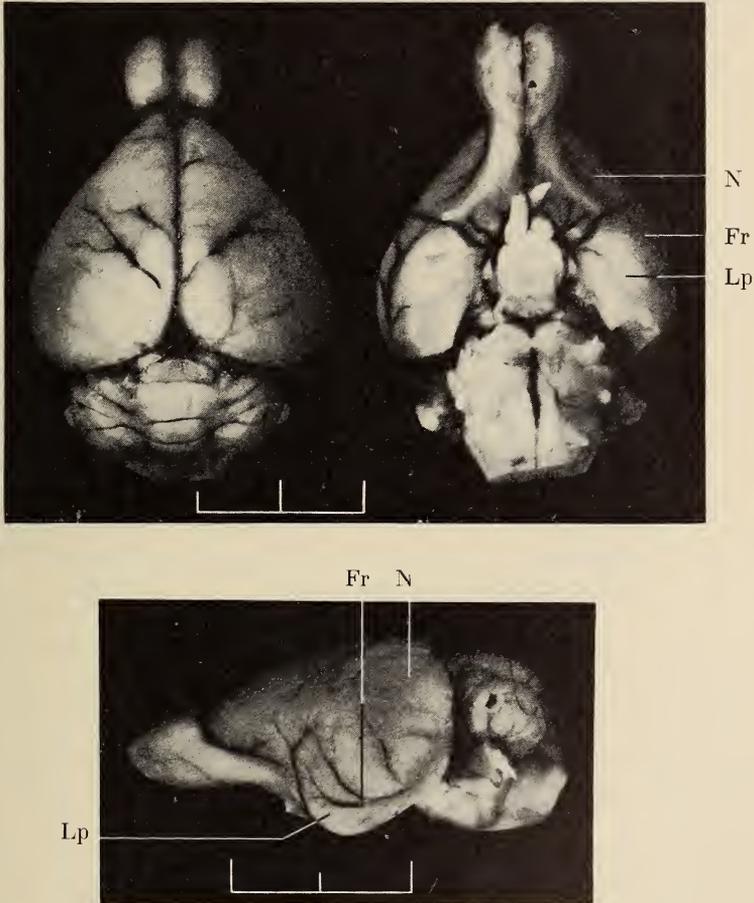


ABB. 3.

Dorsale, orale und li-laterale Aufnahme des Gehirns von *Tatera kempi*.  
 N = Neocortex, Fr = Fissura rhinalis, Lp = Lobus piriformis (Palaeocortex).  
 Masstab = 1 cm.

rand. Die Brücke ist massiv gebaut, ihre Struktur sowie die der Medulla oblongata sind aus den Abbildungen ersichtlich. Die Hypophyse (Abb. 1, I) hat bei dorsaler Betrachtung parallele

Seitenränder, ist rostral quer abgeschnitten und kaudal mehr zugespitzt. Die Neurohypophyse ist zentral eingebettet und bei Profilansicht nicht sichtbar. Von der Seite betrachtet ist eine ausgeprägte aborale Erhöhung auffällig, deren Scheitel in die Tiefe der Fossa interpeduncularis hineinragt.

Familie: CRICETIDAE. Gattung: *Brachyuromys* Mayor 1896.

### 3. *Brachyuromys betsileoensis*.

Das Gehirn dieser Art stammt aus einem alkoholfixierten Exemplar mit den Angaben: „Voyage Forsyth Major 1897; acquis du Brit. Mus., Nr. 535 (639 Mus. Paris); Ampitambe, Est-Madagascar“. Die Körpermessungen sind:

Körpergewicht (nach über 60 Jahren Konservierung) . . . . .	70 gr
Körperlänge . . . . .	125 mm
Schwanzlänge . . . . .	83 mm
Hinterfusslänge . . . . .	27 mm
Ohrlänge . . . . .	16 mm
Ohrbreite . . . . .	12 mm
Durchmesser des Bulbus oculi . . . . .	6 mm

Hirnbeschreibung: Das Gewicht des alkoholfixierten Gehirnes beträgt 1,2 gr.

Dorsal betrachtet (Abb. 4) sind die Bulbi olfactorii vom Frontalpol nicht überdeckt. Die Fissura sagittalis ist 12 cm lang (Hemisphärenlänge = 15 cm). Die Frontalpole sind etwas zugespitzt, die Seitenkonturen sind leicht abgerundet und rostral konvergierend, sie gehen unter Bildung einer Kante in den kaudalen, fast queren Rand des Neopallium über. Dieser liegt dem Kleinhirn sehr dicht an. Der Wurmabschnitt und die Hemisphären des Kleinhirns stellen in der Gesamtheit, ohne Paraflocculi betrachtet, eine etwa dreieckige Gestalt dar. Die Lingula überdeckt die Rautengrube vollständig. Der Suleus paramedianus ist dorso-kaudal ziemlich deutlich ausgeprägt, und die kaudalen Crura der Hemisphären sind etwas vorgewölbt. Die rundlichen Paraflocculi bestehen aus je 2 Lamellen; der Flocculus liegt röstro-oral vom Paraflocculus, ist dreieckig und besteht aus einer Lamelle. Bei Seiten-

betrachtung (Abb. 4) ist die dorsale Hemisphärenkontur eine Spur konvex, die kaudale Kante des Neocortex ist gerade zum Flocculus gerichtet, in dessen Höhe auch die Fissura rhinalis posterior endet. Von da ab wölbt sich oral der regelmässig abgerundete Lobus piriformis. Das Tuberculum olfactorium ist ebenfalls

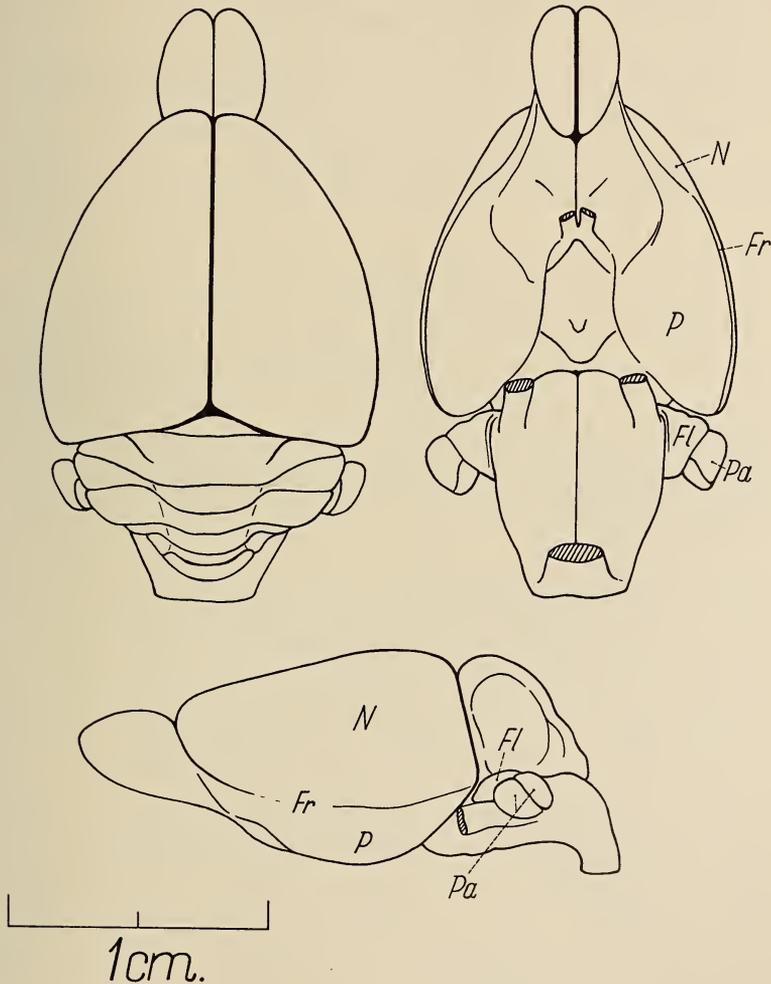


ABB. 4.

Dorsale, orale und li-laterale Ansicht des Gehirns von *Brachyuromys betsileoensis*.

N = Neocortex, Fr = Fissura rhinalis, P = Palaeocortex, Pa = Paraflocculus, Fl = Flocculus (schematisch).

ziemlich vorspringend. Die Fissura rhinalis ist sehr fein und nur im vorderen Bereich als deutliche Furche erkennbar. Oral betrachtet (Abb. 4) fällt die deutliche Ausprägung der Tubercula olfactoria auf, die sich vom Lobus piriformis durch einen scharf gezeichneten Sulcus endorhinalis abgrenzen. Sämtliche Hirnbasisstrukturen sind schlank. Beidseits vom Hypothalamus findet sich eine seichte Rinne, die ihn vom Lobus piriformis abtrennt. Der Hypothalamusboden springt oral etwas vor. Die Fissura interduncularis ist deutlich ausgeprägt. Die Hypophyse (Abb. 6, 4) ist schaufelförmig, rostro-lateral regelmässig abgerundet, kaudal quer abgeschnitten. Die Neurohypophyse ist von rundlicher Form, ziemlich zentral in der Adenohypophyse eingebettet und mit einem

*Hirnmessungen* (in mm)

Art	<i>Lophiomys ibeanus</i>	<i>Tatera hempi</i>	<i>Petromus typicus</i>	<i>Brachyu- romys betsileo- ensis</i>
Länge des Grosshirns . . . .	17	14	15	14
Breite des Grosshirns . . . .	18	16	17	14
Höhe des Grosshirns . . . .	11	10	10	9,5
Breite des Kleinhirns:				
mit Paraflocculi . . . . .	13	12	15	13
ohne Paraflocculi . . . . .	12	11	11	11
Länge des Kleinhirns, median	8	9	9	9
Länge des Bulbus olfactorius.	8	5,5	5	5
Breite des Bulbus olfactorius.	3,5	2,5	3	2
Breite des Tuberculum olfactorium . . . . .	4,8	2	3	3
Entfernung zwischen den Fissurae rhinales . . . . .	17	14,2	14,5	14
Maximale Breite des Palaeocortex . . . . .	7	4,5	5,5	5
Kleinste Entfernung zwischen den Pseudotemporallappen	5	4,5	5	5
Länge des Hypothalamus . . . .	6	5	5,5	5
Länge der Hypophyse . . . . .	3	3	3	2
Breite der Hypophyse . . . . .	5	2,5	3	3
Breite der Brücke . . . . .	8	8	8	5
Länge der Brücke . . . . .	3	2	3	2,3
Durchmesser des Nervus trigeminus . . . . .	2	—	2	1,4
Durchmesser des Nervus opticus . . . . .	0,6	0,9	1	1
Palaeo-Neocortex-Index . . . .	0,90	0,80	0,81	1,0
Hypothalamuslänge : Grosshirnlänge . . . . .	0,35	0,35	0,36	0,35

langen Stiel versehen. Die Neurohypophyse ist bei Seitenbetrachtung nicht sichtbar. Das Profil der Drüse zeigt wie bei Tatera (Abb. 6, 1) eine ausgeprägte aborale Erhöhung, deren Scheitel in die Tiefe der Fossa interpeduncularis hineinragt.

## HYSTRICOMORPHA

Familie: PETROMIDAE. Gattung: *Petromus* A. Smith 1831.

### 4. *Petromus typicus*.

Hirnbeschreibung: Das Gewicht des alkoholfixierten Gehirnes beträgt 1,9 gr.

Dorsal betrachtet: (Abb. 5a) fällt die ausgesprochene rautenförmige Gestalt der Grosshirnhemisphären auf. Die occipitalen Pole sind stark zugespitzt, die frontalen verschmälert. Die Lateralausladung der Hemisphären ist beträchtlich. Die Bulbi olfactorii sind kaum vom Frontalpol überdeckt und von oben betrachtet fast dreieckig. Die dorsale Fläche des Grosshirns ist glatt und nur von feinsten Gefässfurchen durchzogen. Die Lamina quadrigemina liegt fast total unbedeckt zwischen Gross- und Kleinhirn; nur ein schmaler Teil des Occipitalhirns bedeckt sie im vordersten Abschnitt. Die kaudalen, sehr scharfen Mantelkanten bilden untereinander einen Winkel von etwa 90°. Der Wurm und die Hemisphären des Kleinhirns sind, von oben gesehen, rechteckig mit stark abgerundeten Kanten, nur die Lingula ragt kaudal etwas weiter. Die Crura des Kleinhirns sind ausgeprägt, der Sulcus paramedianus ist nicht sehr tief aber deutlich gezeichnet. Die Paraflocculi sind sphäroidal und an der Ansatzstelle von den Hemisphären tief eingeschnürt. Sie bestehen aus drei Lamellen. Der Flocculus liegt vor dem Paraflocculus an der Seitenfläche der Hemisphäre und besteht aus einer einzigen abgeflachten Lamelle. Im Wurmbereich zählt man aussen 7, an den Hemisphären ebenfalls 7 Lamellen. Das Culmen des Kleinhirns erreicht die Dorsalebene des Grosshirns. Bei Seitenbetrachtung (Abb. 5b) ist die Ausdehnung des Kleinhirns eine beträchtliche, und Cerebellum mit Pons zusammen sind höher als das Grosshirn. Der Bulbus olfactorius ist vom Frontalpol nicht überlagert. Die Fissura rhinalis ist zum Teil sehr deutlich gezeichnet und verläuft zwischen dem

unteren und dem mittleren Drittel der Hemisphäre. Der Lobus piriformis ist mässig vorgewölbt und basisbildend. Das Kleinhirn hat im Profil eine viereckige Gestalt mit abgerundeten Ecken. Der

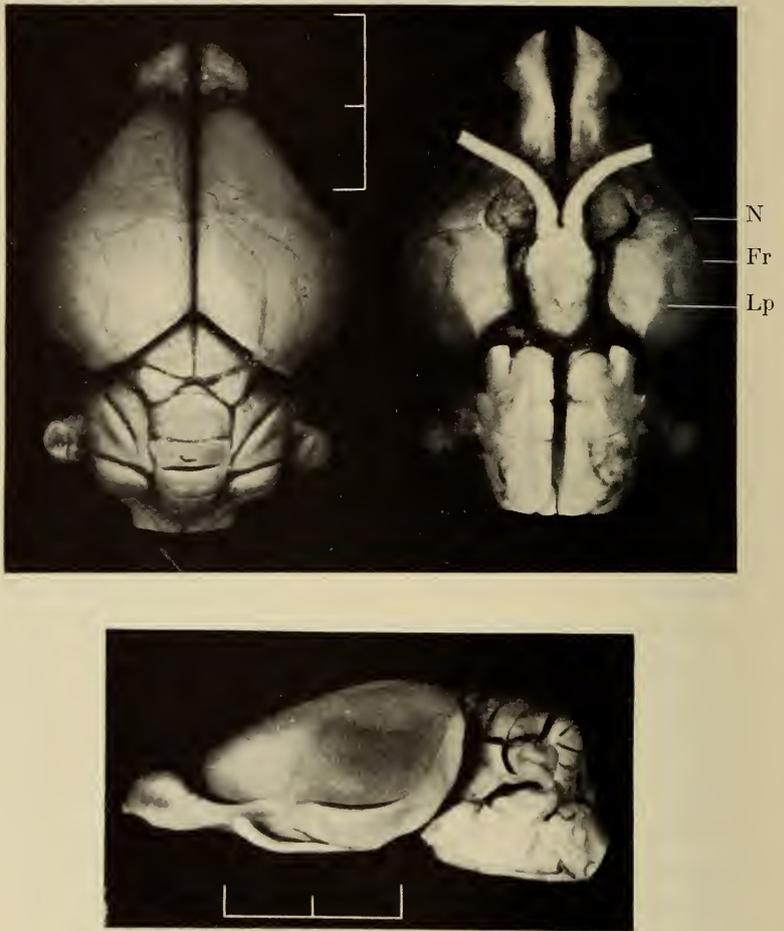


Abb. 5.

Dorsale, orale und li-laterale Aufnahme des Gehirns von *Petromus typicus*.  
 N = Neocortex, Fr = Fissura rhinalis, Lp = Lobus piriformis (Palaeocortex).  
 Masstab = 1 cm.

Paraflocculus geht ziemlich zentral aus der Hemisphäre hervor. Bei basaler Betrachtung (Abb. 5 a) sind die Bulbi olfactorii von dreieckiger Form, die Tractus olfactorius sind zart, das Tuberculum

olfactorium ist etwas reduziert und nicht vorgewölbt. Die Sehnerven divergieren bogenförmig lateralwärts; die Pars oralis tuberis des Hypothalamus ist ziemlich kurz; die Hypophyse berührt den freien

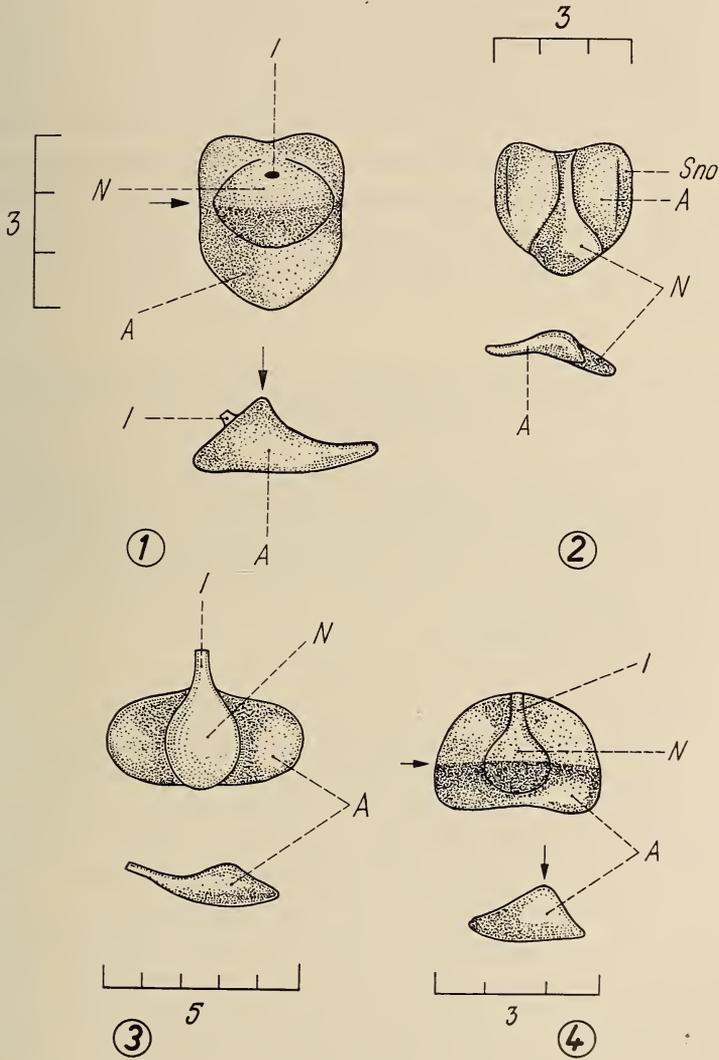


ABB. 6.

Dorsale und li-laterale Ansicht der Hypophysen von 1 = *Tatera kempii*, 2 = *Petromus typicus*, 3 = *Lophiomys ibeanus*, 4 = *Brachyuromys betsileoensis*. I = Infundibulum, A = Adenohypophyse, N = Neurohypophyse, Sno = Sulcus für den Nervus oculomotorius (ungleich gross, schematisch gezeichnet; die Maßstäbe entsprechen mm).

Brückenrand. Eine Fissura intrapiriformis (= Sulcus amygdalae) fehlt. Der Palaeocortex wird in seiner ganzen rostrokaudalen Ausdehnung vom Neocortex flankiert. Die Struktur der Brücke und der Medulla oblongata ist aus den Abbildungen ersichtlich. Die Hypophyse (Abb. 6,2) ist bei Dorsalansicht schaufelförmig, rostral leicht ausgehöhlt, die Seitenkonturen verlaufen eine Strecke parallel und konvergieren dann in kaudaler Richtung. Im Lateralen Bereich der Dorsalfläche findet sich beidseits eine seichte Rinne, die den Nervus oculomotorius aufnimmt. Die Neurohypophyse ist langgestielt und ragt bei Profilansicht weiter kaudal als die Adenohypophyse, sie ist deswegen bei basaler Betrachtung des Organs auch zum Teil sichtbar. Die orale Fläche der Drüse ist deutlich ausgehöhlt.

#### VERGLEICHEND-ANATOMISCHE UND SYSTEMATISCHE BEMERKUNGEN

Nach der makroskopischen Untersuchung der Hirnstruktur sind, trotz der beschränkten Zahl beschriebener Hirnformen von afrikanischen Nagern, einige vergleichend-morphologische Feststellungen möglich. Ich bespreche die vorher beschriebenen Formen in der gleichen Reihenfolge:

##### 1. *Lophiomys ibeanus*.

Die ostafrikanische „Mähnenratte“ nimmt innerhalb der ganzen Nagerordnung eine Sonderstellung ein, da die Oberfläche des Schädels granuliert ist. Abgesehen von dieser Eigentümlichkeit ist *Lophiomys* als Verwandter der eigentlichen Hamster anzusehen (siehe THENIUS und HOFER). Diese Annahme kann durch die Betrachtung der Hirnstrukturen und dem Vergleich mit denen von z.B. *Mesocricetus auratus* (siehe PILLERI 1960) bestätigt werden. Beim Gehirn von *Lophiomys* finden wir einen höheren Grad der zentralnervösen Differenzierung: der Neocortex ist bei dieser Art relativ ausgedehnter (Hypothalamuslänge: Grosshirnlänge ist bei *Mesocricetus auratus* 0,42, bei *Lophiomys ibeanus* 0,30). Das Gleiche gilt für den Palaeo-Neocortex-Index welcher bei *Lophiomys* 0,90, bei *Mesocricetus* hingegen einen Wert von über 1 ausmacht. Aus der Abb. 1 a ist auch ersichtlich, wie der Allocortex von

*Lophiomys* allseitig von einem wenn auch schmalen Streifen Neocortex flankiert wird, Merkmale die wir beim Hamster vermissen, Die Fissura rhinalis ist bei *Mesocricetus auratus* kaum sichtbar. bei *Lophiomys* hingegen als deutlicher Sulcus gezeichnet. Das Kleinhirn, bei beiden Arten ungefähr quereval, ist bei *Lophiomys* im Wurm und in den Hemisphären stärker lamelliert. Während bei *Mesocricetus* der Paraflocculus nur aus einer Lamelle besteht, zählt man bei der Mähnenratte deren drei. Der Flocculus ist bei beiden Arten ungeteilt. Der Sulcus paramedianus ist bei beiden Arten seicht, nur angedeutet. Das Tectum ist bei *Mesocricetus* zum Teil unbedeckt, bei *Lophiomys* hingegen viel mehr vom Grosshirn überlagert. Die Form des Hypothalamus ist bei beiden Arten weitgehend ähnlich und beide weisen eine ausgedehnte Pars oralis tubercis auf.

Hirnmorphologisch betrachtet ergeben sich im Fall der Mähnenratte Anhaltspunkte für eine Verwandtschaft mit den *Cricetidae*, da wesentliche qualitative Unterschiede bei der makroskopischen Untersuchung nicht aufgedeckt werden. Das Gehirn von *Lophiomys ibeanus* fällt vor allem durch den höheren Grad der morphologischen Differenzierung im Gross- und Kleinhirn auf.

## 2. *Tatera kempii*.

Auch diese Form ist für einen Vertreter der *Myomorpha* im allgemeinen etwas höher differenziert (basal sichtbarer Neopalliumteil, Hypothalamusquotient 0,30, Palaeo-Neocortex-Quotient um 0,80). Systematisch ist die Lage der Gattung *Tatera*, die über 40 beschriebene Arten umfasst, klar (DAVIS, 1949).

Die Form der Grosshirnhemisphären ist der des madagassischen Cricetide *Macrotarsomys bastardi* (PILLERI 1961) ziemlich ähnlich, auf den ich in einer künftigen Arbeit nochmals eingehen werde.

## 3. *Brachyuromys betsileoensis*.

Über das Zentralnervensystem der madagassischen *Rodentia*, denen offenbar eine Sonderstellung innerhalb der *Cricetidae* zukommt, sind Untersuchungen im Gange. Bisher wurden das Gehirn von *Hypogeomys antimena* und von 2 *Macrotarsomys*-Arten untersucht (PILLERI 1961).

Der Cephalisationsgrad von *Brachyuromys* ist 1:60, was etwa einer Mittelstufe zwischen *Macrotarsomys* und *Hypogeomys* ent-

spricht. Im Vergleich zu *Macrotarsomys* ist aber *Brachyuromys* etwas mehr differenziert (Hypothalamus-Quotient = 0,35).

#### 4. *Petromus typicus*.

Die Hirnform der „Felsenratten“ ist eine so charakteristische, dass man daran den hystricomorphen Charakter vor allem an der Rautenform der Hemisphären ohne weiteres erkennen kann. Auf eine für einen Vertreter der *Hystricomorpha* weniger differenzierte Stufe der Hirnentwicklung weisen vor allem die unbedeckten Bulbi olfactorii, das dorsal sichtbare, völlig unbedeckte Tectum, Merkmale die ich bei den seinerzeit untersuchten neotropischen *Hystricomorpha* (PILLERI 1959) im allgemeinen vermisst habe. Die „Felsen-“ und „Rohrratten“ (*Thryonomyidae*) haben sich frühzeitig von den *Ischyromyiden* getrennt und sind heute unter Bewahrung dieser primitiven hirnmorphologischen Merkmalen nur auf den afrikanischen Kontinent beschränkt. Ihre systematische Stellung bleibt noch strittig, und Fossilfunde aus dem asiatischen Miozän geben keinen Aufschluss über die Stammlinie. ELLERMANN, MORRISON-SCOTT und HAYMAN (1953) bringen sie auf Grund der Merkmale des Gebisses mit südamerikanischen Caviomorphen (*Octodontidae*) im Verbindung, eine Annahme die nach anderen Autoren sehr hypothetisch wäre. Auffallend ist die Ähnlichkeit des Gehirnes von *Petromus typicus* mit dem von *Pectinator specki*, worüber eine Untersuchung von PETERS aus dem Jahre 1872 vorliegt. Die Form der Hemisphären mit der stark ausgeprägten seitlichen Ausladung ist bei beiden Arten fast identisch. Das unbedeckte, abgeflachte Tectum mit den breiten vorderen 2-Hügeln ist ein für beide Arten gemeinsames Merkmal. Der bogenförmige Verlauf der kräftigen Sehnerven ist bei beiden Arten gleich. Die Hypophysen sind, untereinander verglichen, etwas abweichend in der Gesamtform, das Strukturprinzip beider Drüsen ist aber das gleiche. Die Neurohypophyse ist bei seitlicher und oraler Betrachtung zum Teil sichtbar, ein Merkmal, das ich schon bei *Erethizon* (PILLERI, 1960) und nicht z.B. beim Biber (PILLERI, 1959) getroffen habe. Ich glaube mich daher zu der Annahme berechtigt, dass auch die Form der Hypophyse eine gewisse Gruppenspezifität aufweisen könnte. Charakteristisch für beide Arten ist auch die Form des Kleinhirns in sämtlichen Territorien (Vermis, Hemisphären, Paraflocculus und Flocculus).

Aus diesen Überlegungen und den Tatsachen heraus, dass *Pectinator* systematisch noch als „?Myomorpha oder ?Hystricomorpha incertae sedis“ (SIMPSON) gilt, bin ich der Meinung, dass *Pectinator* und *Petromus* stammesgeschichtlich gemeinsame Wurzeln haben. Nicht ohne Grund wurden unter den alten Autoren von FITZINGER (Versuch einer natürlichen Anordnung der Nagetiere. Sitz. b. d. mathem. naturw. Cl. LVI Bd., 1. Abt.) *Petromus* und *Pectinator* in die gleiche Familie „*Psammoryctae*“ eingereiht.

### ZUSAMMENFASSUNG

Im ersten Teil des Beitrages wird das Gehirn von vier afrikanischen Nagerarten anatomisch untersucht: *Lophiomys ibeanus*, *Tatera kempi*, *Brachyuromys betsileoensis* und *Petromus typicus*. Anschliessend werden die Befunde mit denen hirnanatomisch schon bekannter Arten verglichen. Auf die zentralnervöse Rangordnung der einzelnen Arten wird eingegangen, und es werden, bei ausreichenden Befunden, Beziehungen zur Systematik untersucht. Erwähnenswert ist die auffallende Ähnlichkeit zwischen dem Gehirn von *Petromus typicus* und dem von *Pectinator specki* (?*Myomorpha* seu ?*Hystricomorpha incertae sedis*). Diese Ähnlichkeit im Hirnbau könnte der Ausdruck einer engeren phylogenetischen Verwandtschaft zwischen beiden Formen sein. Jedenfalls weist *Pectinator specki* hirnmorphologische Merkmale auf, die ausgesprochen „hystricomorph“ sind.

### RÉSUMÉ

L'auteur étudie anatomiquement les cerveaux de quatre rongeurs africains: *Lophiomys ibeanus*, *Tatera kempi*, *Brachyuromys betsileoensis* et *Petromus typicus*. Il les compare aux cerveaux déjà connus d'autres espèces, en portant l'attention sur la hiérarchie des centres nerveux dans le but d'établir une relation avec la systématique des rongeurs.

Une ressemblance frappante rapproche le cerveau de *Petromus typicus* de celui de *Pectinator specki* (?*Myomorpha* seu ?*Hystricomorpha incertae sedis*). Cette analogie dans l'architecture du cerveau pourrait être l'expression d'une parenté phylogénétique. En tout cas, les caractères morphologiques du cerveau de *Petromus typicus* sont nettement « hystricoïdes ».

## SUMMARY

A systematic study of the brain of four species of African rodents has been made, namely: *Lophiomyys ibeanus*, *Tatera kempi*, *Brachyromys betsileoensis* and *Petromus typicus*. A comparison with the brain of other species studied, stressing the hierarchy of the nerve centres is made with the aim of establishing a possible relationship with rodent taxonomy. There exists a striking resemblance between the brain of *Petromus typicus* and that of *Pectinator specki* (?*Myomorpha* seu ?*Hystricomorpha* incertae sedis). Such an analogy of brain structure might indicate a phylogenetical relationship. In any case the morphological characteristics of the brain of *Petromus typicus* are distinctly "hystricoid",.

## LITERATUR

- DAVIS, D. H. S. 1949. *The affinities of the South African gerbils of the genus Tatera*. Publ. Zool. Soc. 118: 1002.
- ELLERMAN, J. R. 1940-1, 1949. *Families and genera of living rodents*. 3 vols. British Museum, London.
- ELLERMAN, J. R., T. C. S. MORRISON-SCOTT and R. W. HAYMAN. 1953. *Southern African Mammals 1758 to 1951: a reclassification*. British Museum, London.
- GRASSÉ, P. P. 1955. *Traité de Zoologie*. Tome XVII/III. Masson, Paris.
- PETERS, W. 1872. *Contributions to the Knowledge of Pectinator, a genus of Rodent Mammalia of North-eastern Africa*. Trans. zool. Soc. Lond. 7: 397-409.
- PILLERI, G. 1959. *Die Anatomie des Hypothalamus des Bibers (Castor canadensis) nebst morphologischen Aspekten der Neurosekretion*. Acta anatom. 38: 126-135.
- 1960. *Zur Morphologie des Zentralnervensystems von Erethizon dorsatum, Linnaeus (Rodentia, Hystricomorpha)*. Z. Anatom. Entw. 121: 369-375.
- 1961. *Ueber das Gehirn von Hypogeomys antimena Grandidier 1869 (Rodentia, Nesomyinae)*. Rev. Suisse Zool. 68: 425-431.
- 1961. *Das Gehirn der Macrotarsomys (Rodentia, Nesomyinae)*. Rev. Suisse Zool. 68: 433-442.
- 1959/1960. *Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Nagetiergehirns*. Acta anat. Suppl. 38 ad Vol. 39: 43-95, und 40 ad Vol. 42: 69-88.
- SIMPSON, G. G. 1945. *Principles of classification and a classification of Mammals*. Bull. Americ. Mus. Nat. Hist. 85: xvi+350 pag.
- THENIUS, E. und H. HOFER. 1960. *Stammesgeschichte der Säugetiere*. Springer, Berlin.

# Die embryonale Entwicklung der Kölliker'schen Organe von *Octopus vulgaris* Lam.

von

**Pio FIORONI**

Zoologische Anstalt der Universität Basel.

Mit 8 Textabbildungen.

## EINLEITUNG.

Frisch geschlüpfte Octopoden besitzen in ihrer Haut eine grosse Zahl von chitinösen Bildungen, die sogenannten Kölliker'schen Büschel. In Analogie zu dieser Bezeichnung benennen wir den ganzen, auch die Bildungszellen umfassenden Komplex als Kölliker'sches Organ.

Als erster beschrieb KOELLIKER 1844 an Embryonen von *Argonauta argo* Büschel von feinen Haaren, die sich auf der ganzen Körperoberfläche, besonders dicht aber in Augennähe vorfinden. Auch JOUBIN (1891, 1892) scheint bei *Octopus* und *Argonauta* Frühstadien der Kölliker'schen Organe gesehen zu haben; freilich deutet er sie in seinen ungenauen Angaben als Frühstadien von Chromatophoren. Genauer zu untersuchen sind die ebenfalls von JOUBIN (1893) an den Tentakeln von *Chiroteuthis* aufgefundenen Borstenreihen, da deren Struktur leider erst ungenau bekannt ist. Auch scheint uns fraglich, ob die von TROSCHER an adulten Exemplaren von *Scaevargus unicolor* und *Argonauta argo* beschriebenen Kalkschuppen Beziehungen zu den Kölliker'schen Büscheln haben, wie VON QUERNER dies meint.

CHUN entdeckte 1902 diese nur den Octopoden zukommenden Büschel an Jugendstadien von *Bolitaena* wieder und bezeichnete sie zu Ehren des Entdeckers als Kölliker'sche Büschel. Da diese Bildungen auch bei älteren Stadien von *Bolitaena diaphana* und *Eledonella* vorkommen (CHUN 1904 ff.), scheinen sie eventuell bei pelagischen Tiefseeformen während des ganzen Lebens zu persistieren. Nach NAEF, der die Büschel ebenfalls bei *Octopus*, *Scaevurgus*, *Ocythoë* und *Tremoctopus* vorfand, bleiben auch bei *Eledone moschata* und *Argonauta argo* zumindest Teile des Borstenbesatzes länger erhalten, während bei *Octopus (macropus, vulgaris)* der Ausfall rasch erfolgt. CHUN (1915) beschrieb schliesslich auch bei einer 11 mm langen Jugendform von *Cranchia scabra* Borstenbildungen; doch ist ohne Kenntnis der Histologie nicht zu entscheiden, ob es sich hier ebenfalls um Kölliker'sche Büschel handelt.

VON QUERNER verdanken wir die bisher einzige eingehende histologische Schilderung der fertig ausgebildeten Organe von *Octopus vulgaris*, *Argonauta argo* und einem unbestimmten Octopoden, wobei allerdings verschiedene Einzelheiten falsch interpretiert wurden.

Fundierte embryologische Angaben fehlten bis jetzt weitgehend. Nach der bisherigen Auffassung, die freilich nicht auf histologischen Befunden beruht und eher auf Grund von intuitiven Schlussfolgerungen entstanden ist, soll es sich bei den Kölliker'schen Organen um rein epidermale Bildungen handeln. So spricht CHUN von einer ektodermalen Einsenkung, und VON QUERNER postuliert ohne Kenntnis von frühen Embryonalstadien ebenfalls die Invagination eines epidermalen Bildungssäckleins, bezeichnet aber freilich an einer andern Stelle die Borste widersinnig als Cutisbildung.

PORTMANN gibt als erster eine Datierung des Bildungsprozesses und ordnet ihn dem NAEF'schen Stadium XIV zu; doch lassen sich, wie unsere Befunde zeigen, histologisch die ersten, am Totalembryo noch unsichtbaren Anfänge bis zum Stadium XII zurückverfolgen.

Es ist mir ein Bedürfnis, Herrn Prof. Dr. A. Portmann für seine wertvollen Hinweise und seine rege Anteilnahme recht herzlich zu danken. Ebenfalls zu grossem Dank bin ich Herrn Dr. M. von Orelli verpflichtet, der mir in höchst uneigennützigster Weise zahlreiche Schnittserien zum Studium überliess. Reger Dank gebührt auch Frl. E. Sandmeier für die Beschriftung der Abbildungen und die Anfertigung der Abbildung 8.

## ENTWICKLUNG.

Die einschichtige Epidermis des NAEF'schen Stadiums XII-XIII zeigt grosse runde Kerne mit ausgeprägten Nucleoli; der durch VON QUERNER an Hand von älteren Embryonen beschriebene Cuticularsaum ist nur stellenweise sichtbar, da er oft

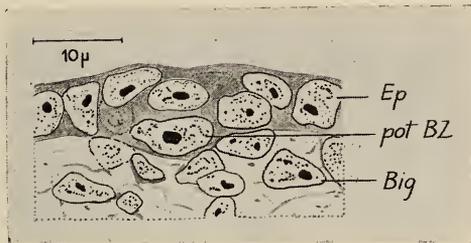


ABB. 1.

*Octopus vulgaris* — Embryo vom Stadium XII-XIII.  
(Querschnitt durch die Haut des Mantels):  
Beginnende Ablösung einer Basalzelle.

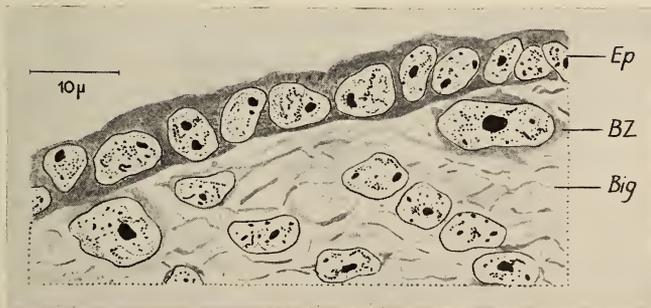


ABB. 2.

*Octopus vulgaris* — Embryo vom Stadium XII-XIII.  
(Frontalschnitt durch die Haut des Mantels):  
Abgelöste Basalzellen.

durch das Schneiden zerstört worden ist. Sonst ist das Plasma noch weitgehend undifferenziert, wird doch die Umgestaltung zu einem vorwiegend drüsigen Epithel erst nach dem Stadium XVIII erfolgen.

Es ist nicht leicht, die in der Differenzierung der Basalzellen bestehenden ersten Bildungsschnitte zu verfolgen. Die Basalzellen sind in grosser Zahl unter der epidermalen Basallamelle angelagert und zeichnen sich durch ein schon frühzeitig vergrössertes Kernvolumen, einen auffallend grossen Nucleolus und eine vorerst nur geringe Plasmamasse aus (Abb. 2). Die frühe vollständige Abtrennung dieser Zellen von der Epidermis lässt auf den ersten Anhiob auf eine Anlagerung von mesodermalen Bindegewebszellen schliessen. Ein intensives Schnittstudium erbrachte aber an Hand verschiedener typischer Stadien den Beweis für eine ektodermale Herkunft der Basalzellen. Nach einer gewöhnlich parallel zur Hautoberfläche erfolgenden Mitose stösst der abgeflachte, elliptische Zellkern unter Hervorwölbung der Basallamelle gegen die Cutis vor (Abb. 1). Nach der Einwanderung werden die Zellen sofort selbständig; auch ist, wie aus der nachstehenden Uebersicht verschiedener Schnittfärbungen hervorgeht, das Plasma der Basalzelle färberisch von Anfang an vom epidermalen Plasma geschieden.

Färbung/ Fixierung	Kerne	Plasma der Epidermiszelle	Plasma der Basalzelle	Kölliker'sche Büschel
Hämalaun	violett	hellrot	orange-rot	hell
Mallory/Susa	hellblau	rosa-lila	carminrot	leicht blau
Azan/Susa	carminrot	hell- bis blaugrau	mittelblau	hell- bis mittelblau

Die Färbungen nach Volkonsky und Bodian (Fixierung: Susa und Flemming), sowie Mallory und Azan bei Flemmingfixierung ergaben keine Unterschiede in der Plasmaanfärbung.

Bei etwas älteren Embryonen (Stadium XIII), wo die dunkel angefärbten Epidermiskerne auf den Schnitten häufig flachgepresst sind, lassen sich unschwer die nächsten Entwicklungsschritte verfolgen. Die Basalzellen, welche ihren Plasmaanteil und ihr Kernvolumen vergrössern, werden von einer vorwachsenden epidermalen Kappe überdeckt (Abb. 3). Diese umfasst anfänglich nur wenige grossvolumige Zellkerne, deren Plasma gleich wie bei den übrigen Epidermiszellen angefärbt ist. Nach unten gegen das

Bindegewebe zu sind — wie aus Rekonstruktionen eindeutig hervorgeht — die Basalzellen völlig frei, und erst sporadisch lagern sich plasmaarme Bindegewebskerne an.

In den Stadien XIII-XIV kommt es zu einem weiteren rapiden Grössenwachstum der Kerne der Basalzellen, welche neben ihrem riesigen Nucleolus gelegentlich noch einen zweiten, kleineren

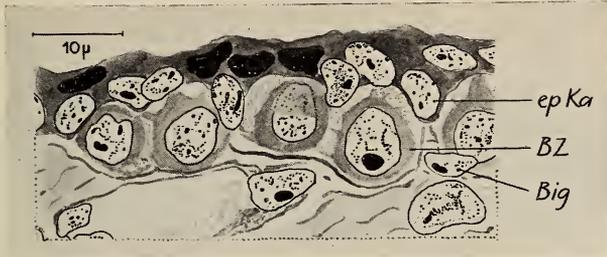


ABB. 3.

*Octopus vulgaris* — Embryo vom Stadium XIV-XV. (Sagittalschnitt durch die Haut des Mantels): Die Epidermiskappen beginnen die Basalzellen zu überwachsen.

Kernkörper aufweisen. Die Epidermiskappen sind weiter vorgestossen, haben aber teilweise erst die obere Hälfte der Basalzellen überwachsen. Auf der Gegenseite beginnt das Plasma der jetzt häufig an die Basalzellen angelagerten Bindegewebskerne (gewöhnlich 2-3 pro Büschel) jene napfartig zu umwachsen. Da dadurch der spätere Boden angelegt wird, bezeichnen wir diese Zellen als Bodenzellen.

Das Kölliker'sche Organ entsteht somit aus einer Kombination von ekto- und mesodermalen Elementen, wobei die frühe Abgliederung von der Epidermis und die nachfolgende rasche, eigenständige Differenzierung der Basalzellen speziell zu betonen ist. Die spätere intensive Beziehung zum Mesoderm zeigt sich auch darin, dass beim Loslösen der Basalzellen und bei der Verwachsung der basalen Organregion mit den Wandzellen die Basallamelle durchbrochen werden muss. Zudem verbleiben bei der häufig durch das Schneiden bedingten künstlichen Abtrennung der Epidermis die Anlagen der Kölliker'schen Organe meist im Bindegewebe. Die Theorie der Entstehung aus einer ektodermalen Einsenkung mit nachträglicher Differenzierung der verschiedenen Zelltypen, wie

sie von CHUN und VON QUERNER vertreten wird, kann also nicht bestätigt werden. Uebrigens wäre, wenn man die bei Frühstadien dicht aneinander gedrängten Basalzellen (Abb. 3) in Betracht zieht, für so viele Einstülpungen gar nicht der nötige Platz vorhanden.

Bei Embryonen der Stadien XIV-XV (Abb. 4) ist die epidermale Kappe, welche auf Schnitten gewöhnlich 3 Reihen von Wandzellen umfasst, weiter vorgewachsen und stülpt sich becherartig über die Basalzelle. Dabei wird sie von dieser durch

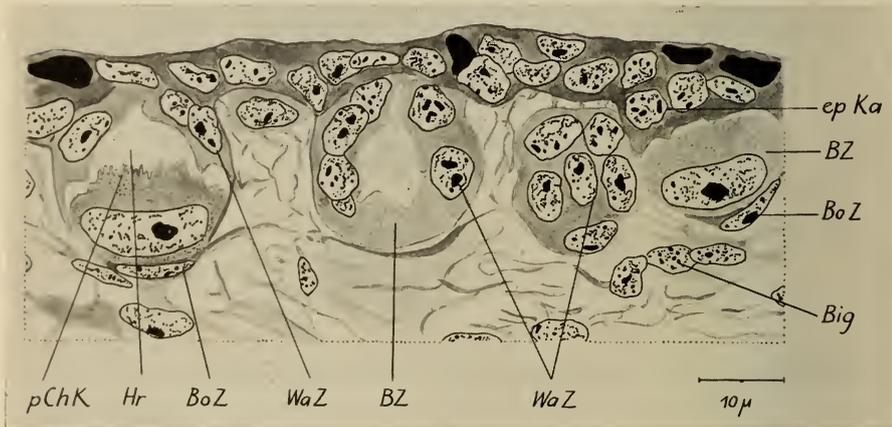


ABB. 4.

*Octopus vulgaris* — Embryo vom Stadium XIV-XV.

(Querschnitt durch die Haut des Mantels): Unterschiedlich entwickelte und verschieden angeschnittene Kölliker'sche Organe.

Von links nach rechts: 1. Medianschnitt eines weit entwickelten Organes mit einsetzender Chitinabscheidung; 2. und 3. Seitliche Schnitte durch die Region der Wandzellen; 4. Medianschnitt durch ein noch junges Organ mit kleiner Epidermiskappe und wenig differenzierter Wandzelle. Die Bodenzellen sind in Verwachsung mit den Wandzellen.

eine klare Wandbildung und eine zellfreie Zone über der Basalzelle getrennt (vgl. auch pg. 504 und Abb. 6). Eine Verschmelzung der stets auf die Bodenzellen aufgelagerten Basalzelle mit den Wandzellen, wie sie VON QUERNER etwa auf seiner Abb. 4 darstellt, konnte nicht beobachtet werden. Dagegen beginnt jetzt die ektodermale Hülle mit den mesodermalen Bodenzellen zu verwachsen, wodurch später ein einheitlicher Sack von vorerst noch kugelliger Gestalt entsteht.

Die bei verschiedenen Basalzellen auftretende Ausfaserung der gegen den Hohlraum zu gelegenen Plasmaschicht deutet auf die einsetzende Abscheidung der chitinigen Anteile des Kölliker'schen Büschels hin.

Wie die Abb. 4 zeigt, sind die einzelnen Kölliker'schen Organe verschieden weit entwickelt; neben Formen mit kaum vorgewachsenen Epidermiskappen und noch fehlenden Bindegewebskernen finden sich stellenweise sogar fast plasmafreie Basalzellen.

Die bisher auf den Schnitten stets flachgepressten Epidermiszellen weisen im Stadium XVI wieder voluminöse Kerne auf. Die Kölliker'schen Organe bestehen jetzt aus einem weitgehend verwachsenen Zellsack. Die Basalzellen haben die bis gegen die Epidermis hinaufreichenden Kölliker'schen Büschel, welche zu einem Kegel verwachsen sind, abgeschieden. Anfänglich ist dieser mit Hämalaun völlig rot angefärbt, wird aber bald, mit Ausnahme der Kegelspitze, hell, was auf die einsetzende Chitinisierung hinweist. Die chitinige Natur wurde schon von CHUN vermutet und von VON QUERNER mittels der Schulze'schen Reaktion nachgewiesen (nach Bleichung in Diaphanol entsteht mit Chlorzinkjodlösung eine Violettfärbung).

Im Stadium XVIII steht der Embryo kurz vor der zweiten Umdrehung. Die grossen, hell angefärbten stoffwechselaktiven Epidermiskerne mit ihrem grossen Nucleolus deuten auf die jetzt einsetzende Umgestaltung der gesamten, bisher wenig differenzierten Oberhaut in ein Drüsenepithel hin. Nur im Gebiet des Hoyle'schen Organes finden sich bereits abgeschiedene Granula, sodass hier die Drüsenbildung der übrigen Haut eindeutig vorangeht. Die epidermale Basallamelle ist auffallend dick und geht unverändert auch auf die Wandzellen der Kölliker'schen Organe über (vgl. Abb. 5).

Die zellige Differenzierung ist auf ihrem Höhepunkt angelangt, da in der Folge die Basal- und Wandzellen degenerieren werden. Auch jetzt sind die Wandzellen — deren ventrale Abgrenzung als dunkel angefärbte Plasmazone sichtbar ist — noch deutlich von der napfförmigen Basalzelle geschieden. Zudem befindet sich, da diese an ihrem Rand kein Chitin abscheidet, eine zellfreie helle Zone zwischen ihr und der unteren Grenze der Wandzellen (Abb. 6). Oft gehen die Wandzellen direkt in die mit meist dunkel angefärbten Kernen versehenen Bodenzellen über, sodass der ganze Zellsack als einheitliche Bildung erscheint (Abb. 5a). Andere Boden-

zellen wirken mit ihren seitlich eingedellten Wänden wie angesetzt (Abb. 5b) und weisen noch jetzt auf die Verschmelzung von ekto- und mesodermalen Zellen hin.

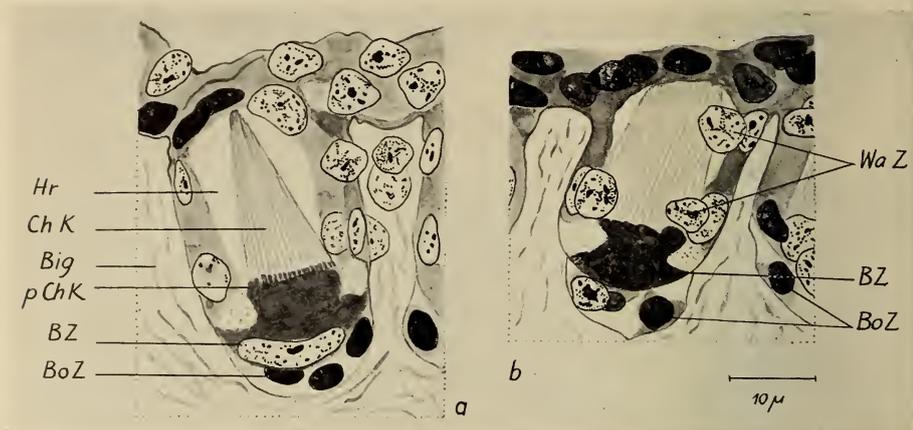


ABB. 5.

*Octopus vulgaris* — Embryo vom Stadium XVIII.  
(Sagittalschnitt): a) Kölliker'sches Organ mit Chitinkegel (Tentakelbasis);  
b) gleich weit entwickeltes Organ mit deutlich abgesetzten Bodenzellen (Kopfhaut (Schalenseite)).

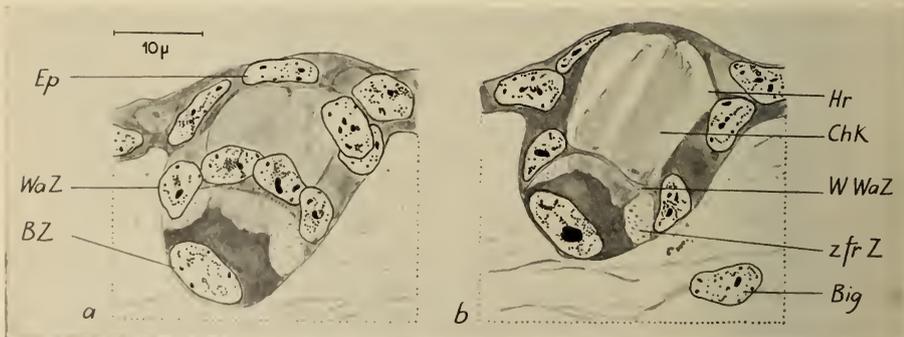


ABB. 6.

*Octopus vulgaris* — Embryo vom Stadium XVIII.  
(Zwei aufeinanderfolgende Querschnitte durch die Haut des Mantels):  
a) Randzone des Kölliker'schen Organes mit den Wandzellen; b) fast mediane Region mit deutlicher Wand der Wandzellen und zellfreier Zone gegen die Basalzelle zu.

Der gesamte Kegel ist jetzt mit Ausnahme seiner Basis chitiniert. In dieser, mit Hämalan noch rot angefärbten Zone sind übrigens die einzelnen Büschel wesentlich besser zu unterscheiden als im hellen chitinigen Bereich. Im Idealfall ist der Chitinkegel weitgehend symmetrisch und stark zugespitzt (Abb. 5a). Bei den mit rundlicher Spitze versehenen breiten Formen, welche zwischen den einzelnen Bündeln Spalträume aufweisen (z. B. Abb. 6) und von VON QUERNER als Normalfall dargestellt werden, handelt es sich unseres Erachtens um durch die Schnitttechnik bedingte Deformationen. Dies gilt auch für die schon vor dem Durchbruch in ihre einzelnen Fasern aufgesplitterten Kegel. Da sich, entgegen VON QUERNER's Befunden, über dem Chitinkegel keine epidermale Öffnung findet, wird durch dessen Vorwachsen die Epidermis leicht aufgewölbt.

Diese Vorwölbung verstärkt sich im Stadium XIX, sodass die dünne Epidermisschicht kuppelförmig über die Hautoberfläche vorragt. Gleichzeitig setzt im Zusammenhang mit der drüsigen Differenzierung ein intensives Dickenwachstum der Epidermis ein, welche aber dauernd einschichtig bleibt.

Dieser Prozess ist beim schlüpfreifen Embryo, wo die Hautdrüsen zu sezernieren beginnen, beendet. Infolge der epidermalen Verdickung bleiben die Kölliker'schen Büschel trotz weiterer Streckung noch in der Tiefe und stehen teilweise jetzt sogar weniger vor als beim Stadium XIX (Abb. 7).

Durch den stark verlängerten Chitinkegel, welcher den Hohlraum des Zellsackes weitgehend ausfüllt, werden die in der Folge degenerierenden Wandzellen in die Länge gezogen und die Basalzellen samt ihrem Kern zu einem dünnwandigen Gebilde zerquetscht. In Übereinstimmung mit CHUN's und entgegen VON QUERNER's Angaben scheidet die Basalzelle einen bei einzelnen Stadien noch dünnwandigen, bei anderen bereits massigen Chitinnapf ab. Diese einheitlich chitinierte Bildung, die auf Schnitten stets gleich wie die Kölliker'schen Büschel angefärbt ist, erleichtert die Ablösung derselben von der Basalzelle, welche sich schon öfters vom Napf losgelöst hat. Eine Beziehung des Chitinnapfes zu Muskelfasern (CHUN) konnte von uns nicht bestätigt werden.

Entsprechend den Befunden NAEF's und PORTMANN's konnten auch wir feststellen, dass beim Schlüpfen die meisten Kegel noch nicht durchgebrochen und nur einzelne an ihrer Spitze pinselartig

aufgesplittert sind. Bei den auf Schnitten gelegentlich „durchgebrochenen“ Büscheln der Trichterseite handelt es sich um eine durch den Druck beim Schneiden verursachte Erscheinung. — Da wir selbst bei sechstägigen Jungtieren noch keinen Durchbruch beobachten konnten, ist es wohl möglich, dass bei *Octopus* die Kölliker'schen Büschel überhaupt nie richtig zur Entfaltung kommen.

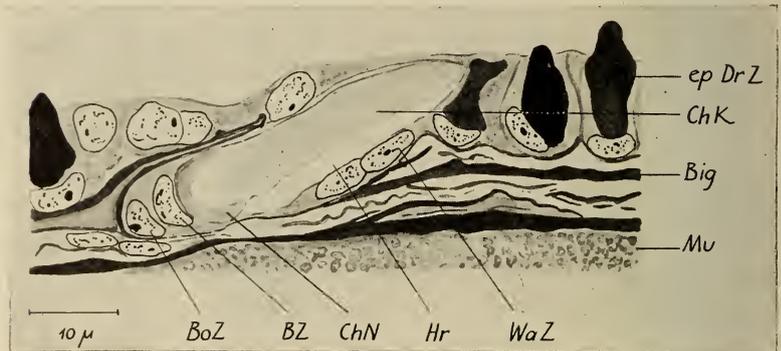


ABB. 7.

Schlüpfreifer *Octopus vulgaris* (Sagittalschnitt durch die Haut des Mantels). Man beachte die epidermalen Drüsenzellen und die dünne Bindegewebsschicht.

Trotz ihrer weitgehend selbständigen Entwicklung haben die Kölliker'schen Organe gewisse Beziehungen zu den anderen Organen. Bis zum Stadium XVIII liegen sie völlig im Bindegewebe, welches namentlich auf der „Schalenseite“ stark gequollen ist (vgl. PORTMANN). Nach der zweiten Umdrehung wird das Bindegewebe dünn und liegt dann als schmale, mit dicken und dünnen Fasern versehene und auch die Chromatophoren enthaltende Schicht zwischen Epidermis und Muskulatur. Infolge dieser Verschmälerung grenzt die Basalregion der ja ziemlich umfangreichen Kölliker'schen Organe auf der Schalenseite des Embryos fast an die Muskulatur (Abb. 7).

#### ZUR VERTEILUNG DER KÖLLIKER'SCHEN BÜSCHEL.

Da VON QUERNER nur einige, freilich illustrative Schnittbilder ohne genauere Beschreibung gibt, sei die Anordnung an Hand der

Totalansicht eines frisch geschlüpften *Octopus* ergänzend geschildert (Abb. 8).

Schon beim Stadium XVIII treten die Büschel bei stärkerer binocularer Vergrößerung als eher undeutliche helle Punkte und

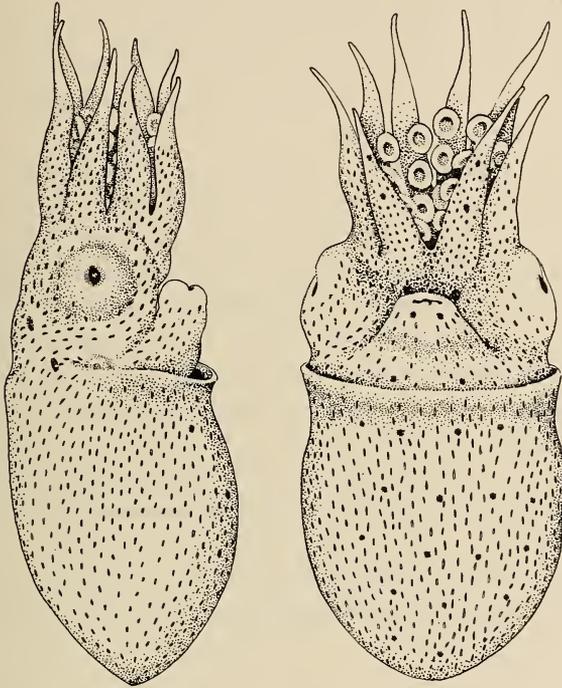


ABB. 8.

Totalansichten eines frisch geschlüpften *Octopus vulgaris* (Susafixierung) mit der Verteilung der Kölliker'schen Organe.

Striche in Erscheinung; bei schlüpfreifen Tieren sind sie selbst bei schwacher Vergrößerung als bräunliche Bildungen (Susafixierung) sichtbar.

Wie auf Grund von Schnittpräparaten früher Stadien gefolgert werden darf (vgl. Abb. 3), ist die Anordnung ursprünglich viel dichter; durch das weitere Hautwachstum werden die Anlagen, die nach dem Stadium XV nicht mehr neu gebildet werden, auseinander gezogen (vgl. auch VON QUERNER).

Die Verteilung ist auf dem Rumpf relativ gleichmässig und wird nur auf der Schalenseite gegen den Kopf zu etwas lockerer. Entlang dem Mantelrand findet sich ein büschelfreier Saum; auch die Mantelhöhle bleibt völlig frei. Die Chitinkegel sind immer mehr oder weniger in Richtung der Längsachse des Tieres gerichtet. Ihre Spitzen zeigen stets gegen den Kopf und setzen damit einem Schwimmen durch Rückstoss keinen Widerstand entgegen. Auf dem Trichter sitzen die Büschel, welche an dessen Basis schräg zur Längsachse stehen, lockerer als auf dem Rumpf; die Trichterspitze ist sogar büschellos.

Auf dem Kopf liegen die Kölliker'schen Organe auf der Trichterseite etwas dichter als auf der Schalenseite (vgl. auch von QUERNER'S Abbildungen). Völlig freie Hautbezirke befinden sich zwischen Auge und Mantelrand und im Gebiet der Augenöffnung. Die Richtung der Borsten folgt annähernd den Konturen der Aufwölbung des Augenbulbus. Eine sehr dichte Lagerung, die teilweise auch etwas auf die Augenregion übergeht, findet sich auf den Tentakeln, wo nur die Innenflächen der Saugnäpfe frei bleiben. Da die Chitinkegel hier im Gegensatz zum Rumpf und übrigen Kopf mehr oder weniger senkrecht gegen die Hautoberfläche vorstossen, erscheinen sie in der Totalansicht als rundliche Punkte.

Abschliessend sei festgestellt, dass die Anordnung der Büschel von anderen Integumentalbildungen, wie etwa den Chromatophoren, nicht beeinflusst wird.

#### DISKUSSION.

Zur Zeit lässt sich nichts Sicheres über die Funktion und die phylogenetischen Beziehungen dieser Organe aussagen.

Eine Funktion als Schlüpfhilfe (NAEF) ist, wie schon PORTMANN betont, kaum anzunehmen, da die Büschel, zumindest bei *Octopus*, im Schlüpfmoment gar noch nicht durchgebrochen sind. Zudem erfolgt die Eröffnung der Cephalopodeneihüllen rasch durch fermentative Sekrete des Hoyle'schen Organs (vgl. von ORELLI) und ist nicht auf mechanische Beihilfen angewiesen. Infolge der Kleinheit der Büschel ist eine Schutzwirkung, wie sie NAEF postuliert, kaum möglich. Aus den gleichen Gründen erscheint uns eine Mitwirkung beim Beutefang — diese Auffassung CHUN'S geht von der besonders

dichten Anordnung der Kölliker'schen Organe auf den Tentakeln aus — fraglich. Eine Wirkung als Schweb- und Auftriebseinrichtung mag bei den von CHUN zitierten pelagischen Formen mit von Bedeutung sein; sie ist aber bei *Octopus* fraglich, da hier die nach dem Schlüpfen lange nicht durchbrechenden Kegel stromlinienförmig auf die Hauptschwimmrichtung ausgerichtet sind. Zudem ist bei dieser Art im Mittelmeer eine pelagische Frühphase wenig wahrscheinlich (vgl. PORTMANN). — Es sei an dieser Stelle auf das weitgehend noch ungelöste ökologische Problem der postembryonalen Lebensweise bei *Octopus* hingewiesen, welche in den verschiedenen Meeren vielleicht unterschiedlich vor sich geht.

Die Vermutung KOELLIKER's, dass es sich bei diesen Organen um bewegungslose Flimmerzellen handle, wird durch die histologischen Befunde eindeutig widerlegt. Auch VON QUERNER's Hypothese, welche auf phyletische Anklänge an primitive Molluskenverhältnisse (Chitonstacheln) und Annelidenborsten anzuspielen versucht, ist angesichts der sehr dichten Lagerung der Kölliker'schen Organe und ihrer kombinierten Entstehung aus ekto- und mesodermalen Anteilen nicht weiter haltbar. Zudem kommen die Büschel nur den Octopoden zu, und es treten, zumindest nach dem bisherigen Stand der Kenntnisse, bei Decapoden keine vergleichbaren Bildungen auf. Gerade in dieser Hinsicht wäre eine genauere histologische Prüfung der durch JOUBIN beschriebenen Borsten von *Chiroteuthis* wünschenswert, gehört doch diese Art zu den zehnarmligen Tintenfischen.

Die Eigenständigkeit der Kölliker'schen Organe zeigt sich auch in ihrer Entwicklung, welche unabhängig von der Hauptphase der Epidermisdifferenzierung und wesentlich früher erfolgt. Die Ausgestaltung beider Organe ist aber auf den Schlüpfmoment hin ausgerichtet.

## ZU DEN ABBILDUNGEN

Sämtliche Abbildungen wurden mit Hilfe des Projektionsspiegels zum Leitz Dialux-Mikroskop hergestellt.

### Abkürzungen:

Big	Bindegewebe (Cutis)
Bo Z	Bodenzelle
B Z	Basalzelle
pot B Z	spätere Basalzelle
Ch K	Chitinkel mit den einzelnen Kölliker'schen Bündeln

p Ch K	noch nicht chitinisierter plasmatischer Anteil des Chitinkegels
Ch N	Chitinnapf
Ep	Epidermis
ep Dr Z	epidermale Drüsenzellen
ep Ka	epidermale Kappe
Hr	Hohlraum zwischen Chitinkegel und Wandzellen
Mu	Muskulatur
Wa Z	Wandzelle
W Wa Z	gegen die Basalzelle zu gelegene Wand der Wandzellen
z fr Z	zellfreie Zone zwischen Basalzelle und Wandzellen

### ZUSAMMENFASSUNG

1. Die Kölliker'schen Organe von *Octopus vulgaris* entstehen aus einer Kombination von ekto- und mesodermalen Elementen.
2. Die sich früh von der Epidermis ablösende Basalzelle, welche später die chitinigen Büschel bilden wird, wird in der Folge von einem Zellsack umgeben. Dieser entsteht aus der Verwachsung der epidermalen Wandzellen mit den mesodermalen Bodenzellen.
3. Durch die Bildung eines Chitinnapfes wird die Loslösung der Büschel von der Basalzelle erleichtert.
4. Die Bedeutung der beim schlüpfreifen *Octopus* nicht durchgebrochenen Büschel bleibt nach wie vor unbekannt.

### RÉSUMÉ

1. Des éléments ectodermiques et mésodermiques participent à la formation des organes de Kölliker d'*Octopus vulgaris*.
2. La cellule basale qui se détache précocement de l'épiderme et qui formera le faisceau chitineux se trouve ultérieurement enveloppée d'une gaine cellulaire. Cette gaine est formée d'une paroi de cellules épidermiques et d'un fond de cellules mésodermiques.
3. La formation d'une cupule chitineuse facilite la libération du faisceau qui se détache de la cellule basale.
4. La plupart des faisceaux de Kölliker ne sont pas encore dégagés lors de l'éclosion. La signification de la fonction de l'organe reste énigmatique.

### SUMMARY

1. Both ectodermal and mesodermal elements participate in forming the organs of Kölliker in *Octopus vulgaris*.

2. The basal cell that becomes detached from the epidermis very early and later forms the chitinous bundle is finally surrounded by a cellular sheath. The walls of the latter consist of epidermal cells fused with basal mesodermal cells.

3. The appearance of a chitinous cup-like organ enables the bundle to free itself from the basal cell.

4. Most of the bundles of Kölliker are not yet freed on hatching. The function of the organ is still unknown.

## LITERATURVERZEICHNIS

- CHUN, C. 1902. *Ueber die Natur und die Entwicklung der Chromatophoren bei den Cephalopoden*. Verh. dtsh. Zool. Ges. 12: 162-182.
- 1904. *Jugendliche Octopoden, deren gesamte Körperoberfläche einen Besatz von Borstenbüscheln aufweist*. Verh. dtsh. Zool. Ges. 14: 243-246.
- 1910-15. *Cephalopoda*. Wiss. Ergeb. Tiefsee-Exp. 18.
- JOUBIN, L. 1891. *Sur le développement des chromatophores chez les céphalopodes*. C.R. Acad. Sci. Paris 112: 58-60.
- 1892. *Recherches sur la coloration du tégument chez les céphalopodes*. Arch. zool. expér. gén. (2), 10: 227-330.
- 1893. *Quelques organes colorés de la peau chez deux céphalopodes du genre Chiroteuthis*. Mém. Soc. Zool. France 6: 331-343.
- KOELLIKER, A. 1844. *Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden*. Zürich.
- KORSCHULT, E. und K. HEIDER. 1936. *Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Tiere*. Bd. 2. Jena.
- NAEF, A. 1928. *Die Cephalopoden*. Faune e Flora del Golfo di Napoli, 35. 3 Bde.
- VON ORELLI, M. 1959. *Ueber das Schlüpfen von Octopus vulgaris, Sepia officinalis und Loligo vulgaris*. Rev. Suisse Zool. 66: 330-343.
- PORTMANN, A. 1933. *Observations sur la vie embryonnaire de la pieuvre (Octopus vulgaris Lam.)*. Arch. zool. expér. gén., 76: 24-36.
- VON QUERNER, F. R. 1926. *Neue Untersuchungen an der Haut junger Octopoden*. Verh. Zool.-bot. Ges. Wien 74-75: 165-168.
- 1927. *Die Kölliker'schen Büschel und einige Bemerkungen über die Histologie der Haut*. Z. Zellforsch. 4: 237-265.
- TROSCHEL, F. H. 1857. *Bemerkungen über die Cephalopoden von Messina*. Arch. Natges. 23: 41-76.
-



# Untersuchungen am Kopf, besonders am Bänderapparat, des Sterlets (*Acipenser ruthenus*)

von

**Friedrich F. STENGEL**

I. Zoologisches Institut der Universität Wien und Zoologisch-vergl.-  
anatomisches Institut der Universität Freiburg i.Ue. (Schweiz).

Mit 17 Textabbildungen

## EINLEITUNG

Ueber den Bänderapparat am Viszeralskelett der *Acipenseridae* ist bis vor kurzem\* ausser einigen nebenher gemachten Bemerkungen im Rahmen von Beschreibungen des Skelettes und der Muskulatur nichts bekannt gewesen. Es erschien daher gerechtfertigt, diesen für die Mechanik der Kiefer- und Kiemenelemente wichtigen Teil des Bindegewebssystems im Zusammenhang von rein morphologischen, topographischen und funktionellen Gesichtspunkten zu untersuchen. Daneben beschäftigte ich mich auch mit dem unpaaren Gaumenknorpelkomplex am Oberkiefer. An Material standen mir von *Acipenser ruthenus* L. vier Stücke aus Serbien und eines aus Rumänien zur Verfügung. Die Tiere wurden in Formol aufbewahrt und unter dem Binokular sezirt. Die Arbeit wurde am I. Zoologischen Institut der Universität Wien unter Herrn Professor Dr. W. Marinelli ausgeführt.

Meinen herzlichsten Dank möchte ich Herrn Professor Marinelli für die Stellung des Themas und Ueberlassung des Arbeitsplatzes,

---

\* Nach Fertigstellung dieser Arbeit erschien eine Mitteilung von W. MEINEL (1960), der sich zum Teil mit der gleichen Fragestellung befasst und dessen Ergebnisse hier noch berücksichtigt wurden.

Frau Professor Dr. A. Strenger (Wien) und Herrn Kustos Dr. P. Kähsbauer (Wien) für Hilfe bei der Material- und Literaturbeschaffung und allen Genannten für Ratschläge, Anregungen und sonstige Unterstützung aussprechen. Herrn Professor Dr. J. Kälin (Freiburg i.Ue.) danke ich herzlichst für die Durchsicht des Manuskriptes, ebenso meiner Frau, Dr. M. Stengel, für die Hilfe bei der Fertigstellung der Abbildungen Herrn P. Geinoz (Freiburg).

## SKELETT

Bei den *Acipenseridae* ist die Dreiteilung des Schädels der Wirbeltiere in Axocranium, Splanchnocranium und Dermatocranium (MARINELLI 1936) besonders klar ausgeprägt. In unserem Zusammenhange ist vor allem das hauptsächlich vom Splanchnocranium gebildete Viszeralskelett von Bedeutung.

Vom Viszeralskelett des Sterlets ist der kaudal an den paarigen Oberkiefer anschliessende mehrteilige *G a u m e n k n o r p e l* noch nicht genau beschrieben und abgebildet worden. Allgemein besteht dieser Gaumenkomplex aus einem mittleren Postpalatinum mediale und den seitlichen Postpalatina lateralia (SEWERTZOFF 1928). Zu diesen Knorpelplatten (Laminae postpalatinae) gesellen sich noch kleine Knorpelstücke („Styli postpalatini“ BUGAJEW 1930). Im einfachsten Falle ist eine paarige Lateralplatte ausgebildet; sie kann in mehrere Teilplatten zerfallen. Die Anzahl der Styli schwankt ebenfalls. Schon VAN WIJHE (1882) schreibt, dass die Zahl der Teile bei seinen Exemplaren sehr variabel war, „auch bei den beiden Hälften derselben Platte“ (p. 221), das gleiche geht aus der Abbildung (Taf. 8, Fig. 4) von PARKER (1882) hervor.

Auch bei meinen Stücken des Sterlets war die Ausbildung des Postpalatinkomplexes uneinheitlich. Ein Individuum aus Serbien zeigte, neben der Lamina postpalatina medialis, drei Paare von Laminae postpalatinae laterales, ein solches aus Rumänien (R) (Abb. 1) links nur zwei, rechts gar nur eine laterale Postpalatinalplatte, und je eine weitere nur unvollkommen abgegliedert; von Styli postpalatini fand ich immer zwei hintereinanderliegende mediale und drei paarige laterale, bei Exemplar „R“ links, entsprechend der gegenüber rechts höheren Anzahl der Laminae, ausserdem einen weiteren Stylus postpalatinus lateralis (Zählweise auf der Abbildung nach BUGAJEW 1930, p. 398). In bezug auf

die Laminae postpalatinae wie die Styli postpalatini steht der Sterlet in der von BUGAJEW (1930) aufgestellten Komplikationsreihe zwischen Waxdick und Scherg: *Scymnorhinus* (= *Scymnus*) — *Pseudoscaphirhynchus* — *Scaphirhynchus* — *Acipenser güldenstädti* F. Brandt — *Acipenser ruthenus* — *Acipenser stellatus* Pall.

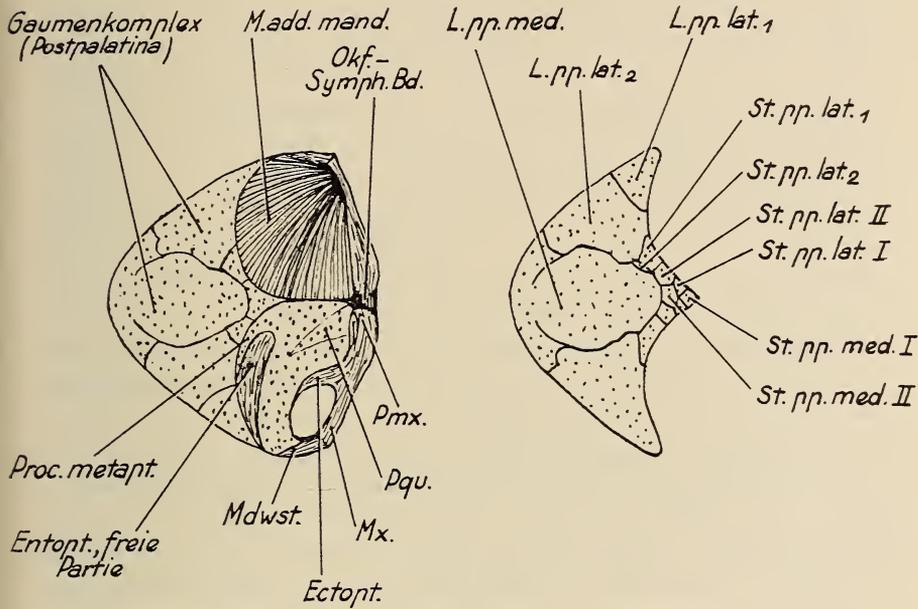


ABB. 1.\* — *Acipenser ruthenus*.

Oberkiefer-Gaumenkomplex. Links: von dorsal (Muskel der rechten Seite entfernt); rechts: von ventral (Oberkiefer entfernt).

### BÄNDERAPPARAT

Hinweise auf Ligamentverbindungen im Schrifttum finden wir für den Sterlet bei KITTARY (1850), MOLIN (1851), PARKER (1882), VAN WIJHE (1882; er bringt auch Namen für verschiedene Ligamente), WOSKOBOJNIKOW (1914), FORST (1925), SEWERTZOFF (1928) und BUGAEW (1929), allgemein für *Acipenseridae* bei GEGENBAUR

\* Die Abbildungen vom Sterlet (*Acipenser ruthenus*) stellen die Verhältnisse bei einem Stück aus Serbien dar, nur Abb. 1 bei einem Tier aus Rumänien. Auf allen Abbildungen ist rechts die rostrale, links die kaudale Seite des Tieres. Die Erklärung der Abkürzungen befindet sich am Schluss der Arbeit.

(1878), WIEDERSHEIM (1909), LUTHER (1913), BUGAJEW (1930), WOSKOBOJNIKOFF (1932), EDGEWORTH (1935) und MEINEL (1960). Angaben für andere Arten (*Acipenser sturio* L., *A. güldenstädti*, *A. stellatus*, *A. brevirostrum* Le Sueur, *Huso huso* (L.), *Scaphirhynchus platorhynchus* (Raf.) und *Pseudoscaphirhynchus fedtschenkoi* (K. Kessl.)\* bringen ROSENTHAL (1825), KITTARY (1850), PARKER (1882), VAN WIJHE (1882), IWANZOW (1887), LUTHER (1913), WOSKOBOJNIKOW (1914), DE BEER (1926), SEWERTZOFF (1928), BUGAEW (1929) und AYERS (1931), für einen nicht näher benannten chinesischen Stör aus dem Jangtsekiang (vielleicht *Acipenser chinensis* Gray = *dabryanus* A. Dum.) KURZ (1925). Die taxionomische Zugehörigkeit des von VETTER (1878) untersuchten Stückes, das er als Stör (*Acipenser sturio*) bezeichnet, ist ungewiss; die von ihm als Unterschiede gegenüber dem Sterlet (*Acipenser ruthenus*) angegebenen Merkmale am Schädel werden von VAN WIJHE (1882) bestritten.

Die passiven Strukturen des mechanischen Apparates kann man nach der Art ihrer Beanspruchung oder nach dem Widerstand, den sie dieser Beanspruchung entgegensetzen, einteilen. Beim zweiten Einteilungsgrund unterscheiden wir mit PETERSEN (1914) widerstehende (mit sehr grosser Festigkeit) und nachgebende Zwischengewebe. Zu ersteren gehören die starren Stützelemente, also in unserem Falle Knorpel und Knochen, im wesentlichen druckfeste Gewebe. Die eigentlichen Bindegewebelemente gehören zumindest zum Teil zu den nachgebenden Strukturen. Je nach der Funktion ist auch der Aufbau verschieden.

Danach kann man nun die hier behandelten Bindegewebelemente einteilen:

I. Vorwiegend zugbeansprucht: 1.) Hierher gehören die eigentlichen faserigen, zugfesten, aber biegungsnachgiebigen Bänder (Ligamente), Bündel aus parallelen sehnigen Fasern, die parallel oder schräg zur Hauptachse laufen. Im Anschluss an KÖLI (1947) kann man Sperrbänder (Verbindung zweier nicht aneinandertossender Skeletteile), Lagebänder (Verbindung zweier aneinandertossender Skeletteile) und Auflagebänder (Auflage auf einem Skelettstück, meist an einer Kante, zur Verstärkung seines Bruch-

\* Eine Unterscheidung von *Scaphirhynchus* und *Pseudoscaphirhynchus* ist nicht immer klar getroffen, es steht daher *Scaphirhynchus* auch für beide genannten Gattungen.

widerstandes) unterscheiden; die beiden letzten Funktionen werden häufig nur vom Perichondrium, das stellenweise verstärkt sein kann, erfüllt; vielfach hat ein Band zwei oder alle drei Funktionen (wie z.B. das 3. Ventrals Epibranchialband).

2.) Neben den eigentlichen Bändern gibt es auch zugfeste Platten mit mehr oder weniger deutlicher Faserstruktur.

II. Vorwiegend druckbeansprucht: Massiges Gewebe ohne makroskopisch sichtbare Faserstruktur.

1.) Zwischenknorpelpolster: Bindegewebspolster von zum Teil ziemlich beträchtlicher Ausdehnung, die zwischen den aufeinander-treffenden Skeletteilen liegen und als Stossdämpfer wirken. Mit dem als Lageband wirkenden Perichondrium zusammen bilden sie fast überall die direkte Verbindung der Skelettstücke.

2.) Zähes fetthaltiges chordoides Gewebe (nach v. SCHUMACHER 1915), das am Operkularapparat („Operkularwulst“) und an den Kiemenbogen vorkommt; es wurde beim Sterlet von FORST (1925) histologisch untersucht.

#### BESCHREIBUNG DER LIGAMENTE UND ANDEREN BINDEGEWEBIGEN VERBINDUNGEN AM VISZERALAPPARAT

1.) Die Aponeurose des *M. constrictor*<sub>1+2</sub> ventralis und die Verbindungen am Hyoid- und Mandibularbogen:

Der über die ganze Ventralseite vom Schultergürtel bis zum Unterkiefer ausgedehnte *Musculus constrictor*<sub>1+2</sub> ventralis entspringt durch eine weite, mit der Haut verbundene Aponeurose am Operkularapparat und Schädeldach. Die Innervierung dieses Muskels erfolgt durch Aeste sowohl des *N. trigeminus* als auch des *N. facialis*, ohne dass sich eine klare Grenze zwischen den Gebieten der beiden Nerven ziehen liesse; eine von der Innervierung unabhängige Gliederung lässt drei oberflächliche und zwei tiefere Portionen unterscheiden.

Die Aponeurose (Abb. 2, 3, 5) des *M. constrictor ventralis* dehnt sich im Bereich zwischen Schädeldach und Operkularapparat, mit denen sie fest verbunden ist, aus und liegt der Innenseite der Haut, von der sie nicht immer leicht zu trennen ist, unmittelbar an. Im allgemeinen ist sie in der gleichen Richtung wie der Muskel, der aus ihr entspringt, strukturiert.

Der dorsale Abschnitt, der direkt am Schädeldach ansetzt und gegen ventral bis zur Linie „Postorbitalsporn“ — Rostralende des Suboperculare reicht, ist eine schwächere, mehr faszienartige, punktwise dunkel pigmentierte Schichte, die gegen kaudal auch über das Hyomandibulare, mit dem sie durch Bindegewebe ver-

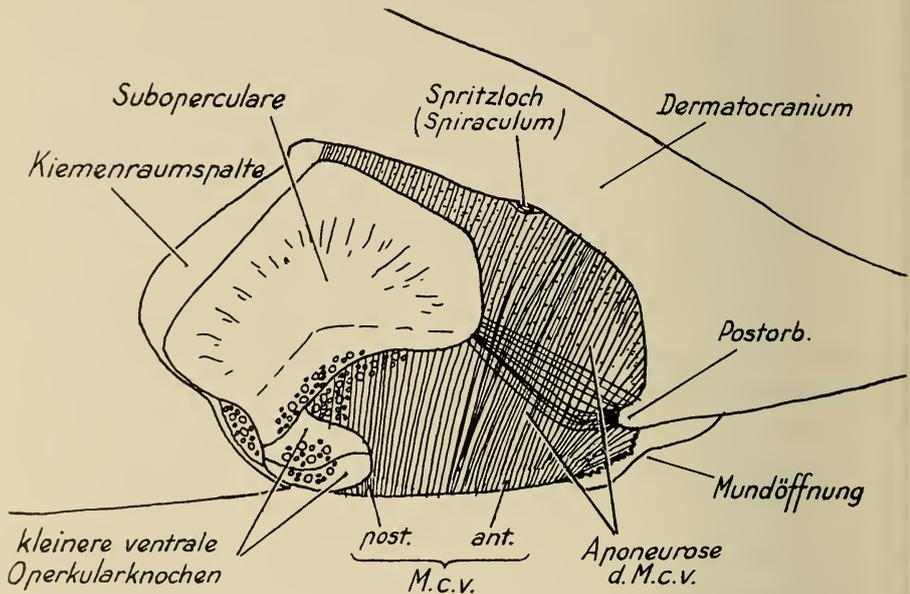


ABB. 2. — *Acipenser ruthenus*.  
Kopf, rechts, lateral: Aponeurose (Haut entfernt).

bunden ist, hinwegzieht. Sie bedeckt den M. retractor hyomandibularis und liegt dem Suboperculare an seiner Innenseite an; schliesslich geht sie in die Kiemendeckelinnenhaut, die die Ansatzfläche für die dem Hyoidbogen zugehörige Operkularkieme bildet, über. Rostral, gegen den „Postorbitalsporn“ zu, ist die Aponeurose stark aufgelockert.

Im Raum zwischen dem Rostralende des Suboperculare und dem „Postorbitalsporn“ ist die Aponeurose durch Fasern, die zwischen diesen beiden Punkten, quer zu denen in der Muskelstreichrichtung, ziehen, verstärkt; gegen kaudal lässt sich nicht mehr eine klare Strukturierung erkennen.

Am kaudalen Abschnitt, an dem der *M. constrictor ventralis posterior* entspringt, lässt sich eine Zweischichtigkeit feststellen. Die äussere Schichte bildet den Ursprung des Muskels, die innere zieht zum Stylohyale und dem zwischen ihm und dem Symplecticum liegenden Bindegewebe, zum Lateralende des Ceratohyale, wo sie auch Fasern des *M. constrictor ventralis profundus* einen Ansatzpunkt bietet, und geht rostral davon in die die Mundbodenhaut verstärkenden bzw. am Ceratohyale aufliegenden sehnigen Fasern über.

Die Hauptfunktion der Aponeurose ist also die feste Aufhängung des *M. constrictor ventralis* am Integument (einschliesslich Operkularapparat), am „Postorbitalsporn“ und auch am Schädeldach. Dazu treten noch Beanspruchung durch Bewegungen am Operkularapparat, was sich in der Verstärkung zwischen Suboperculare und „Postorbitalsporn“ ausdrückt, und schliesslich die Funktion als Verbindung der mittleren Elemente des Hyoidbogens mit Haut und Operkularapparat.

Im Schrifttum wird die Constrictor-Aponeurose im Zusammenhang mit der Behandlung der Muskulatur erwähnt oder zeichnerisch dargestellt von VETTER (1878), LUTHER (1938) und KURZ (1925), aber nicht im einzelnen beschrieben. ROSENTHAL (1825) bildet bei *Acipenser sturio* ein Band zwischen Zungenbein und Kiemendeckel ab, das vielleicht mit der oben genannten inneren Schichte des kaudalen Abschnittes identisch ist.

In enger Beziehung zur Constrictor-Aponeurose stehen zwei Bänder, die ihren Ursprung im Rahmen dieser Aponeurose an der Innenseite des „Postorbitalspornes“ nehmen und diesen mit Elementen des Hyoidbogens verbinden. Ich bezeichne sie als Postorbital-Hyomandibular-Band und Postorbital-Symplecticum-Band.

Das **Postorbital-Hyomandibular-Band** (Postorb.-Hmd.Bd., Abb. 3) zieht in enger Verbindung mit der darüber (nach aussen von ihm) liegenden Aponeurose ungefähr parallel mit deren querlaufenden Fasern zum Hyomandibulare, wo es in das den Dorsalrand der Lateralfäche bedeckende Band einmündet; rostral geht es ohne klare Grenzen in eine schwache Faszie über, die das im Winkel dorsal des „Postorbitalsporns“ gelegene reiche Fettlager gegen aussen abschliesst. Das Band ist bisher noch von keinem Autor erwähnt worden. Es stellt eine zusätzliche direkte, allerdings wenig widerstandsfähige und daher praktisch wahr-

scheinlich ziemlich bedeutungslose Verbindung des Hyomandibulare mit dem Schädel dar, die der vom *M. retractor hyomandibularis* verursachten Bewegung entgegenwirkt.

Das *Postorbital-Symplecticum-Band* (Postorb.-Sympl.Bd., Abb. 3, 5), von mehr plattiger als faseriger Be-

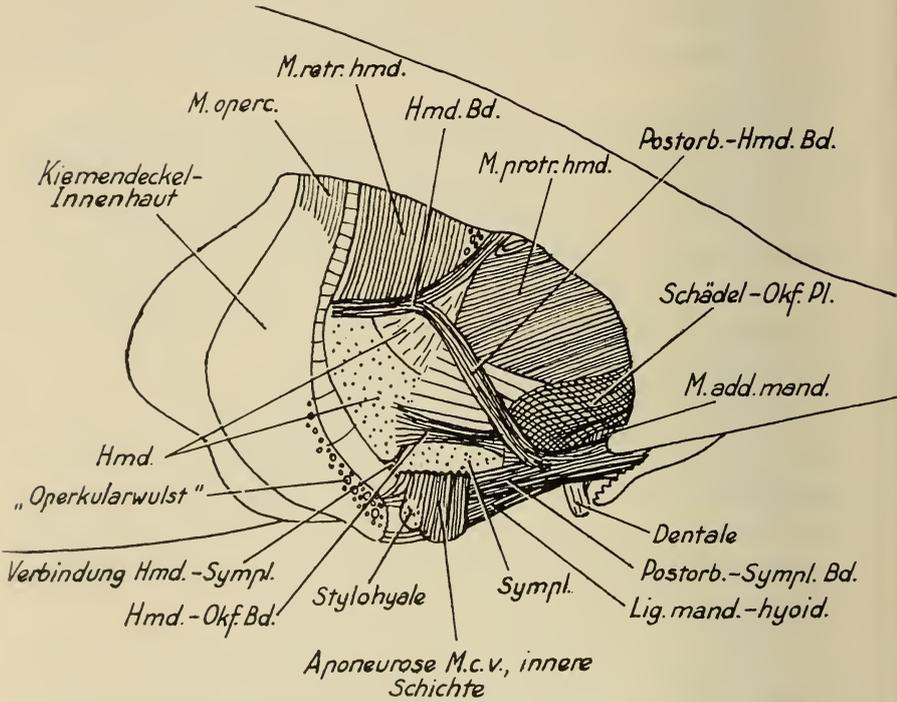


ABB. 3. — *Acipenser ruthenus*.

Kopf, rechts, lateral: Distale Bänder und Muskeln der vorderen Bogen (Operkularapparat und Aponeurose entfernt).

schaffenheit, zieht kaudad und leicht ventrad zum Symplecticum, an dessen Ventralseite es ansetzt. Es ist stärker als das vorige und bietet für den Hyoidbogen eine wahrscheinlich beim Einziehen des Kieferapparates wirksame Verankerung am Schädel.

VETTER (1878) gibt für *Acipenser ruthenus* an (p. 467): „die unterste“ operkulare Knochenplatte „steht durch ein starkes Ligament mit dem Symplecticum und den sub- und postorbitalen Hautknochen in fester Verbindung“. Ein solches Band gibt es bei meinen

Exemplaren nicht, auch VAN WIJHE (1882) vermerkt sein Fehlen bei den von ihm untersuchten Störarten (*Acipenser sturio* und *A. ruthenus*).

*Hyomandibular-Kiefer-Schädel-Band*

Die Hauptverbindung zwischen diesen Skeletteilen wird durch drei Bindegewebelemente hergestellt, die ineinander übergehen und so eine gewisse Einheit bilden. Die direkte Verbindung zwi-

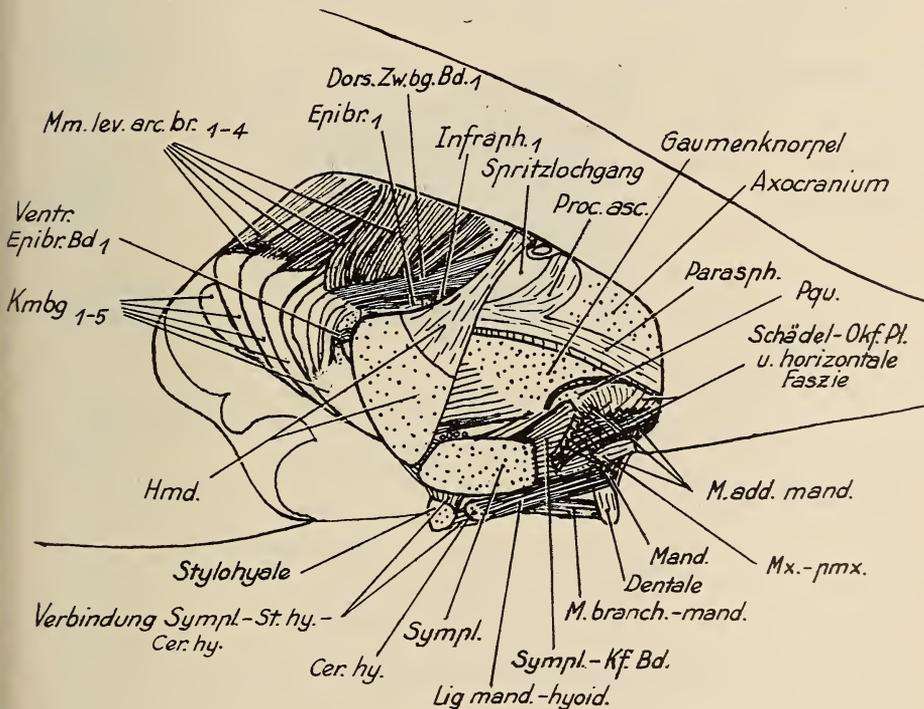


ABB. 4. — *Acipenser ruthenus*.

Kopf, rechts, lateral: Proximale Bänder der vorderen Bogen (distale Muskeln und Bänder entfernt).

schen dem Symplecticum und den Kiefern stellt das Symplecticum-Kiefer-, Band“ dar (Simpl.-Kf.Bd., Abb. 4, 5, 6), eine ausgedehnte Bindegewebsmasse, die mit den Perichondrien der beteiligten Knorpel in Zusammenhang steht, ein unmittelbares Aufeinandertreffen der Knorpel aber verhindert. Es entspringt an

der ganzen rostralen Endfläche des Symplecticum, z. T. auch noch etwas an den Seiten, zieht von hier rostrad, zum Grossteil am Oberkiefer und zwar an der ganzen Länge des Mundwinkelstückes (= Quadratojugale HOLMGREN und STENSJÖ 1936) ansetzend, ventral auch an die Mandibel; auch zwischen Palatoquadratum und

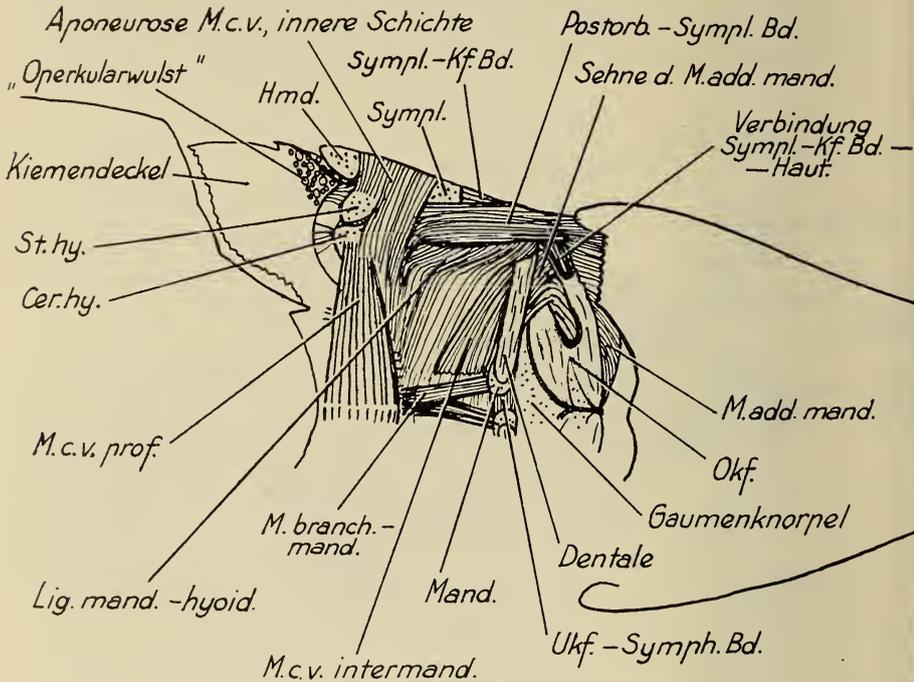


ABB. 5. — *Acipenser ruthenus*.

Kopf, ventral: Bänder an vorderen Bogen (Operkularapparat und oberflächliche Portionen des *M. constrictor ventralis* entfernt).

Mandibularknorpel findet sich solches polsteriges Bindegewebe in schmaler Lage. Von der lateralen Oberfläche des Bandes zieht eine schmale, kräftige bindegewebige Brücke innerhalb vom Postorbital-Symplecticum-Band zu der den Kieferwinkel bedeckenden Haut (Abb. 5). Wie alle diese massigen Bindegewebsteile zwischen aneinanderstossenden Skelettstücken dient es als Stossdämpfer und zur Verhütung von Schädigungen durch frei aneinandertreffende Knorpel; seine auffallend mächtige Ausbildung weist auf seine grosse Bedeutung beim Vorstrecken des Kieferapparates hin, wenn

der vom Hyomandibulare auf das Symplecticum ausgeübte Druck auf den Kieferbogen übertragen wird.

Eine Angabe dieser Gewebsmasse findet sich auf einer Abbildung des Störes von VETTER (1878) und VAN WIJHE (1882) und des Waxdickes (*Acipenser güldenstädti*) von LUTHER (1913), ferner für

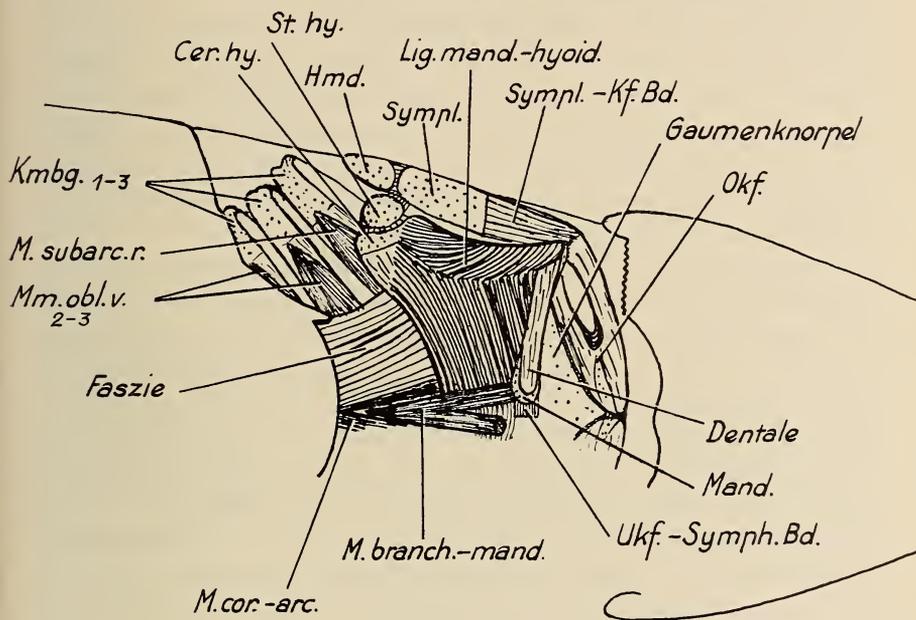


ABB. 6. — *Acipenser ruthenus*.

Kopf, ventral: Lig. mandibulo-hyoideum (Muskeln der vorderen Bogen und Kiemendeckelhaut entfernt).

den Stör (*A. sturio*) bei PARKER (1882) und für *Scaphirhynchus* bei IWANZOW (1887). Einen von VAN WIJHE (1882) erwähnten, darin eingeschlossenen kleinen Knorpel habe ich bei den von mir untersuchten Stücken nicht gesehen.

Von der Aussenseite des breiten ventralen Abschnittes des Hyomandibulare zieht eine im allgemeinen dünne, schwache sehnige Schichte rostrad und ganz wenig ventrad, über den *M. protractor hyomandibularis* hinweg, aber innerhalb vom Post-orbital-Hyomandibular-Band, bis wieder an den Schädel, wobei sie sich etwas dorsad richtet. Die dorsale Begrenzung dieser Schichte ist etwas verstärkt, besonders tritt aber ein kräftiges

Band im ventralen Abschnitt, knapp dorsal des Symplecticums, hervor, das über dem Ventralende des Hyomandibulare entspringt, rostrad zieht und zum grössten Teil in das Symplecticum-Kiefer-Band einmündet, aber auch schon am Rostralteil des Symplecticums ansetzt und auch während seines Verlaufes mit der Dorsalseite dieses Knorpels eng verbunden ist. Da es über das Symplecticum-Kiefer-Band am Oberkiefer ansetzt, kann man es als *Hyomandibular-Oberkiefer-Band* (Hmd.-Okf.Bd., Abb. 3) bezeichnen. Es spielt als Anheftung des Kieferapparates am Hyomandibulare bei der Rückziehung eine Rolle. LUTHER (1913, 1938) bildet es bei *Acipenser güldenstädti* ab, ohne aber darauf einzugehen, MEINEL (1960) meint wohl dieses Element mit seinem Lig. maxillo-hyomandibulare.

Vom Symplecticum-Kiefer-Band, an dessen Dorsal- und zum Teil auch Lateralseite sie entspringt, und als rostrale Fortsetzung der eben genannten Bindegewebsschichte zieht eine durch Fasern verstärkte und dadurch ziemlich widerstandsfähige Schichte dorso-rostrad gegen den Schädel; der eine Teil der Fasern zieht ungefähr in dieser Richtung, der andere quer dazu, zum Teil als Fortsetzung der Fasern der kaudaleren Bindegewebsschichte, wodurch eine enge, netzartige Lagerung zustandekommt. Diese bindegewebige *Schädel-Oberkiefer-Platte* (Schädel-Okf.Pl., Abb. 3, 4) biegt an der Ventralseite gegen innen um und geht in eine Faszie oberhalb des *M. adductor mandibulae* über; von hier treten zahlreiche fasziöse Stränge an das Axocranium, so eine direkte Verbindung Oberkiefer — Achsens Schädel herstellend. Diese Verbindung erwähnt auch SEWERTZOFF (1928) und stellt ihr die Verhältnisse bei *Scaphirhynchus* gegenüber, bei dem ein richtiges breites Band vom Axocranium zum Palatoquadratum zieht. Die bedeutendere Anheftung des Oberkiefers an das Axocranium stellt aber die Schädel-Oberkiefer-Platte selbst dar, die ventrokaudal des Auges am Axocranium und an der Innenseite des Dermatocraniums befestigt ist. An der Lateralseite ist diese Platte von einer reichen Fettschichte bedeckt. BUGAEV (1929) behandelt in der Schädel-Oberkiefer-Platte offenbar homologes Band in seiner Arbeit über die in dessen Basis am Axocranium bei *Acipenseridae* eingelagerten Knorpelstücke (beim Sterlet ist nur eines vorhanden, das schon von IWANZOW, 1887, genannt wird), ausserdem erwähnt er nochmals (BUGAEV 1930) eine „Befestigung des Ober-

kiefers am Schädel bei den Acipenseriden mittels eines langen, lockeren, der Ausdehnung fähigen Orbitalbands“ (p. 393); als „locker“ kann ich dieses Element bei meinen Stücken aber nicht bezeichnen, ausserdem ist es flächenhaft, auch die Dehnbarkeit ist sicher gering. Platte, Fettgewebe und Knorpel erwähnt auch AYERS (1931) für *Acipenser brevirostrum* und *Scaphirhynchus*.\*

Beim Vergleich des Komplikationsgrades der Gaumenknorpel (Postpalatina) und der Knorpel in der Schädel-Oberkiefer-Platte lassen sich nicht zwei parallele Reihen aufstellen, wie es noch BUGAJEW (1930) tat: Der Sterlet steht mit nur einem Knorpelstück im Band zusammen mit *Scaphirhynchus* ganz am Anfang, vor *Acipenser güldenstädti*, in bezug auf den Gaumenknorpelkomplex aber, wie erwähnt, zwischen *Acipenser güldenstädti* und *A. stellatus*.

Die Schädel-Oberkiefer-Platte trägt beim Vorstrecken des Kieferapparates als Antagonist des kaudal ziehenden Ligamentum mandibulo-hyoideum zur richtigen Führung des Oberkiefers mit dem Gaumenkomplex bei.

Der Gaumenkomplex als Ganzes mit dem Oberkiefer und die einzelnen Postpalatina untereinander (allerdings enger und fester) sind durch schmale Zonen von Bindegewebe beweglich miteinander verbunden (AYERS, 1931, beschreibt die Verbindung Gaumenknorpelkomplex — Oberkiefer bei *Acipenser brevirostrum* als fest, bei *Scaphirhynchus* hingegen als lose); auch der Gaumenkomplex steht durch lockeres Bindegewebe, vor allem am kaudalen Rand, mit dem Schädel in Zusammenhang (AYERS, 1931, gibt auch für *Scaphirhynchus* hier einen „Wald von Bindegewebsfasern“ an).\*\*

### Bänder am Mandibularbogen

Nur den Kieferbogen betreffende Verbindungen sind die Symphysenbänder an Ober- und Unterkiefer. Das U n t e r k i e f e r - S y m p h y s e n b a n d (Ukf.-Symph.Bd., Abb. 5) ist eine kräftige, in ungefähr gleicher Breite wie der Unterkiefer selbst zwischen den Medialenden beider Hälften ziehende Bindegewebsmasse ohne erkennbare Strukturierung. Sie erlaubt den Unterkieferhälften eine

\* Als Bänder zwischen Schädel und Oberkiefer gibt MEINEL (1960) ein Lig. praemaxillo-palatobasale und ein Lig. cranio-metapterygoidale an.

\*\* MEINEL (1960) nennt allgemein für die *Acipenseridae* ein Lig. cranio postpalatinale.

Beweglichkeit gegeneinander in allen drei Richtungen des Raumes. PARKER (1882), VAN WIJHE (1882), IWANZOW (1887) und FORST (1925) erwähnen diese Verbindung oder stellen sie auf Abbildungen dar.

Von geringerer Bedeutung für die Kieferbewegungen ist das Oberkiefer-Symphysenband (Okf.-Symph.Bd., Abb. 1), das eine festere Verbindung der ja in einer längeren Linie aneinandergrenzenden Oberkieferhälften herstellt; nur gegenseitige Abwinkelungen spielen eine gewisse Rolle. Dieses Band wird von GEGENBAUR (1878), VAN WIJHE (1882), LUTHER (1913 für *Acipenser güldenstädti*) und AYERS (1931, für *Scaphirhynchus*) angegeben.

### *Bänder am Hyoidbogen*

Die Dorsalkante der Aussenfläche des Hyomandibulare wird von einem Band verstärkt, das dorsal über den Knochen bzw. Knorpel hinausreicht und den Ansatz des M. retractor hyomandibularis überdeckt. Dieses Hyomandibularband (Hmd. Bd., Abb. 3), in das auch das Postorbital-Hyomandibular-Band einmündet, setzt sich auf dem schmalen dorsalen Teil fort, geht aber noch vor dem Ansatz des Hyomandibulare am Axocranium in gewöhnliches Perichondrium über. Auch an der Rostralkante der Innenseite, also am Ansatz des M. protractor hyomandibularis, ist das Perichondrium bzw. Periost verstärkt.

Dorsal und rostral steht das Hyomandibulare auch mit der Haut (Spritzloch und Spritzlochgang) in Verbindung. Der Ansatz am Axocranium erfolgt nicht durch einzelne Bänder, sondern das dorsale knorpelige Ende ist mit seinem kräftigen Perichondrium in einer Grube am Knorpel des Axocraniums unmittelbar kaudal des dorsalen Parasphenoidflügels ähnlich wie die einzelnen viszeralen Skeletteile untereinander befestigt, wobei eine Bewegung des Hyomandibulare in kaudorostraler Richtung möglich ist.

Von der Kaudalseite des Hyomandibulare besteht eine fasziöse Verbindung zum kräftigen, von fettigem Gewebe erfüllten Wulst der Kiemendeckelhaut, in dem die Operkularknochen verankert sind, dorsal oberflächlicher, weiter ventral erst in etwas tieferen Lagen. Kräftige Verbindungen dieser Art bestehen auch vom „Operkularwulst“ zum Stylo- und Ceratohyale (Abb. 3). Die breite Laterallfläche des Hyomandibulare am Operkularknopf steht

durch lockere Bindegewebsstränge mit dem darüberliegenden Suboperculare in Verbindung.

Die Verbindung des Hyomandibulare mit dem Symplecticum wird durch gemeinsames Perichondrium mit einer dazwischenliegenden schmalen Schichte massigen Bindegewebes hergestellt

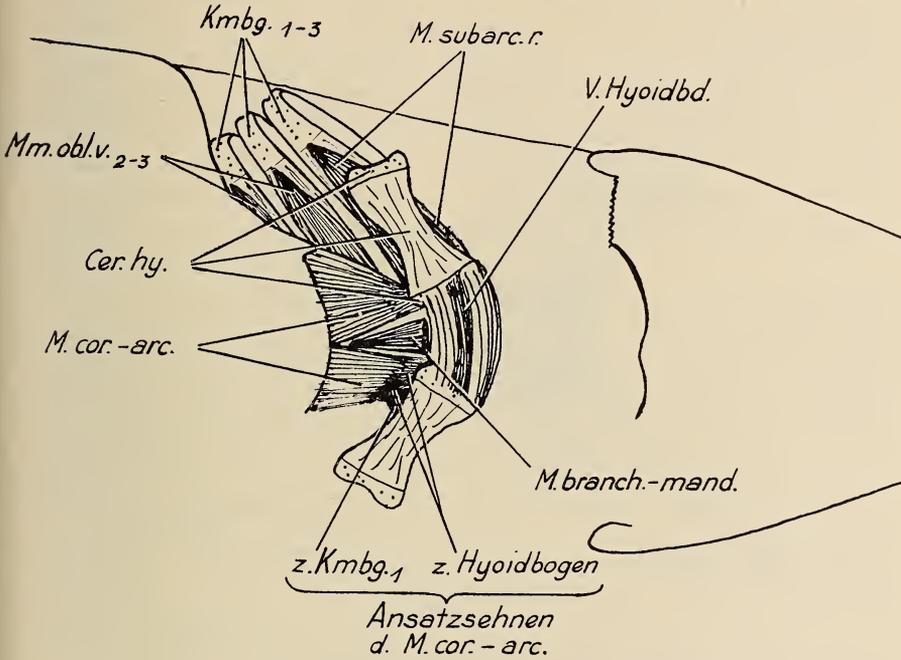


ABB. 7. — *Acipenser ruthenus*.

Kopf, ventral: Hyoid und vordere Kiemenbogen (Kiefer- und dorsaler Hyoidbogen entfernt).

(die breite Ausbildung wie beim Stör, *Acipenser sturio*, auf der Zeichnung von VAN WIJHE, 1882, trifft für den Sterlet nicht zu). Auf diese Art sind auch die Verbindungen vom Symplecticum zum Stylohyale und vom Stylohyale zum Ceratohyale gebaut.

Die medialen Enden der beiden Ceratohyalia sind ventral durch eine Bindegewebsplatte miteinander verbunden, die ungefähr in ihrer Mitte durch sehnige Fasern verstärkt wird (Ventrals Hyoidband, V. Hyoidbd., Abb. 7).

Ein kurzes, aber kräftiges Band (Ceratohyalband, Cer.-Hypohyalband, Abb. 8) entspringt an der Kaudalseite

des Ceratohyal-Medialendes, zieht, sich etwas dorsad wendend, am Knorpel entlang und setzt an der benachbarten Kaudalfläche des Hypohyale an. Es ist als Lageband zwischen den beiden Skelettstücken anzusehen und spielt damit auch bei der Verbindung Hyoidbogen — Kiemenkorb eine Rolle. Seine Bedeutung liegt

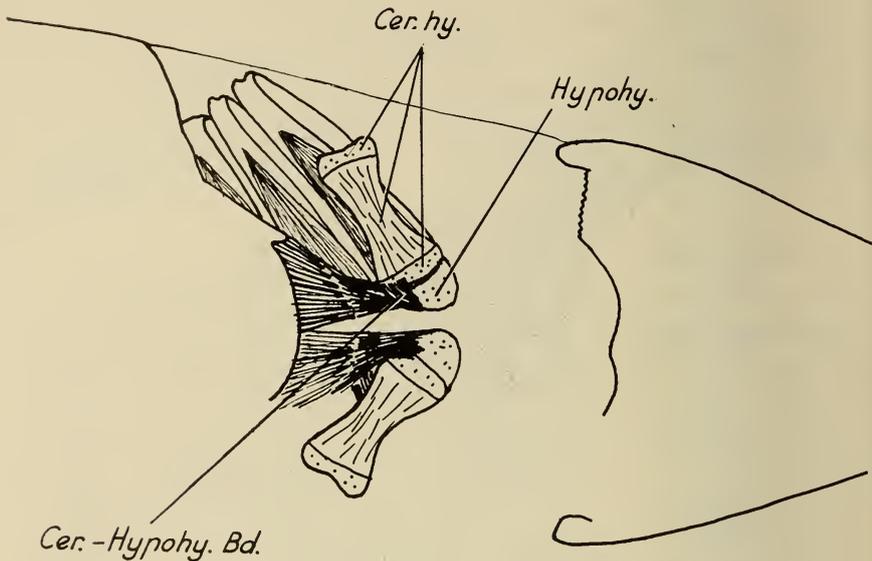


ABB. 8. — *Acipenser ruthenus*.

Kopf, ventral: Bänder und Sehnen am Hyoidbogen (oberflächliche Verbindungen am Hyoidbogen entfernt).

darin, dass es beim Vorziehen des Hyoidbogens eine weitgehende Trennung von Cerato- und Hypohyale verhindern hilft und so den 1. Kiemenbogen auch mit nach rostral bewegt. Funktionell lässt es sich also grob mit dem 1. Dorsalen Zwischenbogenband vergleichen und mit den Ventralen Zwischenbogenbändern in eine Reihe stellen. Für *Scaphirhynchus* erwähnt IWANZOW (1887), dass die Hypohyalia „mit anliegenden Bildungen durch Bänder verbunden sind“ (p. 22).

#### *Ventrale Verbindung Hyoidbogen — Mandibularbogen*

Ein kräftiges, kompliziert gebautes Band (Ligamentum mandibulo-hyoidum, Lig. mand.-hyoid., Abb. 3, 4, 5, 6)

verbindet das Lateralende des Ceratohyale mit dem Lateralende der Mandibel. Zu den Fasern, die diese Verbindung herstellen, treten aber noch andere, die in dünnen Lagen den gesamten Raum zwischen Ceratohyale, dem Hauptstrang des Bandes und dem Unterkiefer beider Körperhälften unmittelbar ventral der Mundbodenhaut ausfüllen.

Wir müssen also unterscheiden: a) Fasern, die am lateralen Endknorpel des Ceratohyale entspringen, ein kräftiges Bündel bilden und am Lateralende des Unterkiefers, sowohl ventral, am Dentale, als auch kaudal bis dorsal am Mandibularknorpel, ansetzen; die einzelnen Fasern ziehen aber nicht in gerader Linie von Knorpel zu Knorpel, also nicht genau kaudo-rostrad, sondern auch etwas laterodorsad, sind also um die Hauptachse des Ligamentes etwas gewunden.

b) Eine Schichte von Fasern, die von den eben erwähnten Fasern des Hauptstranges und auch direkt vom Ceratohyale, auf dessen Ventralseite sie auch aufliegen, in medialer und auch etwas rostraler Richtung ziehen. In der Körpermitte liegen sie direkt der Mundbodenhaut an, die durch sie verstärkt wird; die rostralsten Fasern setzen am Kaudalrand des Unterkiefers an.

c) Eine ganz dünne und schwache Lage von Fasern, die ventral von den unter (b) erwähnten Fasern liegen, vom Hauptstrang ausgehen, wo sie parallel zu dessen Fasern ziehen, dann leicht kaudad und vor allem mediad gerichtet die darunterliegenden Fasern überkreuzen.

Von der Oberfläche dieses Bandes am Ceratohyale ziehen auch Fasern in die Aponeurose des *M. constrictor ventralis*. Zwischen der Mundbodenhaut einerseits und dem *Lig. mandibulo-hyoideum* (und zwar dem Hauptstrang und dem lateralen Abschnitt des flächigen Teiles) andererseits, die miteinander fest verbunden sind, befindet sich Fett.

Dieses Band stellt die wichtigste ligamentöse Beziehung zwischen Hyoid- und Mandibularbogen dar; es spielt beim Vorstrecken des Kieferapparates eine Rolle, wobei es den Unterkiefer kaudad zieht und damit den Kieferapparat in die richtige Bahn lenkt, ausserdem wohl bei der Oeffnung des Maules.

VAN WIJHE (1882) erwähnt dieses Band (unter dem gleichen lateinischen Namen) für die Fische und Amphibia im allgemeinen und bildet es auch bei *Acipenser sturio* ab, allerdings als einfachen,

normal strukturierten Strang. VETTER (1878) wieder spricht von „aponeurotischen Verbindungen mit dem medialen Ende der hintern Visceralbogen“, die „die freie Mitte des Unterkiefers passiv“ zurückhalten (p. 480), womit wahrscheinlich die unter (b) genannte Faserschichte gemeint ist. Ein von LUTHER (1913) bei *Acipenser güldenstädti* abgebildetes Band, das am Stylohyale entspringt und parallel dem Symplecticum rostrad zieht, dürfte dieses Ligament darstellen. KURZ (1925) erwähnt das Ligament beim Jangtse-Stör, AYERS (1931) bei *Scaphirhynchus*. Es ist wohl mit dem von MEINEL (1960) angeführten Lig. mandibulo-ceratohyale identisch.

2.) Die Verbindungen der Kiemenbogenelemente untereinander und mit Axocranium und Hyoidbogen:

Ganz allgemein bestehen alle unmittelbaren Verbindungen von Bestandteilen der Kiemenbogen, ähnlich wie die der vorigen Bogen, aus dem Perichondrium mit dazwischenliegendem Polster. An manchen Stellen ist dieses Perichondrium zu mehr oder weniger deutlich abgegrenzten Ligamenten verstärkt, ausserdem gibt es noch freie Ligamente zwischen Skelettstücken verschiedener Bogen bzw. dem Axocranium.

*Die dorsalen Zwischenbogenverbindungen* (Dors. Zw.bg.Bder.,  
Abb. 4, 9-11)

Die dorsalen Abschnitte des Hyoid-, 1., 2., 3. und 4. Kiemenbogens sind durch je ein deutliches Band untereinander verbunden. Das rostralste dieser Bänder (Abb. 4, 9) entspringt an der Dorso-kaudalseite des schmalen dorsalen Teiles des Hyomandibulare bis zu dessen Ansatzpunkt am Schädel, ungefähr an der Grenze Knochen-Knorpel, und zieht kaudad gegen den ersten Kiemenbogen. Noch bevor es hier ansetzt, münden in einem gegen rostral spitzen Winkel von dorsal her Fasern ein, die am Axocranium, knapp kaudal des Hyomandibular-Ansatzes und unmittelbar rostral des M. levator arcus branchialis 1 — Ursprunges, und zu einem sehr kleinen Teil an der Grenze zwischen Suprapharyngo- und Epibranchiale 1 entspringen. Das Band zieht nun als Auflageband auf der Dorsalfläche des Epibranchiale lateral vom Ansatz des M. levator arcus branchialis kaudad und geht am Kaudalende und auch im mittleren Teil der Lateralseite des Epibranchiale in

das hier reichlich vorhandene massige Bindegewebe über, das in letzterem Falle sehr fest mit dem Knochen verbunden ist.

Das 2. Dorsale Zwischenbogenband (Abb. 9) entspringt an Suprapharyngo- und Epibranchiale 1, ein fast im rechten Winkel von dorsal her einmündender Ast am Axocranium zwischen den

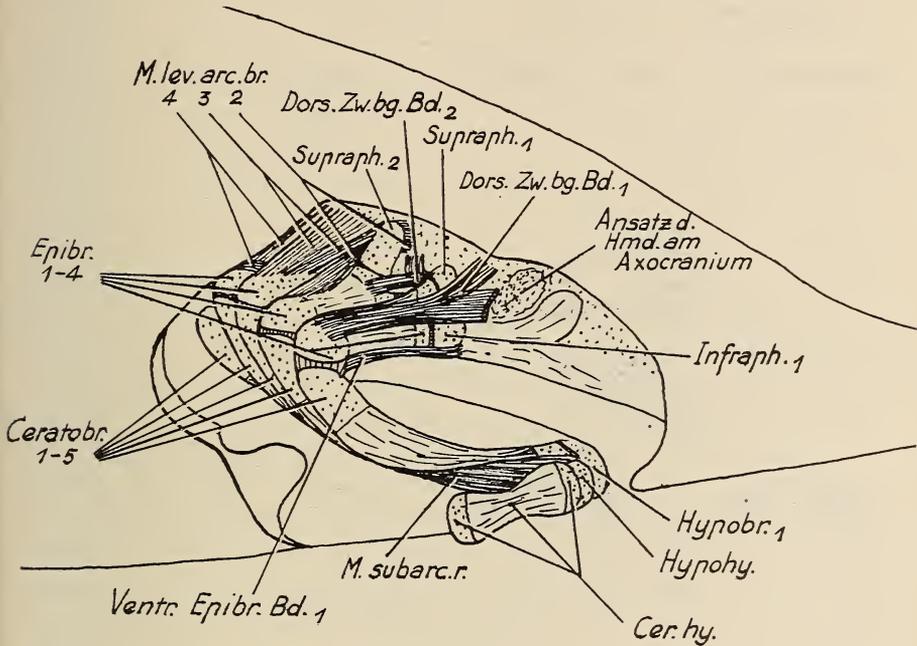


ABB. 9. — *Acipenser ruthenus*.  
Kopf, rechts, lateral: 1. und 2. Kiemenbogen (Mandibular- und Hyoidbogen entfernt).

Ansatzstellen der Suprapharyngobranchialia der beiden ersten Bogen, und setzt am Infrapharyngobranchiale 2 (einige oberste Fasern auch auf dem Epibranchiale 2) an. Eine Fortsetzung gegen kaudal als sehniges Auflageband besteht nicht, es wird durch das massige, fettige Bindegewebe ersetzt.

Vom Supra- und Epibranchiale 2 zieht das 3. Dorsale Zwischenbogenband (Abb. 10) kaudad an die Dorsalseite des (Infra)pharyngobranchiale 3. Eine Verbindung zum Axocranium ist nicht vorhanden.

Schliesslich zieht noch ein schwaches 4. Dorsales Zwischenbogenband (Abb. 11) vom Epi- und (Infra)pharyngobranchiale 3 zum

Epibranchiale 4, wo es ungefähr in der Mitte an der Dorsolateralseite ansetzt; es wird von unstrukturiertem fettigem Bindegewebe verstärkt.

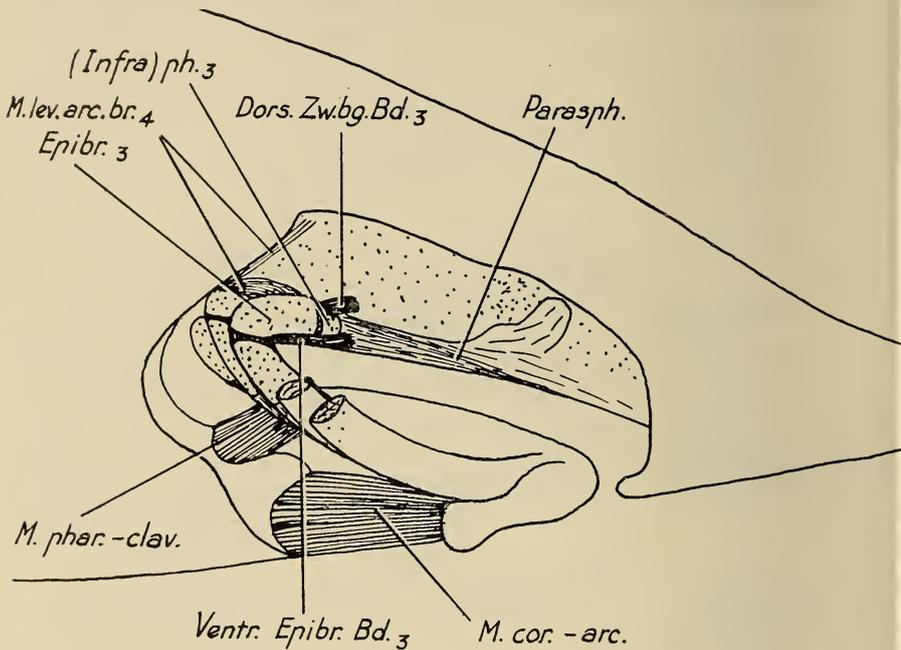


ABB. 10. — *Acipenser ruthenus*.

Kopf, rechts, lateral: 3. Kiemenbogen (1. und 2. Kiemenbogen entfernt)

Aehnlich wie die anderen Elemente des dorsalen Viszeralapparates zeigen auch die Bänder eine Verschiedenheit je nach Bogen, wobei, übereinstimmend mit den Skelettstücken\*, aber entgegen der unregelmässigen Muskulatur, die Komplikation von

\* Entgegen der Angabe von HOLMGREN und STENSIÖ (1936) (die sich vielleicht auf *Acipenser güldenstädti* bezieht), dass der 1., 2. und 4. Kiemenbogen Supra- und Infra-, der 3. nur ein Suprapharyngobranchiale haben, fand ich bei den von mir untersuchten Tieren je ein Supra- und Infrapharyngobranchiale am 1. und 2., nur ein (Infra)pharyngobranchiale am 3., keines am 4. Kiemenbogen. Diese Verhältnisse geben auch SEWERTZOFF (1928) für den adulten *Acipenser ruthenus*, GEGENBAUR (1887, 1898), PARKER (1882), VAN WIJHE (1882), WIEDERSHEIM (1909) und BÜTSCHLI (1921) für *A. sturio*, MARINELLI 1936 mit einer Abbildung nach HATSCHKE für eine nicht näher bestimmte *Acipenser*-Art an.

rostral nach kaudal abnimmt. Die Dorsalen Zwischenbogenbänder dienen in der Hauptsache dem Zusammenhalt des Kiemenkorbes und der Vereinheitlichung der Bewegungen der Kiemenbogen untereinander und mit dem Hyoidbogen, daneben auch als direkte oder indirekte Anheftung am Axocranium.

Eine ligamentöse Verbindung vom „hinteren“ (anscheinend Supra-) Pharyngobranchiale 1 zum Axocranium wird schon von KITTARY (1850) für *Acipenser sturio*, *A. ruthenus*, *A. güldenstädti* (? = *A. „schypa“*), *A. stellatus* und *Huso huso* erwähnt; daneben gibt er für die gleichen Arten noch eine Cranialverbindung zum „vorderen“ (wohl Infra-) Pharyngobranchiale 2 an. VAN WIJHE (1882) erwähnt die Dorsalen Zwischenbogenbänder für *Acipenser sturio* und *A. ruthenus* mit der Angabe, dass die anderen Kiemenbogen am 1. Kiemenbogen durch Bänder befestigt sind; seine Beobachtung, dass die Bänder „desto länger sind, je weiter man nach hinten kommt“ (p. 226), kann ich für meine Sterlete nicht bestätigen. Eingehender hat sich mit ihnen WOSKOBOJNIKOW (1914) beschäftigt, der sie auch von *Acipenser sturio* abbildet. Dabei ergeben sich zu dem von mir untersuchten Sterlet Unterschiede: Zumindest am 2. Kiemenbogen gibt es bei *Acipenser sturio* neben dem eigentlichen Zwischenbogenband, das am Infrapharyngobranchiale 2 ansetzt (von WOSKOBOJNIKOW als „Lig. 1“ bezeichnet), ein „Lig. 2“, das an der Lateralseite Infrapharyngo- und Epibranchiale 2 miteinander verbindet; es ist beim Sterlet nicht ausgebildet. Bei *Scaphirhynchus* sind die „oberen Theile der Visceralbogen“ nach IWANZOW (1887, p. 19) durch Bänder mit dem Axocranium verbunden: für wie viele Kiemenbogen das zutrifft, geht aus dieser Angabe nicht hervor, doch ist wahrscheinlich mindestens der 5. nicht direkt am Axocranium befestigt.

*Die Ventralen Epibranchialbänder (Ventr. Epibr. Bder.,  
Abb. 4. 9-12)*

Bei den ersten drei Kiemenbogen treten an der Ventralseite des Dorsalabschnittes, von den Skelettstücken nur durch Fettlagen getrennt, kräftige, sehnige Bänder auf, die an der Ventralseite des Parasphenoids entspringen. Infrapharyngo- und Epibranchiale entlang ziehen und schliesslich im Winkel zwischen Epi- und Ceratobranchiale jedes der drei Bogen an der perichondrialen Verbindungs-

stelle ansetzen. Dem vierten Kiemenbogen fehlt dieses Band in seiner vollen Ausprägung; das Proximalende des Epibranchiale 4 steht aber genauso durch ein Band an der Ventralseite mit dem Schädel in Verbindung, das Band setzt sich aber nicht am 4. Kiemenbogen fort, sondern zieht weiter rostrad und mündet in das

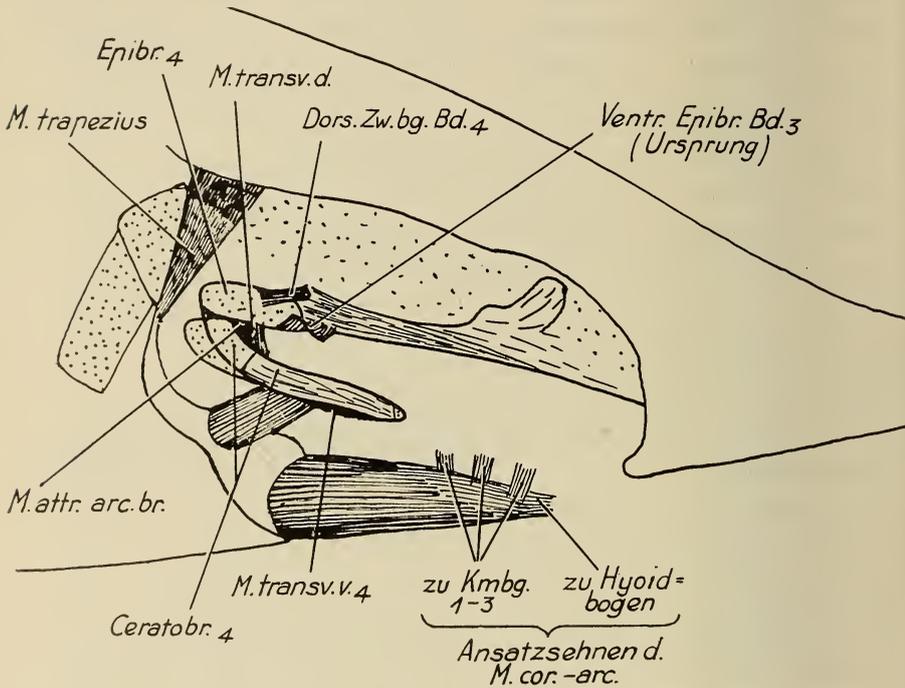


ABB. 11. — *Acipenser ruthenus*.

Kopf, rechts, lateral: 4. Kiemenbogen (3. Kiemenbogen entfernt).

3. Ventrale Epibranchialband ein. Diese Bänder bilden also nicht nur eine Stärkung und Verbindung des Dorsalabschnittes der (ersten drei) Bogen, sondern gleichzeitig auch eine sehnige Verankerung (der vier ersten Bogen) am Schädel. Das 2. Ventrale Epibranchialband wird von VAN WIJHE (1882) für *Acipenser sturio* und *Acipenser ruthenus* und von KURZ (1925) für den Jangtse-Stör als Verbindung des Infrapharyngobranchiale 2 mit dem lateralen Rand des Parasphenoids erwähnt.

*Die Verbindungen an den einzelnen Kiemenbogen*

Einen direkten Ansatz am Axocranium, wie es beim Hyomandibulare der Fall ist, gibt es nur bei den beiden Suprapharyngobranchialia und beim Infrapharyngobranchiale 1. Diese Feststellung stimmt mit der Angabe von HOLMGREN und STENSIÖ (1936) überein, nicht aber mit der von VAN WIJHE (1882), nach dem nur der 1. Bogen (und zwar sowohl Supra- als auch Infrapharyngobranchiale) mit dem Schädel unmittelbar in Verbindung steht. Die Infrapharyngobranchialia 2 und 3 und das Epibranchiale 4 stehen, abgesehen von den oben erwähnten Bändern, nur durch lockeres Bindegewebe mit dem Achsenchädel in Verbindung.

Eine Differenzierung der perichondrialen Verbindung zwischen einzelnen Knorpelstücken gibt es an der Grenze von Epi- und Ceratobranchiale bei den ersten drei Kiemenbogen. Die drei Kanten des Ceratobranchiale werden durch gegen das Kaudalende zu aus dem Periost bzw. Perichondrium hervorgehende sehnige Auflagebänder verstärkt. Das Band der Dorsalseite (*Dorsales Ceratobranchialband*, Dors.Cer.br.Bd., Abb. 12) zieht vor dem Ende des Knorpelstückes, wo sich die Kante immer mehr zu einer Dorsalfläche ausweitet, schräg gegen innen und vereinigt sich noch auf dem Ceratobranchiale mit dem die Innenkante begleitenden Band (*Mediales Ceratobranchialband*, Med.Cer.br.Bd., Abb. 12); es setzt sich nun über das Gelenk hin fort und an der Medialseite des Epibranchiale an, indem es hier in das Periost bzw. Perichondrium übergeht. Das Band an der Aussenkante des Ceratobranchiale ist nur schwach differenziert und geht in der Gelenkregion wieder im Perichondrium auf. Mit dem Ventralen Epibranchialband hängt keines dieser Bänder zusammen; es ist eine selbständige Bildung. Am 4. Kiemenbogen mit seinem *M. attractor* (= *M. adductor*) *arcus branchialis* fehlen diese Ligamente.

Am rostralen Ende des Ceratobranchiale 1 (in schwächerer Ausbildung auch am Ceratobranchiale 2) finden wir an der Grenze von Cerato- und Hypobranchiale ähnliche Verhältnisse wie die eben beschriebenen am kaudalen: Von der Dorsalkante, die sich auch hier zu einer Dorsalfläche erweitert, zieht ein Auflage„band“ an die Aussenseite und auf das Hypobranchiale; hier setzt es sich in der Sehne 1\* des *M. coraco-arcualis* fort.

\* Ansatzsehne am 1. Kiemenbogen (Hypobranchiale 1)

Die Ventralen Zwischenbogenbänder (Ventr.Zw.bg.Bder.,  
Abb. 12, 13)

Wie es dorsal zwischen den einzelnen Kiemenbogen Bandverbindungen gibt, treten auch ventral welche auf, allerdings nicht

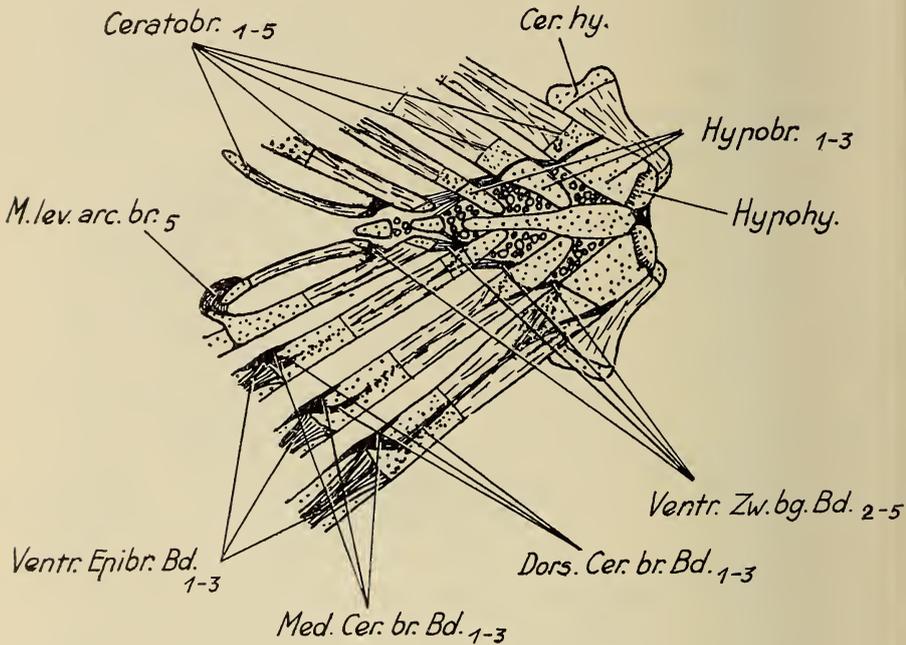


ABB. 12. — *Acipenser ruthenus*.

Kiemenkorb, Ventralseite von innen (dorsal), Bogen nach aussen geklappt.  
Muskulatur zum Grossteil entfernt.

zwischen Hyoidbogen, der ja unmittelbar mit dem Kiemenkorb verbunden ist (s. unten), und 1. Kiemenbogen. Um aber die Einheit zu wahren, zähle ich die Bänder auch hier nach dem kaudal von ihnen gelegenen Kiemenbogen, bezeichne also das Band zwischen 1. und 2. Kiemenbogen als 2., obwohl es eigentlich das erste wäre.

Die Bänder entspringen jeweils an der Grenze zwischen Hypo- und Ceratobranchiale des (1.-3.) Kiemenbogens und setzen am Lateralrand, nahe dem Kaudalende, des kaudal folgenden Hypo-

branchiale an; das 4. Ventrale Zwischenbogenband setzt knapp am Rostralende des Ceratobranchiale 4 an, mediale Fasern ziehen auf das Basibranchiale 2 und darüber hinweg.

Komplizierter sind die Verhältnisse am 4. und 5. Kiemenbogen. Die Ventralseite des Ceratobranchiale 5 wird von einem kräftigen

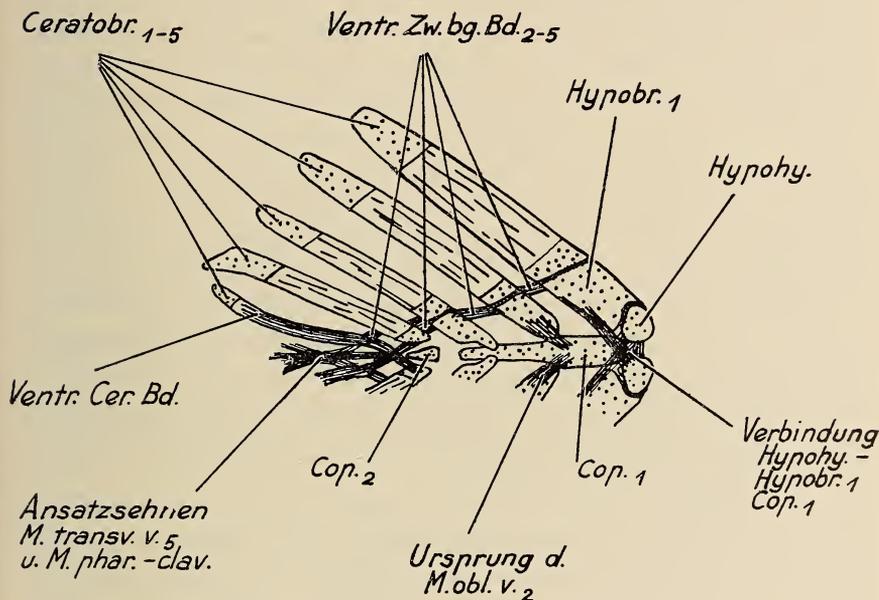


ABB. 13. — *Acipenser ruthenus*.

Kiemenkorb, ventral (Aussenansicht): Bänder (Muskulatur entfernt).

Auflageband (Ventrales Ceratobranchialband, V.Cer.Bd., Abb. 13) begleitet, das sich über das Rostralende des Knorpels hinweg fortsetzt, sich in der Mediane mit dem gegenüberliegenden verbindet und dabei auch die Sehne vom *M. pharyngo-clavicularis* bzw. *M. transversus ventralis* 5 aufnimmt. Die Fasern ziehen nun, einander überkreuzend, laterorostrad zum Rostralende des Ceratobranchiale 4, wo sie an der Medialseite ansetzen. Dieses Band wird auch von VETTER (1878) als Ansatzpunkt für die genannten Muskeln angegeben. An den vorderen Bogen lässt sich damit höchstens das verstärkte Perichondrium, das Hypo- und Basibranchiale miteinander verbindet, vergleichen. Dem eigent-

lichen Ventralen Zwischenbogenband entspricht ein Band, das vom Auflageband unmittelbar am Rostralende des Ceratobranchiale 5 abzweigt und zum Ceratobranchiale 4 zieht.

### *Die Verbindung der Basalteile*

Die Basibranchialia sind untereinander und mit den ventralen Enden der Kiemenbogen in der Hauptsache durch das Perichondrium verbunden, das ventral an der Innenseite des Hypobranchiale 1 und als Fortsetzung des sehnigen Ansatzes des *M. obliquus ventralis* 2 am Hypobranchiale 2 bandartig verstärkt ist und so auf das Basibranchiale 1 zieht. Die Zwischenräume zwischen Basi- und Hypobranchialia, vor allem der zwei ersten Kiemenbogen, sind durch fetthaltiges Bindegewebe ausgefüllt, wodurch die Bewegungsmöglichkeit der Kiemenbogen eingeschränkt wird.

Etwas abweichend ist die Anheftung des Hypohyale am Kiemenkorb: Zwischen den beiden Hypohyalia und zwischen Hypohyale und Basibranchiale 1 und auch Hypobranchiale 1 ist eine stärkere Lage des massigen, polsterbildenden Bindegewebes eingeschaltet, wie es am Hyoidbogen mehrfach, an den Kiemenbogen in dieser Ausdehnung aber nicht auftritt.

Für *Scaphirhynchus* erwähnt IWANZOW (1887) eine Verbindung des Hypohyale „mit anliegenden Bildungen durch Bänder“ (p. 22), und zwar die Befestigung der Hypohyalia durch Bänder am vorderen Rande des ersten Basibranchiale, AYERS (1931) bildet bindegewebige Verbindungen zwischen den Copulae ebenfalls für *Scaphirhynchus* ab (Fig. 22, p. 353). PARKER (1882) erwähnt für *Acipenser sturio* faseriges Gewebe zwischen Hypohyale und Basibranchiale 1 und bildet es zwischen den kaudalen Copulae ab.

### DER MECHANISMUS DES VISZERALAPPARATES UND DIE FUNKTION DER BÄNDER

Meist im Rahmen der Behandlung der Muskulatur beschäftigen sich einige Autoren auch mehr oder weniger ausführlich mit der Mechanik des Viszeralapparates (VETTER 1878, LUTHER 1913 und 1938, KURZ 1925, WOSKOBOINIKOFF 1932, MEINEL 1960, auch AYERS 1931). Die Angaben dieser Autoren widersprechen aber einander vielfach, auch gibt keiner ein vollständiges Bild des ge-

samten Bewegungsablaufes und der Rolle aller beteiligten Muskeln. Ich habe daher versucht, soweit es bei konserviertem Material möglich ist, den Verlauf der Bewegungen des Viszeralapparates darzustellen (Abb. 14, 15), wobei die Funktion der Bänder besonders berücksichtigt werden sollte, doch erstreckte sich meine eigene Untersuchung auch auf die Muskulatur und das Skelett.

Der Viszeralapparat dient zwei Hauptfunktionen, denen auch die zeitlichen Phasen des Bewegungsablaufes entsprechen: der Aufnahme von Nahrung und Atemwasser durch den Mund und der Abgabe von Wasser durch die Kiemenspalten bzw. der Schluckbewegung.

Diese Aufgaben werden von zwei Bewegungszentren durchgeführt, dem Hyomandibulare (mit Kiefer- und Operkularapparat) und dem Kiemenkorb, zwischen denen Stylo-, Cerato- und Hypohyale das Bindeglied darstellen; beide Zentren sind durch Bänder und Muskeln miteinander verbunden, sodass ihre Bewegungen in gegenseitiger Abhängigkeit verlaufen.

Bei der Durchleitung von Atemwasser durch den Kiemenapparat der Fische können wir mit WOSKOBOINIKOFF (1932) zwei mechanische Systeme unterscheiden: Druckpumpe und Saugpumpe. Beim System der Druckpumpe wird das Atemwasser aus der Mund-Kiemendarm(Rachen)höhle durch Verengung dieser Höhle bei geschlossenem Maul durch die von den Kiemenblättchen erfüllten Kiemenspalten hindurchgepresst. Beim System der Saugpumpe wird das Atemwasser durch die Abduktion des Operkularapparates aus der Mund-Kiemendarmhöhle durch die Kiemenspalten in den Raum zwischen Kiemenbogen und Operkularapparat, die laterale Kiemenhöhle, eingesogen und durch die Adduktion des Operkularapparates ausgepresst, wobei die Kiemenblättchen in den Kiemenspalten das Widerlager bilden. Dazu ist es notwendig, dass die laterale Kiemenhöhle von der Aussenwelt abgeschlossen werden kann, ferner, dass die Kiemenblättchen der benachbarten Kiemenbogen aneinanderschliessen und so ein enges Gitter zwischen innerer Mund-Kiemendarmhöhle und lateraler Kiemenhöhle bilden, wofür wieder eine feststehende Entfernung der Kiemenbogen voneinander Voraussetzung ist. Die zweite dieser Bedingungen ist bei den Stören wohl erfüllt (WOSKOBOINIKOFF 1932: die Zwischenbogenbänder spielen bei der Erhaltung der gegenseitigen Lage der Bogen die Hauptrolle), die erste nur zu einem Teil, im ventralen

Bereich: Dorsal klafft beim Sterlet ständig eine verhältnismässig breite Lücke zwischen dem Hinterrand des Suboperculare und dem Schultergürtel, der die kaudale Begrenzung des Kiemenraumes

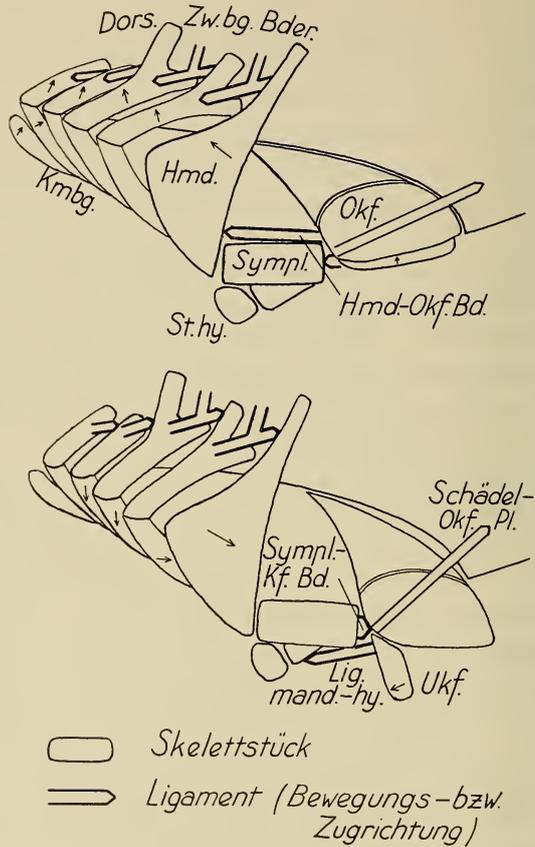


ABB. 14. — *Acipenser ruthenus*.

Schema der Bewegungen des Viszeralapparates, lateral. Oben: Ausgangsstellung (Ende der 2. Phase).

Unten: Ende der 1. Phase. Die Pfeile in den Skelettstücken geben deren Bewegungsrichtung an, soweit sie von Muskeln direkt bewegt werden.

bildet. Es tritt daher die Saugpumpe gegenüber der Druckpumpe sehr weitgehend zurück.

Im einzelnen lassen sich nun folgende Phasen unterscheiden:

1.) Vorziehen und Oeffnen des Maules, Erweiterung der Mund- und Kiemenhöhle:

a) Der *M. protractor hyomandibularis* bewegt das mit dem Dorsalende am Axocranium abgestemmte und durch dessen Anheftung daran nur in rostro-kaudaler Richtung bewegliche Hyomandibulare um eine durch den Anheftungspunkt senkrecht zur Hauptachse des Schädels gehende Achse rostrad. Dadurch wird das Symplecticum rostrad gedrückt und damit wieder, über das starke Symplecticum-Kiefer-Band, der Oberkiefer nach vorne und

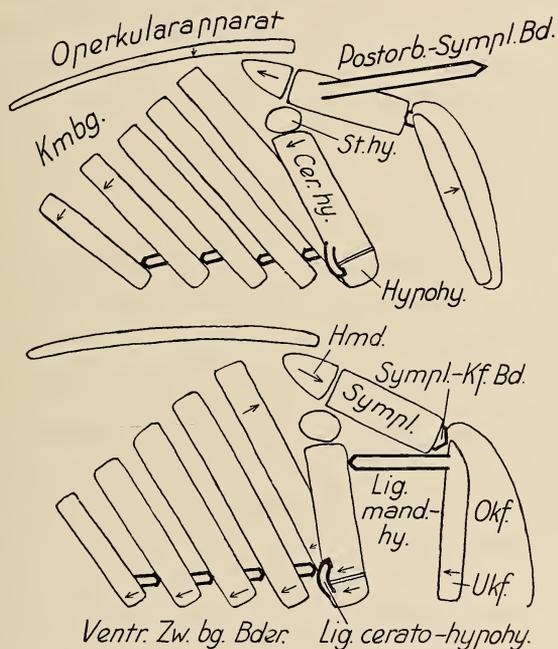


ABB. 15. — *Acipenser ruthenus*.

Schema der Bewegungen des Viszeralapparates, ventral. Sonstige Erklärungen wie für Abb. 14.

unten geschoben, da durch die Vorwölbung des Axocraniums eine achsenparallele Rostradbewegung nicht möglich ist. Der Ablauf dieser Bewegung wird durch die Lage der einzelnen Skelettstücke zueinander, die im Querriss ein Viereck aus Hyomandibularia, Symplectica und Oberkiefer-Gaumenknorpel bilden, gewährleistet; nur die Drehung von Oberkiefer-Gaumenknorpel um eine quere, durch ihre Verbindungsstellen mit den Symplectica gehende Achse wird dadurch nicht betroffen: Durch den Druck des Symplecticums

gegen rostral würde die Rostralkante des Oberkiefers ventral des Schädelunterrandes wieder etwas dorsad gerichtet und damit der Gaumenknorpel von der Wölbung des Axocraniums abgehoben werden. Hier greifen dann Bänder regulierend ein, wie unten dargestellt werden wird.

Die Kontraktion des *M. protractor hyomandibularis* bewirkt auch eine gewisse Abduktion des Operkularknopfes des Hyomandibulare und damit ein Abheben des Operkularapparates von den Kiemen. Vor allem durch die Ligamentverbindungen nimmt der Kiemenkorb an dieser Bewegung teil. Dorsal werden die Kaudalenden der Epibranchialia durch die Dorsalen Zwischenbogenbänder ebenfalls gegen rostral und damit auch gegen lateral zu bewegt. Ventral wird das Vorschwenken des Hyomandibulare über das Stylohyale auf das distale Ende des Ceratohyale übertragen; dieses würde sich nun vom Hypohyale, das mit dem Kiemenkorb fest verbunden ist, an der Kaudalseite abheben. Hier befindet sich aber das kräftige Cerato-Hypohyal-Band, das eine solche Trennung verhindert und dadurch den 1. Kiemenbogen mit nach vorne zieht. Ausserdem bewegt der *M. subarcualis rectus* das Ceratobranchiale 1 rostrad und laterad um eine durch dessen Basis gehende Achse. Das Ceratobranchiale 1 macht daher eine Schwenkung, die der des Epibranchiale entspricht; der Lateralteil des Kiemenbogens wird also dorsal und ventral gleichsinnig nach vorne und aussen gedreht. Durch die weiteren Dorsalen und Ventralen Zwischenbogenbänder machen die folgenden Kiemenbogen diese Bewegung mit, wobei wohl die Ventralen Epibranchialbänder die wichtigsten Mittel zur Fixierung gegenüber dem Achsensschädel sind.

b) Wohl ziemlich gleichzeitig werden der Hyoid- und die Kiemenbogen mitsamt ihrer Basis durch den *M. coraco-arcualis* (und den *M. pharyngo-clavicularis*) nach kaudal und etwas nach ventral gezogen; bei der Senkung des Hyoids muss auch das Ventralende des Hyomandibulare nach unten (WOSKOBOINIKOFF 1932), dadurch wirkt dieser Muskel als Antagonist des *M. retractor hyomandibularis* auch bei der Rostradbewegung des Hyomandibulare etwas mit. Während durch die oben geschilderten Folgen der Kontraktion des *M. protractor hyomandibularis* das Ceratohyale und die ventralen Abschnitte der Kiemenbogen mit ihren dorsalen Enden nach rostral bewegt werden, tritt nun eine Kaudadbewegung

der ventralen Enden hinzu, wodurch die Lateraddrehung der ganzen Bogen und die daraus sich ergebende Erweiterung der Kiemendarmhöhle verstärkt werden. Auch die *Mm. obliqui ventrales* sind an der Erweiterung beteiligt, indem sie ihre Kiemenbogen etwas ventrad ziehen. Ein genauer Zeitpunkt ihrer Wirkung lässt sich aber nicht feststellen; möglicherweise leiten sie schon zwischen 2. und 1. Phase die Senkung der Bogen ein.

Die Zwischenschaltung eines Stylohyale erlaubt dem Ceratohyale eine stärkere Kaudadbewegung als bei direkter Anheftung am Symplecticum; dabei wird das *Lig. mandibulo-hyoideum* mit kaudad gezogen. Ein Teil der Fasern dieses Ligamentes zieht, als Unterstützung des *M. branchio-mandibularis*, den Unterkiefer kaudad und öffnet so das Maul. Der Hauptstrang des Ligamentes wirkt dem Druck des Symplecticums auf den Kieferapparat entgegen und zieht den Unterkiefer in der Gelenkregion und damit auch den Kieferbogen überhaupt kaudad. Als Antagonist wirkt die Schädel-Oberkiefer-Platte, die eine zu weitgehende Kaudadbewegung verhindert. Dadurch kommt es zu der oben erwähnten Regulierung der Bewegung des Oberkiefer-Gaumenknorpels beim Vorstrecken des Kieferapparates. So bleibt die konvexe Wölbung von Oberkiefer-Gaumenknorpel immer in die konkave der Unterseite des Axocraniums eingepasst.

Alle diese Bewegungen, die verhältnismässig einheitlich verlaufen, ergeben eine Erweiterung der Kiemendarmhöhle in dorso-ventraler und medio-lateraler und der Mundhöhle in Längs-Richtung und die Oeffnung des Maules, wodurch Wasser eingesogen wird. Die Bewegung des Hyomandibulare bleibt dabei im allgemeinen (Atmung) sehr gering; bei der Nahrungsaufnahme wird durch eine starke Kontraktion des *M. protractor hyomandibularis* der Kieferapparat weit vorgestossen. Die Abduktion des Operkularapparates bewirkt ein Einsaugen von Wasser zwischen den Kiemenblättchen hindurch in die laterale Kiemenhöhle (Saugpumpe).

2.) Rückführung und Schliessung des Maules, Verengung der Mund- und Kiemenhöhle:

a) Schliessung des Maules, Verengung im rostralen Bereich: Der *M. retractor hyomandibularis* zieht das Hyomandibulare wieder zurück, damit auch den Kieferapparat, wobei der Zug nicht nur über das Symplecticum, sondern auch über das Hyo-

mandibular-Oberkiefer-Band übertragen wird. Diese Bewegung wird reguliert und begrenzt vom Postorbital-Symplecticum-Band und ein wenig vielleicht auch vom unbedeutenderen Postorbital-Hyomandibular-Band, auch die Schädel-Oberkiefer-Platte spielt hier vielleicht noch eine gewisse Rolle, indem sie eine zu weitgehende Entfernung des Kieferbogens vom Axocranium verhindert. Wichtig ist der *M. constrictor ventralis*: Durch Kontraktion vor allem der oberflächlichen Portionen wird die Mundhöhle zusammengepresst und dabei der Kieferapparat dorsad in seine ursprüngliche Lage an der Ventralseite des Schädels gedrückt; der *M. constrictor ventralis profundus* dreht das Ceratohyale und mit ihm das Ceratobranchiale 1 wieder in die frühere Stellung zurück, der *M. constrictor ventralis intermandibularis* beteiligt sich am Heben des Mundbodens. Der *M. adductor mandibulae* schliesst das Maul. Durch die Kontraktion des *M. opercularis* und der kaudalen Portion des *M. constrictor ventralis posterior* wird der Operkularapparat wieder nach innen und unmittelbar an die Kiemen herangezogen.

b) Verengung im kaudalen Bereich: Die Verengung der Mundhöhle durch den *M. constrictor ventralis* wird im Kiemenbereich durch die *Mm. levatores arcuum branchialium\** fortgesetzt: Indem die vorderen, parallel dem *M. retractor hyomandibularis*, ziemlich steil von oben nach unten ziehen und daher den Kiemenkorb in der Vertikale verengen, die hinteren durch ihre mehr auch kaudorostrale Richtung die Bogen auch etwas nach rostral bewegen, wird der vordere Teil der Rachenhöhle stärker, der hintere aber wegen des verhältnismässig grösseren Querdurchmessers schwächer verengt.

Die *Mm. transversi* (ventrales und dorsalis) verkleinern abschliessend durch das Nach-innen-Drehen der zwei letzten Kiemenbogen den Querdurchmesser des Kiemenkorbes, gleichzeitig wird dabei auch, unterstützt vom *M. attractor arcus branchialis* (EDGEWORTH, 1935, = *M. adductor arcus branchialis*) am 4. Kiemenbogen, seine dorsoventrale Depression zumindest im

---

\* Über den *M. levator arcus branchialis* 5 herrscht im vorliegenden Schrifttum Unklarheit: VETTER (1878) beschreibt ihn für seinen Stör, EDGEWORTH (1935) gibt ihn allgemein für *Acipenser* und *Scaphirhynchus* an, SEWERTZOFF (1928) erwähnt ihn bei der Besprechung der Embryonalentwicklung des Sterlets, während LUTHER (1938) für die gleiche Art ein Fehlen dieses Muskels vermerkt. Bei den von mir untersuchten Stücken des Sterlets war er vorhanden: Er entspringt an dem gegen medial vorspringenden Fortsatz des Kaudalendes des Ceratobranchiale 4 und zieht von hier an die Medialfläche des Kaudalendes des Ceratobranchiale 5 (Abb. 12).

kaudalen Abschnitt aufrechterhalten, so dass es zu einer maximalen Zusammenschnürung kommt. Die Zwischenbogenbänder übertragen diese Bewegung auf die anderen, diesmal die vorderen, Kiemenbogen. Der *M. sphincter oesophagi* setzt die Verengung des Darmkanales gegen kaudal fort.

In dieser zweiten Phase werden also fortschreitend von rostral nach kaudal Mund- und Kiemendarmhöhle verkürzt und verengt und das Maul geschlossen, so dass das Atemwasser durch das Gitter der Kiemenblättchen ausgepresst wird (Druckpumpe) und die Nahrungsteilchen im Darm kaudal weitergeschoben werden (Schluckbewegung). Die Adduktion des Operkularapparates bewirkt ein Ausströmen des Wassers aus der lateralen Kiemenhöhle.

Interessant ist ein Vergleich mit den Verhältnissen bei den Haien (wie sie von HALLER 1926, LUTHER 1938, KÖLI 1947 und MARINELLI und STRENGER 1959 besonders für den Dornhai, *Squalus acanthias* L., dargestellt wurden). Bei beiden Formen kann die Mundhöhle in der Längsrichtung vergrößert werden. Es zeigen sich, besonders in der Funktion der Bänder, die die Bewegungen der beiden vorderen Viszeralbogen miteinander koppeln, folgende Unterschiede (Abb. 16, 17): Bei dem Hai wird primär der Kieferbogen rostral bewegt, das Lig. quadrato-hyomandibulare und das Lig. mandibulo-hyoideum übertragen diese Bewegung auf den Hyoidbogen; die Rostralbewegung ist eine Resultierende aus den Kräften des bewegenden *M. praeorbitalis* und des *M. coracohyoideus*, dessen Zug vom Ceratohyale direkt auf den Oberkiefer über das Lig. glenoidale (= Lig. quadrato-hyoideum) übertragen wird. In der zweiten Phase werden Palatoquadratum und Hyomandibulare jeweils selbständig zurückgezogen.

Beim Sterlet wird das Hyomandibulare primär bewegt, der Kieferbogen passiv rostral gedrückt. Die Bewegungsrichtung wird (abgesehen von der gewölbten Ventralseite des Axocraniums) von zwei Bändern mitbestimmt: Die Schädel-Oberkiefer-Platte entspricht zum Teil dem *M. praeorbitalis* des Haies, die Aufgabe der Vermittlung des Zuges des *M. coraco-arcualis* übernimmt hier das Lig. mandibulo-hyoideum. Dieses Band hat also in beiden Fällen ganz entgegengesetzte Aufgaben zu erfüllen: Beim Hai zieht es rostral den Hyoid- zum Kieferbogen, beim Sterlet kaudal den Kiefer zum Hyoidbogen.

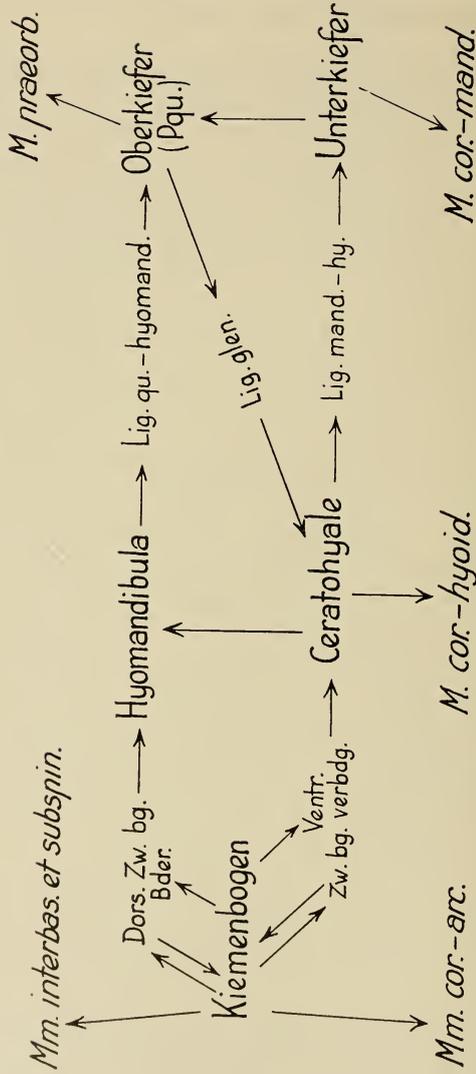


ABB. 16a.

Faktoren der Mechanik des Viszeralapparates bei *Squalus acanthias* (Selachii). 1. Phase.

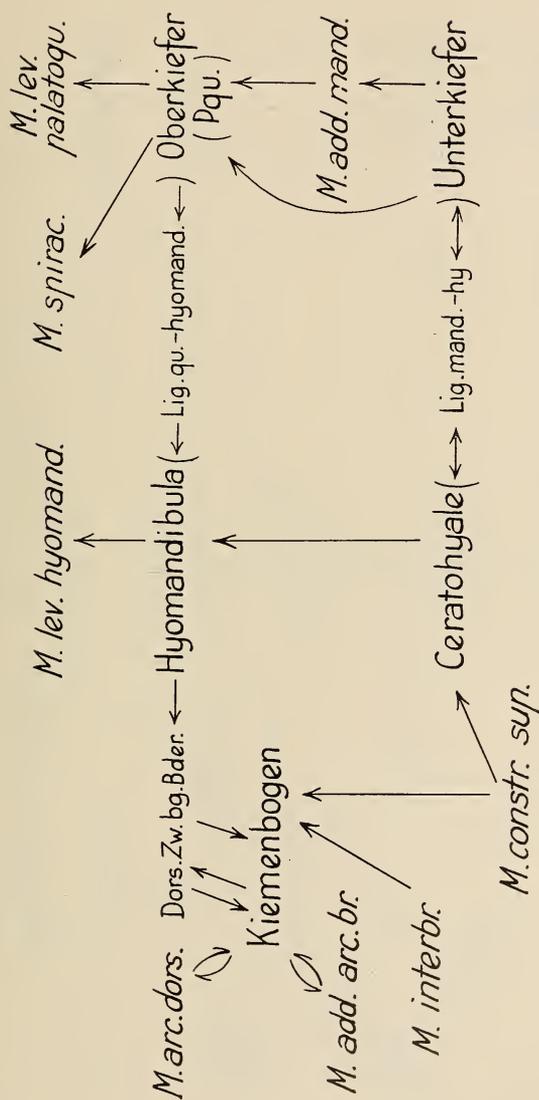


ABB. 16b.  
2. Phase.

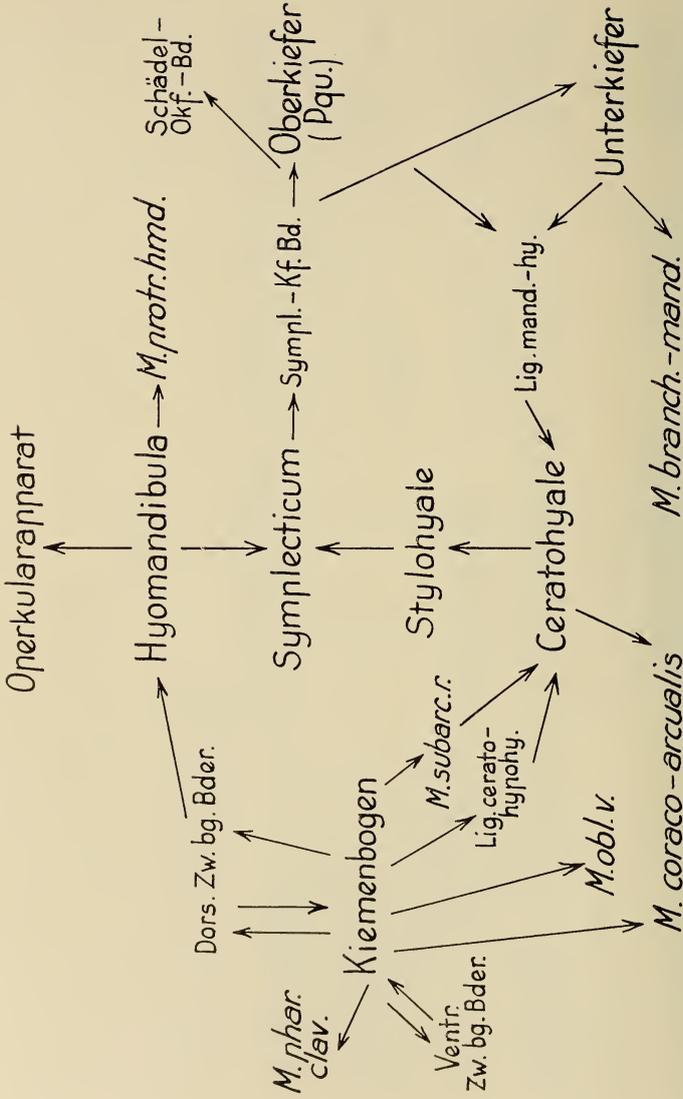


ABB. 17a.

Faktoren der Mechanik des Viszeralapparates bei *Acipenser ruthenus*.  
Hypoehyale in den Kiemenkorb einbezogen. 1. Phase.

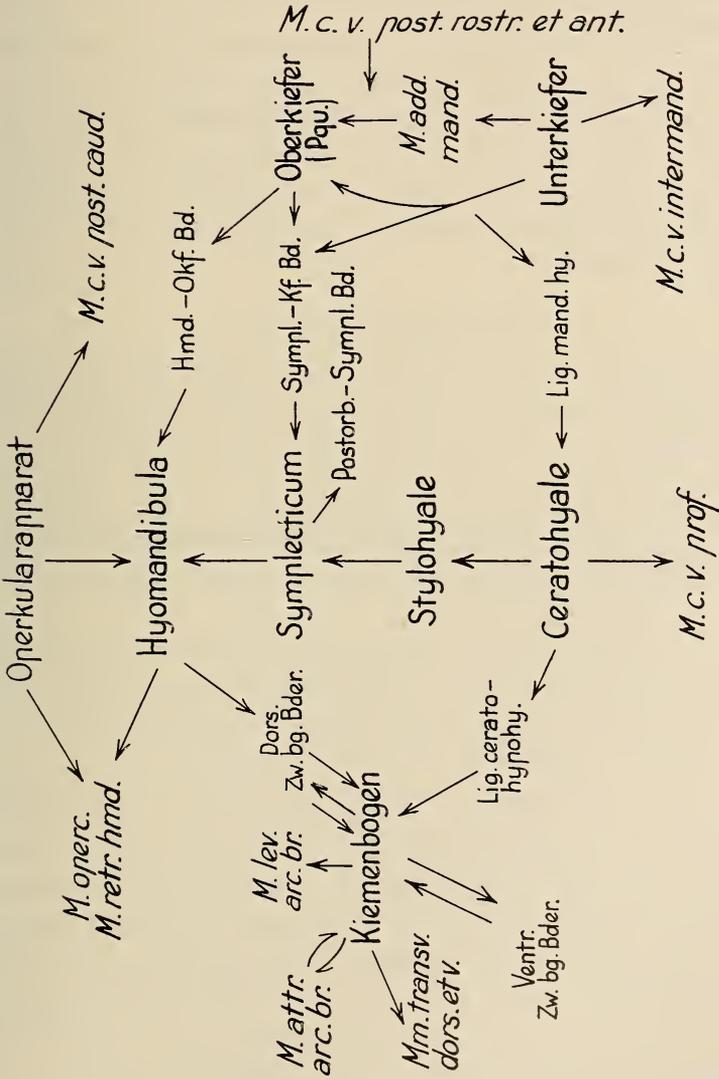


Abb. 17b.  
2. Phase.

Die an sich ähnliche Bewegung der vorderen Viszeralbogen, im wesentlichen eine Rostrad- bzw. Ventradverschiebung des Maules, kommt also auf eine zum Teil verschiedene Weise zustande, durch die Wirkung jeweils anderer Muskeln auf andere Skeletteile und die andere Funktion der Bänder.

Gerade diese Unterschiede in den Mitteln bei übereinstimmendem Ergebnis lassen eine selbständige, voneinander unabhängige Entwicklung dieses Zustandes bei beiden Formen sehr wahrscheinlich erscheinen. Die Uebereinstimmung ist also eher als sekundär zu betrachten, was die heutige Anschauung über die taxionomische Stellung der Störe als Ordnung im Rahmen der Actinopterygii festigt.

### ZUSAMMENFASSUNG

An fünf aus Serbien bzw. Rumänien stammenden Stücken des Sterlets (*Acipenser ruthenus* L.) wurde der Viszeralapparat untersucht, wobei auch auf die Funktion eingegangen wurde:

1. Vom Skelett wurde der Gaumenknorpelkomplex beschrieben und mit seiner Ausbildung bei anderen *Acipenseridae* verglichen. Bezüglich des Komplikationsgrades dieses Komplexes steht der Sterlet zwischen *Acipenser güldenstädti* F. Brandt und *A. stellatus* Pall.

2. Die bindegewebigen Verbindungen zwischen den einzelnen viszeralen Skelettelementen untereinander und mit dem Axocranium wurden genauer nach Lage, Form und Funktion im Zusammenhang untersucht, zum Teil erstmals beschrieben.

3. Dabei liessen sich in erster Linie kräftige Bänder zwischen den dorsalen bzw. ventralen Teilen des Mandibular- und Hyoidbogens und weitere, die zum Teil auch einen Ansatz der Bogen am Axocranium vermitteln, zwischen Hyoid- und den Kiemenbogen feststellen. Im besonderen sind zu unterscheiden dorsal das Hyomandibular-Oberkiefer-Band (im Zusammenhang damit die Schädel-Oberkiefer-Platte und das Symplecticum-Kiefer-„Band“) und die vier Dorsalen Zwischenbogenbänder, ventral das Lig. mandibulo-hyoideum und vier Ventrale Zwischenbogenbänder (wozu noch der rostrale Abschnitt des Ventralen Ceratobranchialbandes kommt).

4. Neben diesen mehr längsgerichteten Verbindungen gibt es die eher quer zur Körperachse ziehenden, die jeweils einem Bogen

zugehören. Es sind dies am Kieferbogen die Symphysenbänder, am Hyoidbogen das Hyomandibularband, das Ventrale Hyoidband und vor allem das Cerato-Hypohyal-Band, an den Kiemenbogen die drei Ventralen Epibranchialbänder und die je drei Dorsalen und Medialen Ceratobranchialbänder sowie der kaudale Abschnitt des Ventralen Ceratobranchialbandes.

5. Eine Sonderstellung nimmt die grosse Aponeurose des *M. constrictor*<sub>1+2</sub> ventralis ein, die dem Ursprung dieses Muskels an Integument und Dermatocranium dient und sich im Bereich zwischen Schädeldach und Operkularapparat unmittelbar an der Innenseite der Haut ausdehnt. In enger Beziehung zu ihr stehen das Postorbital-Hyomandibular-Band und das Postorbital-Symplecticum-Band.

6. In der Funktion des Bänderapparates spielt die Uebertragung von Zugwirkungen von Muskeln auf bestimmte Skelettstücke die Hauptrolle. Besonders hervorzuheben sind dabei die Zwischenbogenbänder einschliesslich des *Lig. mandibulo-hyoideum*.

7. Die Bewegung des Viszeralapparates lässt zwei Hauptphasen erkennen. In der ersten dieser Phasen wird das Maul geöffnet und Mund-, innerer und lateraler Kiemenraum werden erweitert: Der *M. protractor hyomandibularis* bewegt das Hyomandibulare und damit den ganzen Kieferapparat rostrad, wobei auch der Kiemendeckel abgehoben und die Kiemenbogen in ihrem mittleren Abschnitt durch Vermittlung der Zwischenbogenbänder und des Cerato-Hypohyal-Bandes, unterstützt vom *M. subarcualis rectus*, laterorostrad gezogen werden. Der *M. coraco-arcualis* und der *M. pharyngo-clavicularis* ziehen Hyoid- und Kiemenbogen basal ventrokaudad; dabei wird diese Zugwirkung über das *Lig. mandibulo-hyoideum* auf den Kieferbogen übertragen, dessen Bewegungsrichtung dadurch wie auch durch die Schädel-Oberkieferplatte reguliert wird. Die Wirkung der *Mm. obliqui ventrales* lässt sich nicht genau bestimmen. Der *M. branchio-mandibularis* öffnet das Maul.

8. In der zweiten Phase wird das Maul geschlossen, Mund- und Kiemendarmhöhle werden verengt: Der *M. retractor hyomandibularis* zieht das Hyomandibulare und damit (unter anderem über das Hyomandibular-Oberkiefer-Band) den ganzen Kieferapparat zu-

rück, wobei das Postorbital-Symplecticum-Band und vielleicht die Schädel-Oberkiefer-Platte regulierende Funktion haben. Die verschiedenen Portionen des *M. constrictor ventralis* bringen vordere Viszeralelemente und (mit dem *M. opercularis*) den Operkularapparat in die ursprüngliche Lage. Das Maul wird vom *M. adductor mandibulae* geschlossen. Die *Mm. levatores arcuum branchialium*, der *M. attractor* (= *adductor*) *arcus branchialis* und die *Mm. transversi* verengen den Kiemenkorb in der Vertikal- und Querichtung.

9. Ein Vergleich mit dem Dornhai (*Squalus acanthias*.) zeigt, dass ähnliche Endergebnisse zum Teil auf verschiedene Weise erreicht werden. Bewegungsantrieb und Regulierung der Bewegungsrichtung beim Vorstrecken des Maules haben bei beiden Formen unterschiedliche anatomische Grundlagen.

### RÉSUMÉ

L'auteur a examiné le système viscéral du Sterlet, *Acipenser ruthenus* L. Le Sterlet est intermédiaire quant au degré de complication du complexe cartilagineux palatin (postpalatina), entre *A. güldenstädti* F. Brandt et *A. stellatus* Pall. Les liaisons ligamenteuses des pièces squelettiques entre elles et avec l'axocrâne (endocrâne neural) sont décrites. Leur place, leur forme et leur fonction sont précisées.

Les parties dorsales ainsi que les parties ventrales des arcs mandibulaire, hyoïdien et branchiaux sont reliées par de forts ligaments constituant en partie aussi des liaisons entre le crâne et les arcs. On peut distinguer spécialement dans la région dorsale un ligament entre l'hyomandibulaire et la mâchoire supérieure (Hyo-mandibular-Oberkiefer-Band), en connexion avec une plaque de tissu conjonctif qui s'étend entre l'axocrâne et la mâchoire supérieure (Schädel-Oberkiefer-Platte). Il s'y ajoute quatre ligaments entre l'hyomandibulaire et quatre arcs branchiaux (Dorsale Zwischenbogenbänder). Dans la région ventrale on distingue le ligament mandibulo-hyal (Lig. mandibulo-hyoïdeum) et quatre ligaments entre les arcs branchiaux (Ventrale Zwischenbogenbänder). A part ces liaisons plutôt longitudinales, il en existe d'autres orientées plus ou moins transversalement, ce sont des ligaments dont chacun appartient à un seul arc viscéral. La grande aponévrose du muscle

constricteur ventral (*M. constrictor* <sub>1+2</sub> *ventralis*), qui s'étend entre la surface dorsale du crâne et l'appareil operculaire, constitue aussi l'origine du muscle dans le tissu conjonctif de la peau et à la surface du crâne dermique. Elle est étroitement liée au ligament postorbito-hyomandibulaire (*Postorbital-Hyomandibular-Band*) et au ligament reliant le postorbital et le symplectique (*Postorbital-Symplecticum-Band*).

Le mouvement de l'appareil viscéral se produit en deux phases principales. Dans la première phase la bouche s'ouvre et la cavité bucco-pharyngienne ainsi que la cavité branchiale externe sont dilatées: L'hyomandibulaire et avec celui-ci tout l'appareil des mâchoires sont avancés par le muscle protracteur de l'hyomandibulaire (*M. protractor hyomandibularis*), la partie moyenne des arcs branchiaux est alors tirée en direction latérorostrade par l'intermédiaire des ligaments interbranchiaux et du ligament cérato-hyohyal (*Cerato-Hyohyal-Band*) secondé par le muscle droit sous-archien (*M. subarcualis rectus*). Les muscles coracoarcual (*M. coraco-arcualis*) et pharyngo-claviculaire (*M. pharyngo-clavicularis*) tirent les arcs hyoïdien et branchiaux en direction ventrocaudale; cet effet est transmis à l'arc mandibulaire par le ligament mandibulo-hyal. Le muscle branchio-mandibulaire (*M. branchio-mandibularis*) provoque l'ouverture de la bouche.

Dans la deuxième phase la bouche se ferme et la cavité bucco-pharyngienne ainsi que la cavité branchiale externe sont resserrées par le muscle constricteur ventral, les muscles élévateurs des arcs branchiaux (*Mm. levatores arcuum branchialium*), le muscle attracteur (adducteur) de l'arc branchial 4 (*M. attractor arcus branchialis*) et les muscles transverses (*Mm. transversi*). Le muscle rétracteur de l'hyomandibulaire (*M. retractor hyomandibularis*) tire en arrière l'hyomandibulaire et tout l'appareil de la mâchoire, le ligament reliant le postorbital au symplectique exerçant fonction régulatrice dans ce mouvement. Les différentes portions du muscle constricteur ventral replacent les éléments viscéraux antérieurs et l'appareil operculaire. La bouche est fermée par le muscle adducteur de la mandibule (*M. adductor mandibulae*).

La comparaison avec l'Aiguillat (*Squalus acanthias* L.) montre que des fonctions analogues sont réalisées par des dispositifs anatomiques différents.

## SUMMARY

The author has examined the visceral arches system of the Sterlet, *Acipenser ruthenus* L. With regards to the degree of complication of the cartilaginous palatine complex (postpalatina) the Sterlet is placed between *A. güldenstädti* F. Brandt and *A. stellatus* Pall. The arrangement, the form and the function of the mutual ligamentous connexions of the skeleton elements as well as the arrangement, the form and the function of the connexions of these elements with the axocranium (neural endocranium) were described. The mechanism of the movements of the visceral arches system was explained. From a comparison of the Sterlet with the Spiny dogfish (*Squalus acanthias* L.) it was concluded that analogous functions are realized by different anatomical structures.

## SCHRIFTTUM

- AYERS, H. 1931. *Vertebrate cephalogenesis. VI. A. Velumhyoid. B. Myxinoïd characters inherited by Teleostomi.* J. Morphol., Philadelphia, 52: 309-371.
- DE BEER, G. R. 1926. *Studies on the Vertebrate head. II. The orbito-temporal region of the skull.* Quart. J. microsc. Sci., London, 70: 266-307.
- BERG, L. S. 1958. *System der rezenten und fossilen Fischartigen und Fische.* Berlin, Dtsch. Verl. Wiss., 310 pp.
- BUGAEW, I. 1929. *Ueber das Pharyngomandibulare der Knorpelganoiden.* Anat. Anz., Jena, 67: 98-110.
- BUGAJEW, J. J. 1930. *Ueber den Bau des Oberkieferapparates bei den Acipenseriden und den niederen Hai-fischen.* Anat. Anz., Jena, 68: 385-408.
- BÜTSCHLI, O. 1921. *Vorlesungen über vergleichende Anatomie.* 1. Bd. Berlin, Springer, 931 pp.
- DEAN, B. 1916-1923. *A bibliography of Fishes.* New York.
- EDGEWORTH, F. H. 1935. *The Cranial Muscles of Vertebrates.* Cambridge, 493 pp.
- FORST, R. 1925. *Beiträge zur Kenntnis des blasigen Stützgewebes bei Fischen.* Diss. Tierärztl. Hochsch. Wien, Manuskript Nr. 521.
- GEGENBAUR, C. 1878. *Grundriss der vergleichenden Anatomie.* Leipzig, Engelmann, 2. Aufl., 655 pp.
- 1898. *Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen.* 1. Band. Leipzig, Engelmann, 978 pp.

- HALLER, Graf. 1926. *Ueber die Entwicklung, den Bau und die Mechanik des Kieferapparates des Dornhais (Acanthias vulgaris)*. Z. mikrosk.-anat. Forsch., Leipzig, 5 (R. Fick-Festschr.): 749-793.
- HOLLY, M. 1936. *Pisces 4. Ganoidei*. Das Tierreich, Berlin u. Leipzig, Lfg. 67: 1-65.
- HOLMGREN, N. und E. STENSIÖ. 1936. *Kranium und Visceralskelett der Akranier, Cyclostomen und Fische*. In BOLK-GÖPPERT-KALLIUS-LUBOSCH, Handb. vergl. Anat. Wirbeltiere, Berlin u. Wien, Urban & Schwarzenberg, 4. Bd., 233-500.
- IWANZOW, N. 1887. *Der Scaphirhynchus. Vergleichend-Anatomische Beschreibung*. Bull. Soc. impér. Natural. Moscou, N.s.1: 1-41.
- KITTARY, M. 1850. *Recherches anatomiques sur les poissons du genre Acipenser*. Bull. Soc. impér. Natural. Moscou, 23: 389-445.
- KÖLI, G. H. 1947. *Die Bänder am Mandibularbogen der Haie, Rochen und Chimaeren*. Diss. Univ. Wien, 95 pp.
- KURZ. 1925. *Untersuchungen zur Anatomie des Kopfes des Jangtsestörers*. Z. Anat. Entw.-gesch., München u. Berlin, 75: 36-68.
- LUTHER, A. 1913. *Ueber die vom N. trigeminus versorgte Muskulatur der Ganoiden und Dipneusten*. Acta Soc. Sci. Fenn., Helsingfors, XLI, Nr. 9, 72 pp.
- 1938. *Muskeln des Kopfes. Viscerale Muskulatur. A. Acranier, Cyclostomen, Selachier, Holocephalen, Ganoiden und Dipnoer*. In BOLK-GÖPPERT-KALLIUS-LUBOSCH, Handb. vergl. Anat. Wirbeltiere, Berlin u. Wien, Urban & Schwarzenberg, 5. Bd., 468-542.
- MARINELLI, W. 1936. *Kranium und Visceralskelett. A. Allgemeine Probleme*. In BOLK-GÖPPERT-KALLIUS-LUBOSCH, Handb. vergl. Anat. Wirbeltiere, Berlin u. Wien, Urban & Schwarzenberg, 4. Bd., 207-232.
- MARINELLI, W. und A. STRENGER. 1959. *Vergleichende Anatomie und Morphologie der Wirbeltiere*. 1. Bd. III. *Squalus acanthias*. Wien, Deuticke, 173-308.
- MEINEL, W. 1960. *Anatomische und funktionelle Untersuchungen am Visceralapparat einiger Acipenseridae*. Naturwiss., Berlin, 47: p. 334.
- MOLIN, R. 1851. *Sullo scheletro dell'Acipenser ruthenus*. Sitz.-Ber. kais. Akad. Wiss. Wien, math.-naturwiss. Kl.: 7, 357-378.
- NISHI, S. 1938. *Muskeln des Rumpfes*. In BOLK-GÖPPERT-KALLIUS-LUBOSCH, Handb. vergl. Anat. Wirbeltiere, Berlin u. Wien, Urban & Schwarzenberg, 5. Bd., 351-446.
- PARKER, W. K. 1882. *On the Structure and Development of the Skull in Sturgeons (Acipenser ruthenus and A. sturio)*. Philos. Trans. R. Soc. London, 1881: 139-185.

- PETERSEN, H. 1914. *Studien zur vergleichenden und allgemeinen Mechanik des Tierkörpers. I. Das Kiefergelenk des Kabeljau, Gadus morrhua.* Arch. Entw.-mech., Leipzig u. Berlin, 39: 51-111.
- ROSENTHAL, F. 1825. *Ichthyotomische Tafeln.* 4. Lfg., 6. H., Knorpelfische. Berlin, 20 pp.
- SCHUMACHER, S. v. 1915. *Ueber eine besondere Form des blasigen Stützgewebes vom chordoiden Typus mit Fetteinlagerung.* Anat. Anz., Jena, 48: 385-396.
- SEWERTZOFF, A. N. 1928. *The Head Skeleton and Muscles of Acipenser ruthenus.* Acta zool., Stockholm, 9: 193-319.
- VETTER, B. 1878. *Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Kiemen- und Kiefermuskulatur der Fische. II. T.* Jena. Z. Naturwiss., Jena, 12 (N.F. 5): 431-550.
- WIEDERSHEIM, R. 1909. *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere.* Jena, G. Fischer, 7. Aufl., 936 pp.
- VAN WIJHE, J. W. 1882. *Ueber das Visceralskelett und die Nerven des Kopfes der Ganoiden und von Ceratodus.* Nied. Arch. Zool., Leiden, 5 (1879-1882): 207-320.
- WOSKOBOJNIKOW, M. 1914. *Studien zur Kenntnis der Branchiomerie der Wirbeltiere.* Mém. Soc. Natural. Kieff, Kiew, 24, 1: 1-174.
- WOSKOBOJNIKOFF, M. M. 1932. *Der Apparat der Kiemenatmung bei den Fischen.* Zool. Jb. Anat., Jena, 55: 315-488.

#### ABKÜRZUNGEN

- Ceratobr. — Ceratobranchiale  
 Cer. hv. — Ceratohyale  
 Cer.-Hypohy. Bd. — Cerato-Hypohyal-Band  
 Cop. — Copula (Basibranchiale)  
 Dors. Cer.br.Bd. — Dorsales Ceratobranchialband  
 Dors. Zw.bg.Bd. — Dorsales Zwischenbogenband  
 Ectopt. — Ectopterygoid  
 Entopt. — Entopterygoid  
 Epibr. — Epibranchiale  
 Hmd. — Hyomandibulare  
 Hmd.Bd. — Hyomandibularband  
 Hmd.-Okf.Bd. — Hyomandibular-Oberkiefer-Band  
 Hypobr. — Hypobranchiale  
 Hypohy. — Hypohyale  
 Infraph. — Infrapharyngobranchiale  
 Kmbg. — Kiemenbogen  
 L. pp. lat. — Lamina postpalatina lateralis  
 L. pp. med. — Lamina postpalatina medialis  
 Lig. cerato-hypohy. — Cerato-Hypohyal-Band  
 Lig. glen. — Lig. glenoidale  
 Lig. mand.-hy(oid). — Lig. mandibulo-hyoideum  
 Lig. qu.-hyomand. — Lig. quadrato-hyomandibulare  
 M. add. arc. br. — M. adductor arcus branchialis  
 M. add. mand. — M. adductor mandibulae  
 M. arc. dors. — M. arcualis dorsalis  
 M. attr. arc. br. — M. attractor arcus branchialis

- M. branch.-mand. — M. branchio-mandibularis  
 M.c.v. — M. constrictor<sub>1+2</sub> ventralis  
 M.c.v. ant. — M. constrictor<sub>1+2</sub> ventralis anterior  
 M.c.v. intermand. — M. constrictor<sub>1+2</sub> ventralis intermandibularis  
 M.c.v. post. — M. constrictor<sub>1+2</sub> ventralis posterior  
 M. c. v. post. caud. — M. constrictor<sub>1+2</sub> ventralis posterior, kaudale Portion  
 M. c. v. post. rsotr. et ant. — M. constrictor<sub>1+2</sub> ventralis posterior, rostrale  
     Portion, und M. constrictor<sub>1+2</sub> ventralis anterior  
 M.c.v. prof. — M. constrictor<sub>1+2</sub> ventralis profundus  
 M. constr. sup. — M. constrictor superficialis  
 M(m). cor.-arc. — M(m). coraco-arcualis (-es)  
 M. cor.-hyoid. — M. coraco-hyoideus  
 M. cor.-mand. — M. coraco-mandibularis  
 Mm. interbas. et subspin. — Mm. interbasales et subspinalis  
 M. interbr. — M. interbranchialis  
 M. lev.arc.br. — M. levator arcus branchialis  
 M. lev.hyomand. — M. levator hyomandibularis  
 M. lev.palatoqu. — M. levator palatoquadrati  
 M. obl.v. — M. obliquus ventralis  
 M. operc. — M. opercularis  
 M. phar.-clav. — M. pharyngo-clavicularis  
 M. praeorb. — M. praeorbitalis  
 M. protr. hmd. — M. protractor hyomandibularis  
 M. retr. hmd. — M. retractor hyomandibularis  
 M. spirac. — M. spiracularis  
 M. subarc. r. — M. subarcualis rectus  
 M. transv. d. — M. transversus dorsalis  
 M. transv. v. — M. transversus ventralis  
 Mand. — Mandibulare  
 Mdwst. — Mundwinkelstück (= Quadratojugale HOLMGREN und STENSIÖ  
     1936)  
 Med. Cer.br.Bd. — Mediales Ceratobranchialband  
 Mx. — Maxillare  
 Mx.-pmx. — Maxillo-praemaxillare-ectopterygoideum  
 Okf. — Oberkiefer  
 Okf.-Symph.Bd. — Oberkiefer-Symphysenband  
 Parasph. — Parasphenoid  
 Pmx. — Praemaxillare  
 Postorb. — „Postorbitalsporn“  
 Postorb.-Hmd.Bd. — Postorbital-Hyomandibular-Band  
 Postorb.-Sympl.Bd. — Postorbital-Symplecticum-Band  
 Pqu. — Palatoquadratum  
 Proc.asc. — Processus ascendens des Parasphenoids  
 Proc. metapt. — Processus metapterygoideus  
 Schädel-Okf.Pl. (-Bd.) — Schädel-Oberkiefer-Platte  
 St. pp. lat. — Stylus postpalatinus lateralis  
 St. pp. med. — Stylus postpalatinus medialis  
 St.hy. — Stylohyale  
 Supraph. — Suprapharyngobranchiale  
 Sympl. — Symplecticum  
 Sympl.-Kf.Bd. — Symplecticum-Kiefer-„Band“  
 Ukf. — Unterkiefer  
 Ukf.-Symph.Bd. — Unterkiefersymphysenband  
 V. Hyoidbd. — Ventrals Hyoidband  
 Ventr. Cer.Bd. — Ventrals Ceratobranchialband  
 Ventr. Epibr.Bd. — Ventrals Epibranchialband  
 Ventr. Zw.bg.Bd. — Ventrals Zwischenbogenband  
 Ventr. Zw.bg.verbdg. — Ventrals Zwischenbogenverbindung



# Embryonale und frühe postembryonale Erythropoiese in Leber, Milz, Dottersack und Knochenmark der Vögel

von

**Luise SCHMEKEL**

Zoologische Anstalt der Universität Basel \*

Mit 20 Textabbildungen und 10 Tabellen

## INHALT

	Seite
I. Einleitung . . . . .	560
1) Problemstellung . . . . .	560
2) Material und Methode . . . . .	563
3) Kurze Charakteristik der roten Blutzellen . . . . .	565
II. Die Erythropoiese in Dottersack, Leber, Milz und Knochenmark . . . . .	567
A. Nestflüchter . . . . .	567
1) <i>Lacerta muralis</i> Laur. . . . .	567
2) <i>Gallus domesticus</i> . . . . .	569
3) Hausente und Hausgans . . . . .	574
4) <i>Larus ridibundus</i> L. . . . .	576
B. Nesthocker . . . . .	579
5) <i>Melopsittacus undulatus</i> Shaw . . . . .	579
6) <i>Columba livia</i> L. . . . .	584
7) <i>Apus melba</i> L. . . . .	586
8) <i>Passer montanus</i> L. und <i>Passer domesticus</i> L. . . . .	588
9) <i>Sturnus vulgaris</i> L. . . . .	592
10) <i>Turdus philomelos</i> Brehm und <i>Turdus merula</i> L. . . . .	593
11) <i>Hirundo rustica</i> L. . . . .	595

\* Derzeitige Anschrift: Zoologisches Institut der Universität Köln-Lindenthal, Kerpenerstr. 13.

III. Diskussion der Ergebnisse . . . . .	596
A. Vergleichender Ueberblick . . . . .	597
1) Dottersack . . . . .	597
2) Leber . . . . .	600
3) Milz . . . . .	601
4) Knochenmark . . . . .	602
B. Stammesgeschichtliche Folgerungen . . . . .	603
IV. Einordnung der erythropoietischen Vorgänge in ein allgemeines Bild der Vogelontogenese . . . . .	607
V. Zusammenfassung, Résumé, Summary . . . . .	610
VI. Verwendete Abkürzungen und Literaturverzeichnis . . . . .	613

## I. EINLEITUNG

### 1. PROBLEMSTELLUNG.

Das Studium der Vogelontogenese ist seit fast drei Jahrzehnten eines der Hauptarbeitsgebiete der Basler Zoologischen Anstalt. 1935 deutete PORTMANN das extreme Nestflüchtertum (z. B. der Hühnervögel) als die stammesgeschichtlich ältere Entwicklungsart gegenüber dem evolutiv jüngeren ausgeprägten Nesthockertum der Sperlingsvögel. Zahlreiche, vor allem neuromorphologische Untersuchungen bestätigten und erweiterten inzwischen seine Sicht. Sie bilden die Grundlage für den Versuch, durch immer vertiefteres Studium der Ontogenese die verwandtschaftlichen Beziehungen der Vogelgruppen abzuklären, insbesondere der Typen, die nicht zu den höchst- bzw. niedrigstevoluerten Gruppen zählen und deren systematische Einordnung nach morphologischen Merkmalen der Adultform unklar bleibt.

Besondere Bedeutung kommt bei solchen Bemühungen den transitorischen Erscheinungen zu — also Bildungen, die nur bei den höchstevoluerten Gruppen während eines ganz bestimmten Entwicklungsabschnittes auftreten. Die Entscheidung, welche Organe und Funktionen als transitorisch anzusprechen sind, ist in einigen Fällen leicht zu treffen, in anderen erst bei sehr genauer Kenntnis eines breiten Vergleichsmaterials. Im Verlaufe dieser Untersuchungen erweckte die Entwicklung des Blutsystems und der blutbildenden Organe zunehmende Aufmerksamkeit. Sie wuchs,

als SANDREUTER (1948) bei *Sturnus* eine kurze vorübergehende Periode roter Blutbildung in Milz und Leber beobachtete — eine solche bei *Gallus* jedoch nicht feststellen konnte. Das war für uns Anlass zu fragen:

Ist die beim Staren nachgewiesene hepato-spleniale Erythropoiese eine Besonderheit der Sperlingsvögel ?

Ist sie durch die kurze Brutzeit dieser Gruppe bedingt und bei allen Vögeln mit kurzer Brutzeit vorhanden ?

Oder deutet sie auf eine bisher unbekannte, von der Dauer der Brutzeit unabhängige, transitorische Leistung ?

Zur Klärung dieser Fragen wird in der vorliegenden Arbeit der Vergleich von Formen versucht, die entweder bei möglichst ähnlichem Ontogenesemodus sehr verschiedene Brutzeiten besitzen (z. B. Alpensegler und Haussperling) oder bei gleicher Brutdauer möglichst verschiedenen Entwicklungstypen angehören (z. B. Alpensegler und Haushuhn).

Frühembryonalist der Dottersack das wichtigste hämopoietische Organ der Vögel — in der zweiten Hälfte der Brutzeit und nach dem Schlüpfen ist es das Knochenmark. Die Zeit zwischen ausklingender Dottersack- und einsetzender Knochenmarksblutbildung kann, wie die Sandreuterschen Ergebnisse für den Staren zeigen, durch eine hepatospleniale Erythropoiesephase überbrückt werden. Die vergleichende Untersuchung von Dottersack, Milz, Leber und Knochenmark ist also entscheidend zur Lösung der Frage nach den Leistungen und dem Zusammenspiel des erythropoietischen Systems. Da das Ziel unserer Arbeit ein vergleichender Beitrag zu einem allgemeinen Problem der Ontogenese ist, konnte nicht die ganze Blutbildung Gegenstand der Untersuchung sein. Die Betonung liegt daher im Folgenden auf der Darstellung der Erythropoiese. Granulopoiese ist ausser in den genannten vier Organen, in der Bursa Fabricii, in Thymus, Coeca und weit verstreut im Körpermesenchym anzutreffen. In Leber und Milz konzentriert sie sich mehr oder weniger im perivasculären Bindegewebe der grösseren Gefässe. Das bedeutet, dass eine angenäherte Erfassung der Granulopoiese neben der Untersuchung all dieser Organe sehr gleichmässige Schnittserien der ganzen Embryonen erfordern würde. Die auf keinerlei zellmorphologische Unterschei-

dungen eingehenden Beobachtungen zur Granulopoiese sind daher nur als Nebenresultate zu betrachten, die ihres fragmentarischen Charakters wegen in Diskussion und Zusammenfassung nicht erwähnt werden.

In der Literatur fanden sich nur wenige für meine Zwecke verwertbare Ergebnisse. Die meisten Autoren beschäftigen sich mit der Entwicklung der Blutzellen und des Blutbildes, nicht aber mit Entwicklung und Funktion der blutbildenden Organe. Geschieht das letztere, so bleibt trotzdem der Vergleich mit den eigenen Beobachtungen schwierig. Methodisch laufen diese Arbeiten auf den Vergleich von Schnitten durch Leber, Milz, Knochenmark und Dottersack hinaus. Der Beobachter muss neben Dichte, Alter und Mitosenzahl der Blutzellen stets die Vascularisation, ferner die absolute und relative (in Bezug auf das Totalkörpergewicht) Grösse des untersuchten Organs berücksichtigen. Volumen und Zellbild ändern sich in dem entscheidenden Zeitraum erheblich und in von Art zu Art verschiedener Weise. Das vereitelt eine einwandfreie und zweckvolle statistische Auswertung und erklärt die sich stark widersprechenden Aussagen einzelner Autoren. Dies sei nur an einem Beispiel erläutert:

DANTSCHAKOFF (1916) bestreitet auf Grund sehr eingehender Untersuchungen an *Gallus* und *Tropidonotus* (*Natrix natrix*, Ringelnatter) die erythropoietische Funktion von Milz und Leber dieser Tiere. HAFF (1914) dagegen betont zwei deutlich getrennte Phasen roter Blutbildung in der Hühnerleber. SANDREUTER (1948) bestätigt die Beobachtungen von HAFF, macht allerdings deutlich, wie ausserordentlich gering die Leberblutbildung des Huhnes im Vergleich zu derjenigen des Staren ist. Eigene Untersuchungen zeigten mir nicht nur, wie klein die Zahl unreifer Erythrocyten in der Leber beim Huhn im Verhältnis zu der des Staren ist, sondern auch, dass ihnen für die Blutbildung des Huhnes, wenn seine gleichzeitige Dottersack- und Knochenmarkserythropoiese berücksichtigt wird, praktisch keine Bedeutung zukommt. Es kann nicht einmal entschieden werden, wieweit es sich dabei um in die Leber eingeschwemmte unreife Blutzellen handelt. Eine eigentliche erythropoietische Funktion der Leber liegt — und darin schliesse ich mich DANTSCHAKOFF an — beim Huhn nicht vor. Die Dantschakoffsche Aussage, dass hepato-spleniale Erythropoiese bei *Tropidonotus* fehlt, bezweifle ich nach den eigenen, bestätigenden Befunden an *Lacerta*

nicht. Zwischen dem 16. und 20. Entwicklungstag (ab Eiablage gerechnet) wird die Blutbildung im Dottersack der Ringel-natter unmittelbar durch die des Knochenmarkes abgelöst. (DANTSCHAKOFF 1916).

Unsere Untersuchung konzentriert sich also auf die allgemeine Prüfung des erythropoietischen Zusammenspiels von Dottersack, Leber, Milz und Knochenmark bei Nesthockern und Nestflüchtern mit unterschiedlicher Brutdauer. Bei einem Reptil suchten wir Einblick in die Primitivverhältnisse des Blutbildungsmodus der Sauropsiden zu erhalten.

Ohne die freundliche Hilfe vieler hätte diese Arbeit nicht entstehen können.

Herr Prof. Dr. A. PORTMANN gab die Anregung zu der Fragestellung. Mit Rat, Unterstützung und wertvoller Kritik stets bereit überliess er die Gestaltung und Entwicklung des Themas ganz mir selbst. Für die Möglichkeit zu solch freier Arbeit und die Freude, die daraus entsprang, danke ich meinem verehrten Lehrer von Herzen.

Ein Teil des Vogelmaterials stammt aus Schleswig-Holstein. Die dortige Tätigkeit wurde durch das freundliche Entgegenkommen von Herrn Prof. Dr. W. HERRE ermöglicht. Er stellte mir in den Sommermonaten 1959 und 1960 einen Arbeitsplatz am Institut für Haustierkunde in Kiel zur Verfügung. Herr Dr. MEUNIER, Herr Dr. KÖNIG und Herr P. KUHLEMANN standen mir mit viel gutem Rat beiseite. Auf Gut Emkendorf (Holst.) durfte ich dank der Liebenswürdigkeit der Familie Dr. C. HEINRICH Material sammeln. Allen Helfern dort, — Herrn Revierförster RÜGE in Wittenborn (Holst.) und Herrn Tierwärter FEUZ in Basel sei für ihre Mühe und praktische Unterstützung sehr gedankt. Herr ARN in Solothurn, Frl. M. NEFF, Frl. A. KRESS, Frl. Y. KUNZ und Herr Dr. P. FIORONI in Basel halfen auf vielfältige Weise. Ihnen — und nicht zuletzt meinen Eltern und ihrer grossen Geduld — gilt mein herzlichster Dank.

## 2. MATERIAL UND METHODE

Eine Übersicht über das verwendete Material vermittelt umstehende Liste.

Bei Alpensegler, Möwe, Taube und bei allen Passeres handelt es sich um vollkommen normal von den Eltervögeln im Freien bebrütete Eier und gefütterte Jungtiere. Embryonen und Nestlinge, die ein wesentlich von der Norm abweichendes Gewicht oder Grösse hatten — oder krank erschienen, wurden nicht verwendet. Gleichaltrige Stadien einer Species stammen stets

Art	Anzahl	Alter *	Schlüpftag	Herkunft
Nestflüchter:				
<i>Lacerta muralis</i> . . . . .	18	1e—31e	32e	Tessin
<i>Gallus domesticus</i> . . . . .	33	2e— 6p	21e	Basel
Hausgans . . . . .	6	18e—26e	30e	Basel
Hausente . . . . .	16	13e— 2p	28e	Basel
<i>Anas platyrhynchos</i> . . . . .	4	21e— S	28e	Basel
<i>Larus ridibundus</i> . . . . .	17	15e— 7p	22e	Holstein
Nesthocker:				
<i>Melospitacus undulatus</i> . . . . .	20	10e— 8p	18e	Basel
<i>Columba livia</i> . . . . .	29	6e— 7p	17e	Basel
<i>Apus melba</i> . . . . .	20	10e—10p	20e	Solothurn
<i>Passer montanus</i> . . . . .	20	9e— 7p	11e	Holstein
<i>Passer domesticus</i> . . . . .	19	8e— 4p	12e	Holstein
<i>Sturnus vulgaris</i> . . . . .	16	S — 8p	13e	Holstein
<i>Turdus merula</i> . . . . .	6	S — 4p	14e	Holstein
<i>Turdus philomelos</i> . . . . .	10	S — 6p	14e	Holstein
<i>Hirundo rustica</i> . . . . .	24	8e— 6p	13e	Holstein

\* e = Embryonaltag  
p = Postembryonaltag  
S = Schlüpftag

aus verschiedenen Nestern. Die Datierung erfolgte durch tägliche Nestkontrolle ab Ablagetag des ersten Eies bzw. Bebrütungsbeginn oder ab Schlüpftag. Der erste Embryonaltag (abgekürzt: 1. eT) ist der auf den Bebrütungsbeginn, der erste Postembryonaltag (abgekürzt: 1. peT) der auf den Schlüpftag (abgekürzt: S) folgende Tag. Also zum Beispiel

Rauchschwalbe 13. eT = Schlüpftag  
14. Entwicklungstag = 1. peT

Das Taubenmaterial stammt von den in Basel verwilderten Haustauben, die Wellensittiche aus der Zucht der Basler Zoologischen Anstalt und des Tierparkes „Lange Erlen“ in Basel. Ente, Huhn und Gans wurden im Brutschrank ausgebrütet. Die Eier stammen von verschiedenen Rassen aus dem Tierpark „Lange Erlen“. Die Mauereidechse wurde gewählt, weil sie als Reptil mit Extremitäten den Vergleich mit dem Femurmark der Vögel zulässt. Trächtige Eidechsenweibchen wurden vom Schlangenspark Maggia im Tessin besorgt, ihre Eier bei 32° C im Brutschrank ausgebrütet.

Es ist entscheidend wichtig, die blutbildenden Gewebe sehr

schnell und frisch zu fixieren. Nur wenn dies geschieht, solange die Organe noch körperwarm sind und sich keinerlei Blutgerinnsel oder -zusammenlagerungen gebildet haben, erhält man brauchbare Präparate.

Embryonen, die jünger als 10 Tage waren, wurden als ganze fixiert. Bei allen älteren Tieren präparierte ich Leber, Milz und Femur (teilweise zusätzlich Tibia und Humerus) heraus und fixierte sie ganz oder stückweise. Vorteilhaft erwies es sich, den Dottersack durch Schwenken in 0,8% NaCl von anhaftendem Dotter zu reinigen und stückweise (vom 3. bis 8. peT total) zu fixieren.

Fixierung: *Helly*, Modifikation *Maximow*. In 10% Alkoholstufen heraufführen. Einbetten in *Merck*'sches Paraffin. Schnittdicke  $4\mu$  bis  $7\mu$ , Färbung: *Giemsa*, *May-Grünwald-Giemsa*, beides auch kombiniert mit *Hämalaun*.

Von den total fixierten Tieren fertigte ich regelmässige Schnittserien im Abstand von  $10\mu$  an. Die Leber wurde ohne bestimmte Orientierung, die Milz überwiegend quer, der Femur längs geschnitten. Zum Entkalken diente, wenn nötig, Trichloressigsäure.

### 3. KURZE CHARAKTERISTIK DER ROTEN BLUTZELLEN

In der Arbeit von SANDREUTER wird die Genese roter und granulierter Blutzellen sehr genau dargestellt, auch werden ausführliche Daten über das rote Blutbild adulter Hühner- und Sperlingsvögel gegeben. Ich verweise daher für alle hämatologischen Einzelheiten auf die Sandreuterschen Untersuchungen und beschreibe hier lediglich in grossen Zügen die wichtigsten, bei allen untersuchten Vögeln gleichartigen Entwicklungsstadien roter Blutzellen. Die Beschreibung erfolgt in Anlehnung an DANTSCHAKOFF, MAXIMOW, UNDRITZ und SANDREUTER. Alle Fragen des Zellursprungs bleiben unberücksichtigt.

#### 1) Primitive Blutzellen:

Morphologisch identisch mit Hämoblasten. Entstehen aus Blutinselzellen. Stark basophiles Protoplasma. In ihren frühen Stadien ausgeprägt amöboid, wobei die Kerngestalt sich der augenblicklichen Zellform anpasst. Kern hell mit ein bis zwei Nukleoli. In älteren Zellen wird der Kern deutlich nierenförmig mit Sphäre. (Abb. 1 a)

## II) Primitive Reihe:

1) *Primitive Erythroblasten*: Grösser als primitive Blutzellen, mit breiterem und weniger basophilem Plasmasaum. Der runde Kern mit deutlichem Nukleolus liegt häufig exzentrisch. Die Zellen haben runden bis breitovalen Umriss. (Abb. 1 b)

2) *Primitive Erythrocyten*: Kern mit Nukleoli kleiner als bei den primitiven Erythroblasten, häufig pyknotisch. Breitovale Zellen mit grossem Protoplasmaanteil. (Abb. 1 c)

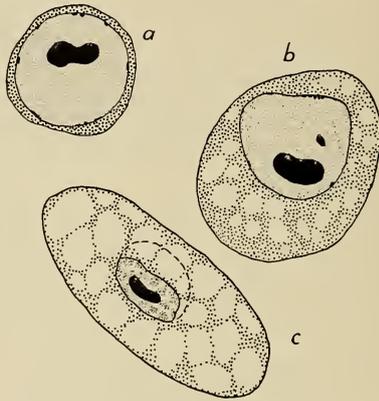


ABB. 1.

- a) Primitive Blutzelle. b) Primitiver Erythroblast.  
c) Primitiver Erythrocyt.

## III) Definitive Reihe:

1) *Hämoblasten* = *Hämocytoblasten* (vielfach als grosser Lymphocyt bezeichnet): Amöboid. Schmäler, stark basophiler Protoplasmasaum mit Vakuolen. Sehr grosser, heller Kern mit ein bis zwei Nukleoli. (Abb. 2 a)

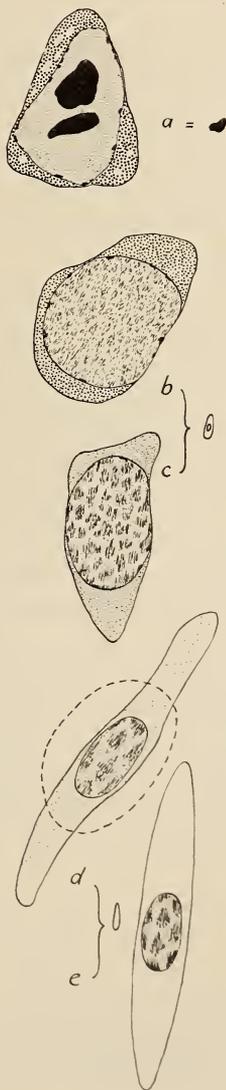
2) *Proerythroblasten*: Amöboid. Schmäler, basophiler Plasmaring. Runder, grosser Kern, fast immer ohne Nukleoli, mit verstreuten, feinscholligen Chromatinverdichtungen (Abb. 2 b)

3) *Erythroblasten*: Amöboid. Wenn frei im Blute schwimmend von breitovalem Umriss. Kleiner als Proerythroblasten. Mit zunehmender Reife steigt der Anteil des Protoplasmas. Es wird hämoglobinhaltig und eosinophiler — während der Kern basophiler und kleiner wird, mit unregelmässigen, groben Chromatinschollen. (Abb. 2 c)

4) *Proerythrocyten*: Schwach amöboid. Wenn frei im Blute schwimmend stumpfovaler Umriss. Polychromatisches Protoplasma. Ovaler Kern, dessen Chromatinschollen in lockerem, unregelmässigem Schachbrettmuster angeordnet sind. (Abb. 2 d)

5) *Erythrocyten*: Meist frei im Blute schwimmend. Schmalere und langgestrecktere Form als Proerythrocyten. Chromatinschollen im Kern sehr dicht liegend. Protoplasma der reifen Zellen rein eosinophil. (Abb. 2 e)

In den Zeichnungen des Dottersackes sind Proerythroblasten und Erythroblasten, sowie Proerythrocyten und Erythrocyten jeweils zu einer, durch das gleiche Symbol dargestellten Gruppe zusammengefasst. Ein weiteres (drittes) Zeichen steht für die Hämoblasten, ein viertes für alle Granulocyten — gleich welchen Alters. (Vergl. Abb. 2)



## II. DIE ERYTHROPOIESE IN DOTTERSACK, LEBER, MILZ UND KNOCHENMARK

### A) NESTFLÜCHTER

*Lacerta muralis* (Mauereidechse).

Brutzeit: 32 Tage bei 30° C.

Die Eier der Mauereidechse werden in einem fortgeschritteneren Entwicklungsstadium abgelegt als die der Vögel. Am Ablage-tag der Eier erinnert das Blutbild an das des Hühnchens vom dritten Bebrütungstag (was auch für die Gestaltung des Embryos gilt: sekundäre Augenblase mit Retina und

ABB. 2.

Definitive Blutzellen.

a) Hämoblast, b) Proerythroblast, c) Erythroblast,  
d) Erythrocyt.

Symbole vgl. oben

Pigmentbecher angelegt). Die Kapillaren des Dottersackes und des Fötus enthalten primitive Blutzellen (morphologisch identisch mit Hämoblasten) und primitive Erythrocyten. Der Kern der letzteren liegt wie beim Hühnchen leicht exzentrisch, ist oft eingeschnürt oder eingedellt und besitzt zwei deutliche Nukleoli.

Am 4. Bruttag sind die primitiven Erythrocyten aus dem Blutbild verschwunden — das Körperblut besteht jetzt hauptsächlich aus Proerythrocyten. Einige Dotterkapillaren sind leicht in den Dotter eingesunken und dicht erfüllt von wandständigen Hämoblasten, Proerythroblasten und wenigen zentral liegenden Erythroblasten. Zellen mit Stäbchengranula lassen sich perivascular (sehr selten intravascular) im Dottersack beobachten, aber nicht im Gewebe des Embryos selbst. Sie haben etwa die Grösse von Proerythrocyten, ihr Kern ist vielgestaltig und stark segmentiert.

Am 8. Bruttag reifen in allen Kapillaren und Gefässen Proerythrocyten aus. Kleine Erythropoieseherde, bestehend aus Hämoblasten und Proerythroblasten finden sich — auf kein Organ besonders beschränkt — im ganzen Körper verstreut. Wesentliche Bedeutung kommt aber nur der Erythropoiese in den wenig eingesunkenen Dotterkapillaren zu.

Sie beschränkt sich am 10. Bruttag auf die embryonahen Dottergefässe. In den kaum eingesunkenen ferneren Gefässen befinden sich fast nur Proerythrocyten und Erythrocyten. Reine Hämoblastennester stellen wir im Kopfe fest. Im Körperblut kommen neben reifen Erythrocyten viele Proerythrocyten und polychromatische Erythrocyten vor, wobei in Gefässen mit schwacher Zirkulation die jüngeren Formen stets in Wandnähe, die reifen im Lumen liegen. Intra- und extraembryonal lassen sich zwei Granulocytenformen unterscheiden, die ich jedoch nicht als zwei grundsätzlich verschiedene Zellarten ansprechen würde:

- a) In Geweben und Gefässen des Embryos: Zellen mit sehr hellem Protoplasma und chromatinarmem, segmentiertem Kern — polymorphen, dunkelroten, meist wenigen Granula.
- b) Im Dottersack, perivascular: entsprechende Zellen wie a), aber mit viel zahlreicheren, deutlich stumpf-spindelförmigen Granula.

Am 10. Bruttag treten neben dem Dottersack keine anderen Organe als ausgesprochen blutbildend hervor. Die Extremitätenknochen, Wirbel etc. sind als knorpelige Anlagen vorhanden.

In der Diaphyse des Femurs beginnt um den 15. Bruttag die Markhöhlenbildung und Anlage des primären Marks. Dieses wandelt sich bis zum 18. Bruttag in sehr lockeres, aber voll erythropoietisch tätiges rotes Mark um. Die Granulopoiese setzt erst am 20. Bruttag voll ein.

Das Erythropoiesebild im Dottersack bleibt vom 10. bis 18. Bruttag konstant (Abb. 3). Ein Teil der Dotterkapillaren — meist die dem Embryo naheliegenden — ist dicht vollgestopft mit Hämoblasten und ihren Folgestadien, während in anderen Kapillaren polychromatische Erythrocyten überwiegen. Vom 18. bis 21. Bruttag sinkt die Zahl der Hämoblasten, die Erythropoiese der späteren Entwicklungsstadien bleibt gleich stark. Sie geht am 22. Bruttag ebenfalls zurück (Abb. 4). Von jetzt bis zum 31. Bruttag fehlen Hämoblasten und rote Bildungsstadien vollkommen (Abb. 5). Die auch bis dahin nur schwache Granulopoiese im perivaskulären Bindegewebe klingt am 21. Bruttag ab. Reife Granulocyten lassen sich bis zum 31. Bruttag in konstanter Zahl beobachten.

In der Leber werden vom Eiablagetag bis zum 31. Bruttag keine roten Blutzellen gebildet. Bei einzelnen Tieren finden sich winzige, ganz unbedeutende Granulopoiesenester. Während des zweiten Teiles der Embryonalzeit ist das Leberparenchym ausserordentlich stark vakuolisiert, sehr dicht und nur von wenigen Gefässen und Kapillaren durchzogen.

Wie in der Leber, so beobachtete ich auch in der Milz keine Erythropoiese und nur geringe Granulopoiese. Das Organ besteht bis zum 24. Bruttag aus lockerem, undifferenziertem Mesenchym, das sehr reich von reifen Blutzellen und ihren Abbaustadien infiltriert wird. Am 27. Bruttag haben sich rote und weisse Pulpa zu jeweils dichtem, charakteristischem Gewebe ausgebildet.

#### *Gallus domesticus* (Haushuhn).

Brutzeit: 21 Tage. Weisses Leghorn.

Die Blutbildung bei *Gallus* wurde seit der grundlegenden Studie von DANTSCHAKOFF (1908) häufig untersucht. Viele hämatologische Einzelheiten finden sich bei SANDREUTER (1948). Beide Arbeiten

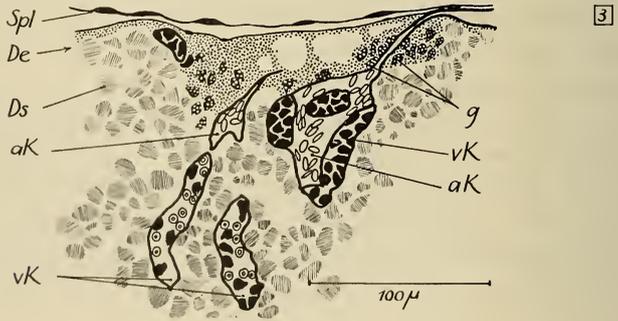
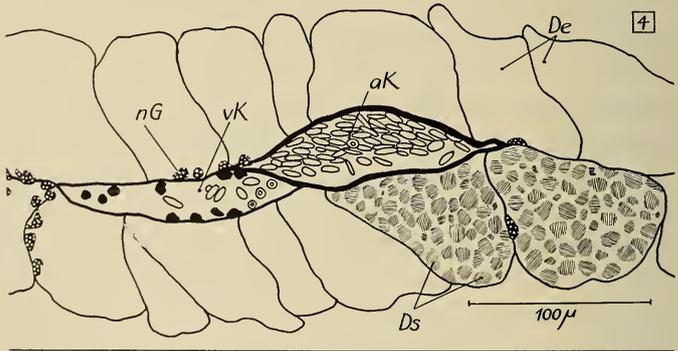
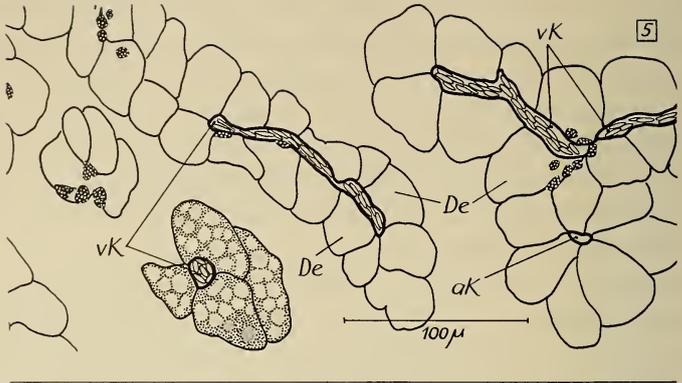


ABB. 3.

Zotten aus dem Dottersack von *Lacerta muralis*, 15. Ablagetag.

ABB. 4.

Zotte aus dem Dottersack von *Lacerta muralis*, 22. Ablagetag.

ABB. 5.

Dottersack, *Lacerta muralis*. Zellwände der Dotterentodermzellen sind in diesem Alter nicht mehr zu erkennen. 27. Ablagetag.

enthalten reiches Bildmaterial. Ich verzichte daher bei der folgenden Beschreibung, die lediglich zum Vergleich mit den Befunden bei den übrigen Vögeln geschieht, auf jede Illustration.

#### Dottersack:

Am 6. eT sind bereits viele arterielle Kapillaren in den Dotter eingesunken. Hämoblasten und Entwicklungsstadien der definitiven Erythroblasten füllen dicht die über den Arterien liegenden venösen Kapillaren. Aussen an den Kapillarendothelien liegen neutrophile Myeloblasten. Diese intravasculäre Erythro- und extravasculäre Granulopoiese — in den venösen und an den arteriellen Kapillaren — dauert bis ans Ende der Embryonalzeit und erreicht um den 11. eT ihren Höhepunkt. Am 15. eT umspinnt ein dichtes, venöses Kapillarnetz die tief in den Dotter eingesunkenen Arterien. In den Venensinus bilden bis zum 18. eT zahlreiche wandständige Hämoblasten eine dichte, gleichmässige Schicht — dann folgen zum Lumen hin Proerythroblasten und Erythroblasten — und im Zentrum schliesslich liegen Proerythrocyten und polychromatische Erythrocyten. Die Zellen drängen sich meist so dicht aneinander, dass ihre Form durch ihre augenblickliche Lage bestimmt wird. Am 19. eT sind die meisten Arterien leer, die Venen kollabiert und ihre Endothelien verklebt. Die wenigen grösseren, intakten Gefässe enthalten fast ausschliesslich reife Erythrocyten. Kollabierte Kapillaren mit verquollenen Endothelien charakterisieren das Dottersackbild von jetzt bis zum 5. peT.

#### Leber:

Am 8. eT besteht die Leber aus kleinzelligem, reich vakuolisierendem Parenchym. Die zu dieser Zeit beobachtete leichte Erhöhung der Hämoblasten — besonders von Haff (1914) betont — ist keine Eigentümlichkeit der Leber, sondern in den meisten Organen festzustellen. Das Leberparenchym wird zum 10. eT hin etwas dichter, sonst bleibt das Bild gleich. Gallenkanälchen und Leberarterien treten am 13. Embryonaltag auf. Zwei Tage später kommt im perivasculären Bindegewebe der grösseren Gefässe vereinzelt neutrophile Myelocytenpoiese vor. Vermehrte Granulopoiese aller Stadien tritt am 19. eT auf. Inzwischen ist das Parenchym sehr dicht geworden. Es enthält viele Vakuolen und die Zellgrenzen sind unscharf. Die Granulopoiese klingt am Schlüpftag fast ganz ab.

Vom 1. bis 5. peT entstehen in der Leber weder rote noch weisse Blutzellen.

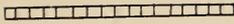
#### Milz:

Die Milz besteht am 11. eT aus homogenem Mesenchym, dessen Zellen grosse, vielgestaltige Kerne ohne Nukleoli und dessen Kapillaren anscheinend keine geschlossenen Endothelien besitzen. Am 13. eT lassen sich rote und weisse Pulpa als lockeres (rote P.) und dichtes (weisse P.) Retikulum unterscheiden. Das Blutbild wird am 11. eT durch neutro- und eosinophile Promyelocyten und reife Neutrophile bestimmt — ferner durch vielfach mitotische Hämoblasten einige Proerythroblasten und reife rote Zellen, — also durch frühe und späte Erythro- und Granulopoiesestadien. Die Granulopoiese wächst an den folgenden Tagen ständig, die Zahl der Hämoblasten nimmt ab, und zwar markant vom 17. zum 19. eT. Am 17. eT sind gleichfalls zum letzten Mal kleine Erythropoieseherde anzutreffen, deren Zahl und Grösse allerdings auch vom 13. bis 17. eT vollkommen unbedeutend ist.

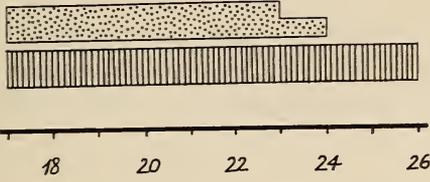
#### Femur:

Der Beginn der Markhöhlenbildung fällt in Tibia, Humerus und Femur auf den 8./9. Bebrütungstag (DANTSCHAKOFF 1908). Aus der Kambiumschicht des Periost dringen Mesenchymzellen und Gefässe durch die von Osteoclasten geschaffene Öffnung im perichondralen Knochen gegen den mehr oder minder verkalkten Diaphysenknorpel vor und bauen ihn ab — so dass inmitten der Diaphyse eine sich vergrössernde, nischenreiche Höhle entsteht: der primäre oder primordiale Markraum. Er enthält vom 11. bis 13. eT das sogenannte primäre Mark, ein lockeres, gefässreiches Mesenchym mit knorpelzerstörender und knochenbildender Funktion. Zwischen seinen verzweigten Bindegewebszellen liegen extravasculär viele reife Neutrophile. Intravasculär beobachten wir Körperblut, angereichert mit Hämoblasten und reifen Granulocyten. Erythroblasten und ihre Folgestadien, sowie Myelocyten fehlen vollkommen.

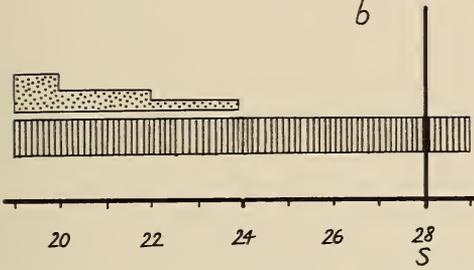
Mit intensiven Hämoblastenmitosen — intravasculärer Erythro- und extravasculärer Granulopoiese — beginnt um den 14. eT die Umwandlung zu rotem blutbildendem Mark und damit die adulte Funktionsweise.



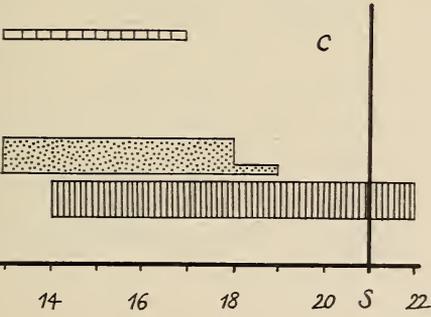
a



b



c



d

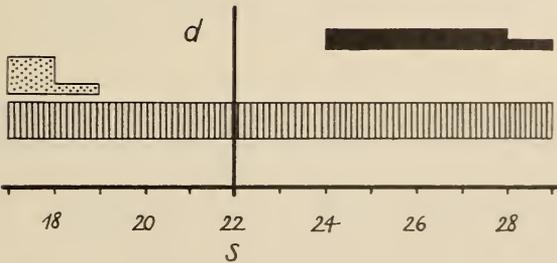


TABELLE I:

a) *Anser*, b) *Anas*, c) *Gallus*, d) *Larus*.

(Zur Legende der Tabellen s. Abkürzungen)

*Anas platyrhynchos* (Stockente), Hausente und Hausgans.

Brutzeit: *Anas* 28 Tage, *Anser* 30 Tage.

Die Ergebnisse für die Wild- und für die Hausente weichen nicht voneinander ab. Sie werden daher gemeinsam dargestellt und zum Schluss mit den Beobachtungen an der Hausgans verglichen.

#### Dottersack :

Hämoblasten und späte rote Entwicklungsstadien bestimmen das Blutbild des 20. eT (Abb. 6). Die ersten Kapillaren kollabieren am 21. eT. Am folgenden Tag lassen sich neben vielen leeren und zusammengefallenen Kapillaren andere beobachten, in denen dicht rote Blutzellen jeden Alters lagern. Letztere schwinden bis zum 24. eT ganz (Abb. 7). Von jetzt bis zum ersten Postembryonaltag finden sich nur noch leere, zusammengefallene und verklebte Kapillaren. Die Endothelien der arteriellen Gefässe verquellen am 1. peT (Abb. 8). Spärliche kleine Granulopoiesenester werden bis zum 20. eT festgestellt, später nicht mehr.

#### Leber :

Vom 13. bis 22. eT besteht die Leber aus dichtem Parenchym, dessen Zellen undeutliche Grenzen und kaum vakuolisieretes Protoplasma besitzen. Nach dem 22. eT nehmen die Plasmavakuolen rasch an Zahl und Grösse zu. Erythropoiese kommt, vom 13. eT bis zum 1. peT in ganz geringem, für die gesamte Hämopoiese völlig bedeutungslosem Ausmass vor. Ob die am 22. eT beobachtete leichte Hämoblastenerhöhung für die Leber oder das allgemeine Blutbild dieses Alters bezeichnend ist, kann nicht entschieden werden. Vom 18. eT bis zum 1. peT finden sich kleine, unbedeutende Granulopoiesenester im perivascularären Bindegewebe.

#### Milz :

Am 17. eT sind rote und weisse Pulpa ausgebildet. Von dieser Zeit bis zum ersten Postembryonaltag lässt sich keine Erythropoiese nachweisen, es sei denn, man bezeichne die wenigen, vereinzelt Erythroblasten und Proerythrocyten als solche.

Granulierte Zellen entstehen vom 17. eT bis zum 1. peT um die Gefässe und grösseren Sinus.

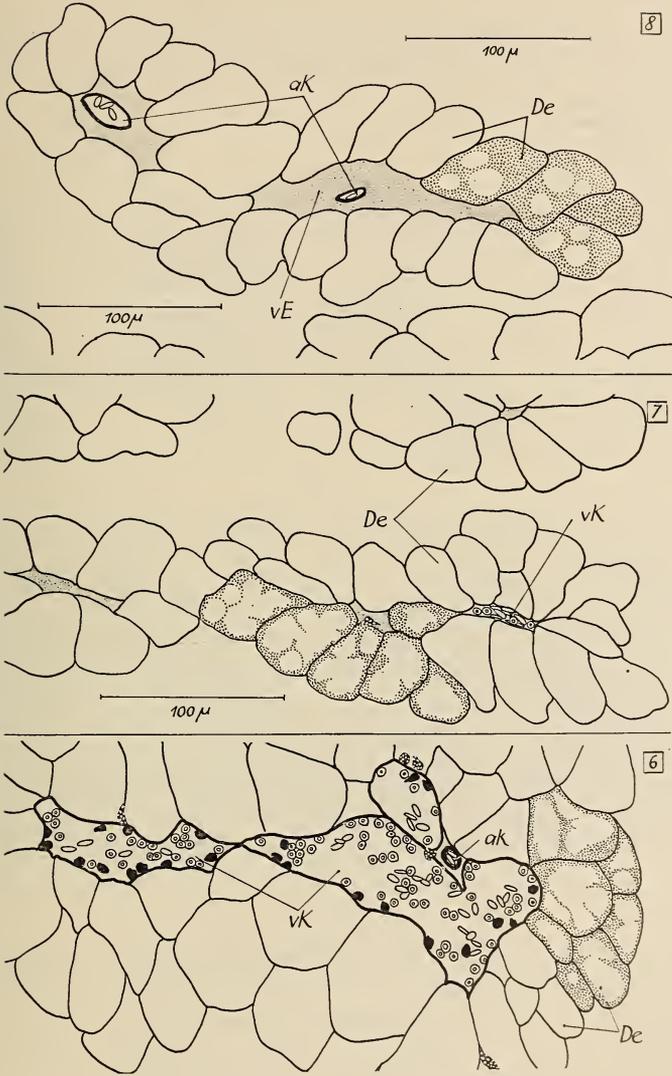


ABB. 6.

Zotten aus dem Dottersack von *Anas*. 18. Embryonaltag.

ABB. 7.

Zotten aus dem Dottersack von *Anas*. 24. Embryonaltag.

ABB. 8.

Zotten aus dem Dottersack von *Anas*. 1. Postembryonaltag.

## Femur:

Am 13. eT wird im Zentrum der Diaphyse die Markhöhle mit vorerst noch sehr lockerem primärem Mark angelegt. (Femurpräparate vom 14. bis 16. eT fehlen). Am 17. eT finden wir voll tätiges, rotes Mark.

Ergänzend zu *Anas* wurde die Hämoipoese der *Anseres* bei 6 Hausgänsen zwischen dem 18. und 26. eT untersucht. In diesem Zeitraum endet am 24. eT die Dottersackerythropoiese. Die Granulopoiese ist im Dottersack, wie auch in der Leber, in der untersuchten Zeit minimal. Erythropoiese fehlt in der Leber ganz, findet sich aber eindeutig, wenn auch in geringer Menge, vom 18. bis 22. eT in der Milz. Das Femurmark ist am 18. eT voll erythro- und granulopoietisch tätig.

*Larus ridibundus* (Lachmöwe).

Brutzeit: 22 Tage.

## Dottersack:

Die Erythropoiese dauert in den venösen Kapillaren der Dottersackzotten bis zum 18. eT. Vom folgenden Tag an kollabieren die Kapillaren. Zwar finden sich noch bis zum 1. peT einzelne intravasculäre Hämoblasten und Hämoblastennester sowie Nester von roten Entwicklungsstadien. Doch kommt ihnen keine Bedeutung für die allgemeine Hämoipoese mehr zu. Häufig hat es den Anschein, als würden diese restlichen Zellen in den Zotten selbst zerstört und resorbiert.

Vom 2. peT an verquellen die Kapillarendothelien und schrumpfen die Entodermzellen.

Die extravasculäre Granulopoiese dauert bis zum ersten Postembryonaltag.

## Leber:

Vom 15. bis 17. eT besteht die Leber aus lockerem, gefässreichem Parenchym. Die Leberzellen sind deutlich gegeneinander abgegrenzt, ihr Protoplasma ist mässig vakuolisiert. Die Kapillaren enthalten reichlich Blutzellen: meist fast reife Erythrocyten — nur ganz selten Hämoblasten — viele Phagozyten.

Zum Schlüpfstag hin wird das Parenchym dicht, die Zellgrenzen undeutlich, das Protoplasma stark vakuolisiert. Vom Schlüpfstag bis zum 2. peT finden sich immer häufiger Hämoblasten — doch



ABB. 9.

*Larus*, 2. Postembryonaltag.

Leberparenchym mit zwei venösen Sinusoiden, die Hämoblasten und Hämoblastenmitosen enthalten.

ABB. 10. (unten)

*Passer montanus*, 1. Postembryonaltag.

Leberparenchym mit venösen Sinusoiden.

keinerlei rote Folgestadien (Abb. 9). Letztere treten erst am 3. und 4. peT in den venösen Sinusoiden in grösserer Anzahl auf. Vom 4. bis zum 6. peT werden rote Zellen jeden Alters gebildet. Zwar bleibt ihre Zahl im einzelnen Schnittbild gering — dürfte jedoch, da das Organ zu diesem Zeitpunkt

bereits ein beachtliches Volumen hat — insgesamt eine recht bedeutsame Höhe erreichen. Am 7. peT kommen nur noch vereinzelte Hämoblasten und reife oder fast reife Erythrocyten vor.

Neutrophile Granulopoiese ist vom 17. eT bis zum 7. peT im Bindegewebe der grösseren, vor allem der arteriellen Gefässe festzustellen.

Vom 2. bis 7. peT treten in der Leber Zellen auf, deren Protoplasma sich wesentlich dunkler, basophiler als das übrige Parenchym anfärbt und die sich häufig leicht aus dem übrigen Zellverband lösen (vergl. Leber, *Melopsittacus*).

#### Milz :

Rote und weisse Pulpa sind am 20. eT klar voneinander unterschieden. Beide bestehen aus dichtem Gewebe und werden bis zum 7. peT zunehmend dichter, wobei die weisse Pulpa die rote immer stärker verdrängt.

Leichte, eindeutige — aber in ihrem Ausmass für die allgemeine Hämopoiese bedeutungslose — Erythropoiese findet sich in den wenigen vorhandenen grösseren Sinus vom 20. eT bis zum 7. peT. Granulierte Zellen liegen während dieser Zeit stets in der Nähe der Trabekel, unter der Kapsel und um die grösseren Sinus.

#### Femur :

Am 15. eT nimmt die Markhöhle die ganze Diaphyse ein und enthält voll tätiges rotes Mark.

Der Schlüpfzustand von *Larus* steht in der Mitte zwischen extremen Nesthockern und Nestflüchtern. Die jungen Hühnervögel verlassen unmittelbar nach dem Schlüpfen den Nistort. Die weitere Fürsorge der Eltern ist gering. Die Jungen sind mit Nestlingsdunen bekleidet und haben weit entwickelte Schwungfedern. Schlüpfende *Anseres* gleichen ihnen weitgehend. Lediglich ihre Schwungfedern entwickeln sich später. Ähnlich ausgebildet ist auch das Dunenkleid der frischgeschlüpften Möwe. Doch verlassen die jungen Tiere, wenn sie nicht gestört werden, das Nest während der ersten Lebensstage nicht. Sie bleiben wochenlang auf die Fütterung durch die Eltern angewiesen. PETERS charakterisiert ihr Verhalten als das von „Platzhockern“. Unter den Möwen zeichnet sich die Dreizehenmöwe durch besonders starke Bindung an den Nistort aus. Unter-

suchungen zu ihrer Hämopoiese — und der eines anderen ausgesprochenen Platzhockers, der Trottellumme (*Uria aalge* Pont.) sind im Gange.

## B) NESTHOCKER

*Melopsittacus undulatus* (Wellensittich).

Brutzeit: 18 Tage.

Dottersack:

Am 10. eT sind die Zotten tief in den Dotter eingesunken. In ihren venösen Kapillaren werden bis einschliesslich zum 14. eT

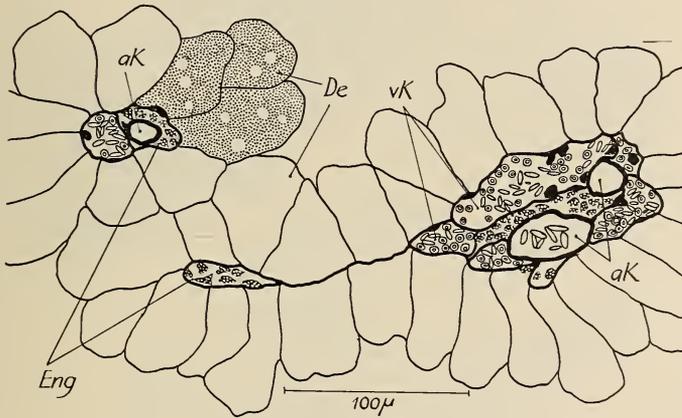


ABB. 11.

Zotten aus dem Dottersack von *Melopsittacus*.  
14. Embryonaltag.

Massen roter Blutzellen jeden Alters gebildet (Abb. 11). Später nimmt der Anteil der mittleren und fast reifen Entwicklungsstadien immer mehr ab — während sich die Hämoblasten vermehren. So ergibt sich am Schlüpfstag das Bild, dicht mit Hämoblasten und Proerythroblasten vollgestopfter, venöser Kapillaren (Abb. 12). Selten kommen in den grösseren Venen Proerythrocyten vor. Diese neue, eigenartige Situation intensivster früher Erythropoiese findet sich bei weit offenen, voll intakten Kapillaren während der ganzen ersten postembryonalen Woche, begleitet von gleich-

zeitig reicher neutrophiler Myelocytenpoiose im extraarteriellen Bindegewebe (Abb. 13, Abb. 14, Abb. 15). Während dieser Zeit nimmt das Volumen des Dottersackes bis zur Grösse eines Stecknadelkopfes ab — die am Schlüpfstag noch recht locker in der Dottermasse liegenden Zotten rücken immer dichter zusammen — ihre Entodermzellen werden zunehmend kleiner. Die starke Granulopoiose des 14. eT klingt während der letzten Bebrütungstage ab — und steigt vom Schlüpfstag an erneut.

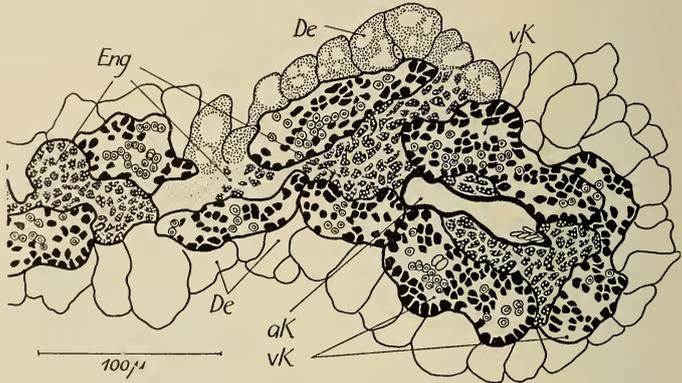


ABB. 12.

Zotten aus dem Dottersack von *Melopsittacus*.  
Schlüpfstag.

#### Leber:

Während das Leberparenchym bis zum 16. eT aus überwiegend untereinander gleichen Zellen besteht, fallen am Schlüpfstag zwei differente Zelltypen auf (Abb. 16): *a*) Stark anfärbende, kleine, meist locker liegende und leicht amöboide Zellen mit ganz fein vakuolisiertem Protoplasma. Der Kern ist gross, hell, sein Chromatin in Randkörnchen angeordnet und besitzt zwei deutliche Nukleoli. Wie weit diese Zellen identisch sind mit den schon bei *Larus* beobachteten „dunklen Leberzellen“, kann nicht bestimmt werden. Sie als Hämoblastenursprungszellen anzusehen (HAFF 1914), halte ich für verfrüht. *b*) Schwach anfärbende, meist grosse im Zellverband liegende Zellen mit undeutlichen Grenzen und hellem, stark vakuolisiertem Protoplasma. Ihr Kern ist gegenüber *a*) blasig aufgetrieben und unscharf konturiert, seine Nukleoli meist undeutlich.

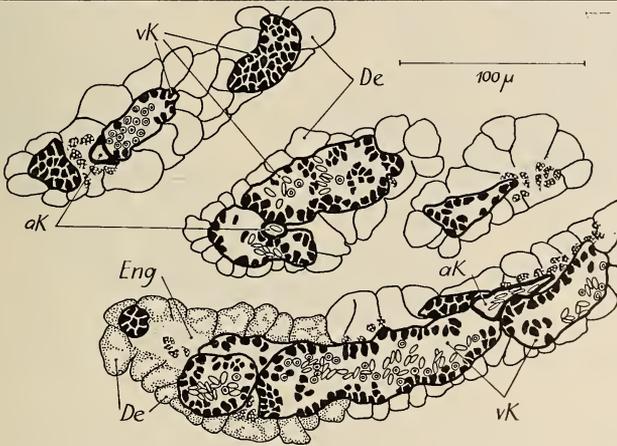
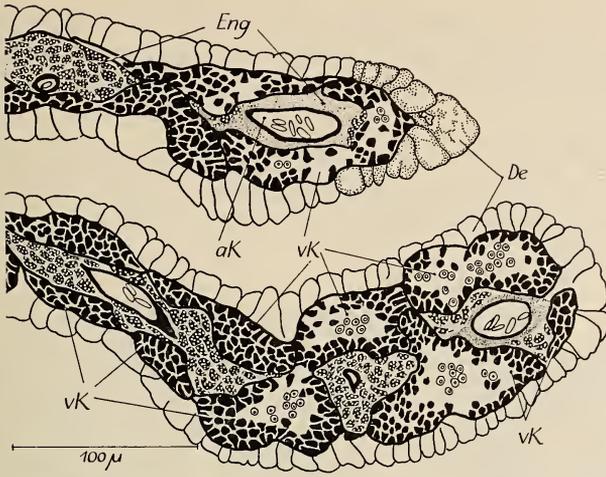


ABB. 13. (unten)

Zotten aus dem Dottersack von *Melopsittacus*.  
4. Postembryonaltag.

ABB. 14. (oben)

Zotten aus dem Dottersack von *Melopsittacus*.  
6. Postembryonaltag.

Am 2. peT sind diese Zellunterschiede verschwunden. Das bis zum 4. peT sehr stark vascularisierte Parenchym wird bis zum 7. peT zunehmend dichter, die Zellgrenzen undeutlicher, das Verhältnis von Kern und Plasma zugunsten des stark vakuolisierten Plasmas verschoben.

Bis zum 16. eT lässt sich keine Blutbildung erkennen. Am Schlüpfstag treten Hämoblasten und wenige Erythroblasten auf. Die zwei Tage später voll einsetzende Erythropoiese aller Altersstadien erreicht um dem 4. peT im histologischen Bild einen ganz leichten Höhepunkt und sinkt am 6. und 7. peT gering. Da jedoch die Leber in der ersten postembryonalen Woche stark wächst, dürfte das gesamte Ausmass der roten Blutbildung vom 2. bis 7. peT ständig steigen.



ABB. 15.

Venöse Kapillaren aus dem Dottersack von *Melopsittacus*.  
6. Postembryonaltag.

(Vergrößerter Ausschnitt von Abb. 14)

Intensive Granulopoiese setzt im Bindegewebe der grösseren Gefässe zwischen dem 3. und 4. peT ein.

Milz:

Am 12. eT besteht die Milz aus dichtem, homogenem Mesenchym, in dem verstreut Hämoblasten, reife Erythro- und Granuloeyten liegen. Am 14. eT haben sich Hämoblasten und Neutrophile stark vermehrt, das Retikulum macht jetzt einen lockeren Eindruck. Zwei Tage später ist es deutlich in locker- und dichtma-

schiges Gewebe differenziert und enthält viele sich deutlich teilende Myelocyten und Hämoblasten. Am Schlüpfstag findet in den Sinus und Sinusoiden der roten Pulpa reiche, frühe Erythropoiese statt.



ABB. 16.

*Melopsittacus*, Schlüpfstag.

Leberparenchym mit hellen und dunklen Leberzellen.  
Zwei venöse Sinusoide sind angeschnitten.

Später schwankt die Bildung roter Blutzellen individuell stark und ergibt bis zum 7. peT kein einheitliches Bild mehr. Einzelne Erythropoieseherde begegneten mir bei allen Tieren, wieweit sie allgemein hämopoietische Bedeutung erlangen bleibt unklar. Die Hämoblastenzahl ist in der ersten postembryonalen Woche durchweg hoch, die Granulopoiese stark. Letztere konzentriert sich mit zunehmendem Alter immer mehr auf das lockere Retikulum unter der Kapsel, um die grossen Sinus und um die Trabekel.

#### Femur :

Die Markhöhlenbildung beginnt am 12. eT. Am 16. eT ist in der zentralen Diaphyse der Knorpel ganz aufgelöst. Während das Mark jetzt noch überwiegend primären Charakter besitzt, nimmt am Schlüpfstag die Zahl der Neutrophilen sehr zu, so dass ein dichtes, an Granulocyten reiches, Mark entsteht, in dem Erythropoiese nur

spärlich in einigen Kapillaren und Sinusoiden vorkommt. Volle Knochenmarkserythropoiese setzt am 1. bis 2. peT ein.

*Columba livia* (Haustaube).

Brutzeit: 17 Tage.

Dottersack:

Vom 6. bis 12. eT werden in den venösen Kapillaren zahlreiche rote Zellen jeden Alters gebildet. Am 13. und 14. eT überwiegen Proerythrocyten und am folgenden Tag geht die Erythropoiese im ganzen stark zurück. Die wenigen, noch funktionsfähigen Kapillaren enthalten Hämoblasten und junge Proerythroblasten, ausserdem späte Proerythrocyten und reife Erythrocyten. Die mittleren Stadien der roten Entwicklungsreihe fehlen nahezu ganz. Am Schlüpftag und erstem Postembryonaltag nimmt die Zahl der Hämoblasten weiter zu. Erythroblasten treten vom 2. peT an auf. An diesem und den beiden nächsten Tagen beobachten wir in den weit offenen venösen Kapillaren intensivste Erythropoiese jeden Alters. Am 5. peT finden sich die ersten verkleinerten Kapillaren mit leicht verquollenen Endothelien. Die Erythropoiese nimmt bis zum 7. peT etwas ab, verglichen mit dem Maximum vom 4. peT.

Die vom 8. eT an auftretenden verstreuten, meist kleinen neutrophilen Granulopoiesenester nehmen am 14. und 15. eT plötzlich sehr zu, so dass am Schlüpftag stärkste neutrophile Granulopoiese vorliegt. Die Zahl der Granulocyten wird vom 2. peT an etwas geringer, bleibt aber bis zum 7. peT gross.

Leber:

Vom 8. bis zum 14. eT besteht das Lebergewebe aus lockerem Parenchym mit deutlichen Zellgrenzen. Es wird am 14./15. eT bedeutend dichter, die Zellgrenzen schwer erkennbar. Verstreut kommt intravasculär Erythropoiese vor mit viel Hämoblasten und Erythroblastenmitosen. An den beiden folgenden Tagen steigt die Bildung junger roter Zellen und erreicht zwischen dem ersten und dritten Postembryonaltag ihr Maximum, um danach zunächst langsam, vom 5. peT an schnell zu sinken. Am 7. peT ist die Erythropoiese unbedeutend. Granulopoieseherde nehmen vom 16. eT bis zum 7. peT im perivasculären Bindegewebe ständig zu.

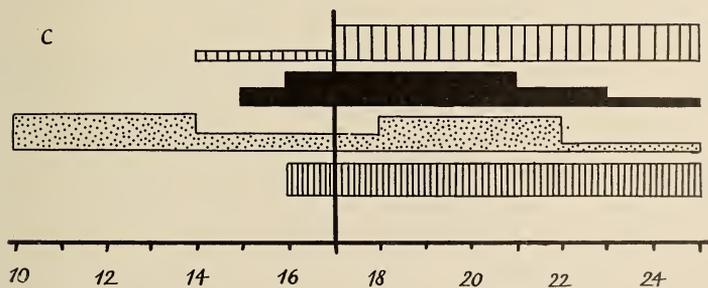
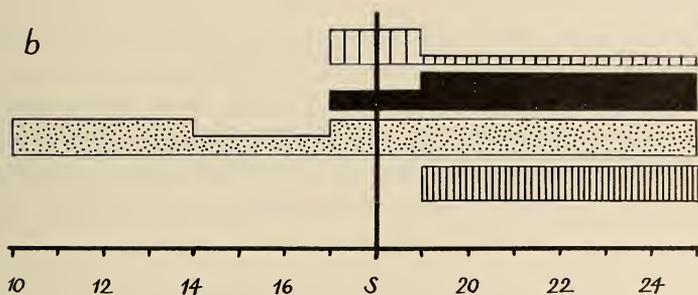
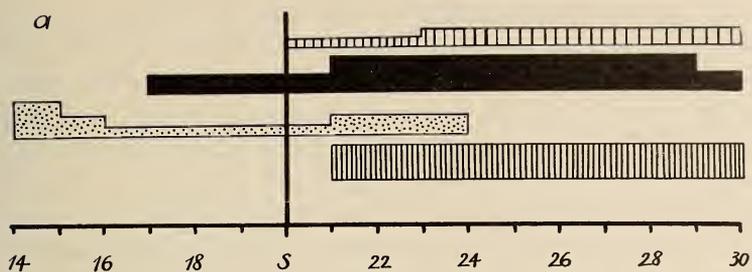


TABELLE II:

a) *Apus*, b) *Melopsittacus*, c) *Columba*.

Milz:

Locker- und dichtmaschiges Retikulum unterscheiden sich am 15. eT kaum, am Schlüpftag deutlich. Die Blutzellinfiltration der Sinus und Sinusoide schwankt bis zum Schlüpftag nach Art und Menge der Zellelemente stark. Entwicklungsstadien der roten Reihe

kommen relativ häufig vor. Ihre Zahl nimmt am ersten Postembryonaltag sehr zu und bleibt während der ersten postembryonalen Woche hoch. Die Granulocytendichte — nicht ihre Gesamtzahl — geht vom 15. eT bis zum 6. peT ständig zurück. Die granulierten Zellen sind am 5. und 6. peT grösstenteils auf das Bindegewebe unter der Kapsel und um die Hauptsinus beschränkt.

Bis zum 4. peT überwiegt die rote Pulpa gegenüber der weissen. In den folgenden Tagen verschiebt sich das Verhältnis etwas zugunsten des dichten, weissen Retikulums.

#### Femur :

Um dem 13. bis 14. eT dringen die ersten Gefässe und Mesenchymzellen in die Diaphyse ein. Die Markhöhle wird bei starkem Wachstum des Knorpelmodells rasch vergrössert. Bereits am 16. eT finden sich Reifungsstadien von Erythrocyten und am Schlüpfstag voll tätiges rotes Mark. Durch die schnelle Entwicklung fällt eine ausgeprägte Phase primären Markes aus.

#### *Apus melba* (Alpensegler).

Brutzeit: 20 Tage.

#### Dottersack :

Am 16. eT lässt die Erythropoiese im Dottersack gegenüber dem 14. eT stark nach — viele Kapillaren kollabieren. Die Zahl solch leerer, zusammengefallener Gefässe nimmt bis zum 19. eT ständig zu. Die intakten Kapillaren enthalten einerseits fast reife Erythrocyten — andererseits Gruppen von Hämoblasten und Proerythroblasten. Dieses Bild ändert sich bis zum 1. peT nicht. Am 2. peT werden neben Gefässen mit verquollenen Endothelien, in denen oft Myelocyten und reife Granulocyten liegen, voll intakte, venöse Kapillaren angetroffen, mit beachtenswerter, wenn auch schwacher Erythropoiese aller Stadien. Am 4. peT enthalten selbst Kapillaren mit verquollenen Endothelien Erythropoiese jeden Alters. Sie ist insgesamt schwach, doch eindeutig und keinesfalls identisch mit der in den äussersten Wandgefässen des Dottersackes immer anzutreffenden Erythropoiese später Stadien. Der Dottersack vom 6. und 8. peT zeigt keine rote Blutbildung mehr.

Neben einzelnen perivasculären Neutrophilen treten am 16. eT kleine Myelocytennester auf. Sie nehmen bis zum 2. peT leicht zu, und sind bereits am 4. peT wieder fast vollständig verschwunden.

#### Leber :

Am 16. eT besteht die Leber aus lockerem, balkenförmigem Parenchym, dessen Zellen sehr deutliche Grenzen und grosse, häufig sich teilende Kerne besitzen. Die Dichte des Gewebes nimmt bis zum 18. eT erheblich zu. Die Zahl der Hämoblasten und Folge-stadien steigt langsam vom 18/19. eT an. Mit dem 2. peT setzt die Erythropoiese — zunächst hauptsächlich früher Entwicklungsstadien — stärker ein. Am 8. peT etwas nachlassend, dauert sie bis zum 10. peT.

Neutrophile Granulopoiese scheint in grösserem Ausmass bis zum 2. peT ganz zu fehlen — und tritt später sehr individuell schwankend auf.

#### Milz :

Am 18. eT besteht die Milz zu etwa gleichen Teilen aus weitmaschigem und — um die arteriellen Kapillaren — aus engmaschigem Retikulum. Im weitmaschigen Gewebe entstehen zahlreiche Granulocyten, in den Sinus und Sinusoiden selten rote Blutzellen. Ihre Zahl nimmt am 4. peT stark zu. Von nun an bis zum 10. peT ist in den Sinusoiden der roten Pulpa intensive Erythropoiese aller Altersstadien anzutreffen.

Zwischen dem 4. und 8. peT verschiebt sich das Massenverhältnis von dichtem und lockerem Retikulum, also von roter und weisser Pulpa, markant zugunsten des weissen Retikulums. Die Zahl und Grösse der Trabekel wächst mit der Grössenzunahme des Organs bedeutend, die Kapseldicke bleibt gleich.

#### Femur :

Am 16. eT beginnt die erste Knorpelauflösung in der Mitte der Diaphyse. Am folgenden Tag füllt lockeres primäres Mark die den zentralen Teil der Diaphyse einnehmende Markhöhle. Das primäre Mark ist am Schlüpftag weit dichter, aber erst vom 2. peT an gewinnt die rote Blutbildung im Femur Bedeutung für das allgemeine Blutbild.

*Passer montanus* (Feldspatz) und *Passer domesticus* (Hausspatz).

Brutzeit: *P. montanus* 11 Tage, *P. domesticus* 12 Tage.

Wir referieren zunächst die Beobachtungen beim Feldsperling und vergleichen sie am Ende des Abschnittes mit den Befunden beim Hausspatz.

#### Dottersack:

Am 9. eT kollabieren die ersten Kapillaren, die meisten jedoch sind voll funktionsfähig und enthalten rote Blutzellen jeden Alters (Abb. 17). Am Schlüpfstag findet sich nur noch ganz vereinzelte Erythropoiese (Abb. 18), an späteren Tagen gar keine mehr — ausser bei einem Tier vom 2. peT, das in wenigen Kapillaren deutliche Erythropoiese früher Stadien mit vielen Hämoblasten zeigt. Für die allgemeine Hämopoiese kommt der roten Blutbildung im Dottersack nach dem 9. eT keine Bedeutung mehr zu.

Neutrophile Granulopoiese lässt sich vom 9. eT bis zum 5. peT feststellen. Die Zellen entstehen auffallenderweise nicht nur extra- sondern auch intravasculär. Die Kapillarendothelien verquellen vom 1. peT an (Abb. 19, Abb. 20).

#### Leber:

Am 9. eT besteht die Leber aus lockerem, grosskernigem Parenchym, in dessen Sinusoiden sich, wie im übrigen Körperblut, verstreut Proerythrocyten und polychromatische Erythrocyten finden. Hämoblasten sind selten. Sie vermehren sich an den folgenden beiden Tagen, so dass am Schlüpfstag die Sinusoide des nun weit dichteren Parenchyms dicht von Hämoblasten, Pro- und Erythroblasten erfüllt sind. Diese Situation dauert bis zum 3. peT (Abb. 10). Vom 4. peT an nehmen die Hämoblasten ab. Auch die Anzahl der übrigen roten Zellen verringert sich, aber nicht das gesamte Ausmass der Erythropoiese, wenn daneben die gleichzeitige starke Grössenzunahme der Leber berücksichtigt wird.

Vom 9. eT bis zum Schlüpfstag vermehren sich die perivascularären neutrophilen Promyeloocyten und Myeloocyten langsam, an den beiden folgenden Tagen sehr stark, so dass von 1. bis 6. peT dichte Massen neutrophiler Granuloocyten jeden Alters im perivascularären Bindegewebe zu beobachten sind.

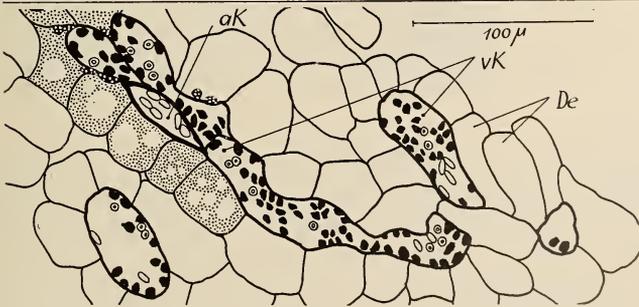
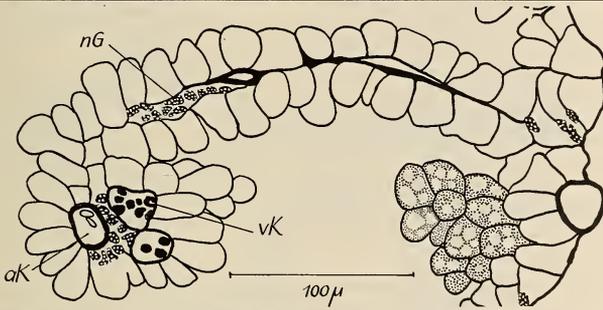
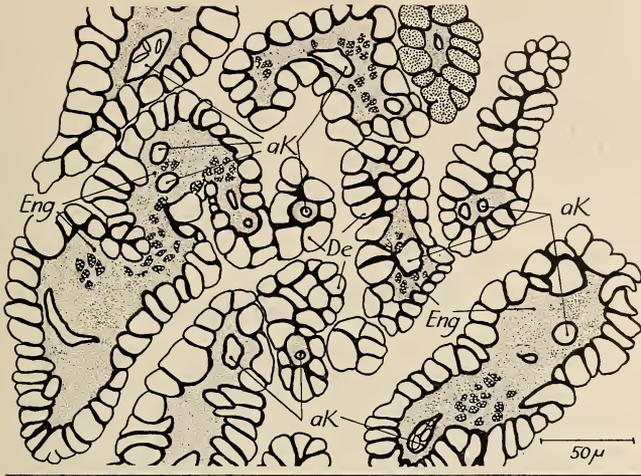


ABB. 17. (unten)

Zotten aus dem Dottersack von *Passer montanus*. 9. Embryonaltag.

ABB. 18. (mitte)

Zotten aus dem Dottersack von *Passer montanus*. Schlüpfstag.

ABB. 19. (oben)

Zotten aus dem Dottersack von *Passer montanus*. 5. Postembryonaltag.

## Milz :

Am Schlüpfstag heben sich lockeres und dichtes Retikulum klar voneinander ab. Granulopoieseherde häufen sich unter der Kapsel, um die Trabekel und grösseren Sinus und lokalisieren sich dort mit zunehmendem Alter immer mehr. Einzelne Erythroblasten und kleine Erythropoieseherde bleiben zwischen dem Schlüpfstag und 4. peT selten. Am 5., 6. und 7. peT tritt reiche Erythropoiese, meist später Entwicklungsstadien auf.

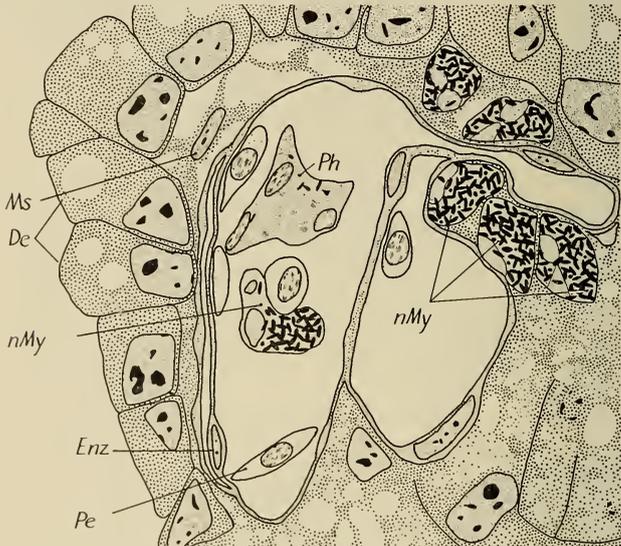


Abb. 20.

Ausschnitt aus einer Zotte des Dottersackes von *Passer montanus*.  
5. Postembryontag.

Drei venöse Sinusoide sind angeschnitten (einer davon leer).

Das Massenverhältnis von roter und weisser Pulpa schwankt während der ersten postembryonalen Woche individuell stark.

## Femur :

Am 9. eT beginnt in der Mitte der Diaphyse die Knorpelauflösung. Am Schlüpfstag hat sich die primäre Markhöhle in der ganzen Diaphyse ausgebreitet. Das primäre Mark ist mit vielen Häm-

blasten und ersten roten Folgestadien im Übergang zum definitiven Mark begriffen, dessen volle Tätigkeit am 1./2. peT einsetzt.

Die Hämopoiese des gleichfalls genau untersuchten Haussperlings deckt sich in den Hauptzügen mit der des Feldsperlings. *Passer domesticus* brütet einen Tag länger als *Passer montanus*.

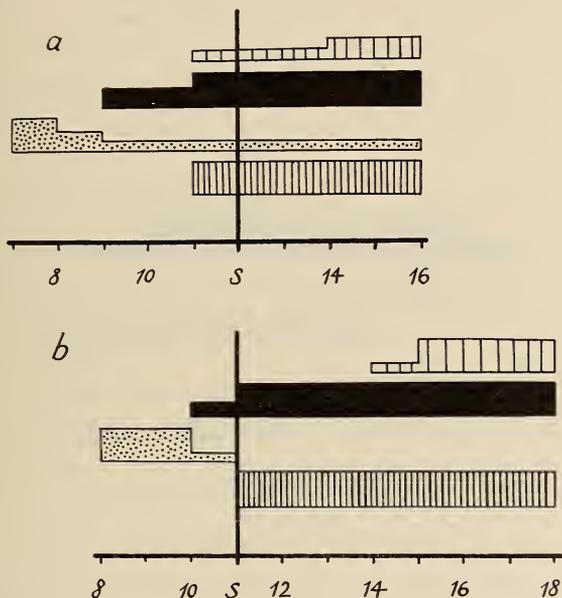


TABELLE III:

a) *Passer domesticus*, b) *Passer montanus*.

Die Erythropoiese endet im Dottersack bei beiden Arten am 9./10. eT. Doch bricht sie beim Feldspatz plötzlich von einem Tag auf den anderen ab — während sie beim Hausspatz gemächlicher ausklingt. Umgekehrt beginnt bei beiden Vögeln die Lebererythropoiese zwar am 10. eT — aber die Blutzellen vermehren sich bei *P. montanus* sofort sehr stark, bei *P. domesticus* dagegen schwach; Erst am 12./13. Entwicklungstag entstehen sie bei beiden Arten in gleichem Ausmass.

Am 12. Entwicklungstag setzt bei beiden Species die Erythropoiese im Knochenmark ein — das bedeutet für *P. montanus* am 1. peT, für *P. domesticus* am Schlüpftag.

*Sturnus vulgaris* (Star).

Brutzeit: 13 Tage.

SANDREUTER (1948) beschreibt die Blutbildung in Leber, Milz und Knochenmark des Staren. Das Geschehen im Dottersack nach dem Schlüpfen wird von ihr nicht behandelt.

## Dottersack:

Etwa zwei Tage vor dem Ausschlüpfen kollabieren die ersten Kapillaren. Die Erythropoiese ist um diese Zeit bereits minimal

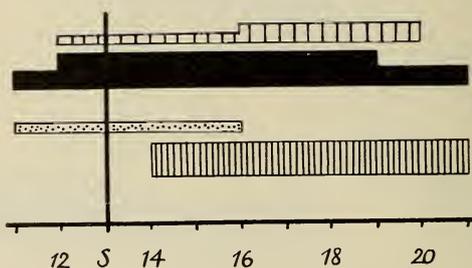


TABELLE IV:

*Sturnus.*

und bedeutungslos. Einzelne Gruppen von Hämoblasten und Erythroblasten finden sich bis zum 3. peT, an dem die Kapillarendothelien verquellen. Starke neutrophile Granulopoiese dauert vom vorletzten Embryonaltag bis zum ersten Postembryonaltag.

## Leber:

Das Leberparenchym wird vom vorletzten Embryonaltag bis zum Schlüpftag erheblich dichter und ärmer an Gefässen. Während dieser Tage vermehren sich die Hämoblasten und Proerythroblasten reich. Vom 1. bis 3. peT zeigt das histologische Bild die grösste Anzahl roter Blutzellen, doch lässt das gesamte Ausmass der Erythropoiese frühestens am 6. peT nach.

Starke neutrophile Granulopoiese setzt mit dem Schlüpftag ein und dauert im perivascularären Bindegewebe der grösseren Gefässe bis zum 8. peT. Vom 6. peT an überwiegen reife Neutrophile.

**Milz :**

Am Schlüpftag unterscheiden sich dichtes und lockeres Retikulum deutlich voneinander. Das lockere Retikulum wird von Massen reifer Neutrophiler und Hämoblasten infiltriert. In den grösseren Sinus kommen vom Schlüpftag bis zum 3. peT hin und wieder Erythroblasten und Proerythrocyten vor. Ihre Zahl wächst am folgenden Tag und bleibt bis zum 7. peT konstant. Auch die Dichte der Neutrophilen ist stetig. Der Anteil der weissen Pulpa am gesamten Volumen der Milz steigt in der ersten postembryonalen Woche.

**Femur :**

Am vorletzten Embryonaltag ist der Knorpel in der zentralen Diaphyse aufgelöst, das primäre Mark aber noch kaum ausgebildet. Es wird bis zum Schlüpftag dicht, an Hämoblasten und reifen Neutrophilen reich — und wandelt sich am 2. peT zu definitivem, rotem Mark um.

*Turdus philomelos* (Singdrossel) und *Turdus merula* (Amsel).

Brutzeit: *T. philomelos* 14 Tage, *T. merula* 14 Tage.

Die Befunde bei Singdrossel und Amsel gleichen einander weitgehend. Wir schildern hier zunächst ausführlicher die Situation bei *T. philomelos* und nennen abschliessend die Züge der Erythropoiese, die bei *T. merula* von *T. philomelos* abweichen.

 **Dottersack :**

Am letzten Embryonaltag sind die meisten Kapillaren kollabiert, ihre Endothelien verklebt. Verstreute, für die gesamte Hämopoiese bedeutungslose, restliche Erythropoiese- und Granulopoiesenester, sowie Gruppen von Hämoblasten finden sich bis zum 3. peT immer wieder, danach nur noch äusserst selten.

**Leber :**

Am letzten Embryonaltag liegen im dichten, kleinzelligen Leberparenchym verstreut Hämoblasten, selten Proerythroblasten und Erythroblasten. Letztere treten, neben sehr vermehrten Hämoblasten, am Schlüpftag zahlreicher auf. Im histologischen

Bild ergibt sich am Schlüpfstag und ersten Postembryonaltag ein Erythropoiesemaximum. Am 2. und 3. peT wird die Anzahl der Zellen der roten Reihe geringer. Entwicklungsstadien der Erythrocyten bleiben bis zum 4. peT, — an dem sie sich in der Nähe der grossen Gefässe ansammeln, — über das ganze Parenchym gleichmässig verbreitet. Am 5. peT geht die Erythropoiese in ihrer Gesamtheit stark zurück. Jetzt kommen nur noch hin und wieder Hämoblasten in dem inzwischen sehr dichten, stark vakuolisierten Parenchym vor.

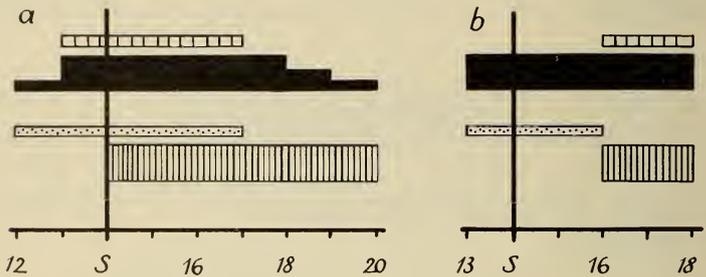


TABELLE V:

a) *Turdus philomelos*, b) *Turdus merula*.

Granulocyten werden vom letzten Embryonaltag bis zum 6. peT im Bindegewebe der grösseren Gefässe gebildet.

Milz:

Dichtes und lockeres Retikulum sind am Schlüpfstag klar getrennt. Die weisse Pulpa überwiegt mengenmässig bei weitem. Im ganzen lockeren Retikulum zeigt sich in der ersten postembryonalen Woche gleichbleibend intensive Granulopoiese, in seinen Sinus und Sinusoiden bis zum 3. peT schwache, doch eindeutige Erythropoiese. Vom 4. bis 6. peT kommen nur noch vereinzelte Erythroblasten und Proerythrocyten vor. Das Mengenverhältnis von roter und weisser Pulpa bleibt während der ersten postembryonalen Woche etwa gleich.

Femur:

Am Schlüpfstag ist die primäre Markhöhle im Zentrum der Diaphyse ausgebildet. Sie enthält sehr dichtes, hämoblastenreiches,

noch primäres Mark, das sich am 1. peT zu voll tätigem, rotem Mark umgewandelt hat.

Bei *Turdus merula* lässt sich keine Milzerythropoiese feststellen. Die Tätigkeit des roten Knochenmarkes beginnt bei ihr ein bis zwei Tage später als bei der Singdrossel.

*Hirundo rustica* (Rauchschwalbe).

Brutzeit: 13 Tage.

Dottersack:

Vom 12. eT an kollabieren die Kapillaren des Dottersackes. Nur noch ein Teil der Tiere zeigt zu dieser Zeit Erythropoiese von Bedeutung. Die ersten verquollenen Kapillarendothelien finden sich vom 2. peT an. In einzelnen intakten Kapillaren lassen sich bis zum 4. peT rote Blutzellen jeden Alters und Hämoblasten feststellen. Noch am 6. peT kommen Proerythrocyten vor. Insgesamt bleibt diese postembryonale Dottersackerythropoiese allerdings gering. Die neutrophile Granulopoiese beschränkt sich während der letzten vier Embryonaltage auf kleine perivascularäre Gruppen und verstreute Einzelzellen. Am Schlüpftag, 1. und teilweise 2. peT treten bei den meisten Tieren Massen neutrophiler Myelocyten auf, die am 4. peT wieder fast ganz verschwinden.

Leber:

Am 10. eT besteht die Leber aus losem, deutlich zelligem, recht vakuolenreichem Parenchym. Es wird zum 12. eT rasch dichter und gefässärmer. Die vom 10. eT bis zum Schlüpftag reiche Erythropoiese erreicht im histologischen Bild am 1. und 2. peT ein Maximum und lässt im ganzen nicht vor dem 6. peT nach.

Bis zum Schlüpftag bleibt die Granulopoiese spärlich. Vom 1. bis 6. peT infiltrieren neben reifen Neutrophilen und Hämoblasten Massen von Myelocyten und Metamyelocyten das perivascularäre Bindegewebe.

Milz:

Am 12. eT differenziert sich das Milzgewebe in dichtes und lockeres Retikulum. Die Zahl der Hämoblasten nimmt leicht,

die der Myelocyten erheblich bis zum 1. peT zu. Erythroblasten und Proerythrocyten kommen zahlreich am 2. peT vor, an den folgenden Tagen selten in den grösseren Sinus. Die Granulopoiese konzentriert sich mit zunehmendem Alter immer stärker auf das lockere Retikulum unter der Kapsel, um die Trabekel und grossen Sinus.

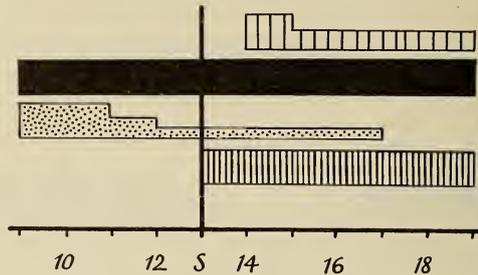


TABELLE VI:  
*Hirundo.*

Der Anteil des lockermaschigen Retikulums nimmt von Schlüpftag an ständig leicht ab, während derjenige des dichten Gewebes wächst.

#### Femur:

Am 12. eT ist der Knorpel im Zentrum der Diaphyse aufgelöst. Die Marklöcher reichen bis zu den Epiphysen und sind von dichtem primären Mark erfüllt. Am Schlüpftag nimmt der Markraum die ganze Länge der Diaphyse ein. In seinem Zentrum finden sich viele intra- und extravasculäre Hämoblasten, beginnende Erythropoiese mit Proerythroblasten und ersten Erythroblasten. Reiche Erythropoiese setzt in der ganzen Diaphyse am 1. peT ein.

### III. DISKUSSION DER ERGEBNISSE

Arbeitsauswahl und Beschränkung werden durch die Frage bestimmt, ob es möglich ist, bestimmte Erscheinungen der Hämopoiese evolutiv zu bewerten; d.h. stammesgeschichtlich ältere, primäre Entwicklungsvorgänge von erdgeschichtlich jüngeren, sekundären zu sondern. Wenn eine solche Bewertung möglich ist,

muss sie zugleich zur Klärung der Verwandtschaft der untersuchten Arten beitragen und kann dadurch zu einem Kriterium der evolutiven Ordnungen der Vogelontogenese werden.

Ausgehend von den beiden extremen Formen der Sauropsidenentwicklung — dem extremen Nestflüchtertum der Reptilien und dem extremen Nesthockertum der Passeres — hat PORTMANN (1935) die Ontogenesetypen der Vögel in sieben Stufen gegliedert, von denen nur die genannt seien, die von mir untersuchte Arten enthalten. An der Basis stehen die Nestflüchter mit früher Flugmöglichkeit (Gallus). Dann führen sie über Nestflüchter mit verzögerter Ausbildung der Flugfedern (Ente, Gans) und voll bedunte, sehende Nesthocker, die früh das Nest verlassen können (Möwe, vgl. S. 578) schliesslich zu blinden, sperrenden Nesthockern mit reduziertem Dunenkleid (Passeres). PORTMANN und seine Mitarbeiter kommen in den folgenden Jahren auf Grund der Bestimmung der Hirnindices und Vermehrungsfaktoren zu einer weiteren Gliederung, die 1952 die Aussage erlaubt, dass die Evolution des Ontogenesetypus der höheren Cerebralisation vorausgeht.

So wurden Kriterien erreicht, die es ermöglichen, einige Merkmale der Vogelontogenese klar als sekundär einzuschätzen: Dazu zählen u. a. zeitliche Entwicklungsverschiebungen wie beispielsweise Wachstumsallometrien, ebenso transitorische Eigenschaften wie z. B. die Ausbildung von Augen- und Ohrenverschluss der jungen Passeres.

Zeitlichen Entwicklungsverschiebungen und transitorischen Funktionen gilt daher unser Hauptaugenmerk bei dem Vergleich der hämopoietischen Organe. Wir werden zuerst das zeitliche Auftreten und Ineinandergreifen der erythropoietischen Funktionen rein beschreibend verfolgen (A). Anschliessend hoffe ich deutlich machen zu können, ob und warum gewisse Erscheinungen primär oder sekundär sind und dass eine solche evolutive Wertung zur Ordnung des oft verwirrenden Vielerleis ontogenetischer Fakten hilft (B).

## A) VERGLEICHENDER ÜBERBLICK

### 1) Dottersack:

Bei allen untersuchten Arten werden frühembryonal in den venösen Kapillaren des Dottersackes rote Blutzellen gebildet. Bei

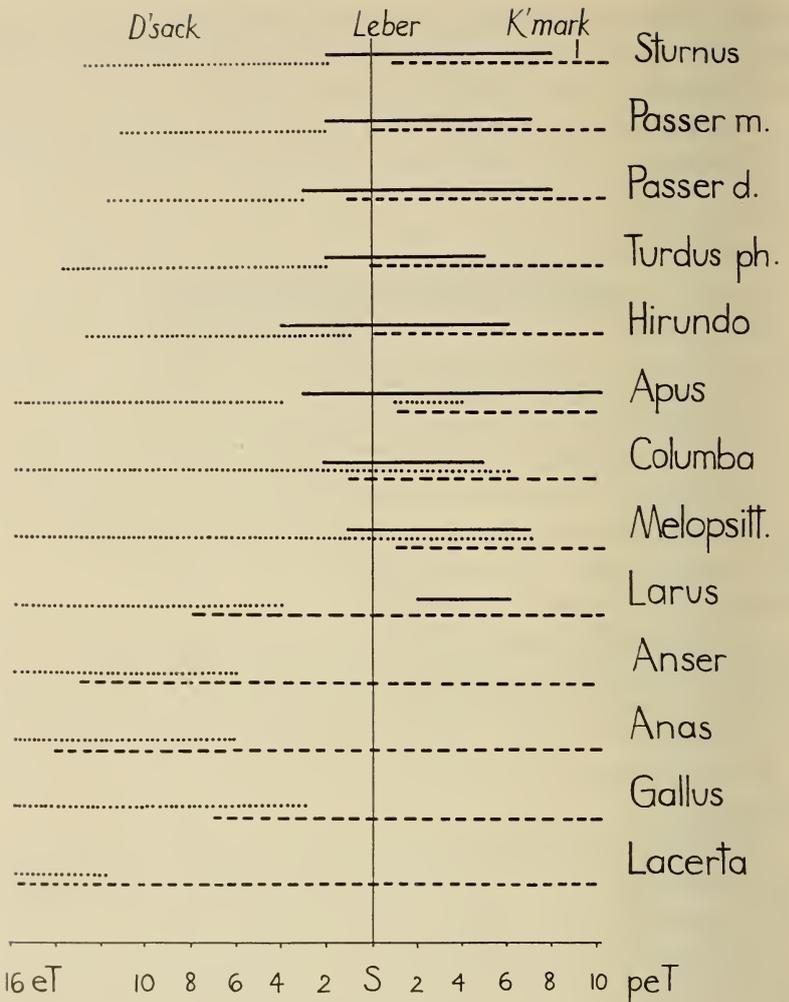


TABELLE VII UND VIII

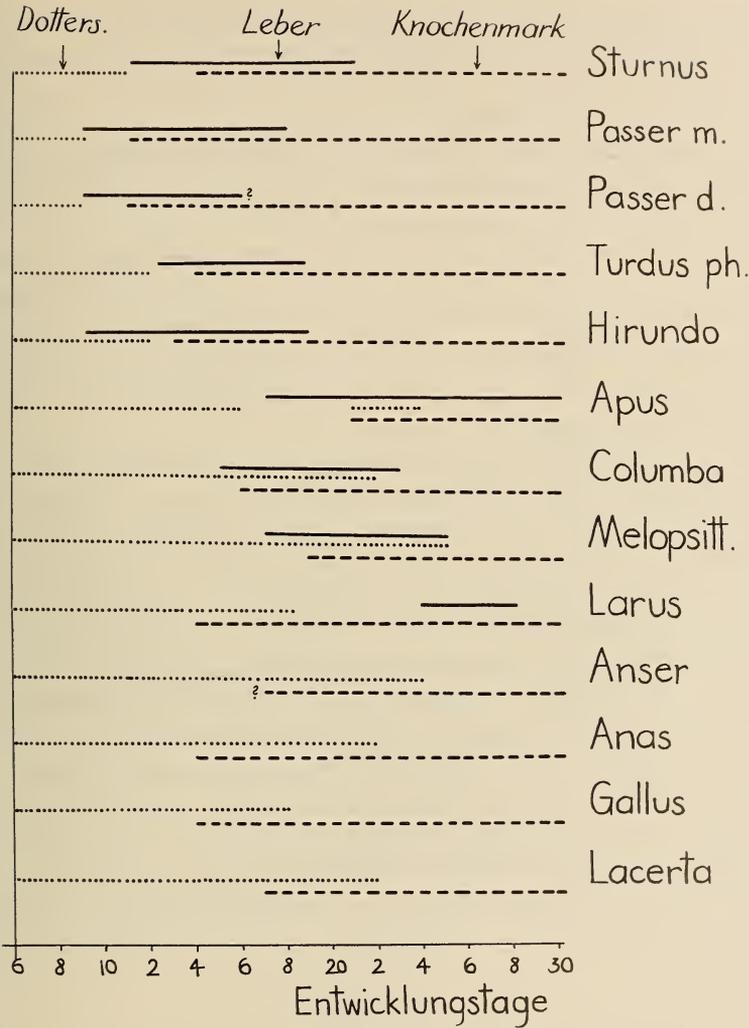
veranschaulichen schematisch das Ineinandergreifen von Dottersack-, Leber- und Knochenmarkserythropoiese:

in Tabelle VII bezogen auf den Schlüpftag,

in Tabelle VIII bezogen auf die Anzahl der Entwicklungstage.

Reptilien und Vögeln ist dies nicht der einzige Ort erythropoietischer Tätigkeit, doch der in dieser Entwicklungsperiode wichtigste.

Die Dottersackerythropoiese endet bei Eidechse, Huhn, Ente, Gans und Möwe zwischen dem 18. und 24. Entwicklungstag — also



bei der Ente, Gans und Eidechse erheblich vor dem Schlüpfmoment.

Taube und Wellensittich schlüpfen am 17. bzw. 18. Bebrütungstag. Ihr Dottersack ist bis zum 15. Embryontag normal erythropoietisch tätig — dann folgt zu der Zeit, zu der er in die Leibeshöhle eingezogen wird, eine Phase verringerter Blutbildung, in der sich nur die Hämoblasten stark weitervermehrten. Am Schlüpfstag bzw. am ersten Postembryontag setzt im Jungvogel erneut starke

Erythropoiese für die ganze erste postembryonale Woche ein. Der histologische Schnitt zeigt jetzt das Bild eines rein hämopoietischen Organs.

Auch beim Alpensegler ist diese postembryonale erythropoietische Tätigkeit des Dottersackes festzustellen. Allerdings bleibt bei ihm im Vergleich zu Wellensittich und Taube das Ausmass der roten Blutbildung sehr gering.

Die Dottersackhämopoiese dauert bei den Passeres bis zum vorletzten Embryonaltag, d.h. sie hört zwischen dem 9. und 12. Entwicklungstag auf. Während der ersten postembryonalen Tage finden sich bei allen Arten einzelne Hämoblasten und kleine Erythropoieseherde, denen jedoch für die Blutbildung insgesamt keinerlei Bedeutung zukommt.

Am Schlüpftag liegt der Anteil des Dottersackes am Totalfrischgewicht des Organismus bei den extremen Nestflüchtern zwischen 10% und 25%, bei den Passeres zwischen 5% und 10% (SCHMEKEL 1960). Die Höhe seines Anteils im Schlüpfmoment, sowie die Geschwindigkeit seiner Resorption hängt nicht von der Dauer der Brutzeit ab. Seine Tätigkeit als ernährendes Organ kann bei den lange brütenden Arten nicht nur bis zum Schlüpftag voll erhalten bleiben — sondern noch gegenüber den kurz brütenden gesteigert sein. Sie muss es nicht. Umso überraschender erscheint es, dass bei den nestflüchtenden Formen mit langer Brutzeit die Erythropoiese in dem grossen — in Hinsicht auf die Ernährung voll funktionstüchtigen — Organ erheblich vor dem Schlüpftag aufhört. Selbst bei 30 Tagen Brutzeit dauert sie maximal bis zum 24. Entwicklungstag. Nach eben dieser Entwicklungszeit endet sie — eine Woche nach dem Schlüpftag — auch bei Wellensittich und Taube.

## 2) Leber:

Rote Blutbildung konnte in der Leber der Eidechse nicht, auch nicht in Ansätzen beobachtet werden.

Sie fehlt bei Huhn, Ente und Gans ebenfalls, wenn auch nicht vollkommen. Eingeschwemmte rote Entwicklungsstadien reifen hin und wieder in den Leberkapillaren aus und die Hämoblastenzahl erscheint im Leberblut gegenüber dem Körperblut manchmal leicht erhöht. Für die gesamte Erythropoiese sind diese ganz vereinzelt, kleinen Erythropoieseherde sicherlich bedeutungslos.

Grössere Bedeutung erlangt die rote Blutbildung in der Möwenleber vom 2. bis 5. Postembryonaltag. Sie bleibt verglichen mit Alpensegler, Wellensittich, Taube und Sperlingsvögeln allerdings schwach.

Alpensegler, Wellensittich und Taube zeichnen sich durch lange und starke Lebererythropoiese aus. Sie beginnt bei allen drei Arten am Schlüpfstag, lässt bei der Taube am Ende der ersten postembryonalen Woche nach, nicht aber bei Alpensegler und Wellensittich.

Sehr reich und deutlich ausgeprägt ist die Lebererythropoiese der Passeres. Sie setzt ein bis drei Tage vor dem Schlüpfstag ein, i.e. am 9. bis 12. Entwicklungstag und dauert bis zum Ende der ersten postembryonalen Woche, teilweise länger. Die erythropoietische Tätigkeit der Leber ist also unabhängig von der Länge der Brutzeit bei nesthockenden Formen mit langer (Alpensegler) und kurzer (Feldspatz) Brutzeit ausgebildet. Sie fehlt dem untersuchten Reptil und den Vögeln mit ausgesprochen primitivem Entwicklungsmodus und kommt in erster Andeutung bei einem typischen Platzhocker (Möwe) vor. Das Phänomen folgt also in klarer Übereinstimmung der Evolutionsreihe von PORTMANN (1935), die auf Grund ganz anderer Merkmale gefunden wurde.

Das postembryonale Leberübergewicht (vgl. PORTMANN 1938) und die postembryonale Lebererythropoiese hängen nicht zusammen. Das Maximum der Leberblutbildung liegt stets in der ersten postembryonalen Woche — das Übergewicht der Leber fällt in den zweiten Teil der Postembryonalzeit (unveröffentlichte Untersuchungen von M. NEFF).

### 3) Milz:

Die Milzerythropoiese bleibt bei der Eidechse, Ente und Huhn äusserst schwach und bedeutungslos. Ebenfalls bedeutungslos, jedoch etwas stärker ist sie bei der Gans und Möwe. Bei allen anderen untersuchten Arten, d.h. den eigentlichen Nesthockern, bekommt sie zumindest zeitweise Einfluss auf die allgemeine Hämopoiese. Doch ist auch bei dieser Gruppe ihr Ausmass sehr schwer abzuschätzen. Bei einigen Individuen tritt starke rote Blutbildung in den Sinusoiden des roten Retikulums auf. Die Blutzellen liegen dicht, zeigen häufig Mitosen und sind zweifellos in der Milz gebildet. Bei

anderen Tieren derselben Art und desselben Alters kommen bald nur frühe, bald nur späte rote Entwicklungsstadien vor, bald wenige Zellen jeden Alters in den grossen Sinus, also an Orten wo eine relativ starke Blutbewegung zu vermuten ist. Wahrscheinlich handelt es sich in diesen Fällen um in die Milz eingeschwemmte, dort festgehaltene und ausreifende Zellen des Körperblutes. SANDREUTER (1948) stellte für den Staren am dritten Postembryonaltag ein Maximum an unreifen Erythrocyten im Körperblut fest — zur gleichen Zeit also, zu der bei ihm die Milzerythropoiese einsetzt! Nur weiteres Milzmaterial und vor allem Blutausrüche können hier Klarheit bringen. Bisher scheint es so, als beginne bei den Passeres, beim Alpensegler und der Taube leichte rote Blutbildung in der Milz zwei bis drei Tage später als in der Leber. Beim Wellensittich setzt sie zwei Tage vor der Lebererythropoiese ein und hört auf, wenn diese anfängt.

Im Ergebnis darf wohl die hämopoietische Potenz der Milz als für Nesthocker und Nestflüchter erwiesen betrachtet werden. Die Milz ist aber in keinem Fall ein für die Erythropoiese entscheidend wichtiges Organ. Doch könnte sie, wie jede zusätzliche Blutbildungsstelle u. U. positiven Selektionswert für die Nesthocker-evolution erhalten, da ein Typus mit vielen Erythropoiesemöglichkeiten evolutiv geeigneter ist, als ein solcher mit weniger.

#### 4) Knochenmark:

Die Markhöhlenbildung setzt bei allen Vögeln mit Ausnahme des Alpenseglers zwischen dem 9. und 13. Entwicklungstag ein. Der Zeitraum von der ersten Knorpelauflösung bis zur ersten Tätigkeit des definitiven roten Markes schwankt von Art zu Art. So dauert die Phase des primären Markes bei *Hirundo* zwei, bei *Melopsittacus* acht Tage. (In Tab. IX bezeichnet die Länge der Geraden die Dauer der Phase primären Markes. Das punktierte Gebiet gibt den Zeitraum an, in dem bei fast allen untersuchten Arten die Markhöhlenbildung einsetzt.)

Die Erythropoiese des roten Knochenmarkes beginnt bei den Sperlingsvögeln, bei Möwe, Huhn, Ente und vermutlich bei der Gans (am 17. Embryonaltag voll tätiges rotes Mark) zwischen dem 12. und 15. Entwicklungstag, bei der Taube und Mauereidechse am 16. Bebrütungstag. Von dem Mittel des 14. Entwicklungstages

weichen die Zeiten vom Wellensittich (19. Entwicklungstag) und Alpensegler (21. Entwicklungstag) ab.

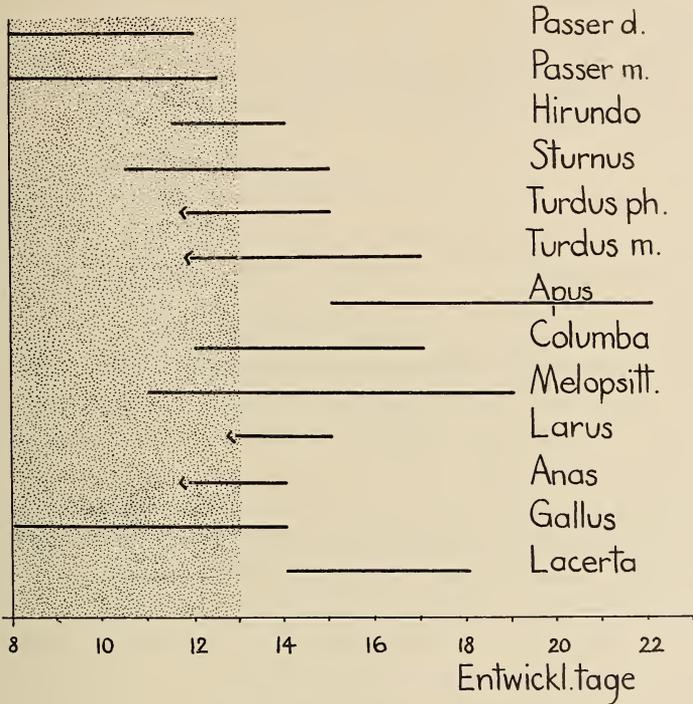


TABELLE IX Legende s. Text

Die rote Blutbildung setzt also im Knochenmark bei den Passeres, bei Taube, Wellensittich und Alpensegler zwischen dem Schlüpftag und zweiten Postembryonaltag ein — bei Huhn, Ente, Gans, Möwe und Eidechse lange vor dem Schlüpftag.

B. STAMMESGESCHICHTLICHE FOLGERUNGEN (Tab. VII-X).

Eine Dauer der Dottersackerythropoiesis von 22 bis 24 Tagen darf wohl als primär angesehen werden. Sie findet sich — innerhalb der Embryonalzeit — bei den Nestflüchtern *Lacerta*, *Anas* und *Anser*, in der Postembryonalzeit bei den Nesthockern *Melopsittacus* und *Columba*, sowie in wechselndem Ausmass bei *Apus*. Huhn und Möwe schlüpfen am 21. bzw. 22. Entwicklungstag. Kurz zuvor endet

um den 18./19. Entwicklungstag ihre Dottersackblutbildung. Es wäre denkbar, dass hier die grosse physiologische Änderung zur Schlüpfzeit den primären Blutbildungsrythmus von 22 bis 24 Tagen gleichsam abbremst.

Bei extremer Verkürzung der Brutzeit und extremem Nesthocker-tum der Passeres wird auch die Blutbildungsperiode des Dottersackes sehr stark verkürzt.

Während bei Eidechse, Huhn, Ente, Gans, Möwe, Taube und Wellensittich — also der oben beschriebenen Gruppe mit primärer langer Dottersackerythropoiese — die Blutbildung im Dottersack unmittelbar durch die des Knochenmarks abgelöst wird, tritt bei den Passeres zwischen ausklingender Dottersack- und einsetzender Knochenmarkscrythropoiese eine zweitägige Lücke auf. Sie wird bei dieser Gruppe mit ihrer kurzen, ausgeprägten Phase abgeschlossenen postembryonalen Wachstums, dem hohen Stoffwechsel in den sich rasch aufbauenden Organen — durch sehr intensive Leberblutbildung überbrückt. Diese besitzt also ausgesprochen transitorische Funktion und darf als sekundäres, für die extremen Nesthocker bezeichnendes Merkmal angesehen werden. Eine solche Zuordnung ist rein statisch. Sie beruht auf vergleichend histologischer Untersuchung, nicht auf der mehr physiologischen Prüfung der Eingliederung der Lebererythropoiese in den Aufbaustoffwechsel. Bei Möwe, Wellensittich und Taube tritt die Lebererythropoiese neben gleichzeitiger Blutbildung in Dottersack oder Knochenmark auf. Hier fehlt ihr also eine eigentliche Überbrückungsfunktion.

Von der Dauer der Brutzeit unabhängige, etwa um den 14. Embryonaltag beginnende Erythropoiese im Knochenmark erscheint als primär gegenüber dem sekundären, auf den Schlüpftag abgestimmten Anfang bei den verschiedenen Nesthockern — sei dieser nun sehr früh wie bei den Passeres oder sehr spät wie beim Alpengler und Wellensittich.

Unabhängig von der Brutzeit und unabhängig vom Funktionsbeginn des definitiven Marks beginnt bei allen untersuchten Arten mit Ausnahme des Alpenglers die Markhöhlenbildung zwischen dem 9. und 13. Entwicklungstag. Beides weist auf die primäre evolutive Wertigkeit dieser Erscheinung.

Fassen wir zusammen welche Erscheinungen als primär, welche als sekundär gelten müssen:

## 1) Primär

- a) Lange Dottersackerythropoiese bis zum 22./24. Entwicklungstag.
- b) Von der Brutdauer unabhängiger Beginn der Knochenmarkerythropoiese um den 14./15. Entwicklungstag.
- c) Unmittelbare Ablösung der Blutbildung im Dottersack durch die des Knochenmarks.
- d) Fehlende Lebererythropoiese.

## 2) Sekundär

- a) Kurze Dottersackerythropoiese, die zwischen dem 9. und 12. Entwicklungstag endet.
- b) Beginn der Knochenmarkerythropoiese um den Schlüpftag.
- c) Keine unmittelbare Ablösung der Blutbildung im Dottersack durch die des Knochenmarkes.
- d) Transitorische Lebererythropoiese.

Bei den untersuchten Arten treten teils nur primäre, teils nur sekundäre, teils beiderlei Züge der Erythropoiese vereint auf:

Die Blutbildung von Huhn, Ente und Gans erscheint als rein primär. Sie deckt sich in der Hauptsache mit derjenigen des untersuchten Reptils.

*Galli* und *Anseres* steht die Möwe nahe mit primärer langer Dottersackhämopoiese, die unmittelbar durch das zeitlich unabhängig vom Schlüpftag einsetzende rote Mark abgelöst wird. *Larus* leitet durch leichte sekundäre Lebererythropoiese über zu den eigentlichen Nesthockern.

Wellensittich und Taube besitzen in primärer langer Dottersackhämopoiese, die unmittelbar vom Knochenmark abgelöst wird primäre Merkmale vereint mit sekundären, wie Lebererythropoiese und um den Schlüpftag einsetzende Blutbildung im Knochenmark.

Die primäre lange Dottersackhämopoiese des Alpenseglers wird nicht unmittelbar von der des Knochenmarkes abgelöst. Das trennt ihn von Wellensittich und Taube einerseits, den Passeres andererseits.

Letztere zeigen mit transitorischer Lebererythropoiese und frühem Ende der Dottersackhämopoiese, sowie früh um den Schlüpftag einsetzendem roten Mark ausgeprägten sekundären Blutbildungscharakter.

In dieser Zusammenstellung fallen zunächst die beiden extremen Gruppen auf: Rein primäre Züge charakterisieren die reinen Nestflüchter, nur sekundäre Züge die extremen Nesthocker (Tab. X).

PRIMÄR	<i>Gallus</i>	<i>Anseres</i>	<i>Larus</i>	<i>Columba</i>	<i>Melopsitt.</i>	<i>Apus</i>	<i>Passeres</i>	SEKUNDÄR
								Transitorische Lebererythropoese
								Kurze Dottersackerythrop.
								Keine direkte Ablösg. Dsack / K mark
								Kmarkery. beginnt um d. Schlupftag
								Lebererythropoese vorhanden
Lange Dottersackerythrop								
Direkte Ablösung Dsack / K mark								
Kmarkery. beginnt vor d. Schlupftag								
Lebererythrop fehlt								

TABELLE X

Über die Einordnung dieser Gruppen, also *Galli*, *Anseres* und *Passeres* herrscht relative Klarheit. Die Stellung der übrigen untersuchten Arten ist umstrittener. Sie alle vereinen auf unterschiedliche Weise primäre und sekundäre Merkmale der Blutbildung. Die Lebererythropoese tritt bei ihnen in wechselnder Dauer und Stärke auf. Ihre zeitliche Eingliederung schliesst eine unmittelbare transitorische Funktion wie bei den *Passeres* aus. Blutbildung im Knochenmark setzt bei der Möwe unabhängig, bei Wellensittich, Alpensegler und Taube abhängig von der Brutdauer ein. Sie löst bei Taube, Wellensittich und Möwe die Hämopoese im Dottersack unmittelbar ab, bei *Apus* hingegen nicht. Die lange Dauer der Dottersackhämopoese bis zum 22./24. Entwicklungstag stimmt bei allen vier Arten überein. Sie kann bei Taube, Wellensittich und Möwe als primär gewertet werden. Bei *Apus* bleibt vorerst fraglich, was bei ihm ursprüngliche lange Dauer, was sekundäre Entwicklungsverzögerung ist.

Die Vielfalt, in der stammesgeschichtlich alte und jüngere Züge der Blutbildung bei Möwe, Alpensegler, Wellensittich und Taube

vereinigt sind, spricht dafür, dass die Verkürzung der Brutzeit als ein Mosaik vieler Vorgänge gedacht werden muss. Unterschiedlich ineinandergreifend haben sie in vielen Evolutionslinien zu den heutigen Nesthockern geführt.

#### IV. EINORDNUNG DER ERYTHROPOIETISCHEN VORGÄNGE IN EIN ALLGEMEINES BILD DER VOGELONTOGENESE.

Wenn wir versuchen die hämopoietischen Vorgänge in ein allgemeines Bild der Vogelontogenese einzugliedern, so drängt es sich auf, die Entwicklungserscheinungen in zwei grosse Gruppen zu ordnen:

1) Eigenschaften und Funktionen deren Ausbildung durch die Brutdauer, bzw. die Dauer von Präjuvenil- — und Juvenilzeit bestimmt werden. Diese Erscheinungen treten also absolut gerechnet in sehr verschiedenem Entwicklungsalter auf — relativ betrachtet dagegen stets im gleichen Abschnitt der Brutzeit. Ein Teil von ihnen steht in klar erfassbarer, funktioneller Beziehung zu Anforderungen des Milieuwechsels beim Schlüpfen.

2) Erscheinungen die bei Nesthockern und Nestflüchtern zum absolut gleichen Zeitpunkt der Entwicklung auftreten. Sie erweisen sich einheitlich als primär.

Ad 1) Der Abbau und Umbau der Urniere zum Nebenhoden oder Nebenovar verläuft mit langer oder kurzer Brutzeit koordiniert. Das Maximum der Urnierenfunktion liegt bei allen untersuchten Formen im dritten Viertel der Brutzeit (STAMPFLI 1950). Das Blutbild (SANDREUTER 1948) zeigt bei Huhn und Star gleicherweise in der ersten postembryonalen Woche eine starke Vermehrung der unreifen Erythrocyten und zwischen dem 5. und 10. Postembryonaltag Leukocytenkreuzung (Neutrophile gegen Lymphocyten). Das frühe Ende der Dottersackerythropoiese und die früh beginnende Tätigkeit des roten Markes der Passeres sind auf den Schlüpftag abgestimmt, ebenso wie die spät einsetzende Knochenmarkssery-

thropoiese von Alpensegler, Wellensittich und Taube. Bei all diesen Erscheinungen verlangt meist die Entscheidung, ob es sich um primäre oder sekundäre Merkmale handelt die genaueste Prüfung. So konnte WEBER aufzeigen (1950), dass epithelialer Nasenverschluss und Eizahn primär, Augen und Ohrenverschluss dagegen sekundär sind, wie die meisten transitorischen Phänomene: Schnabelwulst und Sperrachenfärbung (WACKERNAGEL 1954), Versenkung der Federanlagen (GERBER 1939 und BURCKHARDT 1954), Funktionsanpassungen des Enddarmes und der Kloake und die Lebererythropoiese.

Ad 2) Um den 12. bis 14. Entwicklungstag erfolgt die Differenzierung der Hauptkerngebiete des Vorderhirns (HAEFELFINGER 1958), um den 11. Entwicklungstag beginnt die Markscheidenentwicklung (SCHIFFERLI 1948). Die volle Anlagenzahl der ersten Federfolge ist bei Nesthockern und Nestflüchtern gleichzeitig erreicht (GERBER 1939 und BURCKHARDT 1954). Die endgültige Schlingenbildung des Darms erfolgt um den 14. Entwicklungstag (Joos 1942). Auch die Anlage der Drüsenschicht des Magens (Joos 1952) und die Übergabe der Funktion des Mesonephros an den Metanephros (STAMPFLI 1950) ist bei verschiedenen Formen zur gleichen Zeit nachgewiesen worden. Bei Star und Huhn treten die entsprechenden Leukozytenarten am gleichen Tag zum ersten Mal im Blut auf: Neutrophile, Eosinophile, Basophile und Lymphocyten am 13./14. Entwicklungstag, Monocyten am 18. Entwicklungstag und Plasmazellen am 41. Entwicklungstag (SANDREUTER 1948). Die Markhöhlenbildung beginnt im Femur zwischen dem 9. und 13. Entwicklungstag.

Die Zuordnung einer Entwicklungserscheinung zur ersten oder zweiten Gruppe ist nur bei ihrer sehr genauen Abgrenzung möglich. Das sei am Beispiel des Dottersackes erläutert: Das Einziehen des Dottersackes ist eindeutig dem Schlüpftag zugeordnet — zählt also zu Gruppe 1). Seine bis zum 22./24. Entwicklungstag dauernde hämopoietische Funktion ist insgesamt sicher unabhängig vom Schlüpftzeitpunkt, zählt somit zu Gruppe 2). Liegen Schlüpftdatum und primäres Ende der erythropoietischen Funktion nahe beieinander, so beeinflussen sie sich (*Gallus* und *Larus*). Über das Ende der ernährenden Funktion wissen wir, dass es unabhängig vom Zeitpunkt des Einziehens und von der Dauer der Hämopoiese ist. Es handelt sich hier also um drei ganz

getrennt voneinander zu betrachtende und bewertende Erscheinungen.

Ich glaube, dass mit den Phänomenen der zweiten Gruppe, in ihrem Entwicklungsablauf relativ wenig wandelbare, stammesgeschichtlich alte Merkmale erfasst sind, die auf jeden Fall einen ganz bestimmten Zeitraum zur Ausbildung benötigen. Ein Teil von ihnen erreicht bei allen Vögeln um den 12. bis 14. Entwicklungstag einen charakteristischen, ähnlichen Ausbildungsgrad. Erst wenn dieser vorhanden ist, können zeitliche Entwicklungsverschiebungen und transitorische Funktionen Bedeutung erlangen und wirksam werden. Die kürzesten bekannten Brutzeiten von 11 bis 12 Tagen entsprechen diesem Termin. Die Reifungserscheinungen vom 12. bis 14. Entwicklungstag setzen also evolutiven, den Schlüpftermin betreffenden Vorgängen — deren Auswirkungen wir als transitorische Bildungen und zeitliche Entwicklungsverschiebungen beobachten — eine untere Zeitgrenze. Wenn wir von einem Stadium „potentieller Schlüpfreife“ sprechen (vgl. PORTMANN 1959, 1961, HAEFELFINGER 1958, JOOS 1942 und 1952), so müssen wir dabei stets im Auge behalten, dass diese Bezeichnung lediglich den Zustand einer Merkmalsgruppe meint, und dass ein sehr kompliziertes (u. a. Betreuung durch den Altvogel) bzw. langes Geschehen notwendig ist, um die „Reife“ für den ganzen Organismus zu verwirklichen.

Zur Lösung der Frage ob und wie Erscheinungen der Hämopoiese evolutiv zu bewerten sind, bewährt es sich also, den Zeitpunkt ihres Auftretens vergleichend sehr genau zu beachten. Phänomene der Ontogenese, die bei Vertretern mit extrem verschiedener Entwicklungsart und -dauer gleichzeitig reifen, dürfen allgemein als stammesgeschichtlich alt angesprochen werden. Bei Erscheinungen deren Ausbildung durch die Ontogenesedauer bestimmt wird, verlangt die Entscheidung ob sie primär oder sekundär seien, stets eine sehr genaue Einzelprüfung. Das unterschiedliche Zusammenspiel von primären und sekundären Zügen der Ontogenese lässt auf die phylogenetischen Zusammenhänge der Arten und Gruppen schliessen. Vorerst freilich nur soweit, dass wir sagen können: Die unterschiedliche Weise, auf welche die untersuchten Nesthocker primäre und sekundäre Erscheinungen der Erythropoiese vereinen, bestätigt die Meinung, dass sie in vielen Evolutionslinien entstanden sind. Die Frage nach dem „Wie“ im Sinne

von Praecedensfeststellungen (EDINGER, PORTMANN) bleibt völlig offen. Wie weit diese Frage für das ganze Phänomen der Hämopoiese zu stellen ist — und einer Lösung nähergebracht werden kann, müssen weitere Untersuchungen zeigen.

## ZUSAMMENFASSUNG

I. Die Erythropoiese in Leber, Milz, Dottersack und Knochenmark wird bei Nesthockern und Nestflüchtern mit unterschiedlicher Brutdauer bis ans Ende der ersten postembryonalen Woche geprüft. Sechs Arten der *Passeres*, *Apus*, *Melopsittacus* und *Columba* werden als Vertreter der Nesthocker untersucht — *Larus*, zwei *Anatiden*, *Gallus* und *Lacerta* als Vertreter der Nestflüchter.

II. Die Blutbildung im Dottersack endet bei *Lacerta* und den *Anatiden* 3 bis 8 Tage vor dem Schlüpfen, bei den *Passeres*, *Larus*, *Apus* und *Gallus* um den Schlüpftag. Sie bleibt bei *Melopsittacus* und *Columba* mindestens eine Woche nach dem Schlüpfen voll erhalten.

III. Rote Blutbildung findet sich in der Leber der *Passeres*, von *Columba*, *Melopsittacus*, *Apus* und andeutungsweise bei *Larus*. Sie fehlt den *Anatiden*, *Gallus* und *Lacerta*.

IV. Bei *Lacerta*, *Gallus*, *Anatiden*, *Larus*, *Melopsittacus* und *Columba* wird die Dottersackhämopoiese unmittelbar durch die des Knochenmarkes abgelöst. Bei den *Passeres* überbrückt die Lebererythropoiese die Lücke zwischen Dottersack- und Knochenmarksblutbildung. *Apus* zeigt abweichendes Verhalten.

V. Die Tätigkeit des roten Markes im Femur beginnt bei den *Passeres*, *Melopsittacus*, *Apus* und *Columba* um den Schlüpftag, — bei *Lacerta*, *Gallus*, *Anatiden* und *Larus* lange vor dem Schlüpftag am 14. Embryonaltag.

Die erste Knorpelauflösung in der Diaphyse des Femurs erfolgt bei allen untersuchten Arten ausser *Apus* zwischen dem 9. und 13. Entwicklungstag.

VI. In der Diskussion wird versucht stammesgeschichtlich ältere, primäre von stammesgeschichtlich jüngeren, sekundären Zügen der Erythropoiese zu sondern. Dabei fällt eine Gruppe von Entwicklungserscheinungen auf, die bei Nesthockern und Nest-

flüchtern gleichzeitig reifen. Ein wichtiger Teil dieser, stammesgeschichtlich wohl sehr alten Phänomene, tritt um den 12. bis 14. Embryonaltag auf.

Extreme Nestflüchter besitzen nur primären Blutbildungsmodus während die *Passeres* die meisten sekundären Merkmale aufweisen. Die übrigen Nesthocker vereinen in unterschiedlicher Weise alte und neuere Züge. Das bestärkt die Einsicht, dass die heutigen Ontogenesetypen in vielen Evolutionslinien entstanden sind.

## RÉSUMÉ

I. L'auteur étudie la formation des érythrocytes au cours de l'ontogénèse des oiseaux en comparant des nidicoles et des nidifuges de durée d'incubation différente. L'examen comprend la période embryonnaire et la première semaine de la période postembryonnaire. Le groupe des nidicoles embrasse six espèces de Passeraux, *Apus*, *Melopsittacus* et *Columba*, — celui des nidifuges: *Larus*, deux Anatidés et *Gallus*, plus un reptile, *Lacerta*. Le foie, la rate, le sac vitellin et la moelle osseuse sont étudiés comme organes hématopoïétiques.

II. La formation embryonnaire des érythrocytes dans le sac vitellin est terminée chez *Lacerta* et les Anatidés 3 à 8 jours avant l'éclosion; elle est achevée le jour même de l'éclosion chez les Passeraux, *Larus*, *Apus* et *Gallus*. Chez *Melopsittacus* et *Columba* cette activité est maintenue au moins pendant une semaine après la période embryonnaire.

III. L'érythropoïèse hépatique existe chez les Passeraux, chez *Columba*, *Melopsittacus*, *Apus* et à l'état de traces chez *Larus*. Elle est absente chez *Lacerta*, *Gallus* et les Anatidés.

IV. Chez *Lacerta*, *Gallus*, *Larus*, *Melopsittacus*, *Columba* et les Anatidés, l'érythropoïèse du sac vitellin est immédiatement suivie par celle de la moelle osseuse. Chez les Passeraux par contre, c'est l'érythropoïèse du foie embryonnaire qui fait la transition entre la formation du sang du sac vitellin et celle dans la moelle. *Apus* présente un cas particulier.

V. L'activité de la moelle osseuse rouge dans le fémur commence bien avant le 14<sup>e</sup> jour embryonnaire chez *Lacerta*, *Gallus*, *Larus* et

les Anatidés, chez les Passeraux ainsi que chez *Melopsittacus*, *Apus* et *Columba* elle débute, à peu près, à l'éclosion.

Chez toutes les espèces examinées (à l'exception d'*Apus*) la première dissolution du cartilage dans la diaphyse fémorale commence entre le 9<sup>e</sup> et le 13<sup>e</sup> jour de développement.

VI. L'analyse permet de séparer des caractères archaïques, primaires de l'érythropoièse et à leur opposer des traits phylogénétiquement secondaires, plus récents. Un groupe important des traits primitifs apparaît autour du 12<sup>e</sup> au 14<sup>e</sup> jour embryonnaire.

Les nidifuges extrêmes ne possèdent que les traits primitifs de l'érythropoièse, tandis que les Passeraux présentent un maximum de traits évolués. Les autres nidicoles groupent, de façon variée, des caractères archaïques et des caractères évolués. Notre analyse est en faveur de l'hypothèse que les formes actuelles de l'ontogénèse des oiseaux sont le résultat de lignes évolutives multiples.

## SUMMARY

I. This paper deals with the formation of erythrocytes in birds up to the end of the first postembryonic week. Liver, spleen, yolk sac and bone marrow have been examined. Nidifugous and nidicolous birds with different incubation periods are compared: Nidicolous types such as Passeres, *Apus*, *Melopsittacus* and *Columba*; nidifugous birds such as *Larus*, two Anatidae, *Gallus*. *Lacerta* as a reptile.

II. In *Lacerta* and the Anatidae hematopoiesis goes on up to the 3rd-8th day before hatching. In Passeres, *Larus*, *Apus* and *Gallus* it ends around the time of hatching. In *Melopsittacus* and *Columba* hematopoiesis is still found during the first postembryonic week.

III. Passeres, *Columba*, *Melopsittacus*, *Apus* and *Larus* (to a lesser degree) show erythropoiesis in the liver, while it does not occur there in the Anatidae, *Gallus* and *Lacerta*.

IV. In *Lacerta*, *Gallus*, Anatidae, *Larus*, *Melopsittacus* and *Columba* hematopoiesis in the yolk sac is immediately followed by erythropoiesis in the bone-marrow. In the Passeres, however,

hepatic erythropoiesis fills the gap between hematopoiesis in the yolk sac and the bone marrow. *Apus* is different.

V. In Passeres, *Melopsittacus*, *Apus* and *Columba* the activity of the red bone-marrow in the femur begins around the time of hatching, in *Lacerta*, *Gallus*, the Anatidae and *Larus* much earlier, namely around the 14th embryonic day.

In all species except *Apus* dissociation of the cartilage in the diaphysis starts between the 9th and 13th day of development.

VI. This analysis makes it possible to distinguish archaic, primary features from phylogenetically younger, secondary features. It is striking that certain phenomena appear synchronously in nidicolous and nidifugous birds. An important part of these, probably phylogenetically old features, appear around the 12th to 14th embryonic day.

Extreme nidifugous species show only the primary mode of erythropoiesis whereas the Passeres exhibit most of the secondary features. The rest of the nidicolous birds combine both archaic and evolved features in different ways. Our analysis favours the hypothesis that the present forms of bird ontogenesis result from distinct evolutionary lines.

ABKÜRZUNGEN

Hbl	Hämoblast	hL	helle Leberzelle
Hblm	Hämoblastenmitose	dL	dunkle Leberzelle
Pebl	Proerythroblast	Lk	Leberzellkern
Ebl	Erythroblast	De	Dotterentoderm
Pe	Proerythrocyt	Ds	Dotterschollen
E	Erythrocyt	Spl	Splanchnopleura
G	Granulocyt	vE	verquollenes Endothel
nG	neutrophiler Granulocyt	Eng	verquollenes Endothel mit Granulocyten
My	Myelocyt	aK	arterielle Kapillare
nMy	neutrophiler Myelocyt	vK	venöse Kapillare
nPmy	neutrophiler Promyelocyt	eT	Embryonaltag
Ph	Phagozyt	peT	Postembryonaltag
Ms	Mesenchymzelle		

TABELLEN I-VI.

Die Ziffern der Abzisse bedeuten die Anzahl der Entwicklungstage. Der senkrecht schwarz markierte Tag ist der Schlüpftag.

Fein gestreift	=	Femurerythropoiese
Punktiert	=	Dottersackerythropoiese
Schwarz	=	Lebererythropoiese
Breit gestreift	=	Milzerythropoiese

## LITERATURVERZEICHNIS

- BURCKHARDT, D. 1954. *Beitrag zur embryonalen Pterylose einiger Nesthocker*. Rev. Suisse Zool. 61.
- CWILICH, R. 1960. *Zur Kenntnis der Vorgänge im Dottersack der Ringelnatter*. Verh. d. Naturf. Ges. in Basel, 71.
- DANTSCHAKOFF, W. 1908. *Die erste Entstehung der Blutzellen beim Huhn und der Dottersack als Blutbildendes Organ*. Anat. Hefte 37.
- 1909. *Untersuchungen über die Entwicklung von Blut und Bindegewebe bei Vögeln*. Arch. f. mikr. Anat. 73.
- 1916. *Ueber die Entstehung des Blutes in den Blutbildungsorganen (Area vasculosa, Dottersackanhänge, Knochenmark, Thymus, Milz und lockeres Bindegewebe) bei Tropidonotus natrix*. Arch. mikr. Anat. 87.
- 1917. *The Position of Respiratory Vascular Net in the Allantois of the Chick*. Amer. Journ. of Anat. 21.
- GERBER, A. 1939. *Die embryonale und postembryonale Pterylose der Alectoromorphae*. Rev. Suisse Zool. 46.
- HAEFELFINGER, H. R. 1958. *Beiträge zur vergleichenden Ontogenese des Vorderhirns bei Vögeln*. Basel, Helbing und Lichtenhahn.
- HAFF, R. 1914. *Bindegewebs- und Blutbildungsprozesse in der embryonalen Leber des Huhnes*. Arch. mikr. Anat. 84.
- JOOS, Ch. 1942. *Vergleichende Ontogenese des Darmtractus von Melospittacus undulatus*. Verh. Nat. Ges. Basel 53.
- 1952. *Untersuchungen über die Histogenese der Drüsenschicht des Muskelmagens bei Vögeln*. Rev. Suisse Zool. 59.
- KINGSBURY Janet and others. 1956. *The Development of the liver of the Chick*. Anat. Record 124.
- KITAEVA, O. N. 1939. *Breed determined differences in blood indices of fowls*. C. r. d. l'Acad. des Sciences de l'URSS 25.
- KLIMA, M. 1957. *Entwicklungsverlauf der Bursa Fabricii*. Acta Soc. Zool. Bohemoslovenicae.
- 1958. *Beitrag zur Morphologie der Bursa Fabricii der Vögel*. Sylvia (Universität Prag).
- MAXIMOW, A. 1927. *Hdbch. d. mikr. Anat. d. Menschen*, 2, I.
- MJASSOJEDOFF, S. W. 1926. *Die Zellformen des Bindegewebes und des Blutes und die Blutbildung beim erwachsenen Huhn*. Folia Haematol. 32, IV.
- PORTMANN, A. 1935. *Die Ontogenese der Vögel als Evolutionsproblem*. Acta biother. 1.
- 1938. *Beiträge zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklung der Vögel*. Rev. Suisse Zool. 45.
- 1939. *Nesthocker und Nestflüchter als Entwicklungszustände von verschiedener Wertigkeit bei Vögeln und Säugern*. Rev. Suisse Zool. 46.

- PORTMANN, A. 1942. *Die Ontogenese und das Problem der morphologischen Wertigkeit*. Rev. Suisse Zool. 49.
- 1955. *Die postembryonale Entwicklung der Vögel als Evolutionsproblem*. Acta XI Congr. Int. Orn. 1954.
- 1959. *Die Entwicklungsperiode von 11. bis 14. Bruttag und die Verkürzung der Brutzeit bei Vögeln*. Vierteljahrsschrift Nat. Ges. Zürich 104.
- 1962. *Cerebralisation und Ontogenese*. Mediz. Grundlagenforschung 4.
- SANDREUTER, A. 1951. *Vergleichende Untersuchungen über das Blutbild in der Ontogenese von Haushuhn und Star*. Acta Anat. XI.
- SCHIFFERLI, A. 1948. *Ueber Markscheidenbildung im Gehirn von Huhn und Star*. Rev. Suisse Zool. 55.
- SCHMEKEL, L. 1960. *Daten über das Gewicht des Vogeldottersackes vom Schlüpfstag bis zum Schwinden*. Rev. Suisse Zool. 68.
- STAMPFLI, H. R. 1950. *Histologische Studien am Wolff'schen Körper (Mesonephros) der Vögel und über seinen Umbau zu Nebenhoden und Nebenovar*. Rev. Suisse Zool. 57.
- WACKERNAGEL, H. 1954. *Der Schnabelwulst des Stars (Sturnus vulgaris)*. Rev. Suisse Zool. 61.
- WEBER, R. 1950. *Transitorische Verschlüsse von Fernsinnesorganen in der Embryonalperiode von Amnioten*. Rev. Suisse Zool. 57.

## ERRATUM

Fascicule 2, article n° 20, H. MISLIN und D. RATHENOW,  
page 336.

*Lire les six dernières lignes dans cet ordre :*

Gefäßabschnittes und in das letzte Segment des distalen Abschnittes wird je eine Mikrokanüle eingebunden. Das Loch der Trennungswand wird so dimensioniert, dass das Lymphgefäß im normalen Füllungszustand gut abdichtet. Für eine verbesserte Abdichtung können auch Bindegewebsreste des nicht völlig isolierten Gefäßes benützt werden. Man erhält bei dieser Gefäßmon-

---

N° 19.	R. KOCH und H. BURLA, Ausbreitungsleistungen von <i>Drosophila subobscura</i> und <i>Drosophila obscura</i> im Laboratoriumsversuch. (Mit 8 Abbildungen) . . . . .	325
N° 20.	H. MISLIN und D. RATHENOW, Experimentelle Untersuchungen über die Bewegungskoordination der Lymphangione ( <i>Cavia porcellus</i> L.). (Mit 7 Textabbildungen) . . . . .	334
N° 21.	U. RAHM, Biologie und Verbreitung des afrikanischen Quastenstachlers <i>Atherurus africanus</i> Gray ( <i>Hystricomorpha</i> ). (Mit 12 Abbildungen) . . . . .	344
N° 22.	U. RAHM, Film sur <i>Micropotamogale ruwenzorii</i> ( <i>Insectivora</i> ) . . . . .	359
N° 23.	H. SÄGESSER und W. HUBER, Die Verkeilung der Frontalnaht beim Reh ( <i>Capreolus capreolus</i> ). (Mit 6 Textabbildungen) . . . . .	360
N° 24.	Bruno SORACREPPA, Oekologische Beobachtungen an Schnecken im Sihltal . . . . .	370
N° 25.	René CAMENZIND, Untersuchungen über die bisexualle Fortpflanzung einer paedogenetischen Gallmücke. (Mit einer Textabbildung) . . . . .	377
N° 26.	Georges DUBOIS. Contribution à l'étude des Trématodes de Chiroptères. Avec 8 figures dans le texte . . . . .	000
N° 27.	Regula Dorothea GLOOR. Untersuchungen über die Wirkung der Letalfaktoren 1 52 und 1 5 von <i>Drosophila melanogaster</i> . Mit 20 Textabbildungen . . . . .	410
N° 28.	Marguerite NARBEL-HOFSTETTER. Le croisement des espèces parthénogénétique et bisexuée chez <i>Luffla</i> (Lépidoptère Psychide). Les élevages et leur résultats. Avec 6 figures dans le texte . . . . .	465
N° 29.	G. PILLERI. Vergleichend-anatomische Untersuchungen am Gehirn von <i>Lophiomys</i> , <i>Tatera</i> , <i>Brachyuromys</i> und <i>Petromus</i> ( <i>Mammalia</i> , <i>Rodentia</i> ). Mit 6 Textabbildungen . . . . .	481
N° 30.	Pio FIORONI. Die embryonale Entwicklung der Kölliker'schen Organe von <i>Octopus vulgaris</i> Lam. Mit 8 Textabbildungen . . . . .	497
N° 31.	Friedrich F. STENGEL. Untersuchungen am Kopf, besonders am Bänderapparat, des Sterlets ( <i>Acipenser ruthenus</i> ). Mit 17 Textabbildungen . . . . .	513
N° 32.	Luise SCHMEKEL. Embryonale und frühe postembryonale Erythropoiese in Leber, Milz, Dottersack und Knochenmark der Vögel. Mit 20 Textabbildungen und 10 Tabellen . . . . .	559

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, BRANCHIOBELLES 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<sup>re</sup> partie. — FOSSILES — 1 vol. 4<sup>o</sup> avec 117 planches. Fr. 300.—

---

COLLEBOLENFAUNA EUROPAS von H. GISIN

312 Seiten, 554 Abbildungen Fr. 24.—

---

590.5494

Tome 69

Fascicule 4 (N° 33-38)

Décembre 1962

# 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

1962



# REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 69. En cours de publication.

	Pages
N° 1. H. GISIN, Sur la faune européenne des Collemboles IV. (Avec 27 figures dans le texte) . . . . .	1
N° 2. V. AELLEN et P. STRINATI, Nouveaux matériaux pour une faune cavernicole de la Suisse . . . . .	25
N° 3. R. BERNASCONI, Ueber einige für die Schweiz neue oder seltene höhlenbewohnende Insekten, Crustacen und Mollusken . . . . .	67
N° 4. M. IMPEKOVEN, Die Jugendentwicklung des Teichrohrsängers ( <i>Acrocephalus scirpaceus</i> ). Eine Verhaltensstudie . . . . .	77
N° 5. M. VON ORELLI, Die Uebertragung der Spermatophore von <i>Octopus vulgaris</i> und <i>Eledone</i> ( <i>Cephalopoda</i> ). (Mit 1 Kunstdrucktafel und 1 Textabbildung) . . . . .	193
N° 6. J. SCHWOERBEL, <i>Lebertia</i> ( <i>Hexalebertia</i> ) <i>sejvoeides</i> n. spec., eine neue Quellmilbe aus den Alpen ( <i>Hydracarina</i> ). (Mit 3 Textabbildungen) . . . . .	203
N° 7. I. WALKER, <i>Drosophila</i> und <i>Pseudeucoila</i> III. Selektionsversuche zur Steigerung der Resistenz des Parasiten gegen die Abwehrreaktion des Wirtes. (Mit 3 graphischen Darstellungen) . . . . .	209
N° 8. W. WITTMER, 15. Beitrag zur Kenntnis der <i>Malacodermata</i> Afrikas (Col.). (Mit 16 Textabbildungen) . . . . .	229
N° 9. P. A. TSCHUMI, Form- und Musterbildung bei der Tetrapodenextremität. (Mit 7 Textabbildungen) . . . . .	239
N° 10. J. SCHWARTZKOPFF, Der Gehörsinn bei Insekten und Wirbeltieren. (Mit 17 Abbildungen) . . . . .	256
N° 11. MICHAEL BALLS, Spontaneous neoplasms in amphibians. Summary. . . . .	285
N° 12. A. W. BLACKLER, Transfer of Primordial Germ-Cells between two Subspecies of <i>Xenopus</i> <i>Lævis</i> . Summary . . . . .	286
N° 13. Jacques BOVET, Mise en évidence d'un effet directionnel dans le retour au gîte des Rongeurs. Résumé . . . . .	287
N° 14. P. S. CHEN, Trennung der freien Aminosäuren und Peptide von Seeeggeiern mittels Ionen-austauschchromatographie. 1 (Mit 1 Textabbildung und 3 Tabellen) . . . . .	288
N° 15. Edw. FLÜCKIGER und Petra OPERSCHALL, Die funktionelle Reife der Neurohypophyse bei neonaten Nestflüchtern und Nesthockern . . . . .	297
N° 16. E. HADORN und D. BUCK, Ueber Entwicklungsleistungen transplantierte Teilstücke von Flügel-Imaginalscheiben von <i>Drosophila melanogaster</i> (Mit 5 Abbildungen) . . . . .	302
N° 17. Hans-Rudolf HAEFELFINGER, Quelques faits concernant la nutrition chez <i>Favorinus branchialis</i> (Rathke 1806) et <i>Stiliger vesiculosus</i> (Deshayes 1864), deux Mollusques Opisthobranches. (Avec 4 figures dans le texte) . . . . .	311
N° 18. H. HEDIGER, Tierpsychologische Beobachtungen aus dem Terrarium des Zürcher Zoos. (Mit 5 Textabbildungen) . . . . .	317

(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

**Entwicklungszeiten**  
des Zentralnervensystems von Nagern  
mit Nesthocker- und Nestflüchter-  
ontogenese (*Cavia cobaya* Schreb.  
und *Rattus norvegicus* Erxleben)

von

**Rainer MARTIN**

Mit 19 Textabbildungen

INHALT

<i>Einleitung</i> . . . . .	619
<i>Material</i> . . . . .	622

Beschreibender Teil:

Kap. I: <i>Der Geburtszustand</i> . . . . .	
A. Die frühe Geburt und ihre Begleiterscheinungen bei der Ratte . . . . .	623
B. Die späte Geburt und ihre Begleiterscheinungen bei <i>Cavia</i> . . . . .	625
Kap. II: <i>Die zeitliche Folge von Anlageschritten bis zur Nesthockerreife</i> . . . . .	626
A. Der zeitliche Verlauf der Entwicklung bis zur Implantation . . . . .	627
B. Der zeitliche Ablauf früher Entwicklungsschritte nach der Implantation . . . . .	628
C. Der zeitliche Ablauf von Entwicklungsschritten des Auges . . . . .	629

D. Der zeitliche Ablauf von Entwicklungsschritten des Ohrs	631
E. Der zeitliche Ablauf von Entwicklungsschritten des Zentralnervensystems . . . . .	632
F. Der zeitliche Ablauf von Entwicklungsschritten der Extremitäten . . . . .	633
G. Vergleich des Habitus verschiedener Embryonalstadien .	634
 Kap. III: <i>Das zeitliche Auftreten einer kritischen Differenzierungsperiode im Neocortex bei Cavia und Rattus</i> . . . . .	636
A. Die mitotische Aktivität der neocortikalen Matrix . . .	637
a) Auszählung der Mitosen . . . . .	638
b) Die Differenzierung einer epithelartigen Ependymschicht aus der Matrix . . . . .	638
c) Diskussion des Kernteilungsprozesses im Neocortex .	639
B. Das Auftreten der neocortikalen Schichtung . . . . .	642
a) Die Adultverhältnisse . . . . .	642
b) Das Auftreten der Schichtung . . . . .	643
c) Diskussion des Auftretens der neocortikalen Schichtung . . . . .	647
C. Das Auftreten der Nissl-Substanz in den Ganglienzellen der V. Schicht . . . . .	648
D. Das Auftreten der Ganglienzellfortsätze . . . . .	650
E. Weitere, in der Literatur belegte Daten entsprechender Differenzierungsvorgänge . . . . .	651
F. Die funktionelle Reifung des Neocortex . . . . .	651
 Kap. IV: <i>Die Myelinierung der Fasersysteme in der Medulla oblongata und im Telencephalon</i> . . . . .	652
A. Die Myelinierung der Fasersysteme in der Medulla oblongata . . . . .	654
a) Das Auftreten der ersten Markscheiden in der Medulla	654
b) Nervus hypoglossus XII . . . . .	656
c) Nervus accessorius XI . . . . .	657
d) Nervus vagus und glossopharyngicus X und IX . .	657
e) Tractus solitarius . . . . .	660
f) Nervus stato-acusticus VIII, Ramus vestibularis . .	661
g) Nervus stato-acusticus, Ramus cochlearis . . . . .	663
h) Nervus facialis VII . . . . .	667
i) Nervus abducens VI . . . . .	668
k) Nervus trigeminus V . . . . .	669
l) Pyramidenbahn . . . . .	671

B. Die Myelinierung der Fasersysteme im Telencephalon . . .	672
e) Die Basalformation . . . . .	683
f) Der unterschiedliche Myelinierungsablauf im Corpus callosum und in der Commissura anterior . . . . .	689

*Diskussion:*

I. Teil: <i>Die Entwicklungsphase von der Implantation bis zum Geburtsstadium der Ratte und dem vergleichbaren Stadium von Cavia</i> . . . . .	
A. Die Vergleichbarkeit der beiden frühen Ontogenesephasen	691
B. Die zwei Entwicklungsgeschwindigkeiten . . . . .	697
C. Der Umschwung der Entwicklungsgeschwindigkeiten direkt mit oder kurz nach der Implantation . . . . .	703
II. Teil: <i>Die Entwicklungsphase vom hypothetischen Nesthockerzustand bis zur Geburt bei Cavia und die vergleichbare erste Post-embryonalzeit der Ratte</i> . . . . .	704
A. Der zeitliche Verlauf der Myelinierung in der Medulla oblongata . . . . .	704
B. Die cytologische und funktionelle Reifung des Vorderhirns bei <i>Cavia</i> und <i>Rattus</i> . . . . .	710
C. Diskussion der abweichenden Vorgänge im Differenzierungsablauf der Vorderhirne . . . . .	714
D. Der Zeitpunkt der Geburt, von der Hirnentwicklung aus betrachtet . . . . .	716
E. Ein Vergleich mit den Ontogenesetypen der Vögel . . .	718
<i>Zusammenfassung</i> . . . . .	720
<i>Literatur</i> . . . . .	723
<i>Abkürzungen der Abbildungen</i> . . . . .	727

## EINLEITUNG

Entgegen einer Interpretation auf ökologisch-ethologischer Grundlage bieten die Auffassungen von PORTMANN die Möglichkeit, den unterschiedlichen Reifegrad neugeborener Säugtiere in umfassender Breite zu deuten und zu ordnen. Diese Betrachtungsweise sieht den Geburtszustand der Eutherien in Korrelation mit der phylogenetischen Stellung der Adultform und erblickt im Ontogenesemodus ein evolutives Faktum.

Im Unterschied zu den Verhältnissen bei Vögeln wurde von PORTMANN 1942 folgende Beziehung gefunden: Bei Säugern tritt, in Zusammenhang mit der Viviparität, die Nesthockerontogenese in Korrelation mit der evolutiv niederen, die Nestflüchterontogenese in Korrelation mit der evolutiv höheren Adultform auf. Als Mass der Evolutionshöhe dient dabei die Cerebralisation, deren Höhe von WIRZ 1950 für eine grosse Zahl von Arten aus den wichtigsten Unterordnungen und Familien bestimmt worden ist. In einer zweiten Arbeit versucht WIRZ 1954 mit Hilfe eines Vermehrungsfaktors, welcher ein Mass für das postembryonale Massenwachstum des Gehirns darstellt, die beiden Ontogenesetypen gegeneinander abzugrenzen. Nach dieser Arbeit gilt, dass ranghohe Säuger unter allen Umständen Nestflüchter sind, rangniedere hingegen sowohl Nestflüchter als auch Nesthocker sein können.

Diese Untersuchungen lassen also in der Phylogenie eine Tendenz zur Steigerung der Cerebralisation erkennen, die in Korrelation mit einer Tendenz zur Verlängerung der Tragzeit auftritt. Die Annahme eines Einflusses der verlängerten Embryonalperiode auf die Ausbildung des Gehirns ist der Ausgangspunkt zu dieser Arbeit. Wir untersuchen dabei den zeitlichen Ablauf von Entwicklungsschritten des Zentralnervensystems vergleichend bei zwei Arten, die in ihrem Ontogenesemodus Extreme darstellen. Wir legen folgenden Arbeitsplan zugrunde:

1. Wir richten unsere Aufmerksamkeit vor allem auf die Spätphase der Tragzeit eines Nestflüchters und vergleichsweise auf die ihr entsprechende frühe Phase der Postembryonalzeit eines Nesthockers. Unter den verschiedenen Hirnteilen ist das Vorderhirn am stärksten von der Cerebralisationssteigerung betroffen, relativ schwach dagegen die Medulla oblongata. Da bei einseitig gesteigertem Massenwachstum eines Organteils zeitliche Verschiebungen im Anlageplan zu erwarten sind, stellen wir, unter Erfassung cytologischer, cytoarchitektonischer und funktioneller Kriterien, für diese Hirnteile bei beiden Typen einen Zeitplan der Differenzierung auf. Der mögliche Zusammenhang solcher zeitlicher Verschiebungen mit dem Fortdauern der intrauterinen Entwicklung einerseits und einer Massensteigerung des Gehirns andererseits soll im Anschluss daran diskutiert werden.

2. Der zeitliche Aspekt der Anlage- und Differenzierungsfolge in einem Organismus wird, wie gezeigt werden soll, nicht nur von

Massenunterschieden beeinflusst, sondern gehorcht einer strengen artspezifischen Norm, der ihrerseits ein evolutiver Wert zugemessen werden muss. Diese zeitliche Norm soll auf Grund einer Untersuchung der Anlagefolge in verschiedenen Organen, vor allem in der frühen Ontogenese, bestimmt werden. Sie erlaubt die Charakterisierung der zeitlichen Verschiebungen in den Organen, die Allometrien unterworfen sind, und lässt uns die Stadien bestimmen, die bei übereinstimmender Entwicklung einen vergleichbaren Reifegrad besitzen müssen. In Zusammenhang damit wird versucht, das dem neugeborenen Nesthocker vergleichbare Embryonalstadium des Nestflüchters und das dem neugeborenen Nestflüchter vergleichbare Postembryonalstadium des Nesthockers zu bestimmen.

3. Abgesehen von der eigentlichen Thematik hoffen wir, mit der Untersuchung der späten Embryonalphase eine Lücke zu füllen, da in den Normentafeln der beiden Arten nur die frühe Ontogenese erfasst ist. Andererseits bringt die Darstellung des Myelinierungsablaufs im Vorderhirn und in der Medulla der beiden Arten eine Ergänzung der morphologischen Kenntnisse. Diese Neuuntersuchung gewinnt, wie mir scheint, dadurch an Interesse, dass dieser Differenzierungsprozess beim einen Tier bis zu einer adultähnlichen Ausbildung intrauterin erfolgt, beim anderen von Anfang an in die frühe Postembryonalperiode fällt.

Als Objekt wählen wir zwei Nager, die Ratte und das Meerschweinchen, die für eine derartige Untersuchung ausserordentlich geeignet erscheinen. Auf den extrem verschiedenen Reifegrad im Geburtszustand dieser beiden Formen bei einer mehr als drei Mal so langen Tragzeit des Meerschweinchens ist wiederholt hingewiesen worden (BENZAZZI 1933, BOURLIÈRE 1954, SLIJPER 1960). Ausserdem ist das Meerschweinchen deutlich höher cerebralisiert als die Ratte (PORTMANN und WIRZ 1961). Diese Arten sind zufällig die beiden wichtigsten Laboratoriumstiere. Wir sehen darin vor allem Vorteile. Neben der leichten Aufzucht kann über eine grosse Zahl von Daten aus der Literatur zur Kontrolle und Ergänzung unserer eigenen Untersuchungen verfügt werden. Ein weiterer, sehr wesentlicher Vorteil besteht in der ähnlichen Körpergrösse der beiden Organismen, in der geringen Spezialisierung und in der unbestrittenen Verwandtschaft innerhalb einer verhältnismässig homogenen Ordnung.

Die vorliegende Arbeit ist unter der Leitung von Herrn Professor Dr. A. Portmann entstanden, dem ich hier für die Ueberlassung des Themas und für seine bereitwillige Unterstützung herzlich danke. Ferner schulde ich Herrn Prof. Dr. R. Geigy dafür Dank, dass er mir die Möglichkeit bot, im Schweizerischen Tropeninstitut Basel die Aufzucht von *Cricetomys gambianus* zu verfolgen.

## MATERIAL

Für die vorliegende Arbeit werden Embryonalstadien der Zuchtform von *Cavia cobaya* aus Stämmen der pharmazeutischen Industrie unbekannter Abstammung untersucht. Als Vergleichstiere dienen Embryonal- und Postembryonalstadien der weissen Laborratte (*Rattus norvegicus*).

Der Zeitpunkt der Kopulation wurde mit Hilfe von Vaginalabstrichen ermittelt, bei *Cavia* konnte der Oestrus ausserdem nach dem Verhalten und den äusserlichen Veränderungen der Genitalien bestimmt werden, so dass die Datierungen auf beobachteter Kopulation beruhen.

Die Tiere wurden frisch dem Uterus entnommen und nach oberflächlicher Freilegung des Gehirns in Bouin-Dubosque-Brasil fixiert. Die für Markscheidenfärbungen bestimmten Gehirne sind nach eintägiger Fixierung in 10%igem Formol in 5%iges Formol übertragen worden.

Bei einem Vergleich von Anlage- und Differenzierungsdaten müssen, einerseits wegen der individuellen Variation der Embryonen, andererseits wegen der technischen und subjektiven Fehlerquellen hohe Fehlergrenzen berücksichtigt werden. Ich beachte in den Auswertungen eine Variationsbreite von  $\pm 1$  Tag, die im allgemeinen bei derartigen Untersuchungen angenommen wird. Die tatsächliche Variation der Rattenembryonen ist nach HENNEBERG 1937 bedeutend niedriger. Ich verlasse mich ausserdem auf die Sukzession der Differenzierungsvorgänge: Aus einer Reihe dicht aufeinanderfolgender Stadien lässt sich ein Tier, das weiter fortgeschritten ist als das spätere Stadium oder weniger weit als das frühere, als Extremfall isolieren. Es werden dabei nur datierte, keine gemessenen Embryonen verwendet.

Ist von Tieren des „20.“ Embryonaltags die Rede, so ist ein Alter zwischen 19 und 20 Tagen nach der Kopulation gemeint. „20-tägige“ Tiere sind dagegen genau 20 Tage nach der Kopulation fixiert worden.

Die Abkürzungen C und R bedeuten *Cavia* und *Rattus*, E-T und P-T bezeichnen Embryonal- und Postembryonaltag.

Die verschiedenen histologischen Techniken werden vor den jeweiligen Kapiteln beschrieben.

## KAPITEL I

### Der Geburtszustand.

#### A. DIE FRÜHE GEBURT UND IHRE BEGLEITERSCHEINUNGEN BEI DER RATTE

Wir setzen voraus, dass die Nesthockerontogenese unter den Eutherien den ursprünglichen Zustand wiedergibt und bewerten deshalb die Merkmale der Unreife neugeborener Ratten als primär. Sie äussern sich in einer nackten, abgesehen von den Vibrissen, haarlosen Haut, in der Verwachsung der Augenlider, der Umklappung und Verwachsung der Ohrmuscheln und in einem zahnlosen Maul. Die Unreife der inneren Organe zeigt sich zum Beispiel in einer Niere, die nur in den tieferen Teilen der Rinde funktionstüchtige Nierenkanälchen besitzt und die erst nach weiteren 28 Tagen voll entwickelt ist (BAXTER und YOFFEY 1948) und in einer Ossifikationsreife, die unter den von PETRI 1935 untersuchten Vertretern (*Ungulata*, *Primates*, *Carnivora*, *Lagomorpha*, *Rodentia*) am wenigsten weit fortgeschritten ist. Im Extremitätenskelett der neonaten Ratte fehlen nach dieser Untersuchung 38, beim neugeborenen Meerschweinchen dagegen nur 3 Knochenkerne. Aus unseren eigenen Untersuchungen geht hervor, dass noch keine der Hirnbahnen Markscheiden besitzt, dass diese in der Medulla jedoch direkt nach der Geburt auftreten. Während der Neocortex im Vorderhirn noch bipolare Neuroblasten enthält, deren cytologische Differenzierung und funktionelle Reifung erst mehrere Tage später einsetzt, ist jedoch die Medulla in beschränktem Masse schon funktionstüchtig (TILNEY 1934).

Der Vermehrungsfaktor des Gesamthirns beträgt 8,9 (WIRZ, nach PORTMANN 1961), das Gehirn der neugeborenen Ratte wächst also bis zum Adultzustand auf das ca. 9-fache seines Gewichts heran.

Die Tragzeit der Ratte beträgt 21,8/9 Tage (ASDELL 1946).

Die Nesthockerontogenese darf nicht als die einfachere Entwicklungsweise angesehen werden. Gerade die grosse Unreife der Neugeborenen erfordert zusätzliche Leistungen von Seiten des Muttertiers und besondere, schon vom Embryo vorbereitete Einrichtungen, welche die extrauterine Entwicklung der Jungen garantieren. Die Leistungen des Muttertiers bestehen im Nestbau, in Brutpflegeinstinkten und einer Milchzusammensetzung, die den besonderen Bedürfnissen der jungen Ratten entspricht (COX, WARREN und MUELLER 1937).

Die Jungen zeigen schon in der späten Embryonalphase Prozesse, die auf die bevorstehende Geburt hinweisen: Die Haut der Embryonen beginnt am 18. Tag Falten zu bekommen, die sich bis zum Geburtsstadium vermehren und vertiefen. Sie deuten auf eine starke Wasserzunahme der Haut hin. Auf den Präparaten erkennt man vom 20. E-Tag an in der Epidermis mehrere Reihen dicker Hornscholle und an der Oberfläche hat sich eine lamellöse, relativ dicke Peridermschicht abgehoben. Da die Vergleichsserien von *Cavia*-Embryonen entsprechender Reife keine dieser Erscheinungen, sondern eine dünne, unverhornte und glatte Epidermis mit einem sehr schwachen, einschichtigen Periderm zeigen, muss man die Veränderungen der Rattenepidermis als Anpassungen an den frühen Geburtsmoment deuten, die beim Meerschweinchen, welches diese Phase intrauterin durchläuft, fehlen.

Die neugeborenen Ratten sind poikilotherm und vermögen eine sauerstofffreie Atmosphäre bei niederen Temperaturen und weniger als zwei Stunden Dauer zu überstehen. Dabei kann eine 82-minütige Asystole ohne Schaden überstanden werden (FAIRFIELD 1948 und ADOLPH 1948). Diese Widerstandsfähigkeit gegenüber Kälte und Sauerstoffmangel geht mit zunehmendem Alter verloren (ADOLPH 1948), es könnte sich also um eine aktive Anpassungserscheinung handeln. Der Fettgehalt der Jungen ist, wohl in Zusammenhang mit dieser Fähigkeit, gering (1-2%, WIDDOWSON 1950). Unter den vielen Verhaltenseinrichtungen wird uns das Kopfpendeln der Jungen beim Suchen der Nahrungsquelle später noch beschäftigen.

## B. DIE SPÄTE GEBURT UND IHRE BEGLEITERSCHEINUNGEN BEI CAVIA

Das neugeborene Meerschweinchen ist ohne Zweifel ein extremer Nestflüchter. Die Tragzeit ist mit 68 Tagen für die geringe Körpergrösse des Tiers ausserordentlich lang. Die weit fortgeschrittene Massenentwicklung des Gehirns drückt sich in dem sehr kleinen Vermehrungsfaktor des Gesamthirns von 1,89 aus, der nur noch von Huftieren unterboten wird (WIRZ nach PORTMANN 1961). Im Habitus bietet das Neugeborene das bekannte Bild eines dicht behaarten, der Adultform sehr ähnlichen Jungtiers, dessen Augen sich schon etwa 10 Tage vor der Geburt geöffnet haben und bei dem alle Zähne bis auf den 4. Backenzahn schon durchgebrochen und glattgekaut sind (MOHR 1952). Das Junge ist direkt nach der Geburt so mobil, dass es die Nabelschnur oft selber zerreisst (GRANZOW 1930 und PETRI 1935). Es ist nach kürzester Zeit koordinierter Bewegungen fähig. Die Jungen nehmen bereits während des ersten, zweiten oder dritten Tages feste Nahrung zu sich. Die Entwöhnung kann schon am 4. Tag erfolgen, hat dann allerdings einen Gewichtsverlust von 8 g zur Folge (READ 1912).

PETRI 1935 findet eine weit fortgeschrittene Ossifikation: Alle Schädelknochen haben sich bei der Geburt bis auf schmale Fissuren genähert und die Fontanellen sind verschwunden. Im Extremitätenskelett fehlen nur noch 3 Knochenkerne. Das Gehirn muss morphologisch und funktionell als voll ausgereift bezeichnet werden: In allen Faserzügen hat die Myelinierung eingesetzt, fast alle Bahnen sind bereits geschlossen myelinisiert. Im Cortex ist schon längere Zeit vor der Geburt elektrische Aktivität messbar (FLEXNER 1955).

Begreiflicherweise sind bei einer Frucht in diesem fortgeschrittenen Stadium Hilfseinrichtungen für einen normalen Geburtsablauf notwendig. Das Meerschweinchen ist nach GRANZOW 1930 der Prototyp eines Tieres mit sehr grossen Foeten und sehr kleinem Becken. Die Geburt wird möglich durch eine Verbreiterung des Symphysenspaltes zu einer  $1\frac{1}{2}$ -2 cm breiten Fuge und durch eine Lockerung der Hüftbeine im letzten Drittel der Gravidität. Er berichtet ausserdem von einer Selbstwendung der Foeten bei der Geburt aus der Steisslage in die Kopflage. Die Jungen sollen so

durch „aktive Muskeltätigkeit“ einen selbständigen Anteil am Geburtsvorgang leisten. STARCK 1959 beschreibt eine pränatale Isolierung der Plazenta, die dadurch geschieht, dass sich gegen Ende der Gravidität das Uterusepithel vom Rande her unter die Plazenta vorschiebt.

Die Zusammensetzung der Milch des Meerschweinchens steht in starkem Gegensatz zu den Verhältnissen bei anderen Arten. Ihr Fettgehalt ist mit 45,8% ausserordentlich hoch. Das Fett soll schon während der Schwangerschaft als Reserve im Mutterkörper angehäuft werden, um während der Laktation wieder zu verschwinden (READ 1912). Dazu kommt, dass das Neugeborene selber einen Fettgehalt in der Höhe von 10% des Körpergewichts besitzt, welcher wahrscheinlich erst in der späten Embryonalzeit auftritt (WIDDOWSON 1950). SLIJPER 1960 sieht darin einen Zusammenhang mit der früh funktionierenden Wärmeregulation.

## KAPITEL II

### **Die zeitliche Folge von Anlageschritten bis zur Nesthockerreife. Ueberblick der übereinstimmenden und abweichenden Entwicklungsvorgänge bis zu diesem Zeitpunkt.**

Die Grundlage für einen Vergleich der Entwicklungsvorgänge im Zentralnervensystem ist eine Ermittlung der vergleichbaren Stadien. Da die Embryonen mit zunehmendem Alter immer mehr divergieren und Kriterien, die eine Entwicklungsnorm repräsentieren, nicht direkt erfassbar sind, bestimmen wir die relativen artspezifischen Entwicklungsgeschwindigkeiten der beiden Arten. Wir berechnen aus den Anlagedaten mehrerer verschiedenartiger Organe einen Faktor, in dem wir die Entwicklungsnorm der beiden Arten erblicken. Mit Hilfe dieses Entwicklungsfaktors finden wir die vergleichbaren Stadien, ausserdem kommen zeitliche Verschiebungen der Anlage- und Differenzierungsschritte in einzelnen Organen zum Ausdruck.

Wir berücksichtigen hier den frühen Ontogeneseabschnitt bis zum Geburtsstadium der Ratte und dem vergleichbaren Stadium des Meerschweinchens.

Methodik: Die Berechnung des Entwicklungsfaktors  $f$  geschieht nach der Formel:

$$f = \frac{(Ac - 6)}{(Ar - 6)}$$

$Ac$  und  $Ar$  ist das Alter des jeweiligen *Cavia*- und Rattenstadiums. 6 ist der Zeitpunkt der Implantation in Tagen, der bei beiden Arten übereinstimmt. Diese Entwicklungsspanne muss abgezogen werden, da die Keime nach der Implantation andere Entwicklungsgeschwindigkeiten zeigen als vorher.

Bei der Anwendung dieser Formel muss berücksichtigt werden, dass die Variabilität der Embryonen bei frühen Stadien (also bei niedrigen Werten von  $A$ ), den Faktor  $f$  stärker beeinflusst als bei späten Stadien (bei hohen Werten von  $A$ ), da sie nicht proportional mit dem Alter ansteigt. Wir beschränken uns aus diesem Grund bei der Bestimmung des Faktors auf die oben umgrenzte frühe Entwicklungsperiode.

Die Zeitpunkte für das Auftreten der Anlagenschritte entnehme ich zum überwiegenden Teil Normtafeln, teilweise eigenem Material. Für die Ratte besteht eine sehr umfangreiche Normtafel von HENNEBERG 1937, für das Meerschweinchen benütze ich drei Arbeiten von SCOTT 1937, HARMAN und PRICKETT 1932, und HARMAN und DOBROVOLNY 1933. Die Herkunft der Daten ist hinter den Zahlen durch die Anfangsbuchstaben H, Sc, HP und HD vermerkt. Die mit E aufgeführten Daten entstammen eigenem Material.

Eine Vorbedingung für diesen Vergleich ist die möglichst lückenlose Sukzession der Embryonalstadien. Für die Ratte sind vom 9. bis 18. Tag 107 Embryonalstadien beschrieben mit einem maximalen Abstand von 12 Stunden. Für *Cavia* ergibt sich durch Kombination der Beschreibungen eine Folge von 65 Stadien vom 11. bis 32. E-Tag mit einem maximalen Abstand von einem Tag. In dieser dichten Sukzession lassen sich extrem frühreife oder extrem späte „Einzeldaten“ ausscheiden.

#### A. DER ZEITLICHE ABLAUF DER ENTWICKLUNG BIS ZUR IMPLANTATION

Die Tabelle zeigt oft grössere Schwankungen für die Zeitpunkte der frühen Teilungen. Nach STARCK 1959 erreichen aber im Falle der Ratte alle Keime im Verlaufe von 6 Tagen das gleiche Stadium. Die Entwicklungsgeschwindigkeit ist, wie die Tabelle zeigt, bei der Ratte und bei *Cavia* bis zum Implantationsstadium etwa gleich gross (s. S. 628)

Autoren: A = ALDEN 1947, G = DE GEETER 1954, H = HENNEBERG 1937.  
Hu = HUBER 1915, Ma = MACLAREN 1926, S = STARCK 1959, Sa = SANSOM und HILL 1931, Sc = SCOTT 1937, Se = SELENKA 1884, Sq = SQUIER 1932.

	<i>Cavia</i>	Ratte
Ovulation . . .		8,5h nach Kopulation (S)
Vorkernstadium	25h nach Kopulation (G)	8,5-27h (S)
3-4-Zellstadium .	1T 16h, 2T 2h (G) 1T 6h (Sq n. Sc)	3T 1h (Hu n. H) 3T (S)
8-Zellstadium . .	3T 8h (S) 3T (G) 3T 10½h (Sq n. Sc)	3,5T (S) 3T 17h (Hu n. H)
Morula . . . . .	5T 10h (G)	4,5T (S) 4T 15h (Hu n. H)
Blastocyste . . .	4T 19h (Sq n. Sc) 4T 19h-5T 20h (S) 5T 18h (G)	4T 11h (S) 4T 16h (Hu n. H) 5T 22h-7T 2h (H)
Ankunft des Keimes im Uterus .	3T 8h (Sq n. Sc)	3T 17h-4T 15h (Hu n. H)
Entodermbildung	6T (Se n. Sc)	5T 22h-6T 15½h (H)
Implantation . .	6T (Se, Ma, Sa n. Sc) Ende 6.T Anfang 7.T (S)	6T 15h (H) 6T (A)

#### B. DER ZEITLICHE ABLAUF FRÜHER ENTWICKLUNGSSCHRITTE NACH DER IMPLANTATION

Die folgende Tabelle soll auf die Frage Aufschluss geben, ob die später auffällig abweichenden Entwicklungsgeschwindigkeiten bei der Ratte und bei *Cavia* schon direkt nach der Implantation festzustellen sind.

Die 9 Faktoren ergeben einen Durchschnitt von 2,08, wobei die Werte von Punkt 4 und 6 nicht mitgerechnet sind. Der extreme Wert für die Anlage der Proamnionhöhle ist unbrauchbar, weil diese Vorgänge bei beiden Arten verschiedenartig verlaufen. Bei *Cavia* lösen sich der Embryoblast und der Träger ausserordentlich früh voneinander, bevor irgendeine Höhlenbildung zu finden ist, sodass im Gegensatz zu der zuerst einheitlichen Proamnionhöhle bei der Ratte beide Räume von Anfang an getrennt sind (STARCK 1959). Der zweite, sehr niedere Wert für das Auftreten des embryonalen

Entoderms geht wohl auf eine bei beiden Autoren abweichende Grenzziehung zwischen embryonalem und extraembryonalem Entoderm zurück.

	<i>Cavia</i>	Ratte	Entwicklungs- faktor
Primitivrinne angelegt. . .	13T 12h (Sc)	9T 12h (H)	2,13
Neuralrinne angelegt . . .	14T 7h (Hu n.Sc)	9T 21h (H)	2,14
Mesoderm abgespalten. . .	11T 17h (Sc)	8T 12h (H)	2,28
Amnionhöhle und Epamnion- höhle gebildet ( <i>Cavia</i> ), Pro- amnionhöhle (Ratte) . . .	9T (He, Se n. Sc) 8T (Se n. Sc)	7T 2h (H)	(2,31)
Allantoisknospe . . . . .	12T 17h (Sc)	9T 16h (H)	1,83
Embryonales Entoderm dif- ferenziert . . . . .	11T 18h (Hu n.Sc)	9T 16h (H)	(1,57)
Chordaplatte im Entoderm.	14T 7h (Hu n.Sc)	9T 21h (H)	2,14
2 Somiten . . . . .	14T 11h (Sc)	9T 21h-10T (H)	2,15
5 Somiten . . . . .	14T 11h (Hu n.Sc)	10T 3h-10T 12h (H)	1,96
6 Somiten . . . . .	Ende 14.T (HP)	10T-11T (H)	1,96
13 Somiten . . . . .	15T 12h (Sc)	10T 12h-10T 14h (H)	2,09

Die übrigen Werte scheinen mir für eine sehr bald nach oder gleichzeitig mit der Implantation einsetzende Aenderung der Entwicklungsgeschwindigkeit zu sprechen, da die Faktoren vom Anfang bis zum Ende des berücksichtigten Zeitabschnitts ungefähr gleich hoch sind.

### C. DER ZEITLICHE ABLAUF VON ENTWICKLUNGSSCHRITTEN DES AUGES

Das Auge könnte wohl am ehesten für die Aufstellung einer Entwicklungsnorm herangezogen werden, da es am wenigsten Allometrien unterworfen ist. Auch der Variationskoeffizient der Augen ist im Vergleich zu anderen Organen ausserordentlich niedrig (JACKSON 1913/14).

Den Zeitpunkt des Augenverschlusses von *Cavia* bestimme ich aus folgendem Material: Bei 4 Embryonen vom Ende des 30. Tags ist noch kein Anzeichen des Verschlusses zu bemerken. Die Lider umgeben das Auge als fast runder Ring. Bei 6 Embryonen vom Ende des 32. Tags sind alle Augen bis auf eines, das noch einen schmalen Spalt zeigt, verschlossen. An der Verschlussnaht tritt eine dünne Epithelleiste hervor, die später verschwindet. Ich schliesse auf eine Verwachsung am Ende des 32. Tags, was mit den Daten von HARMAN und DOBROVOLNY 1933 (Anfang des 32. Tags) ungefähr übereinstimmt.

Vier Rattenembryonen vom Anfang des 19. Tags aus eigenem Material haben komplett verwachsene Augenlider.

	<i>Cavia</i>	Ratte	Entwicklungs- faktor
Bildung des Augenbläschens	15T (HP) 15T 12h (Sc)	10T 3h-11T (H)	2,03
Ausbildung einer Linsen- plakode . . . . .	17T 12h (Sc)	11T 15h-12T (H)	1,98
Linsengrube . . . . .	16T (HP) 18T 12h (Sc)	11T 13h-11T 22h (H)	1,96
Linsenbläschen geschlossen	19T 16h (Sc)	12T 12h-13T (H)	2,02
Linsenbläschen vom Ektoderm abgehoben. . . . .	18T (HP) 19T 16h (Sc)	13T-13T 12h (H)	1,77
Wände des Linsenbläschens verschieden dick . . . . .	20T 17h (Sc)	13T (H)	2,10
Mesoderm zwischen vorderem Linsenpol und Ektoderm . . . . .	23T 16h (Sc)	14T (H)	2,21
Linse ohne Lumen . . . . .	21T 15h (Sc)	14T 12h-15T (H)	1,79
Auftreten der Lidanlagen . . . . .	23T 16h (Sc) 21T (HD)	14T (H)	2,04
Opticusfasern . . . . .	21T 15h (Sc)	15T (H)	1,74
Anlage der Augenmuskeln . . . . .	23T 16h (Sc)	15T 13h (H)	1,85
Ductus nasolacrymalis ange- gelegt . . . . .	23T 16h (Sc)	14T 12h (H)	2,08
Augenlider verwachsen . . . . .	31T (HD) 32T (E)	17T 12h (H) 18T (E)	2,17

Der durchschnittliche Entwicklungsfaktor der Augenentwicklung, errechnet aus 13 Einzelwerten, beträgt 1,98. Die Werte sind

wieder bei frühen und späten Prozessen ungefähr gleich nahe beim Mittelwert.

#### D. DER ZEITLICHE ABLAUF VON ENTWICKLUNGSSCHRITTEN DES OHRS

Die Berücksichtigung dieses Organs scheint mir deshalb von Interesse, weil es mit seinem komplizierten inneren Bau eine strenge Abstimmung der Organteile aufeinander in ihrer Anlage und Differenzierung erwarten lässt. Andererseits ist es gerade das Organ, welches im Adultzustand sehr grosse Abweichungen bei unseren beiden Arten zeigt: Während die Cochlea der Ratte  $2\frac{1}{2}$  Win-

	<i>Cavia</i>	Ratte	Entwicklungs- faktor
Gehörgrübchen weit und flach . . . . .	15T 12h (Sc) 16T (HP)	10T 6h (H)	2,29
Oeffnung des Gehörbläschens sehr klein . . . . .	16T 12h (Sc)	11T 6h (H)	2,00
Gehörbläschen geschlossen .	18T (HP)	11T 13h-12T (H)	2,09
1. Anlage des Ductus endolymphaticus . . . . .	18T (HP)	12T (H)	2,00
1. Anlage des Ductus cochlearis . . . . .	19T 16h-20T 17h (Sc)	13T 6h-13T 12h (H)	1,92
1. Anlage der Bogengänge .	20T 17h (Sc)	13T-13T 6h (H)	2,06
Cochlea mit einer Windung	23T 16h (Sc)	15T 12h (H)	1,86
Cochlea mit $1\frac{1}{2}$ Windungen	25T (E)	16T-16T 12h (H)	1,85
Cochlea mit $2\frac{1}{4}$ Windungen	28T (E)	18T (E)	1,83
1. Anlage des Ossiculablastems . . . . .	23T 6h (Sc)	14T (H)	2,16
Gehörknöchelchen knorplig	26T 3h (Sc)	15T 13h-16T (H)	2,06
Meatus externus mit Periderm . . . . .	32T (E)	18T (E)	2,16
Cochlea mit $4\frac{1}{4}$ Windungen	36T (E)	—	—
Verwachsung der Scapha .	—	17T 12h (H)	—

dungen aufweist, besitzt sie beim Meerschweinchen die für die Eutheria ungewöhnlich grosse Zahl von  $4\frac{1}{2}$  Windungen. Wie die Differenzierung dieses Organs in die Entwicklung des Gesamtorganismus eingebaut ist, stellt wohl eine Frage von allgemeinem Interesse dar.

Die 12 vergleichbaren Daten der Ohrentwicklung ergeben einen durchschnittlichen Entwicklungsfaktor von 2,02. Wiederum ist der Faktor schon für die frühesten Anlageprozesse auf der Durchschnittshöhe. Ein Sachverhalt ist besonders auffällig: Während die Faktoren für die frühen Anlageschritte im Labyrinth, in den Gehörknöchelchen und im Ductus endolymphaticus immer entweder 2 oder mehr betragen, liegen sie für alle Daten vom Wachstum der Cochlea deutlich unter 2. Die Abnahme des Faktors wird mit dem Wachstum des Organs immer grösser. Die Deutung, dass hier eine Allometrie des Cochleawachstums vorliegt, — sie besteht vermutlich in einer Wachstumsbeschleunigung beim Meerschweinchen —, ist zumindest angezeigt. Für eine zuverlässige Sicherung dieses Faktums bedarf es jedoch noch einer grösseren Zahl von Daten.

Im späteren Abschnitt der berücksichtigten Embryonalperiode treten bei *Cavia* und bei der Ratte Erscheinungen auf, die jeweils nur für eine Art zutreffen (Verwachsung der Scapha, Ratte, höhere Windungszahl der Cochlea, *Cavia*). Die endgültige Windungszahl der *Cavia*-Cochlea ist zwischen dem 36. und 38. E-Tag angelegt (eigene Schnittserien).

#### E. DER ZEITLICHE ABLAUF VON ENTWICKLUNGSSCHRITTEN DES ZENTRALNERVENSYSTEMS

	<i>Cavia</i>	Ratte	Entwicklungs- faktor
Auftreten der Neuralrinne .	14T 7h (Hu n.Sc)	9T 21h (II)	2,14
Verschluss der Neuralrinne .	14T 11h (Hu n.Sc)	10T 10h-11T (II)	1,80
Ganglienanlagen V, VII, VIII aufgetreten . . . . .	15T 12h (Sc)	10T 11h (H)	2,13
Neuralrohr vollkommen ge- schlossen . . . . .	16T 12h (Sc)	11T 13h-12T (H)	1,83
Hemisphären angelegt . .	18T 12h (Sc)	11T 22h-12T (II)	2,10

Im Vergleich zu den Sinnesorganen ist es schwierig, einzelne Fixpunkte aus der Hirnentwicklung zu gewinnen, da die Entwicklung dieses Organs mehr graduell verläuft. Die fünf vergleichbaren Daten aus den Normentafeln lassen jedoch auf einen zeitlichen Anlageplan des Zentralnervensystems schliessen, der grundsätzlich mit dem anderer Organe übereinstimmt. Der Durchschnitt der errechneten Faktoren liegt mit 1,97 den anderen Mittelwerten sehr nahe.

F. DER ZEITLICHE ABLAUF VON ENTWICKLUNGSSCHRITTEN  
DER EXTREMITÄTEN

	<i>Cavia</i>	Ratte	Entwicklungs- faktor
Erste Anlage der Vorderextremitäten . . . . .	16T 12h (Sc) 17T 12h (HP)	10T 18h (H)	2,31
Erste Anlage der Hinterextremitäten . . . . .	17T 12h (Sc)	11T (H)	2,30
Abgrenzung der Endplatte, vorn . . . . .	20T 17h (Sc)	12T 12h (H)	2,27
Abgrenzung der Endplatte, hinten . . . . .	21T 15h (Sc)	13T 12h (H)	2,08
Vordere Endplatte schwach ausgerandet . . . . .	23T 16h (Sc)	14T 12h (H)	2,08
Hintere Endplatte schwach ausgerandet . . . . .	23T 16h (Sc)	15T (H)	1,97
Hand medianwärts gedreht	23T 16h (Sc)	15T (H)	1,97
Abgrenzung der Krallen, vorn . . . . .	30T 12h (HD)	17T 12h (H)	2,13

Mehrere Einzelfaktoren dieser Anlageschritte und vor allem der Mittelwert (2,14) sind auffallend hoch. Bei makroskopischer Betrachtung vergleichbarer Stadien finde ich auf frühen Stadien einen deutlichen Vorsprung der Extremitätenknospen bei der Ratte. Obwohl auch hier die Werte die Variationsbreite nicht übersteigen, halte ich ein allometrisches oder heterochrones Wachstum für wahrscheinlich.

G. VERGLEICH DES HABITUS VERSCHIEDENER  
EMBRYONALSTADIEN

Wir errechnen aus 48 Einzelwerten der frühen Anlageschritte, der Augen-, Ohren-, Hirn- und Extremitätenentwicklung einen durchschnittlichen Entwicklungsfaktor von 2,03. Wir sehen darin die artspezifische, relative Entwicklungsnorm der beiden Tiere. Mit Hilfe dieses Faktors — ich rechne von nun an, ohne grobe Vereinfachung, mit dem Wert 2,00 — lassen sich die vergleichbaren Embryonalstadien beider Arten bestimmen.

Ich greife aus den Embryonenreihen vier Paare heraus, die charakteristische Entwicklungsstadien repräsentieren (Abb. 1).

a) *Cavia* 18 E-T / Ratte 12 E-T: Die Mehrzahl der Organe dieser Embryonen, z. B. die Zahl der Somiten, die Zahl und Ausbildung der Visceralspalten, die Form und Grösse der Hirnbläschen, welche noch die Kopfform bestimmen, zeigen die geforderte Entsprechung im Reifegrad der beiden Stadien. Der 12-tägige Rattenembryo besitzt aber bereits eine sehr lange Schwanzanlage. Der aus seinen Embryonnhüllen befreite Keim bietet das Bild einer kurzen Spirale, in deren Windung die lange Schwanzanlage und der Endabschnitt des Rumpfes einbezogen sind (in der Abbildung ist der Embryo gestreckt). Ausserdem ist die Knospe der Vorderextremität bei der Ratte deutlich im Vorsprung.

b) *Cavia* 25,6 E-T / Ratte 15 E-T: Die beiden Embryonen sind sich wieder sehr ähnlich. Die Unterscheidung ist schwierig und erscheint nur mit Hilfe der Schwanzlänge möglich.

c) *Cavia* 27,8 E-T / Ratte 16,5 E-T: Beide Stadien zeigen zum ersten Mal eine abgerundete Kopfform. Das Auge, das Ohr und die Extremitäten entsprechen sich im Ausbildungsgrad sehr genau. Die viel deutlicheren Haarfollikel der Ratte halte ich nicht für ein sicheres Unterscheidungsmerkmal, da sie beim Meerschweinchen nur kurze Zeit später in ähnlichem Ausmass auftreten.

d) *Cavia* 38 E-T / neugeborene Ratte: Bei den Stadien aus dem letzten Viertel der Rattentragzeit und vom 28-tägigen *Cavia*-Embryo an treten nach und nach die Arteigentümlichkeiten hervor, welche in den Feten die Adulttiere wiedererkennen lassen. Sie äussern sich in der Form der Ohrmuschel, die bei *Cavia* in einem Stadium ihre arttypische Form bekommt, in dem die Scapha des Rattenembryos umgeklappt und mit der Kopfhaut verwachsen ist, und vor allem in den Proportionen des Kopfes, des Rumpfes und der Extremitäten. Der Habitus dieser beiden Stadien unterscheidet sich also deutlich und Kriterien für die Entsprechung lassen sich bei äusserer Betrachtung nicht gewinnen. Wir leisten diesen Nachweis in der histologischen Untersuchung des Zentral-

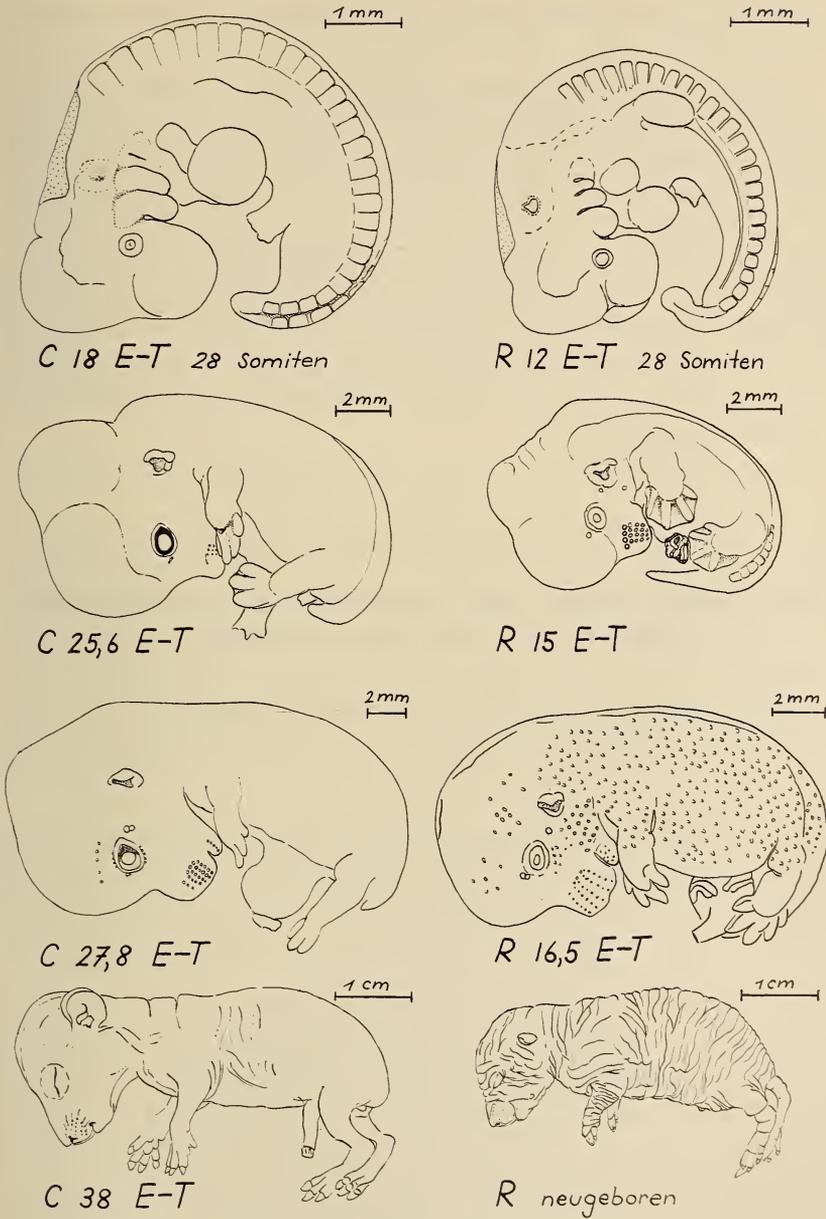


ABB. 1.

Gegenüberstellung von Embryonalstadien des Meerschweinchens und der Ratte mit Hilfe des Entwicklungsfaktors 2.

nervensystems und kommen in der Diskussion auf diese Verhältnisse zurück.

Der Vergleich des Habitus bestätigt im Falle der drei jüngeren Paare in der Mehrzahl der Kriterien die Gegenüberstellung, die mit Hilfe des errechneten Entwicklungsfaktors 2 ausgeführt wurde. Die Abweichungen bestehen einerseits in artspezifischen Merkmalen der Reifeform, die sich schon früh manifestieren (Schwanzlänge, Proportionsverschiebungen, Ausbildung der Ohrmuschel), andererseits in transitorischen, geburtsvorbereitenden Bildungen, die beim Meerschweinchen teilweise erhalten sind (Verwachsung der Augenlider, dagegen klappt die Ohrmuschel aber nur andeutungsweise um) oder ganz fehlen (Faltenbildung der Haut, Verhornung der Epidermis).

### KAPITEL III

#### **Das zeitliche Auftreten einer kritischen Differenzierungsperiode im Neocortex bei *Cavia* und *Rattus*.**

##### DER ABLAUF DER MITOSETÄTIGKEIT IN DER MATRIX, DIE MORPHOLOGISCHE, CYTOLOGISCHE UND FUNKTIONELLE REIFUNG DER GANGLIONZELLEN.

Die Differenzierung und Reifung des zahlenmässig fast vollständig angelegten, aber noch „embryonalen“ Zellmaterials des Neocortex, geschieht bei beiden Tieren in einer kurzen Periode rapider Entwicklung. Die Vorgänge dieser kritischen Periode, in der aus den undifferenzierten Neuroblasten Ganglienzellen mit adult-ähnlicher Anordnung im Gewebe entstehen, sind von FLEXNER 1955 in morphologischer, biochemischer und funktioneller Hinsicht herausgearbeitet und zusammengefasst worden. Die Daten überwiegen für das Meerschweinchen. Für die Ratte fehlen oft die entsprechenden, bei Anwendung der gleichen histologischen Technik gewonnenen Resultate. Ich untersuche hier aus diesem Grund, für beide Tiere parallel, das Auftreten der sechs Schichten im Neocortex, die morphologische Umwandlung der Neuroblasten zu Ganglienzellen, das Auftreten der Nissl-Substanz und der Ganglienzellfortsätze. Die Daten werden um die Resultate von Unter-

suchungen der biochemischen und funktionellen Reifung des Neocortex aus der Literatur vermehrt.

Die auf diese Art gewonnenen, zahlreichen Daten setzen wir im letzten Kapitel in einen Zeitplan ein, den wir mit Hilfe des Entwicklungsfaktors aufstellen, und vergleichen das zeitliche Auftreten dieser Differenzierungsvorgänge bei der Ratte und beim Meerschweinchen.

Zu Beginn dieses Kapitels untersuchen wir den Ablauf des Mitoseprozesses in der Matrix der Grosshirnrinde. Die Auszählung der Kernteilungsfiguren auf verschiedenen Stadien soll Aufschluss geben, ob der Höhepunkt der Aktivität und das Versiegen der Mitosen mit dem Zeitplan übereinstimmt.

#### A. DIE MITOTISCHE AKTIVITÄT DER NEOCORTIKALEN MATRIX

Die Teilungstätigkeit des undifferenzierten Neocortex ist ein zeitlich begrenzter Prozess, der räumlich auf die dem Ventrikel anliegende Matrix beschränkt ist. Nach MERK 1887 und HAMBURGER 1948 (Rückenmark des Hühnchens) geschieht dieser Vorgang weitgehend unabhängig vom Wachstum und der Differenzierung und geht diesen beiden Prozessen voraus. Er ist aus diesem Grund für den Vergleich der beiden Entwicklungsabläufe von grossem Wert.

In der Literatur findet sich keine Untersuchung der Kernteilungen in der neocortikalen Matrix unserer beiden Nager, die sich auf die Embryonalzeit erstreckt. Wir leisten also eine Neuuntersuchung, die aber nur so weit ausgeführt werden kann, als sie uns in unserer Thematik weiterführt.

**Methodik:** Ich verfüge über 13 Sagittalschnittserien der Ratte zwischen dem 14. Embryonal- und dem 6. Postembryonaltag und über 12 Serien von *Cavia* zwischen dem 22. und 46. Embryonaltag. Färbung: Hämatoxylin nach WEIGERT und Hämalaun-Benzopurpurin. Schnittdicke 10  $\mu$ . Auszählung unter Oelimmersion, Telophasen werden als eine Mitose gerechnet, frühe Prophasen werden nicht mitgezählt.

Die vollständige Auszählung der Schnitte in einem Stadium ergab eine Zunahme der Mitosedichte in lateralen Regionen. Bei späten *Cavia*-Stadien sind die Mitosen in rostralen Regionen gehäuft. Wegen dieser wechselnden Verteilung der Mitosedichte zähle ich nur jeden 20. Schnitt, um den Neocortex in einer grösseren Länge und Breite zu erfassen. Aus einem später diskutierten Grund werden nur die Mitosen in der ventrikel-

nächsten Schicht, also der eigentlichen Matrix, gezählt. Ich berechne die Anzahl der Kernteilungsfiguren auf 100 Kerne der Matrix.

a) *Auszählung der Mitosen.*

Alter	Zahl der ausgezählten Zellen	Zahl der Mitosen	Prozentsatz der Mitosen
<i>Cavia:</i>			
21 E-T . . . . .	1 000	246	24,6
25 E-T . . . . .	1 000	372	37,2
28 E-T . . . . .	1 000	275	27,5
29,7 E-T . . . . .	1 000	299	29,9
32 E-T . . . . .	1 000	225	22,5
36 E-T . . . . .	3 738	328	8,8
36 E-T . . . . .	1 721	134	7,8
38 E-T . . . . .	4 612	281	6,1
39 E-T . . . . .	1 000	51	5,1
41,6 E-T . . . . .	1 000	12	1,2
41,6 E-T . . . . .	1 000	18	1,8
45 E-T . . . . .	1 000	14	1,4
<i>Ratte:</i>			
13,5 E-T . . . . .	1 000	183	18,3
15,7 E-T . . . . .	1 000	315	31,5
18 E-T . . . . .	1 000	156	15,6
20 E-T . . . . .	1 690	128	7,6
0 P-T . . . . .	1 000	44	4,4
0 P-T . . . . .	1 000	25	2,5
0 P-T . . . . .	2 309	62	2,7
1 P-T . . . . .	1 000	15	1,5
1,5 P-T . . . . .	1 000	26	2,6
2 P-T . . . . .	1 000	7	0,7
2,5 P-T . . . . .	1 000	11	1,1
3 P-T . . . . .	1 000	13	1,3
5 P-T . . . . .	1 000	10	1,0

b) *Die Differenzierung einer epithelartigen Ependymschicht aus der Matrix*

*Cavia* 32 E-T: Die dem Ventrikel anliegende Keimschicht stellt ein breites Band dar aus dichtgelagerten Kernen. Der innere, ventrikel-nächste Teil dieses Bandes, die Proliferationszone, besteht aus Säulen, die übereinander etwa 10 Kerne enthalten. Die überwiegende Zahl der Kerne ist oval. In Gebieten intensiver Teilung besteht zwischen den Kernen und dem Ventrikel ein zellfreier Raum.

*Cavia* 36 E-T: Die Proliferationszone ist nur noch etwa 5 Kerne hoch, die Kerne sind überwiegend rund, die Säulen weniger ausgeprägt. Die nächste Schicht ist etwas zellärmer.

*Cavia* 38 E-T: Um den Ventrikel liegt eine zwei bis drei Kerne dicke, deutlich abgehobene Schicht aus dichtliegenden, grossen Kernen mit verschiedener Form. Darüber besteht eine zellärmere Schicht mit oft längsorientierten, kleineren Kernen. Die Mitosen sind spärlich geworden.

*Cavia* 39 E-T: Wie voriges Stadium.

*Cavia* 41.6 E-T: Sehr deutlich abgehobene epithelartige Ependymschicht, ca. zwei Kerne hoch. In dieser Schicht ist das Plasma dunkel gefärbt. Die darüberliegende Schicht ist kernarm und hell. Die Mitosen haben ihr Minimum erreicht.

*Cavia* 45 E-T: Wie voriges Stadium.

Ratte 18 E-T: Die Keimschicht stellt ein breites, kernreiches Band dar. In der Proliferationszone reichen hohe Kernsäulen aus langgestreckten Kernen bis zu einer Höhe von etwa 10 Kernen ins Innere der Rinde.

Ratte 20 E-T: Die Kerne sind in der Proliferationszone überwiegend rund, die Säulen undeutlich. Sie ist etwa 3 bis 4 Kerne dick und durch eine etwas dunklere Färbung vom darüberliegenden Gewebe unscharf abgesetzt. Dieses ist ähnlich kernreich und zeigt zuweilen horizontal angeordnete Kerne. Die beiden Schichten bilden zusammen eine deutliche, breite Keimschicht.

Ratte 0 P-T: Die Keimschicht ist noch breit und kernreich. Ihre Proliferationszone ist durch dichtere Lagerung und dunklere Färbung abgehoben (4-5 Kerne dick). Die darüberliegende Zone besitzt mehr ovale und weniger dicht angeordnete Kerne.

Ratte 1 P-T: Die Keimschicht ist immer noch ca. 14 Kerne, die Proliferationszone ungefähr 3 bis 4 Kerne dick. Die Mitosen haben ihr Minimum erreicht.

Ratte 3 P-T: Die Keimschicht ist schmaler geworden, ca. 7 Kerne dick. Die Kerne sind direkt am Ventrikel stellenweise regelmässig aufgereiht. Die Proliferationszone ist aber nicht deutlich abgehoben.

Ratte 6 P-T: Die Keimschicht ist immer noch mindestens 7 Kerne dick. Die ventrikelnächste Schicht ist wohl abgrenzbar, aber nicht deutlich differenziert. Von einer epithelartigen Ependymschicht kann nicht geredet werden.

### c) *Diskussion des Kernteilungsprozesses im Neocortex.*

Wir haben die Veränderungen der Matrix und der Keimschicht des Neocortex verfolgt, weil nach HAMBURGER 1948 die Teilungstätigkeit übereinstimmend mit der Anwesenheit einer Keimschicht vor sich gehen soll. Die Beschreibung zeigt, dass die Differenzierungsvorgänge in der Matrix bei unseren beiden Arten nur auf einem frühen Stadium miteinander verglichen werden können.

Beim Meerschweinchen führt die Differenzierung von einer frühen, säulenartigen Proliferationszone mit vielen Mitosen in direktem Weg zu einer ausgeprägten, 1 bis 2 Kerne dicken Ependymschicht.

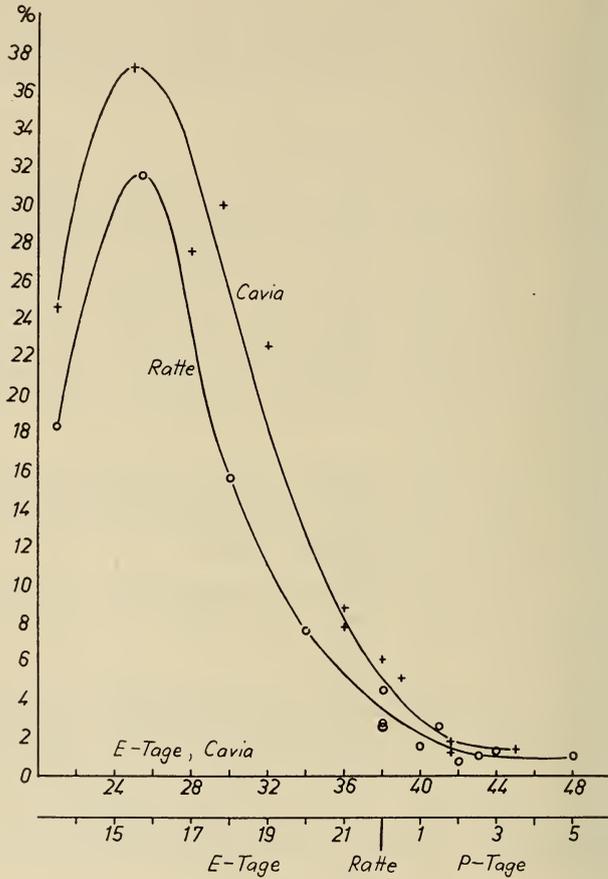


Abb. 2.

Der Prozentsatz der Mitosen in der neocortikalen Matrix bei *Cavia* und *Rattus*. Die Abszisse ist in Entsprechung zu den verschiedenen Entwicklungsgeschwindigkeiten nach zwei verschiedenen Maßstäben eingeteilt.

Bei der Ratte lässt sich dieser Vorgang bis kurz vor das Geburtsstadium vergleichen. Nachher bleibt über eine längere Zeit (untersucht bis zum 7. P-Tag) ein zellreiches Band bestehen, welches Ähnlichkeit mit der frühen Keimschicht besitzt. In diesem Band

sind jedoch die Mitosen nur spärlich zu finden. Zu einer deutlich ausgebildeten Ependymschicht kommt es bis zu diesem Zeitpunkt nicht. Der Mitoseprozess scheint also bei der Ratte, trotz des Fortbestehens einer Keimschicht, aufzuhören, was für die grosse Autonomie dieses Vorgangs spricht.

Unsere Kurve (Abb. 2) zeigt bei *Cavia* zwischen dem 22. und dem 29., bei der Ratte zwischen dem 14. und 19. Embryonaltag ein Maximum der Teilungstätigkeit. In diesen Stadien, — in unserer Reihe am 26. (*Cavia*) und am 16. (Ratte) Embryonaltag —, ist etwa jeder dritte Kern in Teilung begriffen. Nach diesen Höhepunkten fällt die Kurve steil ab und nähert sich in beiden Fällen einem Prozentsatz von etwa einer Mitose. Bis zum Abklingen der Teilungstätigkeit ist der Prozentsatz beim Meerschweinchen in jedem dieser gegenübergestellten Altersstadien höher.

Bei der Ratte erreichen die Werte ziemlich genau mit dem Geburtsstadium ihr Minimum. Ein kausaler Zusammenhang mit dem Wechsel des Entwicklungsmilieus ist jedoch nicht anzunehmen, da die Kurve schon vor der Geburt gleichmässig zu fallen beginnt. Doch scheint mir diese Tatsache wert, hervorgehoben zu werden, vor allem wegen diesem, im Vergleich zum Differenzierungsgrad des Ependyms, „verfrühten“ Aufhören der Mitosen bei der Ratte. Für eine Interpretation dieser Verhältnisse sind wohl noch vergleichende Untersuchungen bei anderen Arten notwendig.

Nach ALLEN 1912, welcher den Mitoseprozess im Vorderhirn („Cerebrum“), Kleinhirn und Rückenmark juveniler Ratten untersucht, nehmen die Kernteilungen im Vorderhirn nach der Geburt zu und erreichen am vierten Postembryonaltag ihren Höhepunkt. ALLENS Untersuchungen beginnen aber erst mit dem Geburtsstadium der Ratte. In Widerspruch zu diesen Resultaten zeigen unsere Auszählungen klar, dass die Phase grösster Teilungsaktivität vor der Geburt liegt. Die Mitosen sollen nach ALLEN im Rückenmark am 18. Postembryonaltag, etwas später im Cerebellum und noch später im Vorderhirn aufhören, wo in der äusseren Wandung des lateralen Ventrikels noch bei der zweijährigen Ratte Mitosen gefunden werden sollen.

ALLENS hohe Werte der Mitoserate im Vorderhirn gehen darauf zurück, dass er die nach der Geburt vermehrt auftretenden extraventrikulären Mitosen einbezieht. Diese nehmen nach diesem Zeitpunkt zu und überwiegen über die direkt dem Ventrikel anliegenden

Kernteilungsfiguren (HAMILTON 1901, Rückenmark der Ratte). HAMBURGER 1948 (Rückenmark des Hühnchens) nimmt an, dass es sich bei diesen extraventrikulären Mitosen um mesodermale Elemente handelt, die mit den Blutgefässen in das Zentralnervensystem eingedrungen sind. Diese Annahmen haben uns bewogen, auch in späteren Stadien nur die ventrikulären Mitosen auszu zählen, die vor dem Geburtstadium der Ratte fast ausschliesslich zu finden sind. Es bleibt dabei fraglich, ob nicht auch diese vereinzelt, späten ventrikulären Mitosen als nach unten verlagerte extraventrikuläre Mitosen anzusehen sind, ob sie also tatsächlich der Teilungsaktivität der Matrix zuzuschreiben sind. Handelt es sich dabei wirklich nur um mesodermale Elemente, so können wir auf ein völliges Verschwinden der Mitosetätigkeit in der Matrix kurz nach dem Geburtstermin der Ratte schliessen.

Wir haben die  $x$ -Werte (Alter) unserer Kurve für die beiden Arten nach verschiedenen Masstäben abgetragen. Die sich gegenübergestellten Stadien des Meerschweinchens und der Ratte sind mit Hilfe des Entwicklungsfaktors 2 berechnet worden. Hat dieser Faktor für diesen besonderen Prozess Gültigkeit, so müssen sich die Kurven in ihrem Verlauf entsprechen. Die Abbildung bestätigt diese Annahme: Die beiden Kurven stimmen in ihren Extremwerten und in ihrem Verlauf überein.

Damit kennen wir einen Vorgang, der bis in die frühe Post-embryonalzeit der Ratte und bis etwa zum 42-tägigen *Cavia*-Embryo dem Entwicklungsfaktor 2 gehorcht. Dieser Umstand ist unso wertvoller, als es sich hier anscheinend um einen weitgehend autonomen Prozess handelt.

## B. DAS AUFTRETEN DER NEOCORTIKALEN SCHICHTUNG

### a) *Die Adultverhältnisse.*

Die sechs Brodmannschen Schichten des Neocortex sollen nach einer grösseren Zahl von Autoren bei Nagern eine Schichtverminderung erfahren haben. So fehlt nach CAJAL 1911 bei der Maus die *Lamina granularis interna* (IV). Auch ROSE 1912 stellt fest, dass an Stelle der fehlenden Körnerschicht „eine Art Lücke nach den ausgewanderten Körnern zurückbleibt“. Diese IV. Schicht ist

auf meinen Präparaten sowohl bei der Ratte als auch bei *Cavia*, abgesehen von paramedianen Zonen, in ihrer charakteristischen Ausbildung aufzufinden. Sie wird auch von DROOGLEEVER-FORTUYN 1914 und SUGITA 1918 abgebildet und beschrieben. Nach diesen beiden Autoren kann bei der Ratte, nach dem ersteren auch bei *Cavia*, nicht deutlich zwischen Schicht II (*Lamina granularis externa*) und Schicht III (*Lamina pyramidalis*) unterschieden werden. ISENSCHMID 1911 und DEVRIES beobachten aber (zit. n. DROOGLEEVER-FORTUYN) oft eine separate Schicht II. Wie meine Abbildungen (Abb. 3 und 4) zeigen, ist diese II. Schicht bei beiden Tieren in älteren Stadien deutlich abgehoben. Sie zeigt kleinere Kerne als die *Lamina pyramidalis* und die Zellen liegen dichter. Wir finden also bei unseren beiden Nagern in mediolateralen Zonen alle sechs Brodmannschen Schichten gegeneinander abgehoben. Die widersprechenden Schilderungen in der Literatur gehen vermutlich auf die Untersuchung verschiedener Zonen des Neocortex zurück.

Wie SUGITA 1918 beschreibt, ist die *Lamina multiformis* (VI) bei der Ratte (auch bei *Cavia*) deutlich zweigeschichtet. Sie besteht aus einer äusseren polymorphen Schicht und einer inneren Schicht aus polygonalen Zellen, deren Ausläufer oft in der Schichtebene verlaufen (Abb. 3 und 4).

#### b) *Das Auftreten der Schichtung.*

Methodik: Ich verfüge über in Bouin fixierte und nach PISCHINGER mit Kresylviolett gefärbte Präparate. Die Zeichnungen geben die naturgetreue Lagerung und Grössenverhältnisse der Kerne wieder, da die Präparate mit Hilfe eines Leitz-Projektors mit Makroansatz direkt auf das Papier projiziert worden sind. Abgebildet ist jeweils ein Streifen aus der Zone *j*' von DROOGLEEVER-FORTUYN 1914.

#### Beschreibung der Stadien:

##### *Cavia* (Abb. 3):

47 E-T: Auf lateral gelegenen Schnitten sind alle 6 Schichten deutlich zu unterscheiden. Lamina IV ist am schmalsten (ca. 4 Kerne breit). Die Schichten sind geradlinig begrenzt. Lamina II fällt auf durch dunkle Färbung einer grossen Zahl von kleinen und dichtliegenden Kernen.

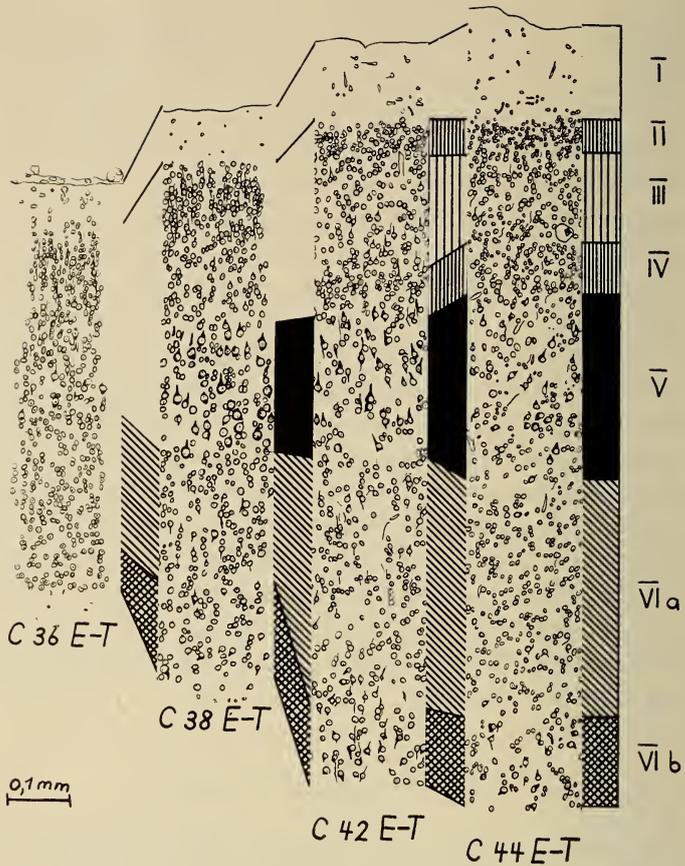


ABB. 3.

Das Auftreten der Sechsschichtung im Neocortex von *Cavia*  
(Zone j' von Droogleever-Fortuyn).

Schichtung nach Brodmann:	I	Lamina zonalis
	II	Lamina granularis externa
	III	Lamina pyramidalis
	IV	Lamina granularis interna
	V	Lamina ganglionaris
	VIa	Lamina multiformis
	VIb	Lamina multiformis polygonalis

*H E-T*: Alle sechs Schichten sind deutlich gegeneinander abgehoben. Lamina II ist am dichtesten, sie besteht aus kleinen, sehr dunklen Kernen. In Lamina III liegen mittelgrosse Kerne, in Lamina IV kleine und dunkle Kerne, die weniger dicht stehen als in II (etwa doppelt so breit wie II). Die Lamina ganglionaris (V) ist eine deutlich begrenzte Schicht mit sehr grossen Kernen. VIa zeigt kleine dunkle Kerne über

ein breites Band zerstreut, VIb ist schmal und besitzt mittelgrosse Kerne. Die Grenzen der einzelnen Schichten verlaufen geradlinig.

42 E-T: Auf lateral gelegenen Schnitten sind alle sechs Schichten deutlich zu unterscheiden. In Schicht II und IV liegen die kleinsten Kerne der Rinde. Diese Streifen sind deutlich zellreicher als die III. Schicht. Schicht V, VIa und VIb sind klar voneinander unterschieden.

41,6 E-T: Deutlich ausgebildet ist Lamina I, V, VIa und VIb. An Stelle von II, III und IV besteht keine klare Schichtung. Die Zellen sind gegen aussen konzentriert und zeigen noch kurze Zellsäulen.

38 E-T: Lamina I, V, VIa und VIb sind deutlich abgehoben mit geradlinigen Grenzen. An Stelle von Lamina II, III und IV liegt eine undifferenzierte Schicht aus gleichgrossen Kernen, die säulenartig angeordnet sind. Es besteht ein Gefälle der Kerndichte von aussen nach innen.

36 E-T: Lamina VI ist schon in eine äussere und eine schmale innere Schicht unterteilt. Lamina V ist noch nicht gegen die äusseren Schichten abgegrenzt. Die Kerne fallen durch ihre Grösse auf, liegen aber gruppenweise noch tief an Stelle der späteren Pyramidenschicht, so dass die äussere Grenze von V nicht geradlinig verläuft. Die Kerne scheinen aus den äusseren Schichten auszuwandern. An Stelle von II, III und IV liegen im übrigen undifferenzierte Zellsäulen.

Ratte (Abb. 4):

6 P-T: Auf lateralen Schnitten sind alle sechs Schichten sehr deutlich abgehoben. Vor allem die IV. und die II. Schicht treten nun als genau umrissene, zellreiche Streifen mit kleinen, dunklen Kernen in Erscheinung. Diese Schichtung ist jedoch nur auf wenigen Schnitten ausgeprägt, in den meisten Regionen des Neocortex ist die IV. Schicht mit der III. verschmolzen.

4 P-T: Deutlich differenziert und begrenzt sind die Schichten I, V, VIa und VIb. An Stelle von Lamina II, III und IV besteht ein zellreicher Streifen mit einem Gefälle der Zelldichte nach innen. Die Kerne sind auf der ganzen Breite ungefähr gleich gross, undifferenziert und in Zellsäulen angeordnet. Vor der Lamina V liegt eine zellarme Zone.

2,5 P-T: Deutlich abgehoben sind die Schichten I, V, VIa und VIb. An der äusseren Grenze von Lamina V besteht ein zellarmer Streifen. An Stelle von II, III und IV liegt eine zellreiche Schicht mit einem Gefälle der Zelldichte nach innen, die Kerne sind direkt an der Lamina zonalis gehäuft. An Stelle der *Lamina pyramidalis* sind mehrere Kerne grösser und heller als in der dichten äusseren Schicht.

1 P-T: Scharf umrissen ist Schicht I, VIa und VIb. Die Zellen der V. Schicht heben sich durch ihre Grösse ab, die äussere Grenze ist aber stellenweise unscharf, da in der Grenzzone Gruppen von kleineren und grösseren Kernen ineinanderliegen. Die grossen Kerne scheinen in die



ABB. 4.

Das Auftreten der Sechsschichtung im Neocortex der Ratte  
(Bezeichnungen wie in Abb. 3).

V. Schicht auszuwandern. Zwischen Lamina II, III und IV ist nicht zu unterscheiden.

*0 P-T*: Deutlich begrenzt sind die Schichten I, VIa und VIb. An Stelle der *Lamina ganglionaris* fallen mehrere grosse Kerne auf, die aber unter eine überwiegende Zahl homogener, in Säulen angeordneter Kerne gemischt sind. Die V. Schicht ist also noch nicht abgrenzbar.

*20 E-T*: Deutlich erkennbar ist die *Lamina zonalis* I. Die *Lamina multiformis* VI ist in eine schmale innere und eine breite äussere Schicht

unterteilt. An Stelle der II., III., IV. und V. Schicht bestehen Zellsäulen. Die Kerne der *Lamina ganglionaris* V fallen durch ihre Grösse auf.

c) *Diskussion des Auftretens der neocortikalen Schichtung.*

SUGITA 1918 gibt in einer ausführlichen Arbeit folgendes Bild der Differenzierung des Neocortex bei der Ratte: Nach der Geburt wächst die Rinde während der ersten zehn Tage rapid, indem sie sich von 0,74 mm auf 1,73 mm verdickt und damit der Adultdicke von 1,9 mm schon sehr nahe kommt. Während dieser Wachstumsperiode sollen die Pyramiden- und Ganglienzellen schnell anwachsen und nahezu ihre volle Grösse erreichen, im Bau aber fetalen Charakter beibehalten. Unter den Schichten reift die *Lamina ganglionaris* zuerst, die *Lamina pyramidalis* am spätesten. Die *Lamina granularis interna*, welche bei jungen Gehirnen noch mit der Pyramidenschicht verschmolzen ist, soll vor dem Alter von 6 Tagen nicht deutlich differenziert sein, da die Granulae beinahe gleich gross sind wie die wachsenden Pyramidenzellen.

Nach meinen Untersuchungen ist bei der Ratte die *Lamina multiformis*, abgesehen von der *Lamina zonalis*, am frühesten abgrenzbar. Sie ist schon 2 Tage vor der Geburt deutlich in eine schmale innere und eine breite äussere Schicht unterteilt. Die Kerne der *Lamina ganglionaris* sind auch schon vor der Geburt deutlich durch ihre Grösse abgehoben, sie liegen aber erst zu Beginn des 3. P-Tages in einer geradlinig begrenzten Schicht. In Uebereinstimmung mit SUGITA kann ich vom Beginn des 7. P-Tages an zwischen einer *Lamina pyramidalis* und einer *Lamina granularis externa* unterscheiden.

Die Beschreibung von TILNEY 1934, welcher bei der Geburt bereits sechs Schichten feststellt, kann somit nicht mit SUGITAS und meinen Untersuchungen in Einklang gebracht werden.

Für das neugeborene Meerschweinchen findet SUGITA eine Cortexdicke von 1,71 mm (adult 1,9 mm). Die Periode des rapidsten Dickenwachstums muss also vor der Geburt liegen. Ich finde die dem 3. bis 7. Postembryonaltag der Ratte entsprechende Periode der Schichtdifferenzierung zwischen dem 39. und 43. E-Tag. Die *Lamina multiformis* ist am 37. E-Tag deutlich in eine breite äussere und eine schmale innere Schicht unterteilt. Die Kerne der *Lamina ganglionaris* sind schon am 37. E-Tag durch ihre Grösse heraus-

gehoben, sie liegen aber erst zu Beginn des 39. E-Tags in einer deutlich und geradlinig begrenzten Schicht. Beim 41,6-tägigen Embryo bestehen sehr schwache Anzeichen der Differenzierung einer *Lamina granularis externa*, einer *Lamina granularis interna* und der *Lamina pyramidalis*. Beim 42-tägigen Embryo sind sie deutlich abgehoben und begrenzt.

Die Angaben aus der Literatur liegen für das Meerschweinchen etwas früher: Nach LA VELLE 1951 ist die III. und IV. Schicht bereits beim 40-tägigen Embryo unterscheidbar. Nach PETERS und FLEXNER 1950 sind beim 41-tägigen Embryo schon alle sechs Schichten gegeneinander abgehoben. Die letztere Angabe liegt noch innerhalb der Variationsbreite, die erstere differiert gegenüber unseren Werten um 2 Tage. Dieser Unterschied erscheint mir, in Anbetracht derartig fließender Vorgänge, unbedeutend. Er würde unsere Auswertung dieser Daten nicht beeinflussen. Wir benützen hier unsere Altersangaben, weil sie auf Grund der übereinstimmenden Methodik direkt mit unseren Werten der Ratte vergleichbar sind.

#### C. DAS AUFTRETEN DER NISSL-SUBSTANZ IN DEN GANGLIENZELLEN DER V. SCHICHT

Dieser Vorgang ist vor allem für das Meerschweinchen wiederholt untersucht worden. PETERS und FLEXNER 1950 und LA VELLE 1951 unterscheiden eine Vorstufe mit einer „nebelartigen“ (dustlike) Verteilung des basophilen Materials von den eigentlichen Nisslschollen. Es ist mir nicht möglich, in meinen Präparaten diese Unterscheidung klar durchzuführen, da auch schon bei einem schwachen, nebelartigen Auftreten der Färbung schollige Einschlüsse wahrzunehmen sind. Ich beschreibe also generell das Auf-

<i>Cavia</i> :				
Alter . . . . .	36	38	41,6	44 E-T
Prozentsatz der Zellen mit basophilem Material . . . . .	33	45	52	55%
Zahl der ausgezählten Zellen (incl. Glia) . . . . .	300	300	300	200

treten von basophilem Material im Cytoplasma der Ganglienzellen (Abb. 5).

Wir schliessen daraus, dass die Produktion von Nissl-Substanz oder einer Vorstufe derselben, schon vor dem 37. E-Tag begonnen

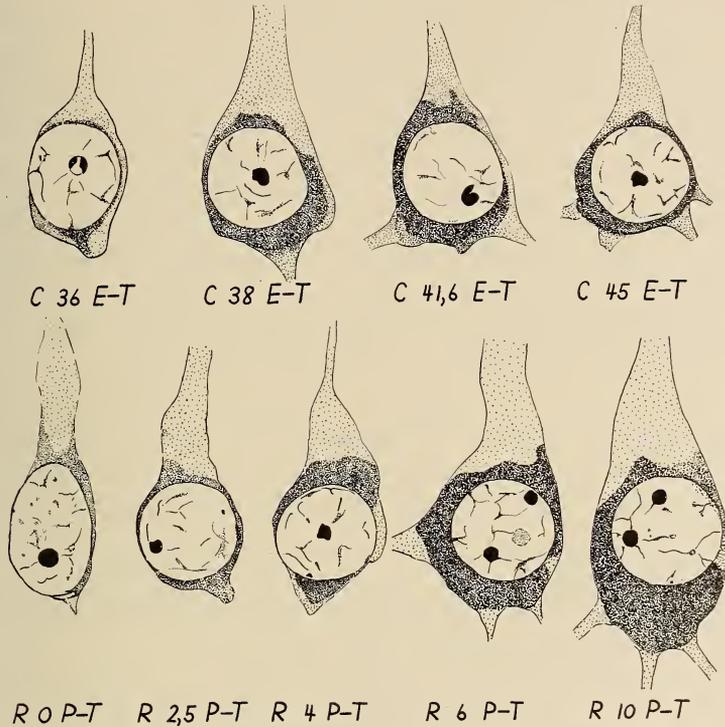


ABB. 5.

Das Auftreten der Nissl-Substanz und der Dendriten in den Ganglienzellen der Lamina ganglionaris im Neocortex von *Cavia* und *Rattus*.

hat. Das Auftreten von frisch mit basophilem Material versehenen Zellen hält an bis etwa zum 42. E-Tag. In diesem Termin ist die 50% Grenze erreicht, welche etwa den Adultverhältnissen entspricht. Vom 39. E-Tag an sind die Gliazellen deutlich dadurch von den Ganglienzellen abgehoben, dass sie weniger als halb so grosse Kerne aufweisen.

Diese Daten stehen mit denen von LA VELLE 1951 in Einklang. Er beschreibt bei einem 35-tägigen Embryo zum ersten Mal nebelartige Basophilie, welche sich an der Basis der Fortsätze ausbreiten.

Beim 40-tägigen Embryo beobachtet er typische Nissl-Schollen und findet bis zum 46. E-Tag eine starke Zunahme des basophilen Materials. Auch PETERS und FLEXNER 1950 finden schon lange vor dem 42. E-Tag nebelartige Einschlüsse. Zwischen dem 35. und 42. E-Tag sind aber keine Stadien beschrieben.

Für die Ratte finde ich nur die Angaben von SUGITA 1918. Nach ihm soll die Nissl-Substanz zuerst etwa am 10. P-Tag als Kernkappe in Erscheinung treten. Wie mir scheint, stimmt diese Interpretation nicht mit seinen Abbildungen überein, auf denen schon viel früher solche Kernkappen abgebildet sind.

Wir finden vom 1. P-Tag an ein langsames Ansteigen der Zahl der Kerne, die von Kappen und Rändern aus basophilem Material umgeben sind. Die annähernd volle Zahl der mit Nissl-Substanz versehenen Zellen scheint ungefähr vom 7. P-Tag an erreicht zu sein. Auffallend ist ein im Vergleich zum Meerschweinchen mehr schleppendes Fortschreiten der Reifung (Abb. 5).

Ratte:							
Alter . . . . .	0	1	2,5	4	6	10	adult
Prozentsatz der Zellen mit basophilem Material . . . . .	7	11	23	44	52	50	51
Zahl der ausgezählten Zellen (incl. Glia) . . . . .	300	300	300	300	200	200	300

Vom 7. bis zum 11. P-Tag nimmt die Menge der Substanz in den einzelnen Zellen noch stark zu.

#### D. DAS AUFTRETEN DER GANGLIENZELLFORTSÄTZE

Die fetale Nervenzelle, der Neuroblast, besitzt einen zentralen und einen peripheren Fortsatz. Der zentrale Fortsatz scheint bei der Mehrzahl der Zellen von einem bestimmten Alter an zu verschwinden. Ungefähr zur gleichen Zeit treten, vorwiegend an den Seiten der pyramidenförmigen Ganglienzelle, mehrere knospenförmige Verdickungen auf, die mit fortschreitender Differenzierung in dünnen, röhrenförmigen Aesten, den späteren Dendriten, aus-

laufen. Bestimmen wir den Prozentsatz der Zellen mit mehr als zwei Fortsätzen unter der Zahl der Ganglienzellen, so erfassen wir also das Auftreten der Dendriten (Abb. 5).

Wir finden beim Meerschweinchen am 37. E-Tag nur bipolare oder unipolare Ganglienzellen. Am 39. E-Tag zähle ich unter 100 Ganglienzellen 10, die erste zusätzliche Ausbuchtungen des Zellkörpers, vorwiegend an den inneren Ecken und an den Seiten der Pyramide, zeigen. Diese mit basophilem Material ausgefüllten Ausbuchtungen enden in keinem Fall in deutlichen, röhrenförmigen Fortsätzen; die Erfassung ihrer Zahl ist also sehr unsicher. Dagegen besitzen am 42. E-Tag 53% der Ganglienzellen drei und mehr, deutlich erkennbare Fortsätze. Das erste Auftreten der Dendritenanlagen ist also am 40. bis 41. E-Tag angezeigt. In Einklang mit diesen Daten stellen PETERS und FLEXNER 1950 fest, dass vom 41. bis 45. E-Tag die Zellfortsätze „dramatisch“ an Zahl und Grösse zunehmen.

Die entsprechenden Verhältnisse finde ich bei der Ratte am 5. P-Tag, an dem unter 100 Ganglienzellen 19 mit Ausbuchtungen des Zellkörpers versehen sind, und am 7. P-Tag, an dem fast die Hälfte der Pyramiden schon deutliche Fortsätze aufweist.

#### E. WEITERE, IN DER LITERATUR BELEGTE DATEN SICH ENTSPRECHENDER DIFFERENZIERUNGSVORGÄNGE BEI *CAVIA* UND *RATTUS*

SUGITA 1918 zeigt, dass die Kerne der Ganglienzellen bei der Ratte im Alter von 10 Tagen ihr maximales Volumen erreichen. Nach PETERS und FLEXNER 1950 hört das Volumenwachstum der Kerne bei *Cavia* in dem kritischen Alter von 41 bis 45 Tagen auf.

Wir entnehmen ausserdem FLEXNER 1955 zwei Daten übereinstimmender biochemischer Vorgänge. Das rapide Ansteigen der Succinodehydrase und der ATP-Ase im Neocortex, welches bei *Cavia* am 42. E-Tag einsetzt, beginnt nach POTTER, SCHNEIDER und LIEBL 1945 (zit. n. FLEXNER) bei der Ratte am 6. P-Tag.

#### F. DIE FUNKTIONELLE REIFUNG DES NEOCORTEX

Wir fassen hier Angaben aus der Literatur zusammen.

KIMMEL und KAVALER 1951 haben bei *Cavia* das Auftreten muskulärer Reaktionen auf elektrische Reizung hin untersucht. Bei

Stimulation der Rinde in der vorderen Hälfte des Grosshirns (Area *f* und *f'* von DROOGLEEVER-FORTUYN), erhielten sie Beugung der Vorder- und Hinterbeine, Spreizen der Finger, Bewegungen des Nackens, der Oberlippe und Kaubewegungen. Alle diese Antworten treten zwischen dem 43. und 47. E-Tag auf. Vor diesem Zeitpunkt fehlen sie völlig, nachher können sie regelmässig hervorgerufen werden. Da nach CARMICHAEL 1934 die Reflextätigkeit schon geraume Zeit vor diesen Daten einsetzt, schliessen sie, dass diese Antworten auf Veränderungen in den neocortikalen Neuronen selbst zurückzuführen sind. Der Zeitraum der cytologischen Reifung gerade dieser Gebiete wird von PETERS und FLEXNER 1950 zwischen dem 41. und 46. E-Tag angegeben. Die funktionelle Reifung fällt also mit der cytologischen Reifung zusammen.

Die spontane elektrische Aktivität der Grosshirnrinde setzt gegen Ende dieser Periode ein. Nach FLEXNER, TYLER und GALLANT 1950 sind Potentiale bei 46-tägigen *Cavia*-Embryonen messbar, während zwei Tage vorher keine spontane Aktivität gefunden wird. Auch bei Anwendung von Strychnin treten messbare Potentiale erst bei 46-tägigen *Cavia*-Embryonen auf.

Diese Untersuchungen sind von CRAIN 1952 bei der Ratte angestellt worden. Nach dieser Arbeit tritt während der ersten Woche nach der Geburt die elektrische Aktivität unregelmässig, mit geringer Amplitude und Unterbrechungen auf. Vom 4. P-Tag an ergibt lokale Anwendung von Strychnin starke Ausschläge des Elektroencephalogramms. Vom 7. P-Tag an steigert sich die Regelmässigkeit und Kontinuität, um am 10. P-Tag adultähnliche Verhältnisse anzunehmen. Auch nach CRAIN besteht eine Korrelation zwischen dem Auftreten von rhythmischen neocortikalen Potentialen und cytologischen Reifungsvorgängen, da beide bei der Ratte zwischen dem 7. und dem 10. P-Tag auftreten.

## KAPITEL IV

### **Die Myelinierung der Fasersysteme in der Medulla oblongata und im Telencephalon.**

Die Myelinierung der Fasersysteme setzt im Vorderhirn nach Abschluss der cytologischen Reifung der Ganglionzellen ein. Sie

stellt damit den spätesten, morphologisch erfassbaren Prozess des reifenden Wirbeltiergehirns dar und gibt uns einen Vergleichsmaßstab des zeitlichen Verlaufs der Entwicklung in dieser Spätphase.

Der Vergleich der Myelinierung des Vorderhirns und der Medulla bei unseren beiden Nagern gewinnt dadurch an Interesse, dass dieser Prozess beim einen Organismus bis zu einem adultähnlichen Reifegrad in die Embryonalperiode fällt (*Cavia*), beim anderen jedoch von Anfang an in die Postembryonalzeit (Ratte). Sollte ein stimulierender Einfluss der Aussenreize auf die Bildung der Markscheiden bestehen, so müsste die Entwicklung bei der Ratte relativ schneller oder qualitativ verschiedenartig verlaufen. Der im Uterus isolierte Organismus (*Cavia*) würde dann in reinsten Form die endogen bedingte Reihenfolge der Myelinierung wiedergeben.

Wir bestimmen den Zeitpunkt des ersten Auftretens myelinierter Fasern, die Zunahme der Markfasern und die frühesten Stadien mit einer geschlossenen, adultähnlichen Myelinierung in den wichtigsten Bahnsystemen.

**Methodik:** Ich verfüge im Ganzen über 53 Gefrierschnittserien vom Vorderhirn und der Medulla der beiden Tiere. Die Objekte sind in Formol fixiert und nach BENDA-SPIELMEYER in natürlich gereifter Hämatoxylinlösung gefärbt (s. ROMEIS 1948). Die Schnittdicke beträgt, mit Ausnahme der ganz frühen Stadien, 30  $\mu$ . Die durch die Anwendung der Gefrierschnittmethode bedingten Verluste an Schnitten (bei jüngeren Stadien bis zu 20%) scheinen mir durch den Vorteil der zuverlässigeren Färbung ausgewogen zu werden. Die WEIGERT-KULSCHITZKY-Methode in Verbindung mit Celloidineinbettung ist nach unseren Erfahrungen für sehr frühe Ratten- und *Cavia*-Stadien, wo es gilt, erste Spuren von Myelin nachzuweisen, sehr unsicher. Dagegen erweist sich unsere Methode, bei der die Schnitte bis zur abgeschlossenen Färbung nie mit hochprozentigem Alkohol in Berührung kommen, als sehr zuverlässig und weitgehend unabhängig vom Grad der Differenzierung. Sie gestattet auch bei sehr frühen Stadien, klar zwischen gefärbtem und ungefärbtem Material zu unterscheiden.

Um die Verluste beim Schneiden zu vermeiden und eine serienmäßige Anordnung der Schnitte zu erreichen, wurde ein besonderes Verfahren angewendet. Die Schnitte werden mit einer Art Sieblöffel aus Glas ausgebreitet in die Beize übertragen. Dort werden jeweils 10 hintereinanderliegende Schnitte auf einem quadratischen, mit einem engmaschigen Kunstfasernetz bespannten Glasrahmen gesammelt. Sechs solcher Rahmen werden übereinandergeschichtet und durch ein breites Band zusammengepresst und zusammengehalten. Diese Pakete lassen

sich geschlossen in die verschiedenen, vor der Färbung und Differenzierung notwendigen Reinigungsflüssigkeiten übertragen.

*Literatur:* Im beschreibenden Teil wird so weit wie möglich die medizinische Nomenklatur benützt. Die Synonyme sowie die Lage der Kerne sind für die Medulla des Meerschweinchens bei HOFFMANN 1957 zu finden. Für die Lokalisierung und Identifizierung der Fasersysteme stütze ich mich auf BECCARI 1943, KAPPERS 1936 und 1947, VILLIGER-LUDWIG 1940, CAJAL 1911 und andere, an Ort und Stelle zitierte Arbeiten.

*Zeichnungen:* Für die Ausführung der Zeichnungen werden die Schnitte mit Hilfe eines lichtstarken Leitzprojektors mit Mikroansatz auf das Papier projiziert und vorgezeichnet.

## A. DIE MYELINIERUNG DER FASERSYSTEME IN DER MEDULLA OBLONGATA

### a) *Das Auftreten der ersten Markscheiden in der Medulla.*

Auf den Zeitpunkt der ersten Myelinierung von Faserzügen in der Medulla wird in der Diskussion grosses Gewicht gelegt. Ich beschreibe aus diesem Grund hier den Beginn dieses Prozesses gesondert von der Untersuchung der einzelnen Hirnnerven und Hirnbahnen.

#### *Cavia:*

*40,5 E-Tage:* Die ersten, sehr spärlichen und dünnen Markfasern liegen fast auf der ganzen Länge der Medulla im künftigen Fasciculus longitudinalis medialis. Alle übrigen Systeme sind völlig frei von Myelin.

*42 E-Tage:* Die Markfasern sind im Fasciculus longitudinalis medialis deutlicher gefärbt und vermehrt, stellenweise sind sie schon gebündelt. Neu aufgetreten, aber noch sehr spärlich sind sie im Tractus spinalis V, in der motorischen Trigeminiwurzel, im Nervus facialis, bei seinem Austritt und im Knie, in der Wurzel des Abducens und im Tractus spinalis VIII. In der Wurzel des Ramus vestibularis VIII finden wir bereits häufige und deutlich gefärbte Markfasern. Alle übrigen Systeme sind frei von myelinisierten Bahnen (Abb. 6).

#### *Ratte:*

*Neugeboren:* Die Medulla ist, abgesehen von sehr vereinzelt und sehr dünnen Markfasern im vorderen Teil des Fasciculus longitudinalis medialis, frei von gefärbten Bahnen.

*0,5 P-Tage:* Wie vorhergehendes Stadium.

*1,5 P-Tage:* Die Markfasern des Fasciculus longitudinalis medialis sind schwach vermehrt und ziehen durch die ganze Länge der Medulla.

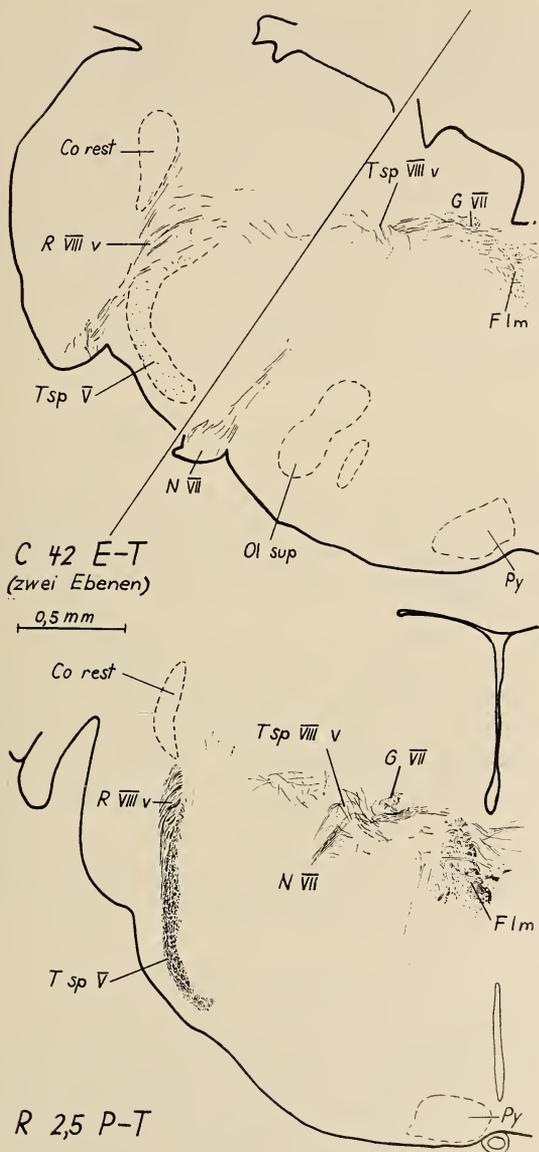


ABB. 6.

Zwei Schnittbilder vom Myelinierungsbeginn in der Medulla oblongata bei *Cavia* und *Rattus*. Querschnitte.

Sehr vereinzelte gefärbte Bahnen finde ich nun auch in der Wurzel des Nervus facialis, in der motorischen und sensiblen Wurzel des Nervus

trigeminus, im Tractus spinalis dieses Nerven und im Ramus vestibularis des VIII. Hirnnerven. Gegenüber der 2,5-tägigen Ratte, bei welcher einzelne Systeme bereits häufige Markfasern zeigen, ist dieses Stadium noch sehr schwach gefärbt (s. R 2,5 P-T auf Abb. 6).

Zusammenfassung: Ich stelle beim 40,5-tägigen *Cavia*-Embryo und bei der neugeborenen Ratte die ersten spärlichen Markfasern im Fasciculus longitudinalis medialis fest. Bei beiden Tieren übereinstimmend greift die Myelinierung anschliessend in sehr geringem Ausmass auf Bahnen des V., VI., VII. und VIII. Hirnnerven über. Das dem 42-tägigen *Cavia*-Embryo entsprechende Rattenstadium liegt in der zweiten Hälfte des 2. P-Tags.

#### b) *Nervus hypoglossus XII.*

Die motorische Wurzel dieses Spinalnerven entspringt in den beidseitig des Zentralkanal liegenden Nuclei originis nervi hypoglossi in Form eines lockeren Flechtwerks. Die Fasern vereinigen sich zu mehreren dichten Bündeln und münden an der Hirnbasis nach aussen (Abb. 7, 8 und 9).

Beim Meerschweinchen ist die künftige Wurzel am 46. E-Tag noch kaum sichtbar. Wir finden nur vereinzelte dünne Fasern, vor allem in der Nähe des Kerns. Zu Beginn des 48. E-Tags sind die Faserbündel abgrenzbar und enthalten auf der ganzen Länge wenige sehr dünne Fasern. Das ungefärbte Material überwiegt weitaus. Beim 50-tägigen Embryo findet man in den Bündeln vermehrte Markfasern. Es bestehen noch Lücken von der Breite der Fasern. Am 54. E-Tag zeigen die Bündel zahlreiche, aber dünne Markfasern. In den Kernen liegt ein dichtes Faserwerk. Am 58. E-Tag treten die Bündel sehr deutlich dunkelblau in Erscheinung. Die Kerne sind von dichtem Faserwerk durchzogen.

Bei der neugeborenen Ratte sind noch keine gefärbten Fasern zu finden. Am 3. P-Tag liegen dem Kern mehrere dünne Markfasern an. Die Bündel zeigen proximal spärliche Fasern, distal fehlen sie fast ganz. Eineinhalb Tage später durchziehen mehrere Fasern die Wurzel bis zu ihrer Ausmündung. Bei der 5,5-tägigen Ratte sind die Bündel stellenweise schon sehr dicht myelinisiert. Zwischen den Fasern bestehen noch etwa faserdicke Zwischenräume. Am 8. P-Tag sind die Bündel sehr dicht, aber an keiner Stelle geschlossen myelinisiert. Am 10. P-Tag sind die Bündel

an vielen Stellen schon geschlossen myelinisiert, am 16. P-Tag stehen die Fasern so dicht, dass sie nicht mehr einzeln abzugrenzen sind.

Zusammenfassung: Die Myelinierung der Hypoglossuswurzel beginnt bei *Cavia* am 46. E-Tag, bei der Ratte am 3. bis 4. P-Tag. Die Periode der intensivsten Faser Vermehrung liegt bei der ersten Art zwischen dem 47. und ungefähr 54. E-Tag, bei der letzteren zwischen dem 4. und dem 10. P-Tag. Bei der 15-tägigen Ratte besteht kein Dichteunterschied mehr zum Adulttier (Abb. 7, 8 und 9).

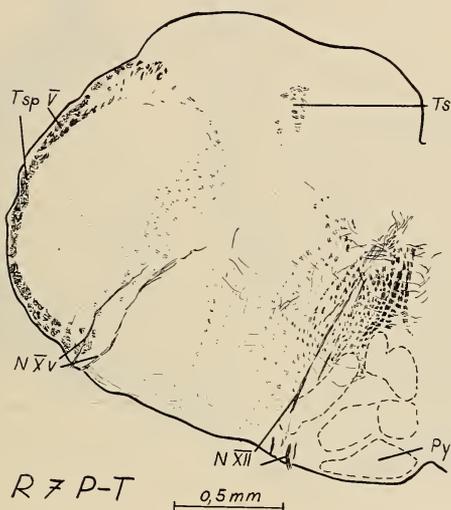


ABB. 7.

Die Myelinierung im kaudalen Teil der Medulla bei der 7-tägigen Ratte. Querschnitt.

c) *Nervus accessorius XI.*

Dieser Nerv besteht aus einem akzessorischen spinalen Teil und aus einem akzessorischen Teil des Vagus. Der Vagusast stellt einen kaudalen Zweig des Vagus dar und kann nach BECCARI 1943 nicht als eine anatomische Einheit angesehen werden. Wir berücksichtigen diesen schwer abgrenzbaren Teil nicht gesondert und beschränken uns auf die Beschreibung der Verhältnisse beim Vagus.

d) *Nervus vagus X und Nervus glossopharyngeus IX.*

Da diese beiden Nerven schwer gegeneinander abzugrenzen sind, werden sie hier gemeinsam beschrieben.

Wir unterscheiden Aeste mit verschiedenartigem Verlauf: Die Mehrzahl der Bündel zieht dorsal oder quer durch das dorsale Viertel des Tractus spinalis V zur Peripherie des Myelencephalons und mündet dorsolateral nach aussen. Wie Abb. 7 zeigt, verlaufen ausserdem in der Literatur nicht identifizierte Bündel bei der Ratte vom Nucleus ambiguus und von der dorsalen Kerngruppe zum ventralen Ende des Tractus

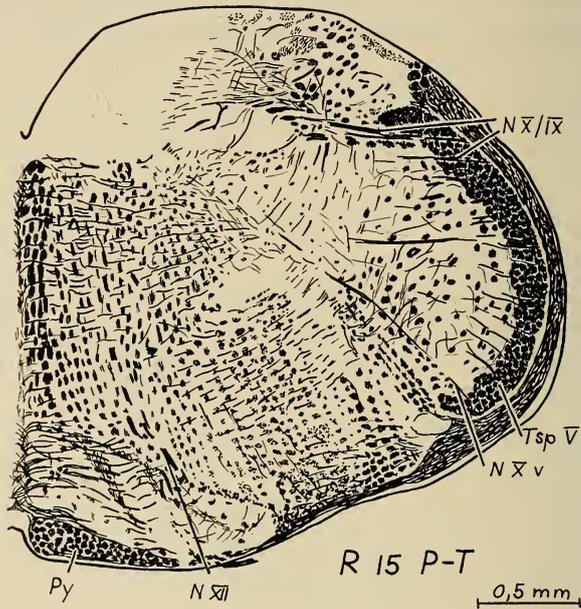


ABB. 8.

Eine adultähnliche Myelinierung im kaudalen Teil der Medulla bei der 15-tägigen Ratte. Querschnitt.

spinalis V und münden ventrolateral nach aussen. Fasern mit diesem Verlauf sind bei *Cavia* nicht zu finden, dagegen scheinen ähnliche Elemente den Tractus spinalis in der Mitte zu durchbrechen und lateral zu münden. Da diese Bündel sehr weit kaudal liegen, handelt es sich möglicherweise um den Vagusast des XI. Nerven.

Der Vagus und der Glossopharyngicus enthalten nach HOFFMANN 1957 die dreierlei Komponenten des Nucleus ambiguus, des Nucleus originis alae cinereae und des Nucleus terminalis alae cinereae.

Der Nucleus ambiguus ist bei *Cavia* kleiner und schwerer abzugrenzen als bei der Ratte (s. auch HOFFMANN 1957). Der X. und IX. Nerv weisen bei *Cavia* viel stärkere und zahlreichere Bündel auf als bei der Ratte (Abb. 8 und 9).

Die Wurzeln des X. und IX. Hirnnerven enthalten beim 45-tägigen Meerschweinchen noch keine Markfasern. Erst zu Beginn des 48. E-Tags finden wir vereinzelte dünne Fasern, die am 50. E-Tag nur schwach vermehrt sind. In diesem Stadium überwiegt das ungefärbte Material noch weitaus. Am 54. E-Tag enthalten die Bündel zahlreiche Markfasern, doch überwiegt auch hier noch das

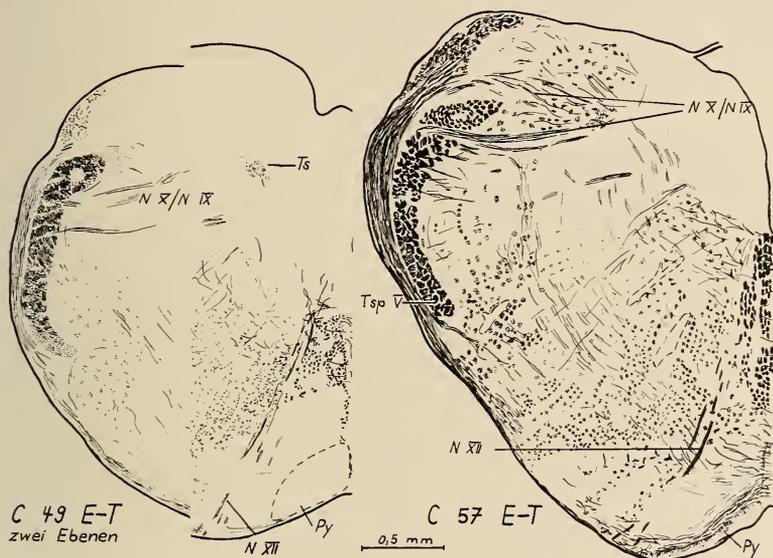


ABB. 9.

Zwei Myelinierungsstadien im kaudalen Teil der Medulla bei *Cavia*. Querschnitte.

ungefärbte Gewebe. Beim 57-tägigen Embryo treten die Bündel deutlich hervor. Sie besitzen sehr zahlreiche Markfasern, die aber noch nicht geschlossen stehen, was wohl auf ein geringes Faserkaliber hinweist.

Bei der 2,5-tägigen Ratte sind die Bündel ungefärbt. Zu Beginn des 5. P-Tags zeigen sie erste spärliche Markfasern. Am 6. P-Tag sind sie etwas vermehrt. Auch bei der 7-tägigen Ratte sind die Bündel höchstens zur Hälfte gefärbt. Der ventrolaterale Ast ist hier wie auch bei den jüngeren Stadien relativ stärker gefärbt. Am 10. P-Tag heben sich die Bündel deutlich ab, sie bestehen aber zum grösseren Teil aus ungefärbtem Material. Die

Färbung ist noch deutlich schwächer als beim Hypoglossus. Erst am 14. P-Tag ist eine adultähnliche Dichte erreicht.

Zusammenfassung: Die Markreifung beginnt in diesen Systemen etwa im gleichen Zeitpunkt wie im Hypoglossus, schreitet aber relativ langsamer voran. Sie beginnt beim Meerschweinchen zwischen dem Anfang des 46. und dem Ende des 47. E-Tags, bei der Ratte zu Beginn des 5. P-Tags. Die intensivste Faser Vermehrung findet bei *Cavia* ungefähr bis zum 58. E-Tag statt, bei der Ratte ist am 14. P-Tag eine adultähnliche Dichte erreicht.

e) *Tractus solitarius*.

Der Tractus solitarius besteht nach KAPPERS 1920 zu einem erheblichen Teil aus Vagus- und Glossopharyngicusfasern. Nach BECCARI enthält er absteigende viszerale Bahnen dieser beiden Systeme.

<i>Cavia</i> :				
Alter in E-Tagen	Zahl der Werte	Minimalwert	Maximalwert	Durchschnitt
45	—	—	—	—
47	5	29	37	33
49	4	77	98	87
50	5	72	93	84
53	5	151	176	162
57	5	228	262	245

Ratte:				
Alter in P-Tagen	Zahl der Werte	Minimalwert	Maximalwert	Durchschnitt
2,5	—	—	—	—
4	5	15	29	20
5,5	5	67	80	72
7	5	88	107	97
9	5	131	142	138
12	} nicht mehr auszählbar, da die Fasern zu dicht liegen.			ca. 300
13,75				
15				

Er erscheint auf unseren Präparaten im Querschnitt, die Zunahme der Faserzahl lässt sich also in den verschiedenen Altersstadien durch Auszählungen erfassen. Offensichtlich besteht in jedem Stadium eine

kraniokaudale Abnahme der Faserzahl. Wir zählen deshalb nur die direkt hinter den Vagus- (oder Akzessorius-) wurzeln gelegenen Schnitte aus (Abb. 7 und 9).

**Zusammenfassung:** Die auf einer Kurve abgetragenen Werte ergeben ein nahezu lineares Ansteigen der Faserzahl. Die verlängerte Kurve der *Cavia*-Werte schneidet die *x*-Achse im Punkt 45,5 E-Tage, die Kurve der Rattenwerte im Punkt 3,25. Wir dürfen also in diesen Stadien den Beginn der Myelinierung annehmen. Der Tractus solitarius erhält somit auf ungefähr entsprechenden Stadien wie die Vagus-Glossopharyngicus-Bündel die ersten Markfasern.

Die Periode der intensivsten Faservermehrung endet bei der Ratte etwa am 14. P-Tag, bei *Cavia* scheint sie über den 58. E-Tag hinaus anzudauern.

f) *Nervus statoacusticus VIII, Ramus vestibularis.*

Die Fasern dieser mächtigen Wurzel enden nach ihrem Eintritt in die Medulla in den drei grossen dorsalen Vestibulariskernen, dem Nucleus terminalis medialis VIII $\nu$  (SCHWALBE), dem Nucleus terminalis dorsalis VIII $\nu$  (BECHTEREW) und dem Nucleus terminalis lateralis VIII $\nu$  (DEITERS) oder sie ziehen direkt in die Kleinhirnkerne unter Abzweigung von Kollateralen in die Vestibulariskerne. Es handelt sich dabei zum Teil um verzweigte Fasern mit einem aufsteigenden und einem absteigenden Ast (KAPPERS 1947 und BECCARI 1943).

Neben den direkt ins Kleinhirn ziehenden Bahnen bestehen sekundäre Verbindungen vom Deiterschen und Schwalbeschen Kern zum Kleinhirn, die als lockerer Tractus vestibulo-cerebellaris nach dorsal verlaufen.

Der Tractus spinalis VIII $\nu$  zieht vom Deiterschen Kern in zahlreichen, lockeren Bündeln durch die Facialisschleife nach kaudal.

Die dorsalen Kommissurfasern der Vestibulariskerne sind zu sehr mit anderen Elementen vermischt, als dass sie isoliert verfolgt werden könnten. Ebenso vermögen wir die im Fasciculus longitudinalis medialis zum Thalamus und den Augenmuskelnkernen aufsteigenden Vestibularisfasern auf unseren Präparaten nicht von anderen Bahnen auseinanderzuhalten (Abb. 10 und 11).

Bereits beim 42-tägigen *Cavia*-Embryo ist der Ramus vestibularis mit mehreren myelinisierten Fasern deutlich zu erkennen. Auch die Fasern des Tractus spinalis VIII $\nu$  sind schon als dünne und spärliche Markfasern wahrzunehmen. Dagegen fehlen die Verbindungen zum Kleinhirn. Zu Beginn des 46. E-Tags stellt der Ramus

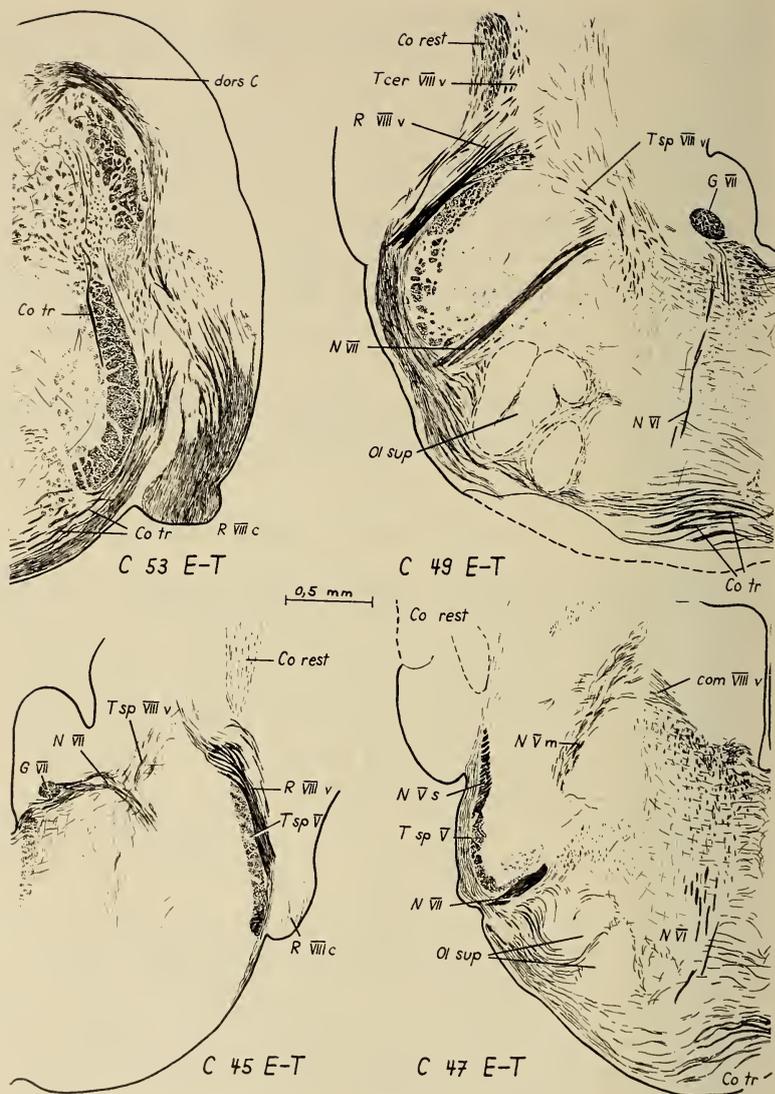


ABB. 10.

Vier Myelinierungsstadien in verschiedenen Regionen der Medulla bei *Cavia*. Querschnitte.

vestibularis mit zahlreichen starken Markfasern eine der am auffälligsten gefärbten Bahnen dar. Die spinalen Vestibularisfasern sind häufig, der Tractus vestibulo-cerebellaris ist noch frei von

Markfasern. Schon zu Beginn des 48. E-Tags wirkt der Ramus vestibularis stark und geschlossen gefärbt. Zum ersten Mal sind auch zahlreiche, aber dünne, ins Kleinhirn ziehende Vestibularisfasern festzustellen. Diese sekundären Bahnen zum Kleinhirn und zum Rückenmark wirken auch bei den älteren Stadien deutlich schwächer gefärbt, was möglicherweise auf ein dünneres Faserkaliber zurückzuführen ist. Spätestens am 54. E-Tag erscheinen alle hier berücksichtigten Bahnen stark und vollzählig myelinisiert.

Bei der neugeborenen Ratte sind noch keine Vestibularisfasern zu finden. Bereits bei der 1.5-tägigen Ratte besitzt jedoch der Ramus vestibularis mehrere Markfasern. Am 3. P-Tag erscheint er schon zum überwiegenden Teil gefärbt. Der Tractus spinalis zeigt mehrere, sehr dünne Fasern. Zum Kleinhirn ziehende Bahnen sind noch nicht zu finden. Das Faserwerk der Kerne ist auf den Deiterschen Kern beschränkt. Dieses Bild ist bei der 4-tägigen Ratte praktisch unverändert. Am 6. P-Tag tritt der Ramus vestibularis als dunkle, fast lückenlos gefärbte Bahn zum Vorschein. Der Tractus spinalis VIIIv zeigt ebenfalls stark gefärbte, aber lockere Bündel mit zahlreichen Markfasern. Die Kleinhirnbahnen sind noch deutlich schwächer gefärbt und verlieren sich, je weiter sie nach dorsal ziehen. Am 8. und 10. P-Tag sind auch die zum Kleinhirn ziehenden Fasern zahlreich, doch scheinen sie im Vergleich zu den anderen Systemen aus sehr dünnen Fasern zu bestehen. Am 13. P-Tag sind alle Systeme stark und anscheinend geschlossen myelinisiert.

**Zusammenfassung:** Die Vestibulariswurzel erweist sich als eine der am frühesten und am stärksten myelinisierten Bahnen. Die Zahl der Markfasern nimmt nach dem ersten Auftreten am 42. E-Tag (*Cavia*) bzw. zu Beginn des 2. P-Tags (Ratte) in der Wurzel und im Tractus spinalis VIIIv rapid zu. Die im Kleinhirn endenden und entspringenden primären und sekundären Markfasern erscheinen bei beiden Arten etwas später: bei *Cavia* am 47. E-Tag, bei der Ratte ungefähr am Ende des 5. P-Tags. Die Vestibulariswurzel ist frühestens am 48. E-Tag (*Cavia*) bzw. am 8. P-Tag (Ratte) stark und geschlossen myelinisiert.

g) *Nervus stato-acusticus VIII, Ramus cochlearis.*

Die Bahnen der Cochleariswurzel treten in den Nucleus terminalis ventralis et dorsalis nervi cochleae (= Tuberculum acusticum) ein. Die

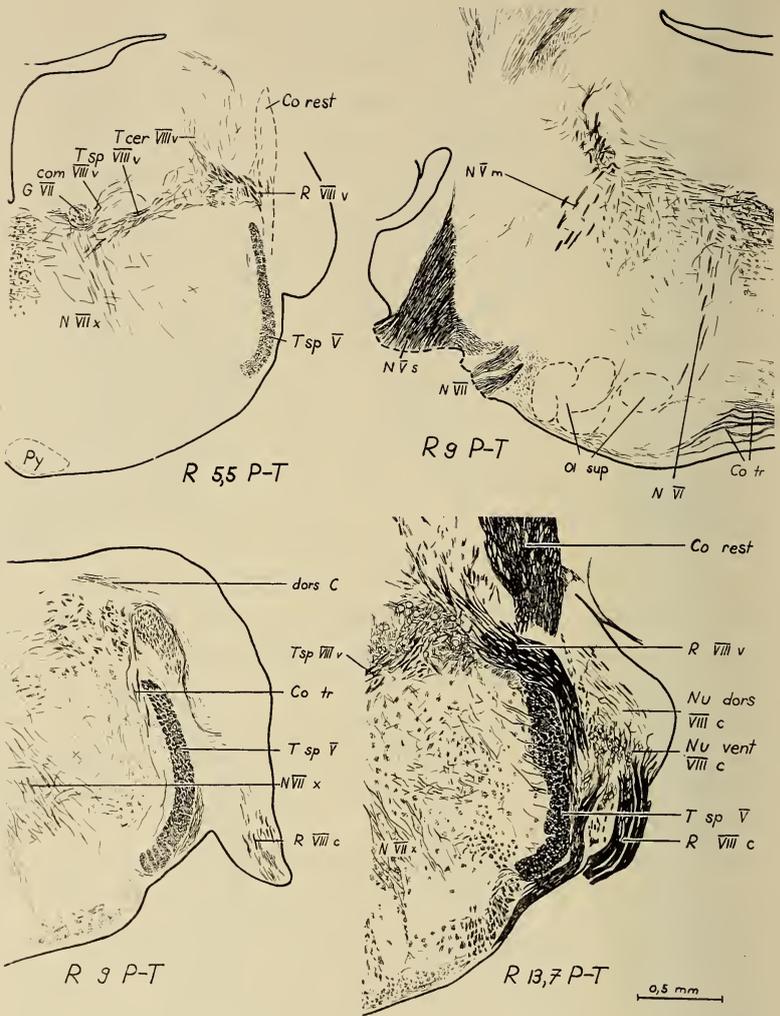


ABB. 11.

Drei Myelinierungsstadien in verschiedenen Regionen der Medulla bei der Ratte. Querschnitte.

Wurzel enthält neben Cochlearisfasern einen geringeren Anteil aus Vestibularisfasern des Utriculus und des Sacculus, der auf meinen Präparaten nicht abgrenzbar ist.

Den beiden Endkernen entspringt ein Faserzug, der über dem Corpus restiforme als ein geschlossenes Bündel wahrnehmbar ist. Wir beschrei-

ben die Myelinierung dieser in der Literatur unbenannten sekundären Cochlearisbahn unter der Bezeichnung „dorsales Cochlearisbündel“. Es enthält Corpus-trapezoideum-Fasern, die direkt an der Innenseite des Corpus restiforme und des Tractus spinalis V nach ventral ziehen (CAJAL 1911, s. Abb. 10 und 11), ausserdem wohl gekreuzte und ungekreuzte Fasern zur oberen Olive sowie Kommissurfasern. Möglicherweise enthält es auch noch das zu den Vierhügeln ziehende Bündel von HELD (BECCARI 1943).

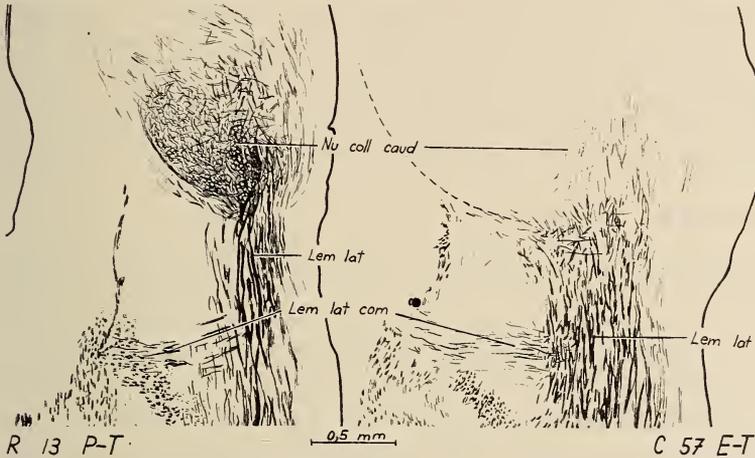


ABB. 12.

Die Myelinierung von akustischen Bahnen im kaudalen Teil des Mittelhirns bei *Cavia* und *Rattus*. Querschnitte.

Das Corpus trapezoideum besteht aus gekreuzten Fasern der beidseitigen Nuclei terminalis ventralis, aus Fasern dieses Kerns zum Nucleus trapezoideus und zu den oberen Oliven (KAPPERS) und aus Fasern vom Trapezkern zum gegenseitigen Lemniscus lateralis (BECCARI).

Der im Mittelhirn liegende Lemniscus lateralis führt neben einem überwiegenden Anteil aus Cochlearisfasern nach BECCARI anscheinend auch Elemente, die nicht mit den Kernen dieses Systems zusammenhängen. Die beidseitigen Lemniscuskern stehen durch horizontal verlaufende Kommissurfasern miteinander in Verbindung. Der Lemniscus lateralis führt in die Vierhügel und zum Corpus geniculatum.

Andere Fasersysteme werden hier nicht berücksichtigt (Abb. 10, 11 und 12).

Beim 44-tägigen *Cavia*-Embryo sind alle Cochlearissysteme frei von Markfasern. Auch zu Beginn des 46. E-Tags sind der Ramus cochlearis und der Lemniscus lateralis noch ungefärbt. Nur das

Corpus trapezoideum und das „dorsale Cochlearisbündel“ enthalten vereinzelte dünne Fasern. Zwei Tage später finden wir im Ramus cochlearis bereits häufige, jedoch sehr schwach gefärbte Fasern. Ebenso erscheint das „dorsale Cochlearisbündel“ und der Lemniscus lateralis trotz häufigen Markfasern schwach gefärbt. Nur das Corpus trapezoideum wirkt mit einer grossen Zahl von Fasern stark gefärbt. Am 50. E-Tag ist der Ramus cochlearis, das „dorsale Cochlearisbündel“ und der Lemniscus lateralis zum überwiegenden Teil gefärbt. Die Wurzel erscheint jedoch deutlich schwächer als die Vestibulariswurzel. Das Corpus trapezoideum zeigt in diesem Stadium schon eine geschlossene Myelinierung. Am 54. E-Tag enthalten alle Cochlearissysteme eine grosse Zahl von Markfasern. Der Gesamteindruck der Färbung ist in der Cochleariswurzel schwächer als in der Vestibulariswurzel. Am 58. E-Tag ist dieser Unterschied aufgehoben.

Zu Beginn des 5. P-Tags sind bei der Ratte alle Cochlearissysteme noch frei von Markfasern. Am 6. P-Tag finden wir in der Cochleariswurzel, im Corpus trapezoideum und im Lemniscus lateralis vereinzelte, sehr schwach gefärbte Fasern. Am 8. P-Tag sind die Fasern nur um wenig vermehrt. In allen Systemen überwiegt das ungefärbte Material weitaus. Am 10. P-Tag enthält der Lemniscus lateralis mehrere dünne Markfasern und die Kommissurfasern der Lemniscuskern sind deutlich sichtbar. Das Corpus trapezoideum erscheint etwa zur Hälfte gefärbt. Die Wurzel und das „dorsale Cochlearisbündel“ enthalten zahlreiche dünne Markfasern. Die Färbung ist in diesen Systemen gegenüber den Vestibularisbahnen auffällig schwach. Schon am 13., vor allem aber am 14. P-Tag sind alle Cochlearissysteme sehr stark und geschlossen gefärbt und erscheinen genau so dicht wie die Vestibularisbahnen.

**Zusammenfassung:** In Entsprechung zu dem von KAPERS 1936 beim Menschen gewonnenen Resultat, dass die Vestibulariswurzel in einem früheren Stadium als die Cochleariswurzel myelinisiert wird, finden wir bei unseren beiden Arten ein verzögertes Auftreten von myelinisierten Cochlearisfasern. Bei *Cavia* erscheinen die ersten Markfasern in der Cochleariswurzel am 46.-47. E-Tag, das ist 4-5 Tage später als in der Vestibulariswurzel, bei der Ratte am 6. P-Tag, das ist 4 Tage später als in der letzteren. Der Vergleich dieser beiden Wurzeln ergibt auch in den folgenden Stadien eine relativ schwächere Färbung des akustischen Apparats, der

bei *Cavia* bis zum 58. E-Tag, bei der Ratte vom 14. P-Tag an aufgehoben ist.

#### h) *Nervus facialis VII.*

Der Fazialis bietet das Bild einer mächtigen Schleife. Die vom weit ventral gelegenen Nucleus originis nervi facialis in lockeren Bahnen dorsomedianwärts ziehenden Fasern vereinigen sich im Fazialisknie zu der kompakten Wurzel, welche nach einer neuen Durchquerung die Medulla ventrolateral verlässt. Der überwiegende Anteil dieser Bahnen ist efferent. Die sensiblen Fazialiselemente sind in unseren Präparaten nicht isolierbar. Der Fazialis enthält bei seinem Austritt ausserdem Fasern der beidseitigen Nuclei salivarii, welche die Tränen- und Speicheldrüsen innervieren sollen. Sie bauen nach ADDENS, zitiert nach BECCARI, die am Ventrikelboden gekreuzten Kommissurfasern auf. Diese Bahn ist in unseren Präparaten deutlich wahrzunehmen, sie scheint aber stark mit anderen Elementen vermischt zu sein.

Der Nucleus originis VII steht nach BECCARI in Verbindung mit der absteigenden Trigeminiwurzel und der Oliva superior.

Er ist beim Meerschweinchen im Vergleich zur Ratte auffallend gross (Abb. 10 und 11).

Die Fazialiswurzel zeigt beim 42-tägigen *Cavia*-Embryo in der Nähe des Knies und bei seinem Austritt aus der Medulla wenige dünne Markfasern. Der Querschnitt des Nerven enthält im Knie etwa 20 myelinisierte Fasern. Im übrigen Verlauf und in den anderen Bahnen dieses Systems fehlen die Markfasern völlig. Am 44. E-Tag sind die gefärbten Fasern nur wenig vermehrt und fehlen noch in grösseren Abschnitten völlig. Am 46. E-Tag enthält der Querschnitt des Knies ungefähr 100 Fasern; wie auch in der Wurzel überwiegt das ungefärbte Material weitaus. In der Nähe des Kerns liegen vereinzelt dünne Markfasern. Der Kern selber ist frei von Faserwerk. Am 48. E-Tag sind im Kern selber vereinzelt Markfasern aufgetreten und die assoziativen Faserstränge zum sensiblen Trigeminskern werden sichtbar. Die Wurzel ist etwa zur Hälfte myelinisiert. Am 50. E-Tag wirkt die Fazialiswurzel stark gefärbt, sie zeigt aber noch viele Lücken. Im Hauptkern besteht ein deutliches Faserwerk und die assoziativen Fasern zum Trigeminskern treten deutlich in Erscheinung. Am 54. E-Tag enthalten alle Teile des Systems sehr zahlreiche Markfasern und scheinen vollständig myelinisiert zu sein.

Bei der 1,5-tägigen Ratte ist das Fazialisknie fast frei von Markfasern. Schon am 3. P-Tag enthält es zwischen 30 und 40 ge-

färbte Fasern. Die Wurzel tritt im Gesamtbild mit mehreren Markfasern deutlich aus dem ungefärbten Grund hervor. In diesem Stadium sind dorsale Kommissurfasern (Salivariusfasern?) gut erkennbar. In den übrigen Abschnitten fehlt das Myelin. Bei der 4-tägigen Ratte sind die Fasern nur schwach vermehrt, das Knie zeigt zwischen 34 und 54 querschnittene Markfasern. Am 6. P-Tag enthält das Knie schon zwischen 90 und 120 Fasern, doch überwiegt das ungefärbte Material. Der Hauptkern ist noch frei von Fasern. Erst am 8. P-Tag treten vereinzelt assoziative Fasern zwischen dem Fazialiskern und dem sensiblen Trigeminuskern auf. Auch in der Kernmasse befinden sich vereinzelt Fasern. Auf Präparaten vom 10. P-Tag lassen sich am Ventrikelboden kreuzende Faserzüge zu den oberen Salivariuskernen und zum Fazialiskern verfolgen. Am 14. P-Tag ist der Querschnitt des Knies von gefärbten Fasern ausgefüllt, und in allen Teilen sind sehr zahlreiche Fasern zu finden.

**Zusammenfassung:** Die Myelinierung der Fazialiswurzel setzt bei beiden Tieren auf einem sehr frühen Stadium ein. Wir schliessen bei *Cavia* auf einen Beginn am 42. E-Tag, bei der Ratte am Ende des 2. P-Tags. Das Faserwerk im Hauptkern und die assoziativen Elemente zum sensiblen Trigeminuskern treten in beiden Fällen etwa 5 Tage nach dem Myelinierungsbeginn in der Wurzel auf. Das Fortschreiten in der Wurzel scheint trotz gleich frühzeitigem Beginn langsamer zu erfolgen als in der Vestibulariswurzel.

#### i) *Nervus abducens VI.*

Der ventral aus der Medulla austretende Nerv entspringt dem Nucleus originis nervi abducentis. Die sekundären Verbindungen lassen sich in unseren Präparaten nicht abgrenzen. Ebenso kann über die Existenz eines Nucleus accessorius mit zur Hauptwurzel führenden Nickhautfasern keine Aussage gemacht werden. Die Wurzel scheint beim Meerschweinchen bedeutend stärker ausgebildet zu sein als bei der Ratte (Abb. 10 und 11).

Die ersten vereinzelt und schwer auffindbaren Fasern dieses Nervs sind beim 42-tägigen *Cavia*-Embryo festzustellen. Sie sind am 44. E-Tag vermehrt, am 46. E-Tag nehmen sie etwa die Hälfte der Bündel ein und am 48. E-Tag sind die Bahnen bereits stark und geschlossen myelinisiert.

Bei der Ratte liegen zum ersten Mal am 3. P-Tag mehrere dünne Markfasern in den Bündeln. Sie sind bei der 4-tägigen Ratte immer noch spärlich, am 6. P-Tag nehmen sie etwa die Hälfte der Bündel ein und am 8. P-Tag ist die geschlossene Myelinierung dieser Wurzel erreicht.

**Zusammenfassung:** Der Myelinierungsbeginn liegt bei *Cavia* etwa im 42-tägigen Stadium und bei der Ratte am 3. P-Tag. Eine geschlossene Färbung der Bündel ist bei beiden Tieren schon nach ungefähr 6 Tagen erreicht.

#### k) *Nervus trigeminus V.*

Der motorische Ast des fünften Hirnnerven entspringt dem zentral gelegenen Nucleus originis nervi trigemini. Er mündet ventral der sensiblen Wurzel nach aussen. Neben einem überwiegenden Anteil aus motorischen, die Kaumuskeln innervierenden Nervenfasern, enthält er, nach der neueren Auffassung, auch propriorezeptive Elemente aus den Kau- und aus den Augenmuskeln (BECCARI). Diese propriorezeptiven Fasern sind zwischen dem Nucleus originis V und dem Nucleus mesencephalicus V, in welchem sie enden, isoliert wahrzunehmen.

Die Bahnen des sensiblen Trigeminusastes enden entweder im Nucleus terminalis V oder sie biegen um in die absteigende Wurzel, den Tractus spinalis V, oder sie teilen sich in diese zwei Komponenten auf (Abb. 10 und 11).

Beim 42-tägigen *Cavia*-Embryo finden wir im Tractus spinalis V nur sehr vereinzelte myelinisierte Fasern, die Bahn ist praktisch noch ungefärbt. Auch der motorische Ast enthält nur spärliche Markfasern. Dieses Bild hat sich am 44. E-Tag kaum verändert. Auch am 46. E-Tag sind die gefärbten Fasern im Tractus spinalis V noch spärlich, dagegen zeigt der motorische Ast stark vermehrte Markfasern. Ausserdem ziehen mehrere, deutlich gefärbte Fasern vom Nucleus originis V zum Nucleus mesencephalicus V. Am 48. E-Tag erscheint der motorische Ast fast geschlossen myelinisiert. Der sensible Tractus spinalis ist etwa zu zwei Dritteln myelinisiert. Der motorische und der sensible Kern sind bis zum 50. E-Tag frei von Faserwerk. In diesem Stadium erscheint der sensible und der motorische Ast nahezu vollständig myelinisiert, der Tractus spinalis hat jedoch pro Flächeneinheit noch nicht die endgültige Faserzahl erreicht. Beim 53-tägigen *Cavia*-Embryo sind die Bündel der motorischen und der sensiblen Wurzel gleichmässig dicht gefärbt, im Tractus spinalis V bestehen jedoch immer noch bedeutende

Lücken zwischen den Fasern, die aber wohl zum Teil auf das geringe Faserkaliber zurückzuführen sind.

Bei der neugeborenen Ratte fehlen die Markfasern in allen Trigeminessystemen völlig. 1,5 Tage später enthält die motorische und die sensible Wurzel die ersten vereinzelt Markfasern. Am 3. P-Tag bestehen die Bündel schon etwa zur Hälfte aus gefärbtem Material. Der Tractus spinalis ist ungefähr zu einem Drittel myelinisiert. Am 6. P-Tag erscheint der sensible und der motorische Ast schon geschlossen gefärbt. Dagegen bestehen im Tractus spinalis V noch grössere Lücken zwischen den Fasern. Am 13. P-Tag sind alle hier untersuchten Trigeminessysteme stark und geschlossen myelinisiert.

*Die Zunahme der Markfasern pro Flächeneinheit  
im Tractus spinalis V.*

<i>Cavia:</i>				
Alter in E-Tagen	Zahl der Werte	Minimalwert	Maximalwert	Durchschnitt
42	5	0	2	1
45	5	12	23	18
47	5	32	40	36
49	5	37	48	41
50	5	39	44	42
53	5	41	58	46
57	5	50	63	55

<i>Ratte:</i>				
Alter in P-Tagen	Zahl der Werte	Minimalwert	Maximalwert	Durchschnitt
0,5	—	—	—	—
1,5	5	1	7	4
2,5	5	18	28	23
4	5	31	40	35
5,5	5	38	46	41
7	5	41	46	43
9	5	41	54	46
12	5	49	58	54

In späteren Stadien nicht mehr auszählbar, da die Fasern zu dicht liegen.

**Zusammenfassung:** Die beiden Trigeminiwurzeln und der Tractus spinalis V erhalten in einem frühen Zeitpunkt die ersten Markscheiden: *Cavia* 42.-43. E-Tag, Ratte 2. P-Tag. Die Zunahme der Faserzahl scheint im Tractus spinalis V etwas langsamer zu erfolgen als in den beiden Wurzeln. Die Auszählungen ergeben eine gleich hohe, etwa vollständige Faserzahl am 58. E-Tag bzw. am 13. P-Tag. Die „propriorezeptiven Bahnen“ (?) zwischen dem motorischen Hauptkern und dem Nucleus mesencephalicus V erscheinen zur gleichen Zeit wie die Wurzelfasern.

### *Pyramidenbahn.*

Die Pyramidenbahn enthält die efferenten Fasern von Pyramidenzellen der Vorderhirnrinde. Ein grosser Anteil dieser Faserzüge durchzieht in einem geschlossenen paarigen Bündel die Medulla, kreuzt an der hinteren Grenze des Myelencephalons und endet in den motorischen Ventralhornzellen des Rückenmarks (Abb. 8 und 9).

Alter	Zahl der Auszählung	Maximalwert	Minimalwert	Durchschnitt
<i>Cavia:</i>				
53 E-T	—	—	—	—
57 E-T	10	12	0	7
62 E-T	10	44	0	14
0 P-T	10	87	26	52
Ratte:				
12 P-T	10	6	0	3
13,75 P-T	10	32	18	22
15 P-T	5	94	0	74

Die Myelinierung beginnt in dieser Bahn, im Vergleich zu allen bisher untersuchten Systemen, aussergewöhnlich spät und verläuft auffällig unregelmässig und zögernd. Die quergetroffenen Fasern lassen sich nur sehr schwer und ungenau auszählen, da ihr Kaliber bis zu den letzten untersuchten Stadien ausserordentlich klein bleibt. Die Färbung kann bei langer Differenzierungsdauer noch beim neugeborenen Meerschweinchen auf einzelnen Schnitten ganz ausbleiben, obwohl die übrigen Systeme im gleichen Schnittbild stark gefärbt sind.

Auch LANGWORTHY 1926 hat beim neugeborenen Meerschweinchen in der Pyramidenbahn nur eine schwache Myelinfärbung gefunden. Sie ist nach HESS 1954 bis mindestens 7 Tage nach der Geburt nicht abgeschlossen, nimmt aber in dieser ersten Postembryonalwoche rapid zu. HESS nimmt an, dass die Geburt auf die Myelinierungsgeschwindigkeit stimulierend einwirkt. Demgegenüber muss aber hervorgehoben werden, dass auch bei der Ratte, die im Alter des Myelinierungsbeginns in der Pyramidenbahn bereits ein recht bewegliches Jungtier ist, der Myelinierungsprozess am Anfang sehr zögernd und unregelmässig auftritt.

Zusammenfassung: Ich finde den Myelinierungsbeginn in der Pyramidenbahn der Medulla bei *Cavia* vor dem 57. E-Tag, bei der Ratte zu Beginn des 13. P-Tags.

## B. DIE MYELINIERUNG DER FASERSYSTEME IM TELEENCEPHALON

### a) *Die Bahnen des Neopalliums.*

Die Projektionen: Eine Eigentümlichkeit der Insektivoren, der Chiropteren und der kleinen Nager ist die Aufteilung der Capsula interna auf ihrem Weg durch das Corpus striatum in viele Bündel, die fast über die ganze Breite dieses Kerngebiets zerstreut liegen (BECCARI). Wir unterscheiden einen epithalamischen Ast, dessen Fasern im Bereich des Zwischenhirns, horizontal und nach dorsal ausstrahlend, zum Corpus geniculatum und zu den Thalamuskernen führen. Diese Bahnen stellen Teile der afferenten Wurzel dar mit sensiblen optischen und akustischen Bahnen. Der zweite grosse Ast der Capsula interna biegt nach ventral um und baut in der Nachbarschaft des Tractus opticus den Pes pedunculi auf. Er enthält efferente Bahnen. In der weissen Rindensubstanz verlaufen die corticopetalen Fasern in einer äusseren Schicht, die corticofugalen in einer inneren (KAPPERS). Die beiden Schichten lassen sich auf frühen Stadien gut unterscheiden.

Die assoziative Faserung lässt sich nicht mit Sicherheit abgrenzen. Lediglich das Cingulum limitans, dessen Fasern nach KAPPERS ausschliesslich mit neocortikalen Regionen in Verbindung stehen sollen, ist klar zu lokalisieren. Wir gehen auf die Myelinierung dieser Bahn erst im Zusammenhang mit dem Hippocampus ein.

Die *Commissura anterior* besteht bei unseren beiden Arten aus einem rostralen, einem kaudalen und einem transversalen mittleren Ast. Die beiden ersteren enthalten vorwiegend sekundäre und tertiäre Riechbahnen. Die ventral kreuzenden, neopallialen Kommissurfasern verlaufen zum grössten Teil im mittleren Ast, zu einem geringen Teil im

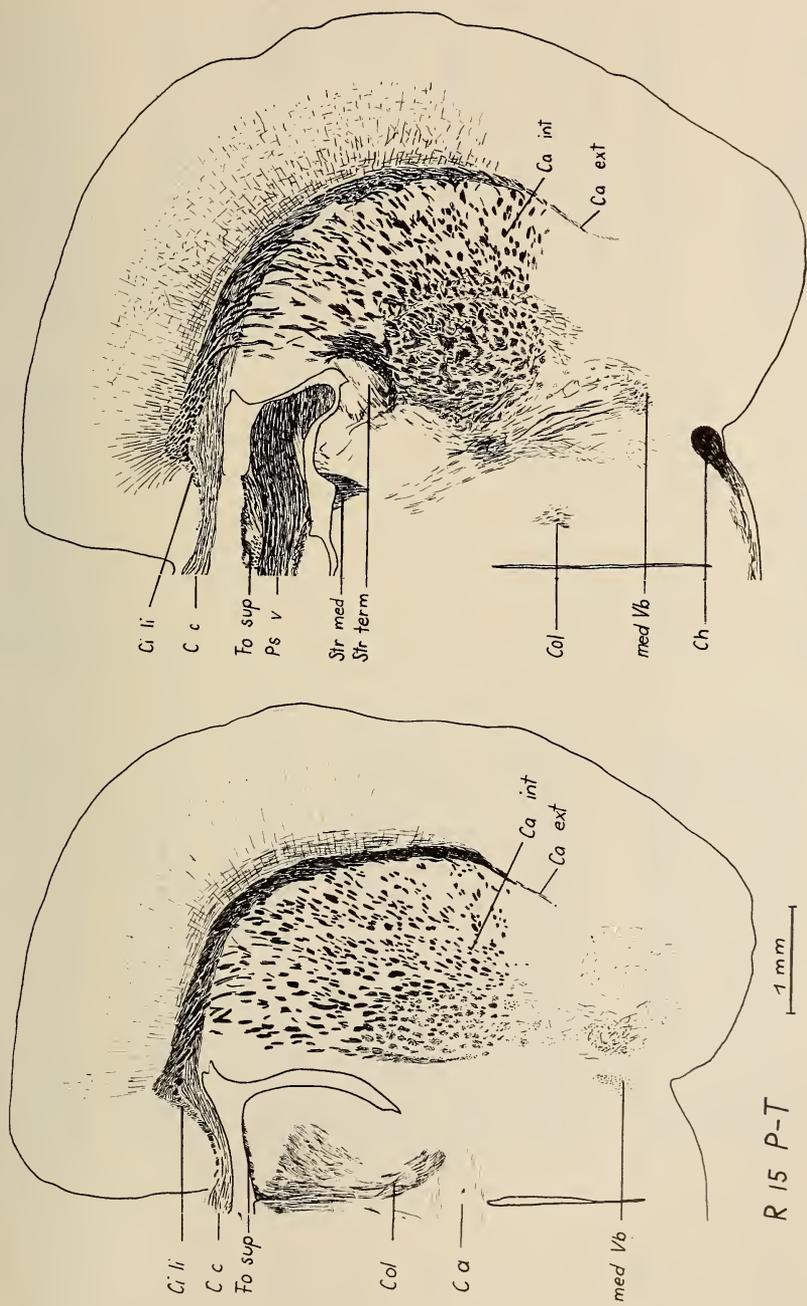


ABB. 13.

Die Myelinierung des Vorderhirns in zwei verschiedenen Regionen bei der 15-tägigen Ratte. Querschnitte.

<i>Cavia</i> :			
	Die neopalliaten Projektionen	Corpus callosum und Capsula externa	
		Neocortex	
49 E-T	Weisse Rind'subst.: spärliche dünne Fasern in beiden Schichten und in allen Regionen ungefähr gleichmässig verteilt. Caps. int. mit vereinzelten Markfasern. Der epithalamische Ast ist etwas im Vorsprung.	—	Paramediane Zone mit ersten Radiärfasern.
50 E-T	Capsula interna fast frei von Myelin. Sonst wie 49 E-T.	—	Wie vorhergehendes Stadium.
51,5 E-T	Weisse Rind'subst. und Caps. int.: Fasern in allen Zonen deutlich vermehrt, ca. zur Hälfte myelinisiert. Die Innenschicht enthält stärkere Fasern als die Aussenschicht. Pes pendunculi nur im dorsalen Teil mit vereinzelten Markfasern.	—	Vermehrte Radiärfasern.
53 E-T	Weisse Rind'subst.: Die Myelinierung hat ca. die Hälfte der Fasern erfasst. Färbung von blosssem Auge sichtbar. Caps. int. mit dorsoventralem Gefälle: dorsale Bündel fast geschlossen myelinisiert, ventrale ca. zur Hälfte.	—	Wie vorhergehendes Stadium.
55 E-T	Weisse Rind'subst. und Caps. int. sehr dicht, aber nicht geschlossen myelinisiert.	—	Dichtes Netzwerk radiärer, querer und schiefer Fasern. Radiärfasern noch nicht mit euradiärer Länge.
57 E-T	Weisse Rind'subst. von blosssem Auge tiefblau. Caps. int.: dorsale Bündel fast geschlossen, ventrale mit Lücken.	—	Radienenden erreichen vereinzelt die euradiäre Länge. Das Netzwerk ist dichter geworden.
60 E-T	Fortschritte in der Färbungsintensität.	—	Wie vorhergehendes Stadium.
62 E-T	Wie vorhergehendes Stadium.	—	Wie vorhergehendes Stadium.

Caps. ext. mit mehreren dünnen Markfasern. Corp. call.: zahlreiche dünne Fasern gleichmässig über die ganze Kommissur verteilt.

0 P-T	Weisse Rind'subst. stark und geschlossen myelinisiert. In der inneren Schicht sind Bindefasern nicht mehr abgrenzbar. Caps. int. in allen Zonen geschlossen myelinisiert. Die Bahnen sind tiefblau gefärbt.	Kommissuren erscheinen von blossem Auge hellgrau (adult tiefblau). Zahlreiche dünne Markfasern, Ungefärbtes zu gefärbtem Gewebe ungefähr im Verhältnis 4 : 1.	Das gleichmässige und dichte Netzwerk hat seine endgültige Ausbreitung erlangt. Die radiären Bündel bestehen aus ca. 10 Einzel-fasern.
Ratte:			
9 P-T	Weisse Rind'subst. und Caps. int.: vereinzelte dünne Fasern vor allem in lateral gelegenen Zonen. Die paramediane Zone ist frei.	—	—
10,5 P-T	Markfasern in der weissen Rind'subst. und der Caps. int. vermehrt, gleichmässig über alle Zonen verteilt.	—	Spärliche dünne Fasern in der Nachbarschaft der weissen Substanz.
12 P-T	Weisse Rind'subst. und Caps. int. mit häufigen Markfasern in allen Teilen.	—	Wie vorhergehendes Stadium.
13,75 P-T	Weisse Rind'subst. und Caps. int. erscheinen von blossem Auge tiefblau. Die Fasern sind sehr zahlreich, aber noch dünn.	Caps. ext. frei von Markfasern. Corp. call. mit häufigen dünnen Fasern in gleichmässiger Verteilung.	Dichtes Faserwerk in der Nachbarschaft der weissen Substanz. Radien teilweise mit euradiärer Länge.
15 P-T	Alle Teile der weissen Rind'subst. und der Caps. int. sind tiefblau gefärbt und zeigen dichten, teilweise geschlossenen Bestand.	Caps. ext. mit vereinzelten Markfasern. Corp. call. mit zahlreichen dünnen Markfasern, ca. zur Hälfte myelinisiert.	Wie vorhergehendes Stadium.
18 P-T	Die weisse Rind'subst. und die Caps. int. erscheinen stark und geschlossen myelinisiert.	Caps. ext. und Corp. call. enthalten zahlreiche Markfasern, sind aber bedeutend weniger stark gefärbt als beim Adulttier.	Stellenweise wird eine äussere Grenzlinie der Radien sichtbar. Das Netzwerk ist im Vergleich zum Adulttier viel weniger dicht.

rostralen und kaudalen Ast (YOUNG 1936). Sie stammen in allen drei Fällen aus der Capsula externa. Wir beschreiben die Myelinierung dieser Bahn, da sich der mittlere Ast auf frühen Stadien nicht klar abgrenzen lässt.

Das *Corpus callosum* enthält, abgesehen von den quer verlaufenden *Fibrae perforantes* und dem am Kaudalende gelegenen Psalterium dorsale ausschliesslich neopalliale Kommissurfasern.

Im Neocortex herrscht im allgemeinen ein astriates Bild (Grundplan von VOGT), während im Gebiet des Sulcus lateralis bei *Cavia* eine bistriate Struktur vorzuliegen scheint (Abb. 13, 14).

**Zusammenfassung:** Der Myelinierungsbeginn im Neopallium ist bei beiden Tieren durch zwei in grossem Abstand aufeinanderfolgende Wellen gekennzeichnet. Die erste erfasst beim Meerschweinchen am 49.-50. E-Tag, bei der Ratte am 10.-11. P-Tag die neocortikale weisse Substanz, die Capsula interna und in sehr geringem Ausmass die Rinde selbst. Die zweite Myelinierungswelle setzt beim Meerschweinchen erst ungefähr am 62. E-Tag, bei der Ratte am 14.-15. P-Tag ein. Sie erfasst das *Corpus callosum* und die Capsula externa.

Die Myelinierung dieser beiden Kommissuren beginnt also bei beiden Tieren auffällig spät, dazu kommt bei *Cavia* eine starke relative Verzögerung in der Reifung dieser Bahnen im Vergleich zur Ratte.

In den grossen Projektionen des Neopalliums ist bei *Cavia* schon kurze Zeit vor der Geburt eine geschlossene Färbung der Bündel erreicht. Die entsprechende Myelinierungsintensität finden wir bei der Ratte ungefähr zwischen dem 16. und 18. P-Tag.

#### b) Die Bahnen des Hippocampus.

Der *Tractus temporo-ammonicus* Cajal nimmt seinen Ursprung im kaudalen, oberen Lobus piriformis. Er enthält nach CAJAL (Maus) gekreuzte temporo-ammonale Fasern, eine direkte temporo-ammonale Verbindung und temporo-alveäre Fasern. Die kreuzenden Fasern bauen das Psalterium dorsale von KÖLLIKER und GANSER auf, welches auf Sagittalschnitten als eine dreieckige Masse zwischen dem Splenium des *Corpus callosum* und dem kaudalen Ammonshorn liegt. Von den Bahnen des *Corpus callosum* ist es in frühen Stadien leicht durch eine frühere und stärkere Färbung zu unterscheiden. Die direkte temporo-ammonale Verbindung entspricht dem Cingulum ammonale von KAPPERS. Dieses verläuft vom Lobus piriformis aus frontalwärts und endet in der Ammonsformation. Die temporo-alveären Fasern erfassen wir zusammen mit dem Alveus.

Im *Cingulum limitans* trifft CAJAL die Unterscheidung zwischen einem inneren Bündel mit dicken Fasern und einem äusseren dorso-lateralen Bündel mit dünnen Fasern. Das äussere enthält nach KAPPERS assoziative Bahnen zwischen den vorderen und hinteren neocortikalen Regionen. Das innere Bündel liegt unmittelbar unter der interhemisphärischen Rinde CAJALS, einer neocortikalen Uebergangszone (*Gyrus einguli* s. *fornicatus* des Menschen), die nach BECCARI allgemein dem Neopallium zugewiesen wird. Die Fasern entspringen auf der ganzen Länge dieser Uebergangsrinde und enden kaudal, zu einem grossen Teil, im Subiculum und im Ammonshorn. In ihrem rostralen Verlauf biegen sie um das Callosumknie in das Septum um, von wo sie sich dem Riechbündel von Zuckerkanal anschliessen (CAJAL).

Die dem Induseum griseum angehörenden, parallel dem *Cingulum* verlaufenden *Striae longitudinales* (*Lancisii* s. *mediales* und *Taeniae tectae* s. *laterales*) entsprechen nach E. SMITH dem *Alveus* des supra-kommissuralen Hippocampusrudiments und des *Induseum verum*. Neben Assoziationsfasern zur *Fascia dentata* und zum Ammonshorn entspringen hier Projektionen, welche um das Callosumknie herum in das Septum verlaufen (CAJAL, Maus).

Die *Fibrae perforantes* sind Elemente der *Striae longitudinales*, welche im hinteren Drittel und im Spleniumgebiet das *Corpus callosum* durchbrechen. Nach dem Durchbruch bilden sie einen Teil des paarigen *Fornix superior* (*Fornix longus* Forel). Zu ihnen stossen Bahnen des zirkumsplenialen Gebiets, welche das Splenium durchbrechen und in dem Raum zwischen dem *Corpus callosum* und dem dorsalen Psalterium rostralwärts ziehen.

Die Projektionen des ventralen Hippocampus münden in den *Alveus*, verlaufen dann in der *Fimbria* und bilden zum grösseren Teil dorsal und kaudal der *Commissura anterior* die Kommissurfasern des ventralen Psalteriums. Der kleinere Teil, etwa ein Viertel der Fasern, zieht in die *Columna fornicis*. Diese verläuft direkt hinter der *Commissura anterior* vorbei in die präoptische Region, wo sie sich in drei Äeste aufteilt, die in das *Corpus mamillare*, in den *Nucleus supraopticus* und in das *Tuber cinereum* einmünden (BECCARI).

Unter dem Begriff des *präkommissuralen Fornix* werden alle vorwiegend vom dorsalen Hippocampus ausgehenden und vor der *Commissura anterior* verlaufenden Fasern erfasst. Er entspringt im *Fornix superior*. Dazu sollen Striafasern des vorderen dorsalen Hippocampus treten, die um das Callosumknie herumbiegen und *Alveusfasern* des ventralen Hippocampus. Die Bahnen enden nach YOUNG und BECCARI erstens im Septum, zweitens in der präoptischen Region und vereinigen sich drittens mit dem medianen Vorderhirnbündel. Es besteht die Gefahr der Verwechslung dieser Bahnen mit denen des Riechbündels von Zuckerkanal. Wir erfassen in dem präkommissuralen *Fornix* Bahnen, die vor und oberhalb der *Commissura anterior* nach ventral verlaufen, unter dem Riechbündel von Zuckerkanal solche, die im ventralen Bereich aus olfaktorischen Kernen nach dorsal ziehen. Auf letzteres

gehen wir im Zusammenhang mit dem vorderen Riechhirn ein (Abb. 13, 14 und 15).

Beim 49-tägigen *Caviaembryo* finden wir kaudal vom ventralen Psalterium bereits mehrere sehr dünne Fasern der Striae longitudinales myelinisiert, die anscheinend alle das Corpus callosum durchbrechen. Entsprechend verlaufen im Fornix superior und im Fornix praecommissuralis vereinzelt dünne Fasern. Spärliche Fasern sind auch über den Alveus, die Fimbria und das ventrale Psalterium unregelmässig zerstreut. Die Columna, das Psalterium dorsale, das Cingulum ammonale und limitans sind frei von Myelin.

Der 50-tägige *Embryo* entspricht in allen Teilen etwa dem vorhergehenden Stadium. Die Fasern erscheinen eher seltener als vermehrt.

Am 52. E-Tag erkennt man die Striae longitudinales im Sagittalschnitt als scharfen blauen Streifen über dem kaudalen Corpus callosum. Es sind stark gefärbte, dicht stehende Fasern, die anscheinend alle durch das Corpus callosum brechen. Im Fornix superior und im präkommissuralen Fornix sind sie etwa gleich zahlreich. Die Fimbria und das ventrale Psalterium zeigen zahlreiche dünne Fasern; im Alveus liegen nur spärliche Markfasern. Die neumyelinisierten Hippocampussysteme sind die drei Teile des Tractus temporo-ammonicus, in denen bereits zahlreiche Markfasern liegen, das Cingulum limitans und die Columna. Die beiden letzteren Bahnen besitzen erst vereinzelt dünne Fasern.

Beim 53-tägigen *Embryo* sind die Striae longitudinales und die Fibræ perforantes unter den Hippocampussystemen immer noch am stärksten gefärbt. Im Fornix superior sind die Markfasern zwar häufig, nehmen aber höchstens ein Drittel der Fläche ein. Die Fimbria und das ventrale Psalterium erscheinen bei Lupenvergrößerung schon deutlich graublau, das Myelin füllt knapp die Hälfte aus. Im Alveus und in der Columna finden wir erst spärliche Markfasern neben überwiegend ungefärbtem Material. Das Cingulum limitans enthält häufige Markfasern. Der Tractus temporo-ammonicus ist nicht untersucht.

Auf den Sagittalschnitten des 55-tägigen *Embryos* erscheinen die Striae longitudinales, die Fibræ perforantes, das Fornix superior, der präkommissurale Fornix, die Fimbria und das ventrale Psalterium auffällig tiefblau. Der Alveus ist ebenfalls dicht myelinisiert. Lediglich in der Columna finden wir noch ungefärbtes Gewebe. In

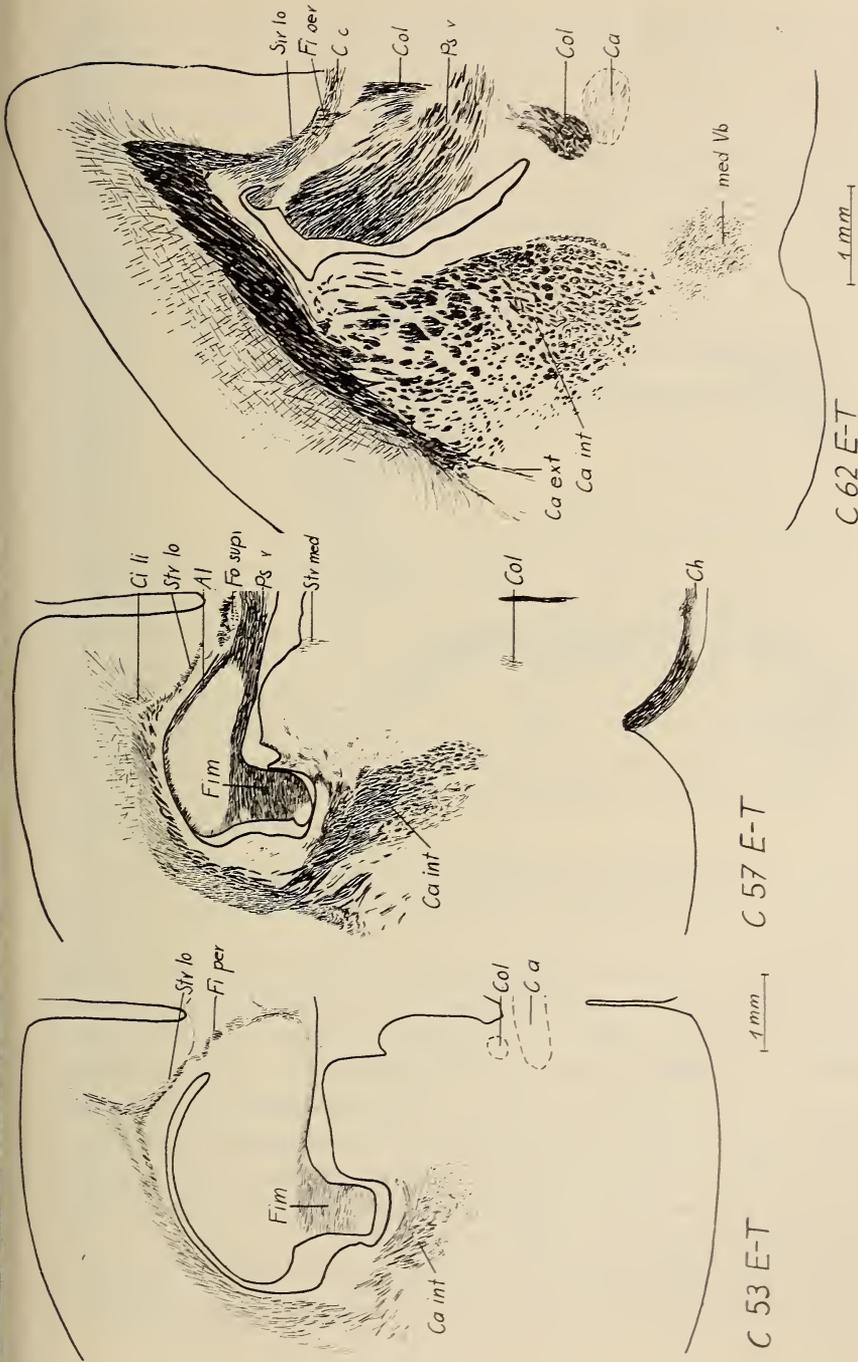


Abb. 14.

Die Myelinierung des Vorderhirns auf drei verschiedenen Stadien des Meerschweinchens. Querschnitte.

der kaudalen Region zeigt das Cingulum ammonale spärliche dünne Fasern, im dorsalen Psalterium sind sie in paramedianen Schnitten häufig, die ungefärbten Elemente überwiegen aber. Bei Lupenvergrößerung tritt die Kommissur als grauer Schatten in Erscheinung. Das Cingulum limitans ist reichlich myelinisiert, die Fasern haben aber noch geringes Kaliber. Im Sagittalschnitt fällt eine kaudorostrale Abnahme der Färbung auf.

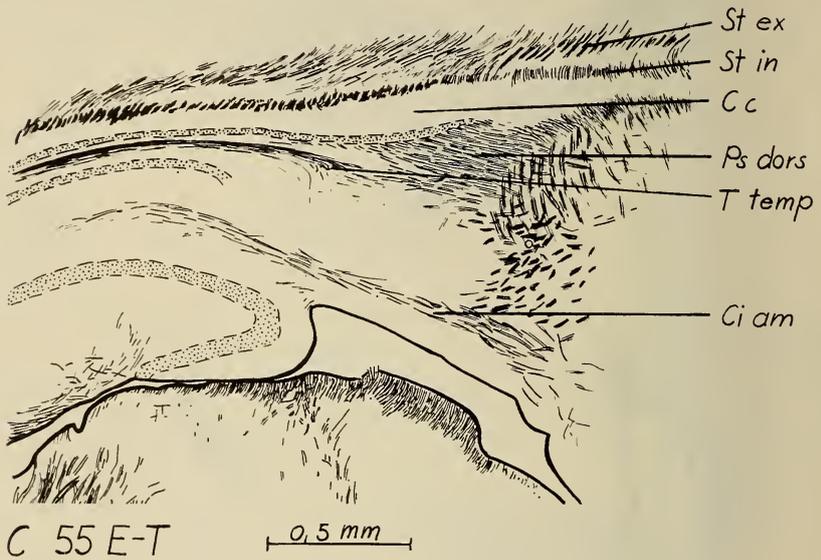


ABB. 15.

Die Myelinierung der kaudalen Hippocampusregion beim 55-tägigen *Cavia*-Embryo. Sagittalschnitt.

Von den Hippocampusfasern zeigen zu Beginn des 58. *E*-Tags die Fimbria, das ventrale Psalterium, die Striae longitudinales, die Fibræ perforantes und das Cingulum limitans eine dichte und tiefblaue Färbung. Ungefärbtes Gewebe ist nur selten in Randgebieten festzustellen. Im Fornix superior verlaufen dichte und intensiv gefärbte Bündel, die aber von einer grossen Zahl ungefärbter oder spärlich gefärbter Bündel umgeben sind. In der Columna überwiegt der ungefärbte Anteil weitaus. Der Tractus temporo-ammonicus ist nicht untersucht.

Auf den Sagittalschnitten des 60-tägigen Embryos wirkt das dorsale Psalterium bei Lupenvergrößerung als grauer Schatten.

Die Fasern sind zahlreich, stehen aber nicht geschlossen, das ungefärbte Gewebe nimmt etwa die Hälfte der Fläche ein. Das Cingulum ammonale enthält unverändert nur dünne und spärliche Fasern. Der Alveus ist dicht myelinisiert.

Zu Beginn des 63. E-Tags ist die Färbung in allen Teilen intensiver geworden. Die Fimbria, das ventrale Psalterium, die Striae, das Cingulum limitans und der Alveus bestehen aus geschlossenen Bündeln. Das Fornix superior ist nun zum überwiegenden Teil ausgefüllt, ebenso die Columna, die dicke und tiefblaue Fasern enthält.

Beim neugeborenen Meerschweinchen erscheint das Faserbild aller Systeme geschlossen. Ungefärbtes Material tritt nicht mehr in Erscheinung. Die Bahnen sind tiefblau. Das dorsale Psalterium und das Cingulum ammonale haben den Vorsprung der übrigen Systeme aufgeholt. Der Unterschied zum Adultzustand scheint lediglich in grösseren Abständen zwischen den Bündeln zu bestehen, was auf eine Zunahme der Faserdicke schliessen lässt.

Bei der 9-tägigen Ratte sind, abgesehen von 3-4 Einzelfasern pro Sagittalschnitt in der rostralen Hälfte der Striae longitudinalis, alle Systeme völlig frei von Myelin.

Am 11. P-Tag finden wir die ersten spärlichen Fasern in den Striae longitudinales, als Fibrae perforantes, im Fornix superior und im präkommissuralen Fornix. Völlig frei von Markfasern ist die Columna, das Psalterium ventrale, der Alveus und die ganze kaudale Region des Hippocampus. Vereinzelt Fasern sind in der Fimbria aufgetreten.

Bei der 12-tägigen Ratte hat die Myelinierung, wenn auch spärlich, auf alle Teile übergegriffen. Die Fasern der Striae longitudinales und des Fornix superior sind wenig vermehrt, die Columna enthält nur ganz vereinzelt Markfasern. In der Fimbria, im Alveus, im ventralen und dorsalen Psalterium und im Cingulum limitans liegen sie sehr unregelmässig verteilt und sind im ganzen gesehen spärlich. Der präkommissurale Fornix zeigt die stärksten und häufigsten Markfasern.

Am 14. P-Tag treten schon alle Systeme bei Lupenvergrößerung als deutliche blaue Bahnen zum Vorschein. Etwa zur Hälfte myelinisiert erscheinen: das dorsale und das ventrale Psalterium, die Fimbria, der Alveus, das Fornix superior, die Striae longitudinales und das Cingulum limitans. Häufig, aber viel weniger dicht finden wir sie in der Columna.

Schon am 16. P-Tag wirken alle Hippocampussysteme stark und gleichmässig myelinisiert. Ungefärbtes Gewebe ist in den Bahnen kaum mehr festzustellen.

Zusammenfassung: Die Myelinierung der Hippocampussysteme geschieht gestaffelt. Nach dem Zeitpunkt des Beginns dieses Prozesses lässt sich folgende Reihe aufstellen:

1. Die Striae longitudinales, die Fibrae perforantes, der Fornix superior und der Fornix praecommissuralis enthalten beim 49-tägigen *Cavia*-Embryo zum ersten Mal myelinisierte Fasern.

2. Auf dem gleichen Stadium, aber in geringerer Zahl und unregelmässiger Verteilung finden sich Markfasern im Alveus, in der Fimbria und im ventralen Psalterium.

3. In den drei Teilen des Tractus temporo-ammonicus beginnt der Prozess zwei Tage später, das heisst beim 51-tägigen *Cavia*-Embryo.

4. Zum gleichen Zeitpunkt, aber in geringer Zahl finden wir Markfasern in der Columna und im Cingulum limitans.

Bei der Ratte erscheint diese Staffelung weniger ausgeprägt. Die ersten Markfasern treten aber ebenfalls in den Striae longitudinales und anschliessenden Bahnen auf (10. bis 22. P-Tag). In ein bis zwei Tagen Abstand setzt die Myelinierung in den übrigen Systemen ein (12. P-Tag), wobei die Myelinierung der Columna wieder am spätesten beginnt.

Den gleichzeitigen Beginn in der Fimbria und dem ventralen Psalterium einerseits und im kaudalen Hippocampus andererseits halte ich nicht für einen deutlichen oder spezifischen Unterschied zu den Verhältnissen beim Meerschweinchen, da die untersuchten Stadien für diese dichte Myelinierungsfolge nicht eng genug hintereinander liegen. Abgesehen von dieser nicht gesicherten und geringfügigen Abweichung erfolgt die erste Myelinierung der Hippocampusbahnen bei beiden Tieren also in entsprechender Reihenfolge.

Eine adultähnliche Myelinierung aller Systeme ist bei *Cavia* ungefähr im Geburtsstadium, bei der Ratte etwa am 16. P-Tag erreicht.

#### c) Die Faserzüge des vorderen Riechhirns.

Die Fila olfactoria, der Nervus vomero-nasalis und der Nervus terminalis sind marklos; ihre Reifung ist hier nicht erfassbar. Erst die sekundären, den Mitralzellen entspringenden Riechbahnen sind reguläre

Tractus olfactorius lateralis	Medianes Vorderhorn und Riechblüdel von Zuckerkaud	Vorderer Ast der Commissura anterior
<i>Cavia</i> :		
50 E-T frei von Markfasern		
51,5 E-T mit spärlichen dünnen Markfasern		
53 E-T mit häufigen dünnen Markfasern	mit vereinzelten, zersprenten Markfasern	
55 E-T Zunahme der Faserzahl	mit Faserzahl	
57 E-T Zunahme der Faserzahl	mit Faserzahl	
62 E-T gleichmässig, aber nicht geschlossen gefärbt	mit zahlreichen Markfasern, Beginn der Bündelung der Fasern,	mit mehreren dünnen und gleichmässig verteilten Markfasern
0 P-T dicht und geschlossen myelinisiert	noch deutlich schwächer gefärbt als im Adultzustand	nur zu einem geringen Teil myelinisiert. Das ungefärbte Gewebe überwiegt weitaus.
<i>Ratte</i> :		
9 P-T mit ersten vereinzellen Markfasern		
10,5 P-T mit zahlreichen, gleichmässig verteilten Markfasern	mit vereinzellen Markfasern	
12 P-T mit zahlreichen, gebündelten Markfasern. Noch nicht geschlossen myelinisiert.	mit häufigen Markfasern	
13,75 P-T geschlossen myelinisiert	mit häufigen Markfasern	mit häufigen dünnen Markfasern
15 P-T stark und geschlossen myelinisiert	mit zahlreichen, gebündelten Markfasern	mit zahlreichen Markfasern, das ungefärbte Gewebe überwiegt.

Markfasern. Sie ordnen sich im Bulbus zum Teil zentral, zum Teil peripher an.

Die im Zentrum des Bulbus verlaufenden Bahnen bauen den *vorderen Ast der Commissura anterior* auf. Dieser nimmt auf seinem rostrokaudalen Verlauf an Dicke zu, da Fasern der präpiriformen Rinde hinzutreten (YOUNG). Nach YOUNG enthält er beim Kaninchen ausser den interbulbären Kommissurfasern solche des Nucleus olfactorius anterior, des Tuberculum olfactorium und der vorderen Area piriformis, die gekreuzt oder kommissural die beiden Seiten verbinden.

Der Tractus olfactorius medialis wird hier wegen seines streuenden Verlaufs vernachlässigt.

Der *Tractus olfactorius lateralis* steht in Verbindung mit der Pars posterior des Nucleus olfactorius anterior, nur unbedeutend mit dem Tuberculum olfactorium, kaudal aber vor allem mit dem Cortex piriformis, wo er über einen grossen Bereich der lateralen Oberfläche streut (CAJAL und BECCARI bei Maus und *Cavia*). Nach YOUNG treten Bahnen in den Mandelkern ein.

Das *mediane Vorderhirnbündel* bietet im Querschnitt den Aspekt eines lockeren Bündels, welches häufig von quer verlaufenden Fasern durchsetzt ist. Kaudal der Commissura anterior verteilt es sich über die Hypothalamuskern. Es stellt ein System dar aus den verschiedensten Komponenten. YOUNG identifiziert bei *Cavia* eine vom Nucleus olfactorius anterior ausgehende Bahn, einen wesentlichen Anteil aus dem Tuberculum, Fasern aus dem ventro-medianen Teil des Nucleus caudatus und des Nucleus accumbens und als stärkste Komponente den Tractus septo-hypothalamicus, welcher kurz vor der Commissura anterior in den basalen Teil des Bündels eintritt. Dem Tractus schliessen sich Bahnen des präkommissuralen Fornix und des diagonalen Bandes von Broca an. Die Endigungen liegen in der präoptischen Region, im Corpus mamillare und vor allem im Hypothalamus, wo sich das Bündel langsam verliert.

Das *Riechbündel von Zuckerkanndl* soll nach den ältesten Autoren ein Assoziationszentrum zwischen dem Lobus olfactorius und dem Ammons-horn darstellen. CAJAL bestreitet einen Zusammenhang mit olfaktorischen Kernen. Doch weist BECCARI beim Igel nach, dass eine direkte Verbindung zwischen dem Tuberculum olfactorium und dem ventralen Hippocampus besteht (Abb. 13, 14 und 16).

**Zusammenfassung:** Die Untersuchung des vorderen Riechhirns lässt beim Meerschweinchen folgende Reihenfolge der Myelinierung erkennen:

1. Der Tractus olfactorius lateralis enthält als erste Bahn am 52. E-Tag myelinisierte Bahnen.
2. Im medianen Vorderhirnbündel und im Riechbündel von Zuckerkanndl treten die ersten Markfasern am 53. E-Tag auf.

3. Die Fasern des vorderen Astes der Commissura anterior treten erst am 62. E-Tag auf.

Diese Reihenfolge hat auch Gültigkeit für die Ratte. Die entsprechenden Daten liegen für die erste Bahn am 9.-10. P-Tag, für das mediane Vorderhirnbündel am 11. P-Tag, für die letzte Bahn am 14. P-Tag.

Wir stellen eine auffällig frühe Myelinierung des Tractus olfactorius lateralis bei der Ratte, im Gegensatz zu *Cavia*, fest. Die ersten Fasern treten bei der Ratte in dieser Bahn so früh auf wie in den grossen neopallialen Projektionen, bei *Cavia* dagegen ca. 2 Tage später als in diesen.

Aussergewöhnlich spät, nämlich ca. 9 Tage nach den anderen Bahnen im vorderen Riechhirn enthält der vordere Ast der Commissura anterior die ersten Markfasern. Bei der Ratte beträgt der Abstand nur ca. 4 Tage. Eine geschlossene Myelinierung wird bei unseren Stadien nur im Tractus olfactorius lateralis erreicht und zwar bei *Cavia* ungefähr im Geburtsstadium, bei der Ratte ungefähr am 14. P-Tag. Die drei anderen Bahnen sind in diesen Stadien noch schwächer entwickelt als beim Adulttier.

#### d) Die Faserzüge des Lobus piriformis.

Der Lobus piriformis erhält als wesentlichste afferente Bahnen die sekundär olfaktorischen Fasern des Tractus olfactorius lateralis.

Die Kommissurfasern treten in die *Commissura anterior* ein und bilden dort zum grossen Teil den hinteren, durch seine hellere Färbung gut unterscheidbaren Ast. Nach BECCARI enden diese Fasern, die im kaudalen Bereich des Mandelkerns entspringen, möglicherweise im Bulbus olfactorius und im Lobus piriformis der gegenüberliegenden Seite. In meinen Präparaten ist die Capsula externa in ihrem kommissuralen Verlauf nicht scharf vom hinteren Ast zu trennen. Auch die Pars commissuralis der Stria terminalis scheint nach dem Grad und dem Zeitpunkt der Myelinierung zu dem hellen Schenkel der Kommissur zu gehören. Ich beschreibe deshalb die Myelinierung des hinteren Astes vor seinem Eintritt in die Kommissur.

Die *Stria terminalis* entspringt nach YOUNG beim Kaninchen in verschiedenen Kernen des Nucleus amygdalae. Die einzelnen Bündel laufen an der kaudoventralen Seite der Capsula interna zusammen. Von hier aus schwingen sich die Fasern um das kaudale Ende der Capsula auf die Dorsalseite, um eingebettet in den Nucleus caudatus und die Capsula unter dem lateralen Ventrikel nach vorn zu ziehen. Auf der Höhe der Commissura anterior teilt sie sich in ihre verschiedenartigen Komponenten auf, eine Pars commissuralis, welche in die Commissura

<i>Cavia</i> :			
	Hinterer Ast der Commissura anterior	Stria terminalis	Stria medullaris
51.5 E-T	—	—	—
53 E-T	—	—	spärliche dünne Markfasern
55 E-T	—	—	mehrere z.T. dicht stehende Markfasern
57 E-T	—	sehr vereinzelte Markfasern	mehrere, vor allem rostral gehäufte Markfasern
60 E-T	—	sehr vereinzelte Markfasern	mit reichlichen Markfasern
62 E-T	mit spärlichen dünnen Markfasern, die gleichmässig dicht über die Bahn verteilt sind	spärlich myelinisiert, zum grössten Teil frei von Markfasern	mit zahlreichen Markfasern, die aber noch nicht geschlossen stehen
Neugeborenen	zahlreiche dünne Fasern sind über den ganzen Querschnitt verteilt. Mindestens die Hälfte des Gewebes ist ungefärbt.	die Bahn hebt sich vom epithalamischen Ast der Capsula interna deutlich durch ihre schwache Färbung ab. Die Fasern sind aber sehr zahlreich.	stark myelinisiert. Das Faserbild erscheint geschlossen

Ratte:			
	Hinterer Ast der Commissura anterior	Stria terminalis	Stria medullaris
9 P-T	—	—	vereinzelte Markfasern
10,5 P-T	—	—	spärliche Markfasern direkt am Haubenkern, weiter rostral ohne Myelin
12 P-T	—	—	mehrere sehr dünne Markfasern
13,75 P-T	—	mit Einzelfasern in der Nähe der Caps. int., stellenweise gehäuft	mit zahlreichen dünnen Markfa- sern
15 P-T	mit vereinzelt Markfasern (eine zweite Schnittserie ist frei)	ca. zur Hälfte myelinisiert, vor allem im ventralen Teil. Ungleichmässige Verteilung.	stark und geschlossen myelinisiert
18 P-T	mit spärlichen dünnen Markfa- sern, das ungefärbte Gewebe überwiegt	ungleichmässig myelinisiert. Pars praec- optica stark gefärbt, mit dicken Fasern, Pars commissuralis mit dünnen, aber wohl vollzähligen Fasern	stark und geschlossen myelinisiert

anterior zieht, einen dorsalen Ast, der über die Stria medullaris in den Nucleus habenularis mündet und eine Pars praeoptica, die im Septum, in der präoptischen Region und möglicherweise in den vorderen Hypothalamuskernen endet.

Die *Stria medullaris* ist eine phylogenetisch sehr alte Bahn. Sie empfängt nach YOUNG (Kaninchen) im mediadorsalen Winkel des vordersten Thalamusgebietes fünf verschiedene Aeste:

1. Einen Tractus cortico-habenularis, welcher vom postkommissuralen Fornix abzweigt.
2. Einen Ast der Stria terminalis.
3. Einen Tractus septo-habenularis aus dem kaudalen Septum.
4. Einen lateralen Tractus olfacto-habenularis aus dem Lobus piriformis, welcher nach YOUNG in der Commissura habenularis kreuzt. Die ungekreuzten Stria-medullaris-Fasern enden im Haubenkern.

Das diagonale Band von Broca ist bei den Nagern eine uneinheitliche stark streuende Bahn, deren Bestandteile nur mit grosser Unsicherheit zu lokalisieren sind. Sofern die einzelnen Elemente nicht schon mit anderen Bahnen erfasst sind, seien sie hier vernachlässigt (Abb. 13, 14 und 16).

Zusammenfassung: Unter den drei grössten Bahnen des Lobus piriformis ist die Stria medullaris durch einen frühen Beginn und eine schnelle Zunahme der Faserzahl ausgezeichnet. Für den Beginn finden wir bei *Cavia* den 53. E-Tag, bei der Ratte den 10. P-Tag. Eine geschlossene Myelinierung ist in dieser Bahn bei der Geburt bzw. schon am 16. P-Tag erreicht.

Die Myelinierung der Stria terminalis beginnt später (*Cavia* ca. 58. E-Tag, Ratte ca. 14. P-Tag) und ist bei den letzten hier untersuchten Stadien anscheinend noch nicht abgeschlossen. Diese Bahn fällt aber auch im adulten Gehirn durch ihre schwache Färbung auf.

Als letzte dieser Bahnen erhält der hintere Ast der Commissura anterior Markscheiden. Sie treten beim Meerschweinchen auffällig spät, erst ungefähr am 62. E-Tag auf, bei der Ratte zum ersten Mal am 15. P-Tag. Sie ist auch bei den letzten untersuchten Stadien höchstens zur Hälfte gefärbt. Wir verfolgen den Myelinierungsverlauf dieser Bahn in einem besonderen Abschnitt.

#### e) Die Basalformation.

Die im Septum und in den basalen parolfactorischen Kernen entspringenden oder endenden Neuriten schliessen sich im allgemeinen

Faserzügen an, die schon in Zusammenhang mit anderen Hirnzentren betrachtet worden sind (Riechbündel von Zuckerkanal, Stria medullaris, mediales Vorderhirnbündel, Fornixäste, Stria terminalis). Alle diese Systeme sind sehr komplex und in der Literatur keineswegs ausreichend analysiert, weshalb es nicht möglich ist, im Rahmen dieser Arbeit auf die einzelnen Bestandteile einzugehen.

Ueber die Reifung der Faserverbindungen vom Corpus striatum zu anderen Hirnzentren vermögen wir ebensowenig Auskunft zu geben. Die von YOUNG beim Kaninchen aufgefundenen striato-corticalen, striato-caudalen und striato-putaminalen Fasern schliessen sich in ihrem Verlauf den mächtigen Capsula-interna-Bündeln an, was ihre Identifizierung hier nicht möglich erscheinen lässt.

f) *Der unterschiedliche Myelinierungsablauf im Corpus callosum und in der Commissura anterior.*

Bei einem sehr gleichartigen Verlauf der Myelinierung in den meisten Systemen des Vorderhirns ergeben sich bedeutende und wahrscheinlich charakteristische Unterschiede in den beiden grossen Kommissuren, dem Corpus callosum und der Commissura anterior. Neben einem auffällig späten Beginn der Markreifung im Corpus callosum von *Cavia* finden wir in der Commissura anterior neben einer späten und gleichzeitigen Reifung der drei Aeste bei *Cavia*, bei der Ratte eine Staffelung im Myelinierungsbeginn dieser drei Anteile (Abb. 16).

*Der Myelinierungsbeginn in den Kommissuren des Vorderhirns*

	<i>Cavia</i>	Ratte
Corpus callosum . . . . .	61.-62. E-T	14. P-T
Vorderer Ast der Commissura anterior . . . . .	62. E-T	14. P-T
Capsula externa (mittlerer Ast) .	62. E-T	15. P-T
Hinterer Ast der Commissura anterior . . . . .	62. E-T	16. P-T

Nehmen wir als Bezugssystem den Beginn der Markreifung in der neocortikalen weissen Substanz und in der Capsula interna, so beträgt die Zeitspanne bis zum Myelinierungsbeginn im Corpus callosum bei *Cavia* 12-13 Tage, bei der Ratte ca. 4 Tage. Auch ein Vergleich dieser Kommissur mit anderen Bahnen desselben Stadiums bestätigt diese Feststellung. Ein Schnitt durch das Vorder-

hirn der 13,7-tägigen Ratte zeigt neben einem schwach myelinieren Corpus callosum eine verhältnismässig schwach gefärbte Columna. Intensiv gefärbt sind die neopallialen Projektionen, relativ schwach die quer getroffenen inneren Bahnen der Capsula interna. Das

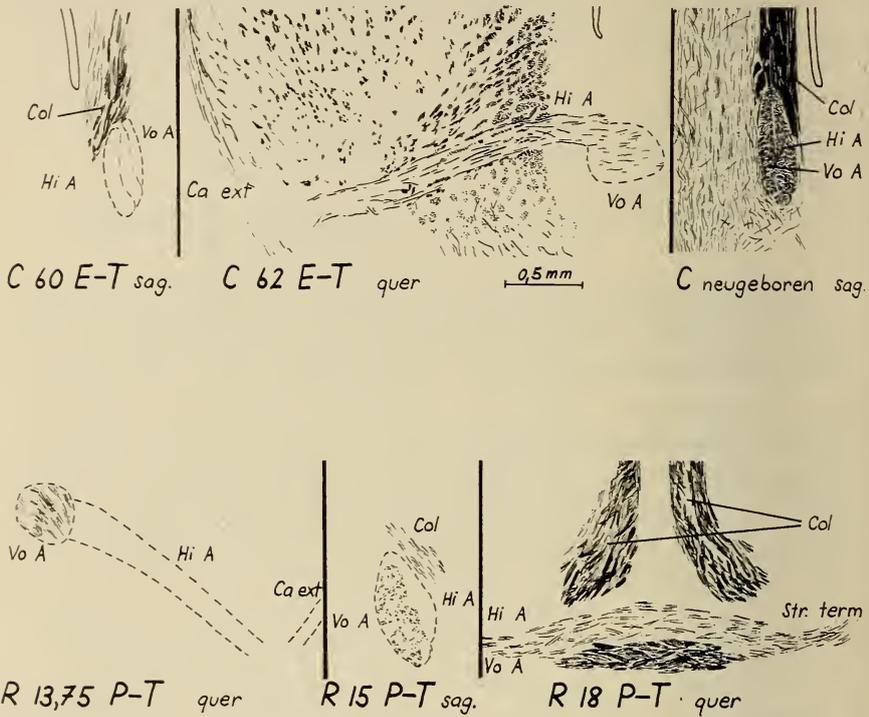


ABB. 16.

Der unterschiedliche Myelinierungsverlauf in der Commissura anterior bei *Cavia* und *Rattus*.

Schnittbild vom 62-tägigen *Cavia*-Embryo zeigt dagegen neben der ebenfalls schwach gefärbten Kommissur eine intensive Färbung in der Columna und in den neopallialen Projektionen, vor allem auch in den quer getroffenen Capsula-interna-Bündeln. Die Kommissur erhält also die ersten Markfasern in einem Zeitpunkt, in dem die Reife der übrigen Systeme im Vergleich zur Ratte viel fortgeschrittener ist (Abb. 16).

Ebenso stark verzögert treten bei *Cavia* die ersten Markscheiden in der Commissura anterior auf. Die Kommissur ist beim 60-

tägigen *Cavia*-Embryo noch völlig frei von Markfasern. Zwei Tage später liegen in allen drei Aesten gleichmässig verteilte Markfasern. Der vordere Ast ist nur durch seine Lage, nicht durch Farbunterschiede abzugrenzen. Beim neugeborenen Meerschweinchen ist die Kommissur schon stark myelinisiert, aber auch hier sind die Intensitätsunterschiede der Färbung, die beim Adulttier deutlich in Erscheinung treten, noch nicht festzustellen (Abb. 16).

Diese Verhältnisse liegen bei der Ratte anders. Im Anfangsstadium am 14. P-Tag ist der vordere Ast der Kommissur schon recht dicht von Fasern durchsetzt, der hintere und der mittlere sind noch völlig frei von Myelin. Zu Beginn des 16. P-Tags liegen in der Capsula externa und im hinteren Ast die ersten vereinzelt Markfasern. Bei einem anderen Tier dieses Stadiums ist der hintere Ast noch ganz frei. Beim 18-tägigen *Cavia*-Embryo finden wir in allen Teilen der Kommissur zahlreiche Markfasern, der vordere Ast hebt sich jedoch durch eine stärkere und dichtere Färbung deutlich von den andren Aesten ab (Abb. 14).

Im Gegensatz zum Meerschweinchen, bei welchem die Myelinierung der drei Aeste im gleichen Stadium und in der gleichen Stärke beginnt und noch einige Zeit fortschreitet, treten die Markcheiden bei der Ratte in der Reihenfolge: vorderer Ast, Capsula externa, hinterer Ast auf und die Färbung ist von Anfang an bedeutend stärker.

## DISKUSSION

### I. Teil.

#### **Die Entwicklungsphase von der Implantation bis zum Geburtsstadium der Ratte und dem vergleichbaren Stadium von *Cavia*.**

##### A. DIE VERGLEICHBARKEIT DER BEIDEN FRÜHEN ONTOGENESEPHASEN

Der Grad der Entsprechung früher Ontogenesestadien von verschiedenen Wirbeltiergruppen ist eine alte Streitfrage, die durch das biogenetische Grundgesetz aufgeworfen worden ist. In Zusammenhang mit diesen Auseinandersetzungen machte W. His 1874

darauf aufmerksam, dass sich Embryonen von relativ nahe verwandten Säugern schon in frühen Embryonalstadien unterscheiden lassen. Die Merkmale, welche die Adulttiere unverwechselbar charakterisieren, kommen vor allem „in Unterschieden der relativen Massenverteilung“ zum Ausdruck. Heute wird von STARCK 1959 betont, dass „phylogenetisch spät differenzierte Merkmale ontogenetisch ausserordentlich früh manifestiert werden können“.

Solche frühen Proportionsunterschiede treten bei unserem Vergleich deutlich zum Vorschein. Einmal sind die Schwanzanlagen sehr früher Embryonalstadien der Ratte, im Gegensatz zu denen von *Cavia*-Embryonen, auffallend lang. Auch in der Hirnmasse bestehen frühzeitige Massenunterschiede, welche die Adultverhältnisse schon andeuten. So beträgt das Hirngewicht bei sechs 16-18-tägigen Rattenembryonen im Durchschnitt 7,5 Prozent des Körpergewichts, während bei fünf 28-tägigen *Cavia*-Embryonen (dem vergleichbaren Stadium des Meerschweinchens) das Hirngewicht im Durchschnitt 15,5 Prozent ausmacht. Die Stadien liegen vor dem Zeitpunkt, von dem an sich die Kopf-Rumpf-Proportionen bei der Ratte wahrscheinlich zugunsten des Rumpfes verschieben. Sie scheinen ausserdem in der Haut- und der Extremitätenentwicklung aufzutreten, wie aus dem Vergleich des Habitus der Embryonen und aus den Tabellen hervorgeht. Nicht zuletzt stellen wir Unterschiede in Teilen des Innenohrs fest. Aus einer grösseren Zahl von Sagittalschnittserien der Cochlea geht hervor, dass dieses Organ, in Entsprechung zu der bedeutend höheren Windungszahl des adulten Meerschweinchens (*Cavia* 4½, Ratte 2½ Windungen), bei *Cavia* von Anfang an massenmässig grösser angelegt wird und dass die Entwicklung stark beschleunigt ist, so dass die endgültige Windungszahl nur verhältnismässig kurze Zeit nach der entsprechenden Phase der Rattencochlea erreicht ist. Diese Erscheinung geht schon aus unserer Tabelle der Ohrentwicklung hervor, wir stützen uns aber hier vor allem auf eine unveröffentlichte Untersuchung.

Diese Verhältnisse sprechen dafür, dass die Höherentwicklung eines Organismus, in dem Ausmass, wie es beim Meerschweinchen verwirklicht ist, mit einer Umgestaltung der Ontogenese von Grund auf verbunden ist, derart, dass die Organe, die von einer evolutiven Steigerung oder Reduktion erfasst werden, schon von Anfang an in ihrer frühen Massenentwicklung die Adultverhältnisse erkennen

lassen. Sie sprechen gegen eine Steigerung, die auf eine an irgendeiner Stelle des Entwicklungszyklus eingeschobene verlängerte Wachstumsphase zurückzuführen ist.

Aus dieser Aufzählung der Abweichungen im Ontogeneseverlauf darf gefolgert werden, dass sich keine Embryonalstadien finden lassen, die in allen ihren Teilen einen übereinstimmenden Differenzierungsgrad aufweisen. Wenn trotzdem die im zweiten Kapitel zusammengestellten Anlagezeiten verschiedenartiger Organe durchschnittliche Entwicklungsfaktoren ergeben, die nur geringen Schwankungen (von 2,08 bis 1,97) unterworfen sind, so ist das andererseits doch wieder ein Ausdruck der relativ grossen Entsprechung früher Embryonalstadien bei beiden Arten. Dieser Umstand liegt dem IV. von Baerschen Gesetz zugrunde, dessen bis heute hervorragende Gültigkeit von DE BEER 1950 stark hervorgehoben wird. Die zeitliche Folge der morphologischen Entwicklungsschritte gibt auf diese Art besser die Gesetzmässigkeit in der Frühentwicklung wieder als der direkte Vergleich der Stadien. Bei letzterem können Einzelschritte, wie zum Beispiel das frühzeitige Auftreten von Haarfollikeln oder Proportionsverschiebungen stärker ins Gewicht fallen als die überwiegende Zahl von Eigenschaften, deren Entwicklungsverlauf in entsprechender Reihenfolge und in übereinstimmenden Zeitspannen geschieht.

Die für unsere Bestimmung des durchschnittlichen Entwicklungsfaktors benutzten Anlagezeiten stammen zum überwiegenden Teil aus einer Ontogeneseperiode, die bei der Ratte vom 6. bis zum 18. Embryonaltag, bei *Cavia* vom 6. bis zum 30. Embryonaltag reichen. Die untere Grenze dieses Zeitraums ist gegeben durch die Implantation. Bis zu diesem Zeitpunkt verläuft die Entwicklung für beide Arten ungefähr synchron. Erst nach der Festsetzung im Uterus treten die Unterschiede im zeitlichen Ablauf, die uns hier beschäftigen, in Erscheinung. Die obere Grenze ist hauptsächlich methodisch bedingt, da die weitere Reifung der Organismen nach dem Abschluss der wichtigsten, äusserlich sichtbaren Anlageprozesse mit histologischen Methoden untersucht werden muss. Eine solche Bestimmung der Entwicklungsgeschwindigkeiten in späteren Ontogeneseperioden, vor allem in der frühen postembryonalen Phase der Ratte und dem entsprechenden Zeitraum intrauteriner Entwicklung bei *Cavia*, wird weiter unten unter Beschränkung auf das Zentralnervensystem ausgeführt.

An der oberen Grenze der Anlagedaten liegt aber auch ein natürlicher Einschnitt der beiden Ontogenesen, da mit diesen Zeitpunkten bei beiden Arten in unterschiedlichem Masse geburtsvorbereitende Vorgänge auftreten. Wir verstehen darunter Erscheinungen, die funktionell mit der frühen Geburt des Nesthockers zusammenhängen und die transitorischen Charakter tragen. Insofern als der Nesthockerzustand der Jungen bei der Geburt ein primäres Merkmal darstellt, gibt die Ratte in dieser Hinsicht primäre Verhältnisse wieder. Das Meerschweinchen zeigt dagegen als extremer Nestflüchter sekundäre Verhältnisse. Die abgeleitete Stellung dieser Ontogeneseform kommt nun in Ueberresten solcher geburtsvorbereitender Vorgänge zum Ausdruck, die hier, bei verlängerter intrauteriner Entwicklung bis zu einem sehr vorgerückten Reifegrad, funktionell bedeutungslos geworden sind. Sie sind bei *Cavia* in teilweiser Reduktion aufzufinden. Sie können in einem Organ völlig fehlen oder nur noch teilweise auftreten oder sehr deutlich sichtbar werden.

Ich referiere einige dieser Vorgänge, ohne die Daten hier belegen zu können. Sie sind schon in Schnittserien untersucht worden; eine Beschreibung würde aber den Rahmen dieser Dissertation überschreiten. Eine ausführliche Darstellung ist beabsichtigt.

Die Haut des Nesthockers (Ratte) ist schon mehrere Tage vor der Geburt in einer aktiven Wachstums- und Differenzierungsphase. Sie wird faltenreich (Abb. 1), im Stratum granulosum treten mehrere Reihen von grossen Hornschollen auf, und die starke Peridermschicht hebt sich ab, quillt auf und wird lamellös. Diese Prozesse sind nicht in diesem Ausmass beim Nestflüchter festzustellen. Die Haut der vergleichbaren *Cavia*-Embryonen (zwischen dem 28. und 38. E-Tag) scheint demgegenüber zu ruhen. Bei einem zeitlich übereinstimmenden Anlageplan bleiben die Differenzierungsprozesse im Rückstand (Verhornung, Haarbildung), oder sie sind nur schwach ausgeprägt (Peridermbildung).

Der Verschluss der Augen beginnt bei beiden Tieren auf Stadien, die ziemlich genau den Faktor 2 ergeben (s. Tabelle). Die Art des Verschlusses scheint sich bei äusserlicher Betrachtung in beiden Fällen genau zu entsprechen. Er besteht nach GUIEYSSE-PELLISIER 1937 (Maus), im Gegensatz zu den Vögeln (WEBER 1950) in einer Verwachsung der Lidränder.

Die Ohrmuschel verwächst bei der Ratte am 18. E-Tag mit der Haut. Bei *Cavia* verwächst die Ohrmuschel dagegen nie mit der Kopfhaut. Es zeigt sich zwar, dass sich die Anlage der späteren Ohrmuschel um den 30. E-Tag nach vorn neigt, eine Beobachtung, die auch HARMAN und DOBROVOLNY 1933 machen, es bleibt aber immer ein breiter Spalt offen. Dagegen fällt ein indirektes, verzögertes Wachstum der primitiven Scapha auf. Das äussere Ohr bleibt vom 24. bis 32. E-Tag auf einer primitiven Differenzierungsstufe. Die Vertiefung des Ohrs ist während diesen acht Tagen von breiten Wülsten umgeben, die an der Dorsalseite bald eine muschel-förmige, nach rostral gerichtete Schale bilden. Diese, der Adultform des Meerschweinchens zuerst unähnliche Scapha, klappt nach dem 32. E-Tag nach dorsal um und wächst in wenigen Tagen zu der arttypischen Form aus. Das Verwachungsstadium der Ratte entspricht dem 30. E-Tag von *Cavia*.

Der Meatus externus ist bei beiden Tieren durch einen Gewebspfropf vollkommen verschlossen (Ratte ca. vom 18. E-Tag an, *Cavia* ca. vom 32. E-Tag an).

Ein sehr ausgeprägter Atavismus besteht in dem von BRIDGEMAN und CARMICHAEL 1935 beschriebenen Kopfpendeln der *Cavia*-Embryonen. Diese Verhaltensweise charakterisiert die blinden neugeborenen Ratten bei der Suche nach den Zitzen und ist anscheinend bei den Embryonalstadien des Meerschweinchens noch erhalten.

Die Funktion der Verwachungen ist nach PORTMANN 1938, 1939 und 1942 und WEBER 1950 beim Nesthocker in einer Sicherung des flüssigen Entwicklungsmediums für die nicht ausdifferenzierten Organe zu sehen. Der Augenverschluss des Meerschweinchens ist damit funktionslos, er stellt also einen Attavismus dar in einem erblich fixierten Ablauf der Ontogenese. Die Entwicklung des Aussenohrs zeigt noch Ueberreste eines solchen Atavismus. Ausgeprägt ist er anscheinend im Kopfpendeln der Embryonen erhalten.

Mit Hilfe unseres Entwicklungsfaktors muss es möglich sein, das im Reifegrad dem neugeborenen Nesthocker (Ratte 21,8 E-Tage) vergleichbare Entwicklungsstadium des Nestflüchters zu bestimmen. Wir errechnen für dieses hypothetische Nesthockerstadium des Nestflüchters den 38. E - T a g . Für die Bestimmung des Faktors 2 haben wir den frühen Entwicklungsablauf in den Somiten, im Auge, im Ohr, in den Extremitäten und im Gehirn

herangezogen, also von Organen, die im allgemeinen für die Datierung von Embryonen als geeignet angesehen werden (HIS 1874, JACKSON 1913/14, SCOTT 1937, und PORTMANN 1944). Da die in den Tabellen erfassten Anlagezeiten vor dem 18. bzw. 30. E-Tag liegen, beruht die Bestimmung dieses hypothetischen Stadiums auf der Voraussetzung, dass diese Organe auch in der letzten hier berücksichtigten Zeitspanne keinen artspezifischen Variationen — wir verstehen darunter immer zeitliche, nicht massenmässige relative Verschiebungen — unterworfen sind. Dies erscheint fraglich für die Extremitäten. Es trifft nicht zu für die Cochlea und, wie wir später sehen werden, für die Differenzierung der Grosshirnrinde. Dagegen erachten wir die Augenentwicklung und die Differenzierung der Medulla oblongata für Altersbestimmungen in dieser späteren, um das Nesthockerstadium liegenden Entwicklungsphase als zuverlässig.

Der Habitus des 38-tägigen *Cavia*-Embryos (Abb. 1) weicht in viel stärkerem Masse als die jüngeren Stadien vom Habitus der vergleichbaren Rattenstadien ab. Während es vor dem 30. bzw. 18. E-Tag zur Unterscheidung der beiden Arten einer genauen Kenntnis der Ontogenesen bedarf, lässt sich dieser Embryo ohne Schwierigkeit von der neugeborenen Ratte unterscheiden.

Es gibt aber Kriterien, die stark für gerade dieses Stadium der *Cavia*-Entwicklung als Vergleichsstadium sprechen: Im 3. und 4. Kapitel sind folgende zwei Fakten belegt:

1. Die Medulla oblongata ist bei beiden Arten durch den Myelinierungsbeginn gekennzeichnet.

2. Der Mitoseprozess in der neocortikalen Matrix erweist sich als ein von der Rindendifferenzierung unabhängiger Prozess. Im Gegensatz zur Differenzierung der Ganglienzellen zeigt er in diesen Stadien ein übereinstimmendes Bild.

Da wir unsere Untersuchung des späteren Ontogeneseabschnittes auf das Zentralnervensystem beschränkt haben, stützen wir uns hier vor allem auf Daten dieses Organs. Es wäre im Hinblick auf die theoretische Lebensfähigkeit dieses *Cavia*-Stadiums interessant, den Entwicklungszustand der Stoffwechselorgane, der Lungen und der Kreislauforgane mit dem der neugeborenen Ratte zu vergleichen.

Abschliessend möchte ich noch einmal hervorheben, dass bei *Cavia* nicht nur die Tragzeit bis zum Nestflüchter-

zustand (68 E-Tage) verlängert, sondern auch der Ontogeneseablauf im ganzen verlangsamt ist. Ein der neugeborenen Ratte (22. E-Tag) vergleichbares Entwicklungsstadium erreicht das Meerschweinchen erst ungefähr am 39. E-Tag.

## B. DIE ZWEI ENTWICKLUNGSGESCHWINDIGKEITEN

Für den Vergleich einer längeren Folge von Embryonalstadien dient unser Entwicklungsfaktor, den wir aus 48 Anlagezeiten pro Art bei Berücksichtigung verschiedenartiger Organsysteme bestimmen. Die Faktoren ergeben einen Durchschnitt von 2,03 bei Schwankungen zwischen 1,79 und 2,31.

Die verschiedenen Entwicklungsgeschwindigkeiten können Ausdruck dreier Sachverhalte sein: Entweder ist die Rattenentwicklung einseitig stark beschleunigt, oder die *Cavia*-Entwicklung ist einseitig stark verzögert, oder es hat, von einer hypothetischen Stammform aus betrachtet, sowohl eine Beschleunigung der Ratten- als auch eine Verzögerung der *Cavia*-Ontogenese stattgefunden.

Die Anlagezeiten von *Cavia* sind ungefähr gerade doppelt so gross. Es liegt nahe, diese Verdoppelung mit der gesteigerten Körpergrösse des Meerschweinchens zu erklären. Eine Entsprechung zu der Höhe des Faktors könnte in dem mehr als doppelt so grossen Adultgewicht von *Cavia* liegen. Tatsächlich sind auch die *Cavia*-Embryonen bedeutend schwerer als die vergleichbaren Rattenembryonen (Verhältnis 3 : 5 am 15.-18. bzw. 24.-30. E-Tag; z. T. nach DRAPER 1920). Mit dieser Annahme wäre die zweite unserer drei Möglichkeiten gegeben.

Wir sind überzeugt, dass diese Tatsache im zeitlichen Ontogeneseablauf eine bedeutende Rolle spielt. Eine andere Ueberlegung zeigt aber, dass die Gewichtszunahme schon bei sehr nahe verwandten Arten nicht proportional der Zeit geschieht. Innerhalb der Unterfamilie der *Murinae* (s. folgende Tabelle), deren Vertreter neben sehr ähnlichem Körperbau auch eine ähnliche Plazentationsweise besitzen, ist die Tragzeit bei der Labormaus nur um einen geringen Betrag kürzer als bei der etwa 10 mal so schweren Ratte. Auch das Geburtsgewicht der Ratte ist etwa 4 mal so gross wie das der Maus. Dabei kann die Tragzeit als Mass für die Entwicklungsgeschwindigkeit dienen, weil die Neugeborenen gleich weit

ausgebildet sind. Andererseits hat die sehr grosse Hamsterratte *Cricetomys gambianus* aus derselben Unterfamilie mit einem 3-4 mal so grossen Adultgewicht und einem Geburtsgewicht der Jungen zwischen 20 und 25 Gramm eine Tragzeit von 42 Tagen. Ihr Geburtszustand entspricht dem der neugeborenen Maus (BOULIÈRE 1948 und eigene Beobachtung).

Aus dieser Reihe verwandter Arten sticht die Ratte heraus mit einer im Vergleich zu ihrem neonaten und adulten Gewicht sehr kurzen Tragzeit. Es mag damit zusammenhängen, dass die Wurfgrösse in dieser Reihe bei ihr am grössten ist.

Die Rattenentwicklung ist also schon im Vergleich mit anderen Familienangehörigen stark beschleunigt. Dazu kommt, dass die *Murinae* im Vergleich zu anderen Rodentieren einen Extremfall rascher Entwicklung darzustellen scheinen. Es ist nicht einfach, diesen Vergleich zu ziehen. Als Grundlage können nur solche Gruppen in Betracht kommen, die ursprünglichere Verhältnisse als die phylogenetisch jungen *Murinae* und *Caviinae* bewahrt haben.

Die phylogenetische Herkunft der einzelnen Nagergruppen ist offensichtlich nicht bekannt. SIMPSON 1945 leitet die später von STEHLIN und SCHAUB 1951 aufgehobenen Unterordnungen der *Hystricomorpha* und der *Myomorpha* von den *Sciuromorpha* ab. Nach STEHLIN und SCHAUB ist aber die Herleitung der *Muridae*, die bei einem ersten Auftreten im Pliocaen relativ rezenter Ursprung besitzen, nur noch bis zu einem „cricetinen Grundstock“ zu verfolgen, von dem sich die vier Aeste der *Cricetidae*, *Microtidae*, *Gerbillidae* und *Muridae* abzweigen. Im Falle der *Caviidae*, die in der gleichen Epoche auftreten (SCHAUB 1955), gelingt die Ableitung noch bis zur pentalophodonten Grundform *Theridomys*. Ueber den tieferen Ursprung dieser Formen scheint zur Zeit kein weiterer Aufschluss möglich.

Unter diesen Umständen sind wir gezwungen, auf Formen zurückzugreifen, die allgemein gesehen, altertümliche Merkmale bewahrt haben. Unter allen fossilen und rezenteren Rodentieren entsprechen die *Sciuridae* am ehesten dieser Forderung (STEHLIN und SCHAUB 1951). In der folgenden Tabelle haben wir die Tragzeiten, die Wurfgrösse und die Gewichte von mehreren Sciuridenarten zusammengetragen und mit Muriden und Caviiden verglichen. Nach der Tragzeit lassen sich zwei Gruppen aufstellen. Die erste umfasst Formen mit einer Trächtigkeitsdauer zwischen 32 und

Arten	Adult- gewicht	Neonat- gewicht	Tragzeit	Wurf- grösse	Autor
<i>Murinae:</i>					
<i>Mus musculus alb.</i> . . . .	30-35 g	1,6 g	19 T.	4-7	*
<i>Rattus norv. alb.</i> . . . .	380-410 g	5-6,5 g	22 T.	6-9	*
<i>Cricetomys gambianus</i> . . .	1100 g	20-25 g	42 T.	2-4	BOURLIÈRE 1948 und E
<i>Acomys cahirinus</i> . . . .		5,75 (6Werte)	38 T.	1-3	DIETERLEN 1961 und E.
<i>Cavia cobaya</i> (domest.). hypothetisches Nest- höckerstadium am 39. Embryonaltag.	800 g	(7,8 g)	(38 T.)	3-4	E.
<i>Sciuridae:</i>					
<i>Sciurus carolinensis</i> . . . .	600 g	13-17g	44 T.	3	SHORTEN 1951
<i>Sciurus vulgaris</i> . . . . .		10-13 g	32-40 T.	3-5	EIBL-EIBES- FELDT 1951
<i>Marmota marmota</i> . . . . .	5-6 kg		35-42 T.	2-5	BOURLIÈRE n. GRASSÉ u. DEKEYSER
<i>Glaucomys colans</i> . . . . .			ca. 40 T.	2-6	id.
<i>Cynomys leucurus</i> . . . . .	1500 g		28-32 T.	2-10	id.
<i>Cynomys ludovicianus</i> . . .		40 g		3-4	id.
<i>Citellus columbianus</i> . . . .			23-25 T.	2-7	id.
<i>Citellus tridecemlineatus</i> . .			ca. 28 T. 27 T.	5-13	id. FOSTER
<i>Citellus citellus</i> . . . . .			25 T. 28 T.	6-8 (Em- bryonen)	ASDELL 1946 VÖLKER 1922
<i>Citellus richardsoni</i> . . . . .			28-32 T.	2-11	ASDELL 1946

\* Durchschnittswerte aus einer grossen Zahl von Messungen, die ich der Sandoz AG verdanke.

44 Tagen und enthält die Gattungen *Sciurus*, *Marmota* und *Glaucomys*. Die zweite Gruppe umfasst Formen mit Tragzeiten zwischen 23 und 32 Tagen und enthält die Gattungen *Citellus* und *Cynomys*. In beiden Gruppen schwanken die Körpergewichte beträchtlich,

wobei die niedersten Werte der einen Gruppe weit unter den Höchstwerten der anderen Gruppe liegen. Dagegen ist die Jungenzahl in der ersten Gruppe deutlich niedriger als in der zweiten.

Für die Beurteilung der Entwicklungsgeschwindigkeit ist ein übereinstimmender Reifegrad der Neugeborenen die Voraussetzung. Wir finden für die Arten *Sciurus vulgaris* (EIBL-EIBESFELDT 1951) und *Sciurus carolinensis* (M. SHORTEN 1954) übereinstimmende morphologische Geburtszustände, die folgendermassen charakterisiert sind: „Nackt, Schnauze mit gut entwickelten Tasthaaren, Lider geschlossen, Ohrmuschel aufgebogen, Gehörgang verschlossen, Finger und Zehen tragen Krallen, im Unterkiefer an Stelle der Schneidezähne zwei fleischige, kleine Höcker“. Auf den in einer Normentafel von VÖLKER 1922 beschriebenen *Citellus citellus* (= *Spermophilus citellus*) trifft, kurz vor der Geburt, eine ähnliche Charakterisierung zu: „Nackt, freie Tasthaare, die früher sichtbaren Haaranlagen sind in die Haut versenkt, diese legt sich überall in dicke Falten, aneinandergeklebte, verschlossene Lider, verklebte Nasenöffnungen, die kleine Ohrspitze legt sich ventral um und ist an den Grund der Ohrmuschel fest angedrückt, fast alle Zehen mit Krallenanlagen“. Wir dürfen also annehmen, dass es sich bei diesen drei Vertretern um typische Nesthocker mit einer übereinstimmenden Geburtsreife handelt.

Es bestehen nun mehrere Gründe, nicht die durch die Gattung *Sciurus* repräsentierte Sciuridengruppe als Vergleichsform heranzuziehen.

1. Es handelt sich dabei um für die Rodentier relativ stark spezialisierte Formen in bezug auf ihren Lebensbereich und ihren Körperbau.

2. Die Cerebralisation des Eichhörnchens ist auffällig hoch. Der Totalhirnindex übertrifft die Werte der *Cricetidae* und *Muridae* weitaus (WIRZ 1950).

3. Eine reduzierte Jungenzahl darf generell als abgeleitetes Merkmal aufgefasst werden (Die sekundär erhöhte Jungenzahl der Haustiere ist ein Domestikationsmerkmal).

Demgegenüber erscheint die durch die Gattung *Citellus* repräsentierte Gruppe in ihrem Lebensbereich weniger spezialisiert. Die Cerebralisationshöhe ist leider nicht bekannt, doch entspricht die hohe Jungenzahl primäreren Verhältnissen.

Dass sehr altertümliche Gruppen im Vergleich zu den *Muridae* hohe Tragzeiten haben können, zeigen auch die *Soricidae* unter den Insektivoren. Diese für stammesgeschichtliche Erwägungen ausserordentlich wichtige Gruppe, welche wohl am reinsten archaische Merkmale bewahrt hat, besitzt die absolut niedrigste Cerebralisation unter den Eutherien (WIRZ 1950). Sie ist wenig spezialisiert, und ihre Jungenzahl ist relativ hoch (3-10). Unter den *Soricidae* weisen drei nur etwa mausgrosse *Crocidura*-Arten die sehr hohe Tragzeit von 31 Tagen auf (VAN DEN BRINK 1956).

Wir nehmen die Sciuridengruppe mit der Gattung *Citellus* und, vergleichsweise, die Gattung *Crocidura* unter den *Soricidae* als Bezugspunkt. Von hier aus beurteilt, gibt weder die Ratten- noch die frühe *Cavia*-Ontogenese — sie wird hier nur bis zu der dem Nesthockerzustand vergleichbaren Reife berücksichtigt — die primären Verhältnisse wieder.

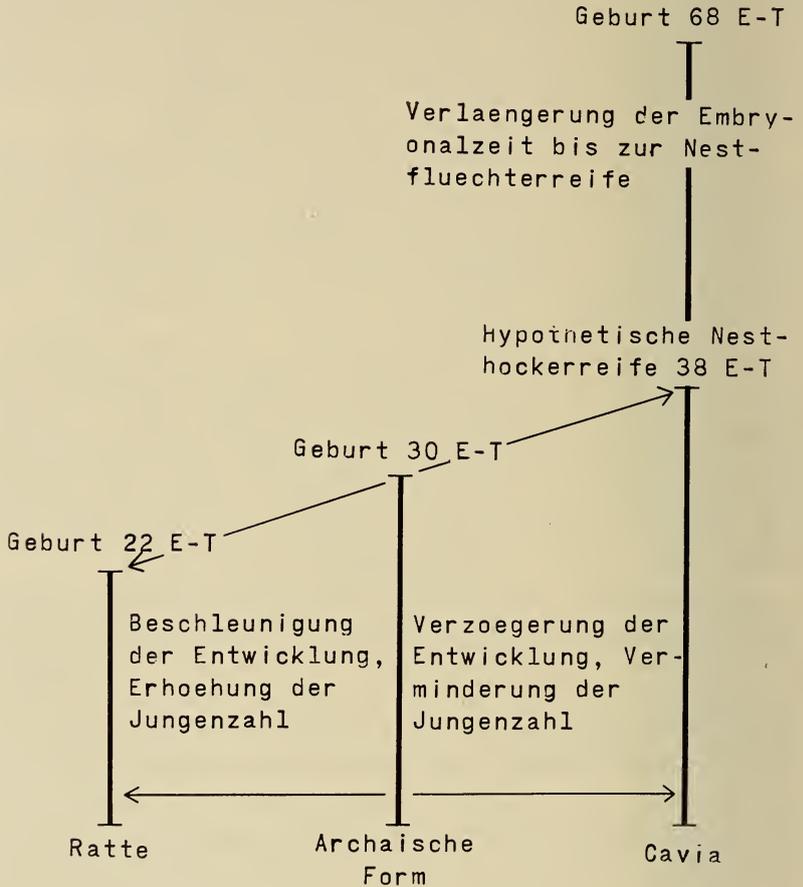
Die Embryonalentwicklung erscheint bei der Ratte, verglichen mit den Tragzeitwerten um 30 Tage der altertümlicheren Bezugsgruppen, stark beschleunigt, die von *Cavia* (bis zum 39. E-Tag) stark verlangsamt. Die Beschleunigung und die Verzögerung liegen dabei etwa gleich weit von dem Bezugswert entfernt. Die Jungenzahl ist bei der ersten Gruppe entweder gleich hoch oder noch erhöht, beim letzteren Typus verkleinert (Abb. 17).

Die Bewertung einer solchen Evolutionstendenz der *Muridae* muss berücksichtigen, dass diese wohl den erfolgreichsten Ast unter den Rodentieren darstellen (STEHLIN und SCHAUB 1951). Ein ausschlaggebendes Merkmal für diese evolutive Stellung ist sicher ihre enorme Fortpflanzungsrate, ein Resultat der grossen Jungenzahl und der kurzen Tragzeit. Andererseits zeichnen sie sich durch eine primitive und sehr einheitliche Differenzierung des Adulttyps aus. Wo innerhalb dieser Gruppe der Differenzierungsgrad gesteigert ist, ist offensichtlich auch, in Analogie zu den Sciuriden, die Tragzeit verlängert. Als Beispiel verweise ich auf die hervorragende Form *Acomys* mit gestaltlichen Differenzierungen, einer verlängerten Tragzeit, dabei aber einem höheren Reifegrad bei der Geburt und einer kleinen Jungenzahl, oder die Form *Cricetomys*, bei der das Körpergewicht enorm gesteigert ist.

Beim Meerschweinchen liegen bei einem ähnlich primitiven Habitus sicher Spezialisierungen vor. Merkmale wie die hohe Windungszahl der Cochlea, die gesteigerte Cerebralisation schon

vor dem 39. E-Tag oder die Verkürzung des Schwanzes weisen unter anderem auf die abgeleitete Stellung dieser Form hin.

Wir vertreten hier die Ansicht, dass eine evolutive Steigerung morphologischer Art in der Entwicklungsgeschwindigkeit einer Art



ihren Niederschlag findet, da Differenzierungs- und Massensteigerungen schon in frühen Entwicklungsphasen in Erscheinung treten. Somit spielt eine Verzögerung des Entwicklungsablaufs eines Organismus eine phylogenetisch bedeutende Rolle. Die Komplexität eines Organismus erfordert ein räumliches und zeitliches Ineinandergreifen aller Vorgänge. Bei einem schnellreifenden Organismus würde ein hochdifferenziertes Organ, das not-

wendig eine lange Entwicklungszeit erfordert, disharmonisch aus der aufeinander abgestimmten Reifung der Teile herausfallen. Ein schnell reifender Organismus bietet damit beschränktere Möglichkeiten für die allometrische Beschleunigung der Wachstumsprozesse eines Organs. Andererseits hat dasselbe Organ bei langsam ablaufender Entwicklung die Möglichkeit, in einem einseitig beschleunigten Prozess einen höheren Differenzierungsgrad zu erlangen, ohne die harmonische Entwicklung des Gesamtorganismus zu beeinträchtigen. Die langsame Entwicklung bietet die Basis zu einer mosaikartigen Evolution der Teile.

#### C. DER UMSCHWUNG DER ENTWICKLUNGSGESCHWINDIGKEITEN DIREKT MIT ODER KURZ NACH DER IMPLANTATION

Das Phänomen einer plötzlichen Aenderung der Entwicklungsgeschwindigkeiten von einem bestimmten Zeitpunkt an scheint mir besonderer Beachtung wert. Wir finden bei unseren beiden Arten einen zeitlich ungefähr übereinstimmenden Entwicklungsablauf bis zur Implantation. Nach diesem Zeitpunkt treten die Anlageschritte bei beiden Tieren verzögert und beschleunigt auf. Der Durchschnittswert des Entwicklungsfaktors ist für die frühen Anlageschritte der beiden Keime etwa gleich hoch wie für die späten. Man bekommt also den Eindruck, dass dieser Faktor, der nach der Festsetzung der Keime im Uterus wirksam zu werden beginnt, qualitativ gleichartige Entwicklungsprozesse in beiden Organismen beschleunigt bzw. verzögert. Wie wir zu zeigen versuchten, genügen die Massenunterschiede zwischen den beiden Organismen allein nicht, die Höhe dieses Faktors zu erklären.

Diese Verhältnisse weisen auf eine hormonale Steuerung über den Uterus oder durch die entstehende Plazenta hin. Ich finde nur einen sehr weit gegriffenen Hinweis auf einen Zusammenhang zwischen der Steuerung des Zyklus und der Länge der Tragzeit bei ASDELL 1946: „Die *Caviidae* und verwandten Familien haben einen längeren Zyklus als die *Cricetidae* und *Muridae*. Wahrscheinlich ist bei allen von ihnen das Corpus luteum des Zyklus funktionstüchtig, wie es beim Meerschweinchen der Fall ist. Alle Arten, bei denen das bekannt ist, haben eine für ihre Grösse ausserordentlich lange Tragzeit“. Im Gegensatz zu *Cavia* ist ja bei der Ratte und der Maus während des Zyklus die LTH-Produktion praktisch

unterbunden, so dass nach der FSH- und LH-Phase sofort wieder FSH ausgeschüttet wird. Wie die Dauer der Tragzeit mit der Länge des Zyklus und der LTH-Ausschüttung in Zusammenhang zu bringen ist, wird nicht ausgeführt.

In der Tatsache, dass das Corpus luteum in der späten Phase der Trächtigkeit bei *Cavia* für eine normale Austragung der Feten nicht mehr unbedingt notwendig ist (MARSHALL 1952), sehe ich keinen spezifischen Unterschied zwischen den beiden Arten, da die Jungen der Ratte, bei der das Corpus luteum während der ganzen Tragzeit unbedingt notwendig ist, in dieser Spätphase schon geboren sind.

## II. Teil.

### **Die Entwicklungsphase vom hypothetischen Nesthockerzustand bis zur Geburt bei *Cavia* und die vergleichbare erste Postembryonalzeit der Ratte.**

#### A. DER ZEITLICHE VERLAUF DER MYELINIERUNG IN DER MEDULLA OBLONGATA

Die Medulla oblongata kann als konservativster Teil des Gehirns aufgefasst werden. Sie enthält als Elementar- und Integrationsapparat bei niederen Säugern nur einen geringen Anteil aus Neopalliumbahnen. Damit ist sie bei den verschiedenen Arten am wenigsten evolutiven Umwandlungen unterworfen und steht im Vergleich zu den übrigen Hirnteilen am klarsten in Beziehung zum Körpergewicht (PORTMANN 1942 und WIRZ 1950). Dieser Umstand ist für unseren Vergleich des Myelinierungsablaufes von grosser Bedeutung, da das zeitliche Fortschreiten dieses Prozesses bei beiden Arten von den Massenunterschieden mitbeeinflusst ist. Ich entnehme der neuesten Arbeit von PORTMANN 1961 für die (wilde) Hausratte und die Zuchtform des Meerschweinchens einen Stammrestindex in der Höhe von 1,29. In dieser Zahl kommt die evolutive Steigerung gegenüber primären Verhältnissen zum Ausdruck. Es ist zu erwarten, dass der Wert der weissen Laborratte etwas niedriger ist, da die Domestikation in diesen Werten deutlich zum Ausdruck kommt. Trotz dieses Vorbehalts erscheint uns die Vergleichbarkeit des Myelinierungsprozesses in der Medulla ge-

sichert. Wie wir sehen werden, treten die ersten Markscheiden in Zeitpunkten auf, die einen mit dem durchschnittlichen Entwicklungsfaktor übereinstimmenden Wert ergeben. Die Medulla kann deshalb geradezu als Norm für einen Vergleich von Embryonen und Jungtieren bis zu diesem späten Entwicklungsstadium verwendet werden.

Wir stützen uns stark auf die Daten des Myelinierungsbeginns in den einzelnen Bahnen. Damit stellt sich die Frage, ob ein scharfer Beginn dieses Prozesses überhaupt festgestellt werden kann. Nach HESS 1954 erfasst die Myelinierung die einzelnen Fasern der Pyramidenbahn von *Cavia* in dicht aufeinanderfolgenden Wellen. Unsere Auszählungen im Tractus solitarius, im Tractus spinalis nervi trigemini und in der Pyramidenbahn lassen vom Beginn des Prozesses an ein sehr steiles Ansteigen der Faserzahl erkennen. Es ist also zu erwarten, dass auf ein vereinzelt Auftreten von Markfasern immer direkt eine rapide Zunahme der Faserzahl folgt. Innerhalb des Variationsbereiches von  $\pm 1$  Tag dürfen wir uns deshalb, bei Beachtung einer ungestörten Sukzession der Faserzunahme in den hintereinanderliegenden Stadien, auf die Anfangsdaten verlassen.

Schwieriger als der Beginn ist der Zeitpunkt einer adultähnlichen Myelinierung zu erfassen. HESS nimmt auf Grund von Dickenmessungen an myelinisierten Fasern in der Pyramidenbahn (Rückenmark, *Cavia*) an, dass von einem bestimmten Altersstadium an, das zumindest nach dem Ende der ersten postnatalen Woche liegt, „nur Wachstum im Umfang und Vergrößerung des Faserdurchmessers der verschiedenen Kalibergruppen übrigbleibt“. Wir stützen uns mit diesen Daten nur auf Bahnen, vorwiegend Nervenwurzeln, deren Einzelfasern im Adultbild lückenlos nebeneinanderliegen. Dieses Bild wird in sehr dichten Systemen schon kurze Zeit nach dem Myelinierungsbeginn erreicht.

Bei Betrachtung der Myelinierungsfolge in den hier berücksichtigten Bahnen lassen sich vier Stadien abgrenzen, die bei beiden Tieren genau übereinstimmen:

1. Im Anfangsstadium zeigt lediglich der *Fasciculus longitudinalis medialis* vereinzelt Markfasern, die dorsomedian um die Raphe konzentriert sind. Es dauert bei *Cavia* vom 41. bis zum Ende des 42. E-Tages, bei der Ratte von der Geburt bis in den 2. P-Tag.

2. Im zweiten Stadium enthalten die folgenden Bahnen bereits häufige Markfasern: *Tractus longitudinalis medialis*, *Facialiswurzel*, *Vestibulariswurzel*, *Tractus spinalis nervi vestibuli*, Wurzel des *Nervus abducens*, sensible und motorische Wurzel des *Nervus trigeminus*, *Tractus spinalis nervi trigemini*. Die übrigen Bahnen sind frei von Myelin. Dieses Stadium dauert bei *Cavia* vom Anfang des 43. bis zum Ende des 45. E-Tags, bei der Ratte vom 2. bis zum Beginn des 4. P-Tags.

3. Das 3. Stadium enthält nach einer längeren Uebergangsphase, in der neue Systeme myelinisiert werden, in allen untersuchten Systemen, ausser in der Pyramidenbahn, Markfasern. Es dauert bei *Cavia* vom 48. bis zum 57. E-Tag, bei der Ratte vom Ende des 6. bis zum 12. P-Tag.

4. Das 4. Stadium zeigt in allen hier untersuchten Bahnen der Medulla Markfasern. Alle sind zum überwiegenden Teil oder schon geschlossen myelinisiert. Eine Ausnahme macht die Pyramidenbahn, welche noch grosse Lücken aufweist. Die Dichte des Faserwerks auf den Schnittbildern und die Intensität der Färbung kommen dem Adultbild sehr nahe (*Cavia* vom 58. E-Tag, Ratte vom 14. P-Tag an).

In Abbildung 17 wird das Auftreten der frühen Anlageschritte (linke Spalte) mit dem Verlauf der Myelinierung in der Medulla (rechte Spalte) bei beiden Arten verglichen. Die Embryonen sind sich nach dem durchschnittlichen Entwicklungsfaktor gegenübergestellt, nach der Implantation entsprechen also einem Tag der Ratte zwei Tage von *Cavia*. Die Spalten unterscheiden sich prinzipiell dadurch, dass die früheren Ontogenesephasen der ersten Spalte bei beiden Tieren embryonal ablaufen, während sich in den späteren Phasen der zweiten Spalte die Ratte postembryonal, das Meerschweinchen aber intrauterin weiterentwickelt.

In der ersten Spalte finden wir nun, wie es die Variation der Entwicklungsfaktoren erwarten lässt, ein häufiges Abweichen der Linien von einem waagrechten Verlauf. Doch liegen die Schwankungen mit nur einer Ausnahme (Auftreten von Opticusfasern) innerhalb von einem (Ratte) bzw. von zwei Tagen (*Cavia*). Die Abweichungswinkel von Linien eines Einzelorgans heben sich dabei ungefähr auf (= die Organdurchschnitte entsprechen etwa dem Durchschnitt aller Werte). Die Daten von transitorischen, mit der

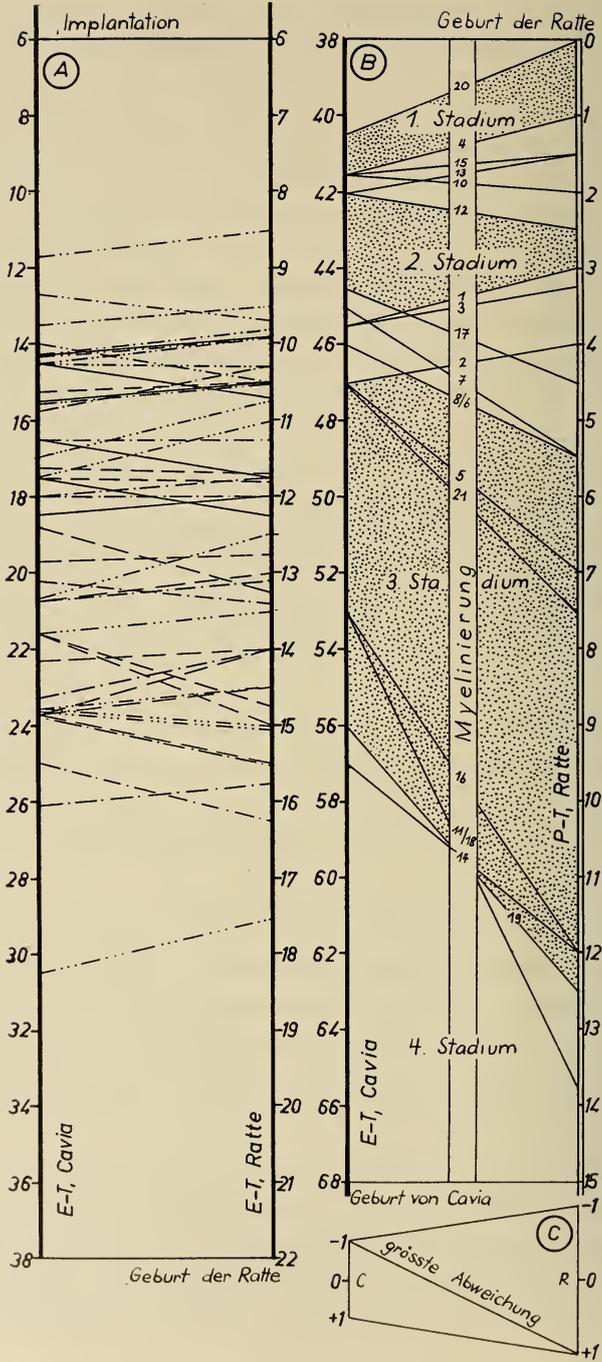
frühen Geburt des Nesthockers zusammenhängenden Verwachsungen sind weggelassen, da diese Vorgänge nicht vergleichbar sind.

Im Gegensatz dazu finden wir in der zweiten Spalte deutlich abweichende Verhältnisse. Der Myelinierungsbeginn stimmt bei den zuerst reifenden Bahnen (20, 4, 15, 13, 10, 12) innerhalb der Variationsbreite ungefähr überein. Es gibt sowohl steigende wie fallende Linien. Die Anfangsphase der Myelinierung in der Medulla zeigt damit, dass unser Entwicklungsfaktor für dieses Organ bis über das hypothetische und tatsächliche Nesthockerstadium hinaus seine Gültigkeit behält. Die Abbildungen lassen eher noch eine relativ frühzeitigere Reifung der ersten Systeme bei der Ratte erkennen. Das Bild der 2,5-tägigen Ratte erscheint auch tatsächlich deutlich stärker gefärbt als das des 42-tägigen *Cavia*-Embryos.

Im Myelinierungsbeginn der Nervenbahnen, die in der nächsten Etappe reifen (1, 2, 3, 6, 7, 8, 17), finden wir drei aufwärts und vier abwärts verlaufende Verbindungslinien. Die ersteren gehören zu Systemen des XII., X. und IX. Hirnnerven. Eine relativ frühere Reifung dieser Bahnen bei der Ratte ist angezeigt, doch liegen alle diese Steigungen innerhalb der Variationsbreite. Unter den vier letzteren fällt eine Linie aus der Variationsbreite heraus (7), die drei anderen haben übereinstimmend sehr grosse Abweichungswinkel, auch wenn sie innerhalb dieser Zone liegen. Sie sprechen bereits für einen verschobenen Myelinierungsbeginn beim einen Tier.

Die späteren Verbindungslinien (5, 11, 14, 16, 18, 19, 21) belegen mit Ausnahme von 19 (Myelinierungsbeginn in der Pyramidenbahn) Kriterien eines abgeschlossenen, adultähnlichen Reifegrads der Bahnen. Alle Linien zeigen einen Winkel, der beträchtlich grösser ist als der grösstmögliche innerhalb der Variationsbreite. Der Schluss, dass der spätere Myelinierungsablauf beim einen Tier verschoben ist, scheint mir also gerechtfertigt.

Die Beurteilung dieser relativen zeitlichen Verschiebung in der späten Phase der Myelinierung der Medulla kann, wie mir scheint, vom verschiedenen Entwicklungsmilieu der beiden Arten her geschehen. Da die Geburt der Ratte mit dem ersten Beginn dieses Prozesses stattfindet, das Meerschweinchen aber weiterhin, während



der ganzen Zeitspanne der intensivsten Faservermehrung im Uterus verbleibt, muss die Verschiebung auf einer Verzögerung dieses Vorgangs bei der Ratte beruhen. Diese Verzögerung lässt erkennen, dass sich beim Nesthocker mit seiner frühen Geburt physiologische Bedingungen, wie die herabgesetzte Aussentemperatur, der in vermehrter Masse notwendige Betriebsstoffwechsel oder die veränderte Ernährung auf diesen Prozess des Baustoffwechsels auswirken.

Umgekehrt darf also angenommen werden, dass die verlängerte Tragzeit für den Aufbau des Organismus relativ günstigere Verhältnisse bietet. Dieser Sachverhalt lässt die von PORTMANN 1942 aufgestellte Arbeitshypothese, dass die verlängerte Tragzeit des Nestflüchters eine Voraussetzung für die höhere Organisation des Nervensystems bieten kann, als gerechtfertigt erscheinen.

Auf der Basis des unterschiedlichen Entwicklungsmilieus müssen wir von einer Verzögerung bei der Ratte sprechen, da das Meerschweinchen das ursprüngliche Milieu beibehält, auf der phylogenetischen Basis von einer relativen Beschleunigung bei *Cavia*, da dieses in sei-

ABB. 18.

## A. Vergleich von Daten aus der frühen Entwicklungsphase.

- Daten des Zentralnervensystems
- — — — Daten der Augenentwicklung
- . . . . Daten von frühen Entwicklungsschritten nach der Implantation
- — — — Daten der Ohrenentwicklung
- . . . . Daten der Extremitätenentwicklung

## B. Vergleich von Myelinierungsdaten der Medulla oblongata.

- 1 Myel.'beginn in der Hypoglossuswurzel
- 2 Myel.'beginn in den Wurzeln der Nerven X und IX
- 3 Myel.'beginn im Tractus solitarius
- 4 Myel.'beginn im Ramus vestibularis
- 5 geschlossene Myel. im Ramus vestibularis
- 6 Myel.'beginn im Ramus cochlearis
- 7 Myel.'beginn im Corpus trapezoideum
- 8 Myel.'beginn im Lemniscus lateralis
- 10 Myel.'beginn in der Facialiswurzel und im Knie
- 11 geschlossene Myel. der Facialiswurzel
- 12 Myel.'beginn in der Abducenswurzel
- 13 Myel.'beginn im Tractus spinalis V
- 14 geschlossene Myel. im Tractus spinalis V
- 15 Myel.'beginn in den Trigeminuswurzeln
- 16 geschlossene Myel. in den Trigeminuswurzeln
- 17 Myel.'beginn im Corpus restiforme
- 18 geschlossene Myel. im Corpus restiforme
- 19 Myel.'beginn in der Pyramidenbahn
- 20 Myel.'beginn im Fasciculus longitudinalis medialis

## C. Darstellung der grösstmöglichen Abweichung innerhalb der Variationsbreite.

nem Ontogenesemodus die abgeleiteten Verhältnisse wiedergibt. Beide Bezeichnungen umschreiben das gleiche Phänomen in zwei verschiedenen Bezugssystemen.

Die relative Verzögerung bei der Ratte findet statt, trotz der absolut und wahrscheinlich auch relativ geringeren Masse der Medulla, und obwohl dieser Prozess einseitig bei der Ratte dem Einfluss von Aussenreizen unterworfen ist.

#### B. DIE CYTOLOGISCHE UND FUNKTIONELLE REIFUNG DES VORDERHIRNS BEI *CAVIA* UND *RATTUS*

Wir haben die im III. und IV. Kapitel erarbeiteten und belegten Daten in Abbildung 18 auf zwei Geraden abgetragen. Die Differenzierungsvorgänge, welche sich bei beiden Arten entsprechen, sind durch Linien verbunden worden. Die vergleichbaren Stadien der beiden Ontogenesen sind sich nach dem Entwicklungsfaktor 2 gegenübergestellt. Es handelt sich in der ersten dargestellten Phase um Werte von cytologischen und funktionellen Vorgängen in der Rinde des Neocortex, in der zweiten Phase um Werte der Markreifung in den Bahnen des gesamten Vorderhirns. Diese Vorgänge stellen Teilschritte des Reifungsprozesses dar, der bei beiden Tieren von einem schwach gegliederten, typisch „embryonalen“ Gewebe aus Neuroblasten ausgeht und in der dargestellten Zeitspanne zu einem in jeder Hinsicht reifen und höchst komplizierten Organ führt. Um sich von diesen Vorgängen ein Bild machen zu können, muss man den bipolaren Neuroblasten der voll ausgebildeten, pyramidenförmigen Ganglienzelle mit ihren langen und zahlreichen Fortsätzen gegenüberstellen.

Schon ein erster Ueberblick über diese Vergleichsgeraden zeigt eine klare Vorverlegung der *Cavia*-Werte gegenüber den Werten der Ratte. Der Anstieg der Linien erfolgt zu Beginn schwach, dann stärker und zuletzt anscheinend wieder etwas schwächer. Die Anstiegswinkel erreichen für die Ratte um die Mitte der dargestellten Zeitspannen, bei *Cavia* kurze Zeit vorher ihre Höchstwerte.

Was diese relative Vorverlegung der *Cavia*-Daten bedeutet, zeigt eine Gegenüberstellung der beiden Gehirne am 42. E-Tag, bzw. 2. P-Tag. Wir finden bei beiden Arten übereinstimmend eine Medulla, in der soeben die Myelinierung in den gleichen Nerven-

ABB. 19.

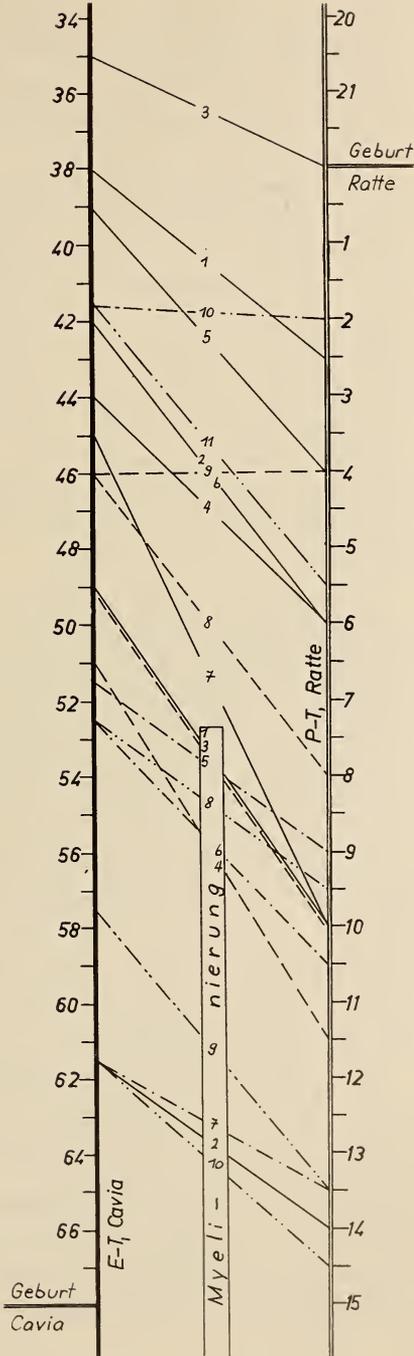
Vergleich von Daten der cytologischen und funktionellen Reifung und des Myelinierungsverlaufs im Vorderhirn von *Cavia* und *Rattus*.

A. Daten der cytologischen und funktionellen Reifung.

- Daten morphologischer Vorgänge
  - 1 Abgrenzung der Lamina ganglionaris
  - 2 Abgrenzung der Schicht II und IV
  - 3 Auftreten von Nissl-Substanz
  - 4 Volle Zahl der Zellen mit Nissl-Substanz
  - 5 Auftreten von Dendritenanlagen
  - 6 50% der Zellen mit Dendritenanlagen
  - 7 Kerne mit maximalem Volumen
- - - - - Daten funktioneller Vorgänge
  - 8 spontane elektrische Aktivität
  - 9 elektrische Aktivität bei Anwendung von Strychnin
- - · - · Daten der Mitosen in der Matrix
  - 10 Verschwinden der Mitosen
- · - · - Daten von biochemischen Vorgängen
  - Ansteigen der Succinodehydrase und der ATP-ase

B. Daten des Myelinierungsverlaufs im Vorderhirn.

- Faserzüge des Neocortex
  - 1 neocortikale weisse Substanz und Capsula interna
  - 2 Corpus callosum und Capsula externa
- - - - - Faserzüge des Hippocampus
  - 3 Striae longitudinales, Fibrae perforantes, Fornix superior et praecommissuralis, Alveus, Fimbria, Psalterium ventrale
  - 4 Tractus temporo-ammonicus, Columna, Cingulum limitans
- - · - · Faserzüge des vorderen Riechhirns
  - 5 Tractus olfactorius lateralis
  - 6 Mediales Vorderhirnbündel und Riechbündel von Zuckerkannd
  - 7 Vorderer Ast der Commissura anterior
- · - · - Faserzüge des Lobus piriformis
  - 8 Stria medullaris
  - 9 Stria terminalis
  - 10 Hinterer Ast der Commissura anterior



bahnen und im gleichen Ausmass begonnen hat; diese Verhältnisse rechtfertigen darum den Vergleich gerade dieser Stadien. Ein Vergleich der Vorderhirnrinden auf diesen Stadien bietet bei den zwei Arten ein stark verschiedenes Bild. Wir finden im Neocortex der Ratte eine typisch „embryonale“ Schichtung, in der nur die I. und die VI. Brodmannsche Schicht klar abgrenzbar ist. Die übrigen Zonen zeigen Zellsäulen aus Kernen, die kaum Grössenunterschiede erkennen lassen. Die Ganglienzellen sind auf der Stufe der Neuroblasten mit bipolarem Plasmakörper und ovalen Kernen angefangen. Sie sind fast frei von Nissl-Substanz und ohne Dendritenanlagen. Der Reifegrad des Neopalliums von *Cavia* ist demgegenüber deutlich fortgeschritten. Alle sechs Schichten des Neocortex sind deutlich voneinander abgehoben. Die Pyramidenzellen der Lamina ganglionaris tragen zum grossen Teil sehr dichte Kernkappen aus Nissl-Substanz und besitzen schon ungefähr zur Hälfte Dendritenanlagen. Die Kerne sind rund und haben annähernd ihr maximales Volumen erreicht.

Wir sehen in dieser zeitlichen Verschiebung der neocortikalen Differenzierung eine Heterochronie im Sinne DE BEERS 1951 verwirklicht. Da die Ratte in ihrem Ontogenesemodus und in der Ranghöhe ihres Gehirns primäre Verhältnisse zeigt, muss von einer Vorverlegung der Vorgänge bei *Cavia* gesprochen werden, nicht von einer Rückverlegung bei der Ratte. Diese zeitliche Verschiebung kann nicht mit einem Einfluss des verschiedenen Entwicklungsmilieus in Beziehung gebracht werden, da sie schon in einer Ontogenese phase beginnt, in der beide Tiere noch intrauterin heranwachsen. Der Neocortex ist schon zu Beginn des 39. E-Tags von *Cavia* nicht mehr mit dem der neugeborenen Ratte vergleichbar (Abb. 3 u. 5). Es muss sich also um einen endogen bedingten Vorgang handeln, für den nur Erwägungen phylogenetischer Art eine Grundlage bilden können.

Wir bringen die Vorverlegung in Zusammenhang mit der evolutiven Steigerung des Neopalliums beim Meeresschweinchen, die in den Indexzahlen der beiden Tiere deutlich zum Ausdruck kommt. Die Indices des Neopalliums der domestizierten Stämme sind von K. Mangold-Wirz (unveröffentlicht, zit. nach PORTMANN 1961) gemessen worden. Sie betragen bei der adulten weissen Laborratte 1,41, bei der Zuchtform von *Cavia* 2,77. Sie geben den Grad der evolutiven Steigerung gegenüber primären

Verhältnissen unter Einbeziehung der Körpergewichtsunterschiede wieder, und dürfen als Ausdruck der Ranghöhe dieser Arten genommen werden (WIRZ 1950 und PORTMANN 1947/1961). Aus diesen Werten geht deutlich eine relativ grössere Vorderhirnmasse bei *Cavia* hervor.

Wir finden auf Grund der Resultate unserer Arbeit eine Reihe von Faktoren, die, wie mir scheint, einen sehr wesentlichen Einfluss auf diese evolutive Steigerung des Neopalliums auszuüben vermögen. Sie sollen hier zusammenfassend geschildert werden.

1. Die im Vergleich zur Medulla vorverlegte Differenzierung des Neopalliums kann diesem im gesamten Entwicklungsablauf eine verlängerte Periode intensiven Wachstums sichern. Eine Untersuchung SUGITAS 1918 zeigt, dass die kritische Differenzierungsperiode der Ganglienzellen mit der Zeit des stärksten Dickenwachstums zusammenfällt. Es wäre von Wichtigkeit, die Gewichtskurven dieses Organs vor allem auch vor und nach der Differenzierungsperiode zu untersuchen.

2. Wie unser Vergleich gezeigt hat, ist der Myelinierungsprozess in der Medulla oblongata bei *Cavia* relativ beschleunigt. Wir haben dieses Phänomen mit den unterschiedlichen physiologischen Bedingungen des Entwicklungsmilieus bei beiden Arten in Zusammenhang gebracht. Ein solcher Einfluss ist auf diese Art für das Neopallium nicht direkt nachweisbar, da dieser Hirnteil bei *Cavia* bereits vor der Differenzierungsphase eine relativ grössere Masse besitzt. Dass die günstigeren Bedingungen intrauteriner Entwicklung aber in gleichem Masse die Differenzierung des Vorderhirns zu beeinflussen vermögen, steht ausser Zweifel.

3. Wir finden aber schon vor dem Einfluss veränderter physiologischer Bedingungen eine tatsächliche Beschleunigung des Differenzierungsablaufs. Bestimmen wir den Durchschnitt der Zeiten, die zwischen den einzelnen Differenzierungsschritten liegen, so finden wir, dass diese Zwischenzeiten im Mittel von sechs Werten bei *Cavia* nur 1,2 mal so lang sind wie bei der Ratte, bei einer Variationsbreite von 0-2 Tagen. Auf diesem annähernd gleich schnellen Ablauf der Differenzierungsschritte beruht die Winkelvergrösserung der Geraden mit zunehmendem Alter.

4. Für eine solche allometrische Beschleunigung der Differenzierung eines Einzelorgans bei *Cavia* sehen wir in der langsamen

Entwicklung des Gesamtorganismus eine Voraussetzung. Für den Ablauf der Differenzierungsprozesse in einem Organismus gibt es wohl eine physiologisch bedingte Minimalzeit. Ist die Entwicklung des Gesamtorganismus bis an diese hypothetischen Minimalzeiten beschleunigt, so erscheint uns eine zusätzliche allometrische Beschleunigung in einem Einzelorgan nicht mehr möglich. Wir vermuten, dass die im Vergleich zu anderen Arten extrem beschleunigte Entwicklung des Gesamtorganismus der Ratte in der frühen Ontogeneseperiode nahe an diesen Minimalzeiten erfolgt. Im Gegensatz dazu finden wir bei *Cavia* bei einem langsamen Entwicklungsverlauf des Gesamtorganismus einen schnellen Differenzierungsverlauf im Neopallium. Dieser ist fast so schnell wie bei der rasch sich entwickelnden Ratte. Wie wir im Teil I der Diskussion zu zeigen versuchten, ist die langsame Entwicklung des Gesamtorganismus nicht durch Körpergewichtsunterschiede allein zu erklären.

Zusammenfassend finden wir für das Neopallium bei *Cavia*, im Vergleich zur Ratte:

A. Eine Vorverlegung der cytologischen Differenzierung, der Funktionsfähigkeit und der Markreifung.

B. Eine Beschleunigung dieser Prozesse, für die im Ontogenesemodus zwei Voraussetzungen gefunden werden:

- a) Eine verlangsamte Entwicklung des Gesamtorganismus, welche die beschleunigte Entwicklung eines Einzelorgans zulässt;
- b) Eine verlängerte Tragzeit, die durch das günstigere intrauterine Entwicklungsmilieu in der Periode nach dem Nesthockerzustand einen Einfluss ausüben kann.

#### C. DISKUSSION DER ABWEICHENDEN VORGÄNGE IM DIFFERENZIERUNGSABLAUF DER VORDERHIRNE

Unter der grossen Zahl gleichgerichteter Linien in Abbildung 16 fallen zwei Verbindungsgeraden (10 und 9) deutlich heraus. Die eine bezeichnet den Zeitpunkt, in dem die Zahl der Kernteilungsfiguren in der neocortikalen Matrix ihre niedrigsten Werte erreicht, die andere ein Kriterium der funktionellen Reife in beiden Vorderhirnen.

Der Mitoseprozess endet bei den zwei Arten in Zeitpunkten, in denen die Differenzierung der darüberliegenden Vorderhirnrinde verschieden weit fortgeschritten ist. Bei *Cavia* finden wir in diesem Stadium bereits pyramidenförmige Ganglienzellen mit starker Nissl-Färbung und zahlreichen Dendritenanlagen. Dieselben Zellen sind dagegen im entsprechenden Stadium bei der Ratte auf Grund mehrerer Kriterien unreifer. Ein entsprechendes Bild ergab die Untersuchung des zeitlichen Auftretens einer abgegrenzten, mitosefreien, epithelartigen Ependymschicht (Kap. III). Direkt auf das Verschwinden der Mitosen folgt bei *Cavia* die Ausdifferenzierung einer deutlichen Ependymschicht, während die Mitosen bei der Ratte in einem Gewebe fast völlig fehlen, in dem die Zellen noch säulenartig und dicht gelagert sind; eine adultähnliche Schichtung tritt erst geraume Zeit später auf.

Der Mitoseprozess lässt darin eine deutliche Unabhängigkeit vom Reifegrad des umliegenden Gewebes erkennen. Diese Aussage wird, wie wir im zweiten Kapitel gezeigt haben, durch Arbeiten anderer Autoren bestätigt. Einen weiteren Beleg für eine solche Unabhängigkeit dieses Prozesses sehen wir darin, dass die beiden Mitosekurven, im Gegensatz zur Differenzierung der Grosshirnrinde, in ihrem ganzen Verlauf eine genaue Uebereinstimmung mit unserem Entwicklungsfaktor 2 erkennen lassen.

Wir erblicken also in der Häufigkeit der Mitosen in der neocortikalen Matrix ein Kriterium, das unabhängig von zeitlichen Verschiebungen der Vorderhirndifferenzierung die artspezifische Entwicklungsgeschwindigkeit wiedergibt. Der praktische Nutzen dieses Faktums ist zweierlei Art: Es kann als Kriterium für den Vergleich von Embryonalstadien verschiedener Arten herangezogen werden und bietet die Möglichkeit, den Geburtszustand verschiedener Arten zu beurteilen.

Die zweite, stark abweichende Verbindungslinie unserer Abbildung 18 betrifft das erste Auftreten von Elektropotentialen im Neocortex bei Anwendung von Strychnin. Wir nehmen an, dass es sich dabei nicht um einen artspezifischen Unterschied in der Entwicklung der zwei Arten handelt, aus folgenden Gründen: 1. Das Auftreten s p o n t a n e r elektrischer Aktivität (Abb. 18, Linie 8) im Neocortex beider Arten stimmt im Verlauf ungefähr mit der Mehrzahl der Verbindungsgeraden überein. 2. Da die Untersuchungen dieser Vorgänge unabhängig voneinander von zwei ver-

schiedenen Autoren ausgeführt wurden, scheinen methodische Unterschiede eine Rolle zu spielen. So liegt die Höhe der Potentiale, von denen CRAIN berichtet, unter 1 mV., die der Potentiale von FLEXNER, TYLER und GALLANT dagegen über 50 mV.

CRAIN stellt eine mehr „graduelle Entwicklung der elektrischen Aktivität bei der Ratte“ fest, die im Gegensatz zu den Verhältnissen bei *Cavia* „ziemlich vor der Reifung der Rindenzellen einsetzt“. Die cytologische Reifung beginnt aber nach unseren Untersuchungen früher als SUGITA 1918 angibt, auf den sich CRAIN stützt. Die Annahme einer Stimulation durch Aussenreize im Falle der Ratte und einer damit zusammenhängenden früheren Reifung des Neocortex erscheint mir aus diesen Gründen fraglich.

Ich halte also die Abweichung dieser Linie aus dem Verbande gleichgerichteter Linien nicht für gesichert.

#### D. DER ZEITPUNKT DER GEBURT, VON DER HIRNENTWICKLUNG AUS BETRACHTET

Die Geburt findet sowohl bei der nesthockenden Ratte als auch beim nestflüchtenden Meerschweinchen in Zeitpunkten statt, in denen die Ausbildung des Gehirns ein kritisches Stadium erreicht hat. Die Ratte als Vertreter des primären Ontogenesemodus verfügt bei der Geburt über eine funktionstüchtige, aber noch nicht reife Medulla. Während im Vorderhirn noch keiner der cytologischen Differenzierungsprozesse zu beobachten ist, steht die Medulla im Geburtsstadium bereits direkt vor dem Beginn der Myelinierung. Unsere Untersuchungen zeigen, dass noch am 1. Postembryonaltag die ersten Markfasern im Fasciculus longitudinalis medialis auftreten, gefolgt von einem umfassenden Myelinierungsbeginn am 2. P-Tag in fünf verschiedenen Systemen. Wenn wir die Reihenfolge der cytologischen und funktionellen Reifung, wie sie für den Neocortex und bei *Cavia* auch für die Medulla belegt worden sind, auf die Medulla der Ratte übertragen, dann muss die Funktionstüchtigkeit des Myelencephalons schon längere Zeit vor dem Myelinierungsbeginn mindestens gradweise erreicht sein. Eine erfolgreiche Stimulation des Cortex kann bei *Cavia* zwischen dem 43. und 46. E-Tag (KIMEL und KAVALER 1951) erfolgen, spontane elektrische Aktivität des Cortex wird beim 46-tägigen *Cavia*-Embryo zum ersten Mal messbar (FLEXNER, TYLER und GALLANT 1950). Beide

Erscheinungen liegen klar vor dem Myelinierungsbeginn des entsprechenden Organs (49 E-Tage). Ein Funktionieren von Reflexzentren, die mit grosser Wahrscheinlichkeit in der Medulla liegen, schon geraume Zeit vor dem Myelinierungsbeginn in derselben, ist von TILNEY 1934 für die Ratte und von CARMICHAEL 1934 für *Cavia* belegt. Die Ratte wird damit in einem Zeitpunkt geboren, in dem die volle morphologische Reife der Nervenbahnen noch nicht erreicht ist, in dem die Reflextätigkeit der Medulla aber schon eingesetzt hat, das heisst in dem frühesten Stadium, in dem das Gehirn eine Steuerung des Organismus zu übernehmen vermag. In diesem Zeitpunkt steht der Neocortex der Ratte, im Gegensatz zum Meerschweinchen, erst kurz vor dem Beginn der cytologischen Differenzierungsvorgänge.

Demgegenüber wird das Meerschweinchen mit einem Gehirn geboren, das bereits als reif bezeichnet werden darf. Die Myelinierung hat im Geburtsmoment im überwiegenden Teil der untersuchten Bahnen des Vorderhirns und der Medulla einen adultähnlichen Zustand erreicht. Die Geburt findet wenige Tage nach dem Moment statt, in dem die letzten dieser Faserverbindungen (neopalliale Kommissuren: Corpus callosum und Capsula externa) Markscheiden erhalten haben. Der Beginn der funktionellen Reifung des Vorderhirns liegt schon ungefähr 20 Tage, der der Medulla ungefähr 30 Tage vor dem Geburtsstadium. Wir schliessen daraus, dass die Geburt von *Cavia* in einem Zeitpunkt erfolgt, in dem zum ersten Mal eine adultähnliche Reife erreicht ist.

Unsere beiden Arten stellen damit zwei Extreme dar. Von der Hirnausbildung her betrachtet findet die Geburt bei beiden Arten in einem kritischen Differenzierungsstadium statt, bei *Cavia* in dem Zeitpunkt, in welchem zum ersten Mal eine adultähnliche Reife des Vorderhirns erreicht ist, bei der Ratte in einem Stadium, in dem der zuerst reifende Hirnteil, die Medulla, zum ersten Mal eine beschränkte Funktionstüchtigkeit besitzt. Bei dieser fallen die cytologischen und funktionellen Differenzierungsprozesse und die Markreifung im Vorderhirn ohne Ausnahme in die frühe Postembryonalperiode, bei jenem sind sie jedoch bei der Geburt fast ohne Ausnahme abgeschlossen. Man bekommt den Eindruck, dass hier zwischen dem Zeitpunkt der Geburt und den Reifungsvorgängen im Vorderhirn eine Korrelation besteht.

### E. EIN VERGLEICH MIT DEN ONTOGENESE-TYPEN DER VÖGEL

Sollten sich die Faktoren, denen wir beim Meerschweinchen eine massgebliche Rolle für die Steigerung der Cerebralisation einräumen, als allgemein für die Nestflüchterontogenese gültig erweisen, so lässt sich ein Vergleich mit den entsprechenden Verhältnissen bei den Vögeln ziehen, der zu interessanten Parallelen führt und eine generellere Interpretation dieser Vorgänge erlaubt.

Stellen wir einen extremen Vogelnesthocker (z. B. den Star oder die Rabenkrähe) der neugeborenen Ratte gegenüber! Nach SUTTER 1943 sind beim neugeborenen Star der Stammrest und die Corpora bigemina viel weiter im Massenwachstum als die Hemisphären und das Kleinhirn. Die Entwicklung des Vorderhirns erscheint abgebremst gegenüber der des Stammrests. Die Periode mit der grössten Wachstumsintensität des Gehirns fällt in die erste Postembryonalzeit. In dieser Unreife der Hemisphären im Vergleich zum Hirnstamm stimmt der Schlüpfzustand des nesthockenden Vogels mit dem Geburtszustand der Ratte überein.

In der anschliessenden Entwicklungsphase geschieht aber die entscheidende Umkehrung der Verhältnisse. Beim Vogelnesthocker setzt in der Präjuvenilzeit in den Hemisphären eine äusserst intensive Massenzunahme ein. Die Hemisphären der Rabenkrähe zum Beispiel erreichen in dieser Wachstumsphase das 32,59-fache, die des Stars das 17,71-fache Gewicht des Schlüpfzustands, während der Stammrest nur auf das 6,73- bzw. 4,76-fache gesteigert wird (PORTMANN 1947). Der Nesthocker gehört hier der hochcerebralisierten Stufe an. Demgegenüber vertritt der nesthockende Säuger die niedrigcerebralisierte Stufe. Die Phase des intensivsten Hemisphärenwachstums fällt bei der Ratte ebenfalls in die frühe Postembryonalzeit, sie erreichen aber nie dieses grosse Uebergewicht über die anderen Hirnteile, das die hochcerebralisierten Formen auszeichnet. Der Ontogenesemodus des Nesthockers vertritt beim Vogel, im Gegensatz zum Säuger, die abgeleitete Entwicklungsform (PORTMANN 1961).

Ein Vergleich der Nestflüchterontogenese bei Vögeln und Säugern ergibt ein ähnliches Bild: In beiden Gruppen verfügen die Schlüpf- bzw. Geburtsstadien über ein sehr weit entwickeltes

Gehirn (für die Vögel s. SCHIFFERLI 1948). Die Embryonalzeit umfasst beim Vogel die Phase der höchsten Wachstumsintensität, und die Differenzierung der Hemisphären setzt im Vergleich zum Hirnstamm, im Gegensatz zu den Nesthockern, relativ früh ein (SUTTER 1943). Wir finden darin eine Parallele zu der relativen Vorverlegung der Hemisphärendifferenzierung bei *Cavia*. Der entscheidende Unterschied besteht aber wiederum im Cerebralisationsgrad. Die Nestflüchterontogenese ist bei den Vögeln ein primäres Merkmal der niedrig cerebralisierten Formen, während in der sekundär verlängerten Tragzeit des Säugers (*Cavia*) das grosse Uebergewicht der Hemisphären über die anderen Hirnteile aufgebaut wird.

Eine Interpretation dieser „Parallelen mit umgekehrtem Vorzeichen“ erscheint uns bei Betrachtung der Stoffwechselverhältnisse möglich. Während die Embryonalentwicklung der Eutherien im physiologisch optimalen Entwicklungsmilieu des Uterus mit seinem engen Kontakt zum mütterlichen Blutkreislauf erfolgt, läuft sie bei den Vögeln in der Abgeschlossenheit des Eies ab, bei einem auf den Eiinhalt beschränkten Vorrat an Aufbaustoffen und einer, grösseren Temperaturschwankungen unterworfenen Bebrütung. Bei den Vögeln bietet die Postembryonalzeit das optimale Entwicklungsmilieu. Der Nesthocker ist beim Schlüpfen auf eine maximale Ernährung eingestellt. Bei extremen Nesthockern zeigen die Verdauungsorgane im Schlüpfzustand sehr oft ein beträchtliches Uebergewicht und die Ausformung aller Stoffwechselorgane ist früh sehr stark gefördert (PORTMANN 1961). Ausserdem sind die angeborenen Verhaltensweisen und Signalstrukturen in ihren Verschränkungen mit Nestbau- und Brutpflegeinstinkten zu einer einmaligen Komplexität gesteigert (s. WACKERNAGEL 1954).

Wir stellen also vergleichend fest, dass die intensivste Wachstums- und Differenzierungsperiode des Neopalliums bei den höher cerebralisierten Vertretern beider Gruppen auf die Zeit fällt, in der die optimalen physiologischen Bedingungen für die Entwicklung herrschen, das heisst beim Vogel in die frühe Postembryonalzeit, beim ranghohen Säuger aber in die späte Tragzeit. Wir erblicken in diesen Perioden die für eine allometrische Steigerung von Einzelorganen jeweils günstigste Phase. Diese Steigerung erscheint in der Evolution dieser beiden Klassen auf zweierlei, sich entgegengesetzte

Weisen entstanden zu sein, beim Vogel durch eine Verkürzung der Eiperiode, beim Säuger durch eine Verlängerung der Tragzeit.

### ZUSAMMENFASSUNG

Diese Arbeit untersucht die Auswirkung verschiedener Ontogenesetypen auf die Gehirnentwicklung zweier Nagetiere: es wird der höher cerebralisierte Nestflüchter *Cavia* mit der niedrig cerebralisierten Ratte verglichen, die als extremer Nesthocker geboren wird.

Der Vergleich der beiden Ontogenesen umfasst:

- a) frühe Anlageschritte von Augen, Ohren, Zentralnervensystem, Extremitäten,
- b) die Mitoseprozesse in der neocortikalen Matrix, die Reifung der Ganglienzellen im Neocortex sowie die Myelinierung der Fasersysteme in der Medulla oblongata und im Vorderhirn.

Die Entwicklung verläuft für beide Nager bis zur Implantation der Keimblase gleich rasch. Nachher wird die Entwicklungsgeschwindigkeit in spezifischer Weise umgestimmt.

Der Vergleich von 96 Anlagezeiten dieser Organsysteme ergibt einen durchschnittlichen Entwicklungsfaktor mit dem Wert 2,03, um den diese Entwicklungsschritte bei der Ratte früher erfolgen als bei *Cavia*.

Der durchschnittliche Entwicklungsfaktor ist in einer frühen Entwicklungsphase für die Mehrzahl der untersuchten Organe gültig. Er erlaubt daher die Bestimmung des Embryonalstadiums von *Cavia* (Alter 38 Tage), das mit der neugeborenen Ratte vergleichbar ist.

Er gilt dagegen nicht:

- a) für Organe, die beim Adulttier grosse arttypische Unterschiede aufweisen (Windungszahl der Cochlea, Schwanzlänge, Ohrmuschel, Vorderhirn),
- b) für Vorgänge, die beim Nesthocker (Ratte) die frühe Geburt vorbereiten und transitorisch sind (z. B. Verwachsung der Ohrmuschel, Augenverschluss und Veränderungen der Haut). Unser Nestflüchter (*Cavia*), der über diese Ontogeneseperiode hinaus im Uterus verbleibt, zeigt solche Vorgänge entweder noch vollständig oder teilweise erhalten, oder sie fehlen ganz.

Sucht man die relativen Unterschiede in der Entwicklungszeit von Ratte und Meerschweinchen in evolutiver Hinsicht zu bewerten, so muss mit archaischeren Typen der Eutherien verglichen werden (*Insectivora*, *Sciuridae*). Dieser Vergleich macht es wahrscheinlich, dass gegenüber dem archaischen Entwicklungstempo die Ontogenese der Ratte beschleunigt, die von *Cavia* um denselben Betrag verzögert ist.

Bei beiden Arten wird die Myelinierung der wichtigsten Bahnen der Medulla und des Vorderhirns beschrieben.

Die Periode der intensivsten Faservermehrung in beiden Hirnteilen fällt bei der Ratte von Anfang an in die Postembryonalzeit, bei *Cavia* dagegen in die späte Embryonalzeit.

In der Medulla stimmt der Myelinierungsbeginn mit unserem Entwicklungsfaktor überein. Der weitere Verlauf der Myelinierung erscheint bei der Ratte verzögert. Wir schliessen, dass die verlängerte intrauterine Entwicklung bei *Cavia* die Reifung dieses Hirnteils begünstigt.

Im Vorderhirn von *Cavia* ist die Differenzierung der neocortikalen Ganglienzellen, der Funktionsbeginn und die Myelinierung, bezogen auf den Entwicklungsfaktor, vorverlegt. Eine Ausnahme macht die mitotische Aktivität der neocortikalen Matrix, welche mit dem Entwicklungsfaktor übereinstimmt. Dieser Prozess verläuft damit unabhängig vom Differenzierungsgrad des darüberliegenden Gewebes.

Wir finden bei *Cavia*, im Gegensatz zu der Ratte, folgende Faktoren, die eine evolutive Steigerung des Vorderhirns begünstigen:

- A. Eine Vorverlegung der cytologischen Differenzierung, des Funktionseintritts und der Markreifung.
- B. Eine Beschleunigung dieser Prozesse, für die im Ontogenesemodus zwei Voraussetzungen gefunden werden:
  - a) eine verlangsamte Entwicklung des Gesamtorganismus, welche die beschleunigte Entwicklung eines Einzelorgans zulässt;
  - b) eine verlängerte Embryonalzeit, die für die Entwicklung physiologisch günstiger ist.

## RÉSUMÉ

Ce travail compare le développement cérébral de deux rongeurs qui diffèrent par leur ontogenèse: un type nidifuge (cobaye) et un nidicole (rat).

96 mesures différentes permettent la détermination d'un « facteur de développement » de 2,03 valable pour la période à partir de l'implantation du germe. La comparaison avec des Mammifères de type archaïque (insectivores p. ex.) suggère une déviation opposée: ralentissement pour le Cobaye, accélération chez le Rat. Le stade embryonnaire de 38 jours d'un cobaye correspond au stade de naissance d'un rat.

Les organes qui sont très différents dans la forme adulte de nos deux types présentent une croissance particulière (limaçon de *Cavia*, longueur de la queue, cerveau antérieur, oreille externe). Une différence analogue est démontrée pour les structures transitoires en rapport avec la naissance précoce du nidicole.

La myélinisation des tractus principaux de la moëlle et du cerveau antérieur est décrite et les facteurs favorisant le développement cérébral du cobaye sont discutés.

## SUMMARY

This paper compares the development of the brain in two Rodents of different ontogenetic ways: a nidifugous type (Guinea pig) and a nidicolous one (Rat).

96 different data give a developmental factor of 2,03 for the period after implantation. A comparison with archaic Mammals (Insectivores) suggests that development is accelerated in the Rat, delayed in the Guinea pig. An embryonic stage of 38 days in *Cavia* is comparable with the newborn Rat. Organs with great specific differences in the adults show different developmental factors (Cochlea of *Cavia*, tail-length, forebrain, Scapha of the ear).

A similar difference is shown by the transitorial processes related to birth in the nidicolous type.

The myelinisation of the principal tracts in the medulla and forebrain are described and the factors favourable to brain development in *Cavia* are discussed.

## LITERATUR

- ADOLPH, E. F. 1948. *Tolerance to cold and anoxia in infant rats*. Am. J. Physiol., Bd. 155, 366-377.
- ALDEN, R. H. 1947. *Implantation of the rat egg, II*. Anat. Rec., Bd. 97.
- ALLEN, F. 1913. *The cessation of mitoses in the central nervous system of the albino rat*. J. comp. Neur., Bd. 22.
- ASDELL, S. A. 1946. *Patterns of mammalian reproduction*. London und Ithaca, New York.
- BAXTER, J. S. und YOFFEY, I. M. 1948. *Post-natal development of renal tubules in Rattus*. J. Anat. London, Bd. 82, 189-197.
- BECCARI, N. 1943. *Neurologia comparata*. Sansoni, Florenz.
- DE BEER, G. R. 1951. *Embryos and ancestors*. Oxford.
- BENAZZI, M. 1933. *L'evoluzione di un carattere biologico nei Mammiferi: la viviparità*. Attualità Zoologiche, Bd. 1, 1-84.
- BOURLIÈRE, F. 1954. *The natural history of Mammals*. New York.
- 1948. *Sur la reproduction et la croissance du Cricetomys gambianus*. Terre et la vie, Bd. 95, 45-48.
- VAN DEN BRINK, F. H. 1957. *Die Säugetiere Europas*. Parey, Berlin.
- Y CAJAL, R. 1911. *Histologie du système nerveux*. Madrid, Neuauflage 1952.
- CARMICHAEL, L. 1934. *An experimental study in the prenatal Guinea pig of the origin and development of reflexes and patterns of behavior in relation to the stimulation of specific receptor areas during the period of active fetal life*. Genet. Psychol. Monographs, Bd. 16, 337-491.
- COX, WARREN, M. und MUELLER, A. J. 1937. *The composition of milk from stockrats*. J. Nutrition, Bd. 13, 249-261.
- CRAIN, S. M. 1952. *Development of electrical activity in the cerebral cortex of the albino rat*. Proc. Soc. Exper. Biol. Med., Bd. 81, 49-51.
- DIETERLEN, F. 1961. *Beiträge zur Biologie der Stachelmaus, Acomys cahirinus dimidiatus Cretzschmar*. Z. f. Säugetierk., Bd. 26, 1-64.
- DRAPER, R. L. 1920. *The prenatal growth of the guinea-pig*. Anat. Rec., Bd. 18, 369-392.
- DROOGLEEVER-FORTUYN, A. R. 1914. *Cortical cell-lamination of the hemispheres of some rodents*. Arch. of Neur., Bd. 6, 221.
- V. EIBL-EIBESFELDT, I. 1951. *Beobachtungen zur Fortpflanzungsbiologie und Jugendentwicklung des Eichhörnchens (Sciurus vulgaris L.)*. Z. f. Tierpsychol., Bd. 8, 370-400.
- FAIRFIELD, I. 1948. *Effects of cold on infant rats: body temperature, oxygen consumption, electrocardiograms*. Am. J. Physiol., Bd. 155, 355-365.
- FLEXNER, L. B., TYLER, D. B. und GALLANT, L. J. 1950. J. Neurophysiol., Bd. 13, 427.

- FLEXNER, L. B. 1955. *Enzymatic and functional patterns of the developing mammalian brain*. In: Proc. of the 1. intern. neurochem. Symposium, Oxford. New York.
- DE GEETER, L. 1954. *Etudes sur la structure de l'œuf vierge et les premiers stades du développement chez le Cobaye et le Lapin*. Extr. d. Arch. d. Biol., Bd. 65, 364-463.
- GRANZOW, J. 1930. *Zur vergleichenden Physiologie der Geburtsvorgänge*. Arch. Gynaekol., Bd. 139, 317-340.
- GRASSÉ und DEKEYSER, P. L. 1955. *Rongeurs*. Traité de Zool., Bd. 17.
- GUIEYSSE-PELLISSIER, A. 1937. *Etude de la disjonction des paupières chez la jeune souris blanche*. Bull. d'Hist. Appl., Bd. 14, 73-79.
- HAMBURGER, V. 1948. *The mitotic patterns in the spinal cord of the chick embryo and their relation to histogenetic processes*. J. Comp. Neur., Bd. 88, 221-284.
- HAMILTON, A. 1901. *The division of differentiated cells in the central nervous system of the white rat*. J. Comp. Neur., Bd. 11, 297-320.
- HARMAN, M. T. und DOBROVOLNY, M. P. 1933. *The development of the external form of the guinea-pig between the ages of 21 days and 35 days of gestation*. J. Morph., Bd. 54, 493-519.
- HARMAN, M. T. and PRICKETT, M. 1932. *The development of the external form of the guinea-pig between the ages of 11 days and 20 days of gestation*. Am. J. Anat., Bd. 49, 351-378.
- HENNEBERG, B. 1937. *Normentafel zur Entwicklungsgeschichte der Wanderratte (Rattus norvegicus E.)*. In Keibels Normentafeln der Entwicklung. Jena. Heft 15, 1-162.
- HESS, A. 1954. *Postnatal development and maturation of the nerve fibers of the central nervous system*. J. comp. Neur., Bd. 100, 461-480.
- HOFFMANN, G. 1957. *Atlas vom Hirnstamm des Meerschweinchens*. 1. Teil: Rautenhirn. Leipzig.
- JACKSON, C. M. 1913/14. *Postnatal growth and variability of the body and the various organs in the albino rat*. Am. J. Anat., Bd. 15.
- KAPPERS, A., HUBER, G. und CROSBY, C. 1936. *The comparative anatomy of the nervous system of vertebrates, including man*. New York.
- 1947. *Anatomie comparée du système nerveux*. Paris.
- KIMEL, V. M. und KAVALER, F. 1951. *Biochemical and physiological differentiation during morphogenesis, XIII*. J. comp. Neur., Bd. 94, 257-267.
- LANGWORTHY, O. 1926. *Relation of onset of decerebrate rigidity to the time of myelination of tracts in the brain stem and spinal cord of young animals*. Carnegie Contr. Embryol., Bd. 17, 125-140.
- MERK, 1887. *Die Mitosen im Centralnervensystem*. Denkschr. Kais. Acad. Wiss. Wien, Bd. 53, 79-118.

- MOHR, E. 1952. *Die postnatale Gebissentwicklung einiger Nagetiere*. Zool. Anz., Bd. 148, 193-199.
- PARKES, A. S. 1952. *Marshall's physiol. of reproduction, II*. London.
- PETERS, V. B. und FLEXNER, L. B. 1950. *Biochemical and physiological differentiation during morphogenesis*. Am. J. Anat., Bd. 86, 133.
- PETRI, Ch. 1935. *Die Skelettentwicklung beim Meerschwein*. Vierteljahresschr. d. Naturf. Ges. Zürich, Bd. 80, 157.
- PORTMANN, A. 1938. *Ontogenese der Säuger als Evolutionsproblem. II. Zahl der Jungen, Tragzeit und Ausbildungsgrad*. Biomorph. Basel, Bd. 1, 109-126.
- 1939. *Nesthocker und Nestflüchter als Entwicklungszustände von verschiedener Wertigkeit bei Vögeln und Säugern*. Rev. suisse Zool., Bd. 46.
- 1944. *Biologische Fragmente zu einer Lehre vom Menschen*. Basel.
- 1947. *Etudes sur la cérébralisation chez les oiseaux*. Alauda, Bd. 15.
- 1942. *Ontogenese und das Problem der morphologischen Wertigkeit*. Rev. suisse Zool., Bd. 49, 6-17.
- 1961. *Cerebralisation und Ontogenese*. Med. Grundlagenforschung, Bd. 4.
- READ, J. M. 1912. *Observation on the suckling period in the Guinea-pig*. Univ. Calif. Publ. Zool., Bd. 9, 341-351.
- ROSE, M. 1912. *Histologische Lokalisation der Grosshirnrinde bei kleinen Säugetieren (Rod., Insekt., Chiropt.)*. J. Psychol. Neur., Bd. 19, 389-479.
- SCHAUB, S. 1955. *Simplicidentata*. In *Traité de Paléontologie*, Bd. 4, 659-818.
- SCHIFFERLI, A. 1948. *Ueber Markscheidenbildung im Gehirn von Huhn und Star*. Rev. suisse Zool., Bd. 55, 117-212.
- SCOTT, J. P. 1936/37. *The embryology of the guinea-pig*. Am. J. Anat., Bd. 60, 397-432.
- SHORTEN, M. 1954. *Squirrels*. London.
- SIMPSON, G. G. 1945. *The principles of classification and a classification of mammals*. Bul. Am. Mus. Nat. Hist., Bd. 85.
- SLIJPER, E. J. 1960. *Die Geburt der Säugetiere*. Handb. Zool., Bd. 8/25, 1-108.
- STARCK, D. 1959. *Ontogenie und Entwicklungsphysiologie der Säugetiere*. Handb. Zool., Bd. 8/22.
- STEHLIN, H. G. und SCHAUB, S. 1951. *Die Trigonodontie der simplicidentaten Nager*. Basel.
- SUGITA, N. 1918. *Comparative studies on the growth of the cerebral cortex*. J. comp. Neur., Bd. 29, 119-162.
- SUTTER, E. 1943. *Ueber das embryonale und postembryonale Hirnwachstum bei Hühnern und Sperlingsvögeln*. Denkschr. Schweiz. Naturf. Ges., Bd. 75, 1-110.
- TILNEY, F. 1934. *Behavior in its relation to the development of the brain*. Bull. Neur. Inst. New York, Bd. 3, 252-358.

- LA VELLE, A. 1951. *Nuclear changes and development of Nissl-substance in the cerebral cortex of fetal guinea-pigs*. J. comp. Neur., Bd. 94, 453.
- VILLIGER, E. und LUDWIG, E. 1940. *Gehirn und Rückenmark*. Leipzig.
- VÖLKER, O. 1922. *Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des Ziesels (Spermophilus citellus)*. In Keibel. Jena.
- WACKERNAGEL, H. 1954. *Der Schnabelwulst des Stars*. Rev. suisse de Zool., Bd. 61, 9-82.
- WEBER, R. 1950. *Transitorische Verschlüsse von Fernsinnesorganen in der Embryonalperiode bei Amnioten*. Rev. suisse Zool., Bd. 57, 16-108.
- WIDDOWSON, E. M. 1950. *Chemical composition of nearly born animals*. Nature, Bd. 166, 626.
- WIRZ, K. 1950. *Zur quantitativen Bestimmung der Ranghöhe bei Säugtieren*. Acta Anat., Bd. 9, 134-196.
- 1954. *Ontogenese und Cerebralisation bei Eutheria*. Acta Anat., Bd. 20, 318-329.
- YOUNG, M. W. 1936. *The nuclear pattern and fiber connections of the non-cortical centers of the telencephalon of the rabbit*. J. comp. Neur., Bd. 64/65, 295-401.
-

## ABKÜRZUNGEN DER ABBILDUNGEN 6-16

Al	Alveus
C a	Commissura anterior
Ca ext	Capsula externa
Ca int	Capsula interna
C c	Corpus callosum
Ch	Chiasma
Ci am	Cingulum ammonale
Ci li	Cingulum limitans
Col	Columna
com VIII v	dorsal kreuzende Vestibularisfasern
Co rest	Corpus restiforme
Co tr	Corpus trapezoideum
dors C	dorsales Cochlearisbündel
Fim	Fimbria
Fi per	Fibrae perforantes
F l m	Fasciculus longitudinalis medialis
Fo sup	Fornix superior
G VII	Facialisknie
Hi A	Hinterer Ast der Commissura anterior
Lem lat	Lemniscus lateralis
Lem lat com	Kommissurfasern der Lemniscus-lateralis-Kerne
med Vb	mediales Vorderhirnbündel
N V m	Nervus trigeminus, motorische Wurzel
N V s	Nervus trigeminus, sensible Wurzel
N VI	Nervus abducens
N VII	Nervus facialis
N VII x	Facialisfasern, die vom Kern zum Knie verlaufen
N IX/X	Bahnen des Nervus glossopharyngicus
N X v	ventrolaterale Bündel des Glossopharyngicus-System.
N XII	Nervus hypoglossus
Nu coll caud	Nucleus colliculi caudalis
Nu dors VIII c	Nucleus terminalis dorsalis rami cochlearis
Nu vent VIII c	Nucleus terminalis ventralis rami cochlearis
Ol sup	Oliva superior
Ps dors	Psalterium dorsale
Ps v	Psalterium ventrale
Py	Pyramidenbahn
R VIII c	Ramus cochlearis des Nervus stato-acusticus
R VIII v	Ramus vestibularis des Nervus stato-acusticus
St ex	Stratum sagittale externum, äussere Schicht
St in	Stratum sagittale internum, innere Schicht
Str lo	Striae longitudinales
Str med	Stria medullaris
Str term	Stria terminalis
T cer VIII v	Tractus vestibulo-cerebellaris
T s	Tractus solitarius
T sp V	Tractus spinalis nervi trigemini
T sp VIII v	Tractus spinalis nervi vestibularis
T temp	temporo-alveäre Fasern
Vo A	vorderer Ast der Commissura anterior



Systematic position of  
*Caryophyllaeus fuhrmanni* Szidat, 1937 and  
*Lytocestus alestes* Lynsdale, 1956  
(Cestoidea: Caryophyllidea)<sup>1</sup>

by

John S. MACKIEWICZ<sup>2</sup>

Institut de Zoologie, Neuchâtel, Switzerland

Directeur: Professeur Jean-G. BAER

While pursuing histochemical studies of vitellogenesis and egg-shell formation in *Caryophyllaeus laticeps* (Pallas) at the Institut de Zoologie, Neuchâtel, Switzerland, the author also had an opportunity to study the systematics of certain caryophyllaeid cestodes. Observations concerning *Caryophyllaeus fuhrmanni* Szidat, 1937 and *Lytocestus alestes* Lynsdale, 1956 are presented here.

*Caryophyllaeus fuhrmanni* Szidat, 1937.

In 1926 FUHRMANN reported and figured (fig. 17a and b) *Caryophyllaeus laticeps* (Pallas) from *Cyprinus carpio* L. in Switzerland. These same figures were subsequently used in the *Handbuch der Zoologie* (FUHRMANN, 1930; fig. 355a and b). Since that time these

<sup>1</sup> This investigation was supported by a Postdoctoral Research Grant (EF-11,462) from the National Institutes of Health, Department of Health, Education and Welfare, USA.

<sup>2</sup> N.I.H. Postdoctoral fellow. Present address: State University of New York, College at Albany, Albany, New York, USA.

figures have been recopied by SZIDAT (1937; fig. 2), CAULLERY (1952; fig. 52 *a* and *b*), JANISZEWSKA (1954; fig. 14) and YAMAGUTI (1959; fig. 166*a* and *b*).

SZIDAT (1937) was apparently the first to notice that the preovarian vitellaria of FUHRMANN's illustration did not form a sheath surrounding the testes, as in *C. laticeps*, but were arranged in two lateral rows. This character along with what was considered a different scolex shape lead SZIDAT to describe a new species, *Caryophyllaeus fuhrmanni* n. sp., on the basis of FUHRMANN's illustration. All subsequent records of *C. fuhrmanni* can be traced back to SZIDAT (1937).

Not all workers agree with SZIDAT. In her review of the European Caryophyllaeidae JANISZEWSKA (1954) questions the existence of *C. fuhrmanni*. KULAKOWSKAJA (1961) considers it synonymous with *C. laticeps* but does not give reasons for this interpretation. On the other hand, YAMAGUTI (1959) includes it in his list of *Caryophyllaeus* species. MAZURMAVICH (1957) accepts it as one of 20 species of caryophyllaeids occurring in Europe.

At the Institut de Zoologie, Neuchâtel, Switzerland, the author studied FUHRMANN's caryophyllaeid collection. On a slide (no number) with 5 whole worms was found one which matched FUHRMANN's illustration. Closer comparison of this worm with figure 355*a* (FUHRMANN, 1930) leaves little doubt that it is a specimen used to make the drawing. Unlike the drawing, however, the preovarian vitellaria completely surround the tests. In all respects this specimen resembles *C. laticeps*, as originally determined. Evidently, FUHRMANN drew an optical section of this worm but omitted the median vitellaria covering the testes.

As for SZIDAT's use of the scolex character, this structure presents such a bewildering array of shapes dependent upon the degree of contraction and mode of fixation, that its use as a specific character in this case is questionable.

Attempts to locate *C. fuhrmanni* in other collections were unsuccessful. Collections from South France, the French (Paris), Swedish (Goteborgs and Stockholm), and British (London) Museums, and the Polish Academy of Science at Warsaw failed to yield *C. fuhrmanni*. Examination of 203 *Abramis brama* (L.), 33 *Leuciscus rutilus* (L.), and 74 *Scardinius erythrophthalmus* (L.) from Lake Neuchâtel and vicinity yielded only *C. laticeps* and

*Caryophyllaeides fennica* (Schneider). *Cyprinus carpio* L. could not be obtained.

From the foregoing evidence it appears that *Caryophyllaeus fuhrmanni* Szidat, 1937 does not exist and is based on a drawing of an optical section of *C. laticeps* and therefore should be regarded as a synonym of that species.

The position of the vitellaria with respect to the testes is an important taxonomic character in the Caryophyllaeidae. There is reason to question certain illustrations of other European *Caryophyllaeus*. Two lateral rows of vitellaria are shown (BAUER, 1958; fig. 31a) for *C. fimbriceps* Anenkowa-Chlopina, 1919, but on six specimens from the same host (*C. carpio*) and region (Russia) that I have observed, the vitellaria completely surround the testes. Two lateral rows of vitellaria are also shown on *Khawia parvus* (Zmeev, 1936) (ZMEEV, 1936; fig. 4), but on a single mature worm (determined by O. KULAKOWSKAYA) from the same host (*Carassius auratus* (L.)) and region (Russia) the vitellaria completely surround the median testes. Recently, KULAKOWSKAJA (1961) has illustrated both of these with vitellaria surrounding the testes.

*Lytocestus alestes* Lynsdale, 1956.

On the basis of a single specimen from *Alestes nurse* (Rüppell) in the Sudan, Africa, LYNSDALE (1956) described *Lytocestus alestes* n. sp. YAMAGUTI (1959) subsequently has recognized it while JOHRI (1959) considers it a synonym of *L. birmanicus* Lynsdale. 1956 described from *Clarias batrachus* (L.) in Rangoon, Burma. In order to clarify the status of each species the type of *Lytocestus alestes* Lynsdale, 1956 (Slide number 473) and of *L. birmanicus* Lynsdale, 1956 (Slide number TMA 406) were obtained from Dr. PESTER at the London School of Tropical Medicine.

That both species are in HUNTER's sub-family *Lytocestinae* (= *Lytocestidae* of WARDLE and McLEOD, 1952) is clearly evident from the specimens although they are whole mounts. They both belong to the genus *Lytocestus* Cohn, 1908. Comparison of these specimens with the illustrations drawn from them (LYNSDALE, 1956: fig. 1a and 6) shows certain differences. First, the testes of *L. alestes* (fig. 6) are much more numerous, packed together, and about three to four times larger than the vitelline follicles. Testes

could not be counted but there appear to be from 150 to 250; 85 to 95 were counted in *L. birmanicus*. Second, the vitellaria are more numerous than shown in figure 6 (LYNSDALE, 1956) and almost obscure the underlying testes. Third, it appears that in both figures 1a and 6 the proximal portion of the oviduct and uterus was mistaken for the "shell-gland" which in reality is small and generally inconspicuous. Body conformation and proportions, and scolex are faithfully represented in the two species.

Once the specimens are examined it is evident that two different species are present as proposed by LYNSDALE. According to her Table II, the only major differences occur in the size of the testes and vitellaria and the distance between the genital apertures. The latter character varies with contraction of the cirrus and worm as a whole and thus must be regarded with caution. The testes and vitelline character, however, though subject to some variation, I believe represents a basic morphological difference between the two species. The smaller testes of *L. alestesi* reflect the greater testes number, perhaps twice that of *L. birmanicus*. Of greater significance are the scolex differences. *L. birmanicus* has a well-defined, muscular, knob-like scolex distinctly set off from the body by a constricted neck. *L. alestesi*, on the other hand, has a basically ill-defined, ribbonlike scolex with little trace of a constricted neck. These scolex differences do not appear to be artifacts of fixation but represent a basic morphological difference. Attempts to obtain additional *L. alestesi* material from the Sudan were unsuccessful.

None of the "roughly twenty-five" specimens of *L. birmanicus* examined by LYNSDALE possessed the ribbon-like scolex of *L. alestesi*. These scolex and testes differences are enough to separate the two species from each other. The differences in host and geographical distribution tend to enforce this conclusion but they themselves can not be used to separate the species. Too little is known of the host-parasite relationships of the Afro-Asian *Lytocestinae* to use such characters at the specific level.

On the basis of measurements presented by LYNSDALE, JOHRI (1959) considered *L. alestesi* and *L. birmanicus* conspecific. He pointed out the similarity in "... the position of the genital apertures, ovary, extent of uterus, in fact in all the other structures including the size of the eggs". Considering that one genus is represented it is not surprising that such general similarities should

occur. JOHRI did not recognize the scolex differences and the significance of the testes size (and number), characters that can only be appreciated by studying the specimens themselves.

It remains to be considered if *L. alestesi* is indeed a good species. LYNDALE cited three differences between it and *L. filiformis* (Woodland, 1923), the only other *Lytocestus* from the Sudan. First, it differed from *L. filiformis* (p. 95) "... in the fact that the vitellaria extend as far as the posterior level of the shell gland in the writer's worm whereas in *L. filiformis* they stop at the anterior level of the ovary." This statement contradicts an earlier one (p. 92), "The vitelline glands extend from a short distance behind the most anterior testes up to the anterior tips of the horns of the ovary, but not beyond them." My observations corroborate this last statement and indicate that the distribution of the vitellaria of the two species is fundamentally the same. A second difference involved egg sizes. The use of a few eggs measured *in utero* from a single worm as a basis for a specific difference is open to serious question. Eggs vary in their size and shape with respect to different fixatives and their position in the uterus. The third difference concerns the hosts. *L. filiformis* is from *Mormyrus caschive* L. (Mormyriformes: *Mormyridae*) and *L. alestesi* as from *Alestes nurse* (Rüppell) (Cypriniformes: *Characinidae*). In the absence of reliable host-parasite relationship studies in this cestode group, use of host characters should be used with caution. Of more significance, both hosts came from the same river (Nile) and region (Sudan) and are known to feed on the bottom (SANDON and TAYIB, 1953). Thus none of the characters used by LYNDALE to distinguish *L. alestesi* from *L. filiformis* are suitable under critical analysis.

Through the courtesy of Mr. PRUDHOE at the British Museum I was able to examine WOODLAND's caryophyllaeid collection which included 41 slides of *L. filiformis*. Of these, 10 slides contained 32 whole mounts of which 16 were mature worms. Although WOODLAND (1923) pictures the uterus and vagina ventral to the ovarian commissura (fig. 25), my observations show these structures to pass dorsal to the commissura as is true in other caryophyllaeids. Study of these mature worms shows that testes are three to four times larger than the vitellaria. A comparison of *L. alestesi* with *L. filiformis* shows that they have the same body

conformations, scolex type, testes and vitellaria relationship, size and ovary type. In the absence of any pronounced morphological differences between these two species, *L. alestesi* Lynsdale, 1956 should be considered a synonym of *L. filiformis* Woodland, 1923.

#### SUMMARY

*Caryophyllaeus fuhrmanni* Szidat, 1937 is considered a synonym of *C. laticeps* (Pallas, 1781) and *Lytocestus alestesi* Lynsdale, 1956 is considered a synonym of *L. filiformis* Woodland, 1923.

#### ACKNOWLEDGEMENTS

The author gratefully acknowledges the co-operation of Mr. Prudhoe for permission to examine the Woodland collection at the British Museum and thanks Professor J. G. Baer for use of the facilities at the Institut de Zoologie and for reading the manuscript.

#### REFERENCES

- BAUER, O. 1958. *Parasitic diseases of cultured fishes and methods of their prevention and treatment*, p. 265-298. In: Parasitology of fishes, edited by Dogiel et al., Leningrad Univ. Press. English translation by Z. Kabata (1961), Edinburgh and London, 382 p.
- CAULLERY, M. 1952. *Parasitism and symbiosis*. London. 340 p.
- FUHRMANN, O. 1926. *Cestodes*. In: Catalogue des Invertébrés de la Suisse, fasc. 17, Musée Hist. Nat. Genève. 150 p.
- 1931. *Dritte Klasse des Cladus Plathelminthes, Cestoidea*. In: Kükenthal's Handbuch der Zoologie, 2: 141-416.
- JANISZEWSKA, J. 1954. *Caryophyllaeidae europejskie de szczególnym uwzględnieniem polski*. Trav. Soc. Scien. et Lettres Wrocław, Seria B. No. 66: 73.
- JOHRI, G. 1959. *On a remarkable new caryophyllaeid cestode, Hunteroides mystei gen. et sp. nov. from a fresh water fish in Delhi State*. Z. Parasitenk. 19: 368-374.
- KULAKOWSKAJA, O. P. 1961. *Materialy k faune Caryophyllaeidae (Cestoda, Pseudophyllidea) Sovetskovo Soyuza*. Parazit. Sbor. XX: 339-355 (in Russian; English Summary).
- LYNSDALE, J. 1956. *On two new species of Lytocestus from Burma and the Sudan respectively*. J. Helminth. 30 (2/3): 87-96.

- MAZURMAVICH, B. 1957. *Species of the family Caryophyllaeidae from fresh water fish of the Ukraine* (Ukrainian text; Russian Summary). *Nauk Zapiski Kiiv. Derzhavn Univ.* 16 (20): 227-236.
- SANDON, H. and A. TAYIB. 1953. *The food of some common Nile fish.* *Sudan Notes and Records*, 34 (pt. 2): 205-229.
- SZIDAT, L. 1937. *Ueber einige neue Caryophyllaeiden aus ostpreussischen Fischen.* *Z. Parasitenk.* 9: 771-786.
- WARDLE, R. A. and J. A. McLEOD. 1952. *The Zoology of Tapeworms.* Minneapolis. 780 p.
- WOODLAND, W. 1923. *On some remarkable new forms of Caryophyllaeidae from the Anglo-Egyptian Sudan, and a revision of the families of the Cestodaria,* *Quart. J. Microscop. Sci.*, N.S. 67: 435-478.
- YAMAGUTI, S. 1959. *Systema Helminthum*, Vol. II: *The cestodes of vertebrates.* New York. 860 p.
- ZMEEV, G. 1936. *Les Trématodes et les Cestodes des Poissons de l'Amour.* *Magasin de Parasitologie de l'Institut Zoologique de l'Académie des Sciences de l'URSS*, 6: 405-436.
-



# Zur Entwicklung der Körperform der *Cetacea (Mammalia)*.\*

von

**G. PILLERI und A. WANDELER**

Hirnanatomisches Institut Waldau/Bern (Schweiz)

Mit 15 Textabbildungen

## EINLEITUNG

Die vorliegende Untersuchung leitet eine Reihe von Beiträgen über morphologische Probleme der Wale ein. Es sollen in erster Linie Fragen des Körperwachstums, der Schädel-, Gehirn- und Augenentwicklung und vor allem der vergleichenden Neuroanatomie behandelt werden. Die Wahl und die Vertiefung der einzelnen Themata ist von Art, Zustand und Menge des uns zur Verfügung stehenden Materials abhängig.

Die für die folgende Studie bestimmte Zahnwalembryonen stammen aus der nördlichen Adria (Triester Gulf) und wurden von einem von uns (G. P.) 1952 und 1955 gesammelt. Die Bartenwalembryonen verdanken wir der grosszügigen Hilfe des Thor Dahl. Skibsrederi og Hvalfangst in Sandefjord (Norwegen). Es ist für uns eine angenehme Pflicht, Herrn Dr. Ole Aanderud Larsen Jr. und der Mannschaft der Walfangflotte aus Sandefjord, die uns die Ausbeute aus drei Walfangsaizoen im südlichen Eismeer überlassen haben, unseren besten Dank auszusprechen. Herrn Professor Dr. E. J. Slijper, Direktor des Zoologischen Instituts der Universität Amsterdam, sind wir für die Ueberlassung eines sehr jungen Finnwalembryo (T 223) zu grossem Dank verpflichtet. Das Material

\* Beiträge zur Morphologie der *Cetacea*, 1. Beitrag.

von *Balaenoptera acutorostrata* wurde uns von Dr. D. E. Sergeant, Arctic Unit, Montreal (Canada), freundlicherweise zur Verfügung gestellt.

## BESCHREIBUNG DER ENTWICKLUNGSSTADIEN

### MYSTACOCETI

#### *Balaenoptera physalus* Lin.

*Balaenoptera physalus* wird ausgewachsen 19-23 m lang (Abb. 1). Ihre Geburtsgrösse beträgt 5,5-6,5 m (Slijper, 1957).

19-23m.



ABB. 1.

Habitusbild von *Balaenoptera physalus* Lin. ("Finnwal", schematisch)

Der jüngste Embryo unserer Sammlung (Tabelle 1) hat eine Länge von 9 cm, also einen Siebzigstel der Geburtsgrösse. Seine Gestalt (Abb. 2) ist schon sehr cetaceenhaft. Die Haut ist leicht pigmentiert. Der Embryo zeigt noch eine starke foetale Krümmung. Der Kopf ist im Verhältnis zum Körper sehr gross. Er steht senkrecht zur Körperachse. Die Kiefer sind schon stark verlängert und bilden eine spitze Schnauze. Unterkiefer und Oberkiefer haben dieselbe Länge, der Unterkiefer steht nicht wie bei älteren Foeten und adulten Tieren über die Oberkieferspitze hinaus. Der Oberkiefer setzt relativ stark von der Stirne ab, so dass in der Silhouette hier ein Winkel entsteht. Die Augen liegen tief, direkt über dem Mundwinkel. Sie sind geschlossen. Die Lidspalte deckt sich ungefähr mit dem Aequator des Auges. Die Nasenöffnungen sind zwei relativ kurze Spalten an der Basis des Oberkiefers, der Hals ist durch eine leichte Einschnürung markiert. Die vorderen Extremitäten stehen noch in einem ziemlich steilen Winkel zur Körperachse. Sie sind langgestreckt rechteckig, der adulten Flossenform

TABELLE 1.

*Balaenoptera physalus*

Nummer	T223	T76	T77	T1083	T256	T78	T79	T80	T81	T1082	T264
Länge cm	9	31	35	36	44	65	80	100	130	265	—
Gewicht gr	—	360	460	390	930	—	—	—	—	—	—
Schnautzenspitze- Nabel	4 <i>0,45</i>	14,5 <i>0,45</i>	14,5 <i>0,42</i>	17,5 <i>0,47</i>	21,5 <i>0,48</i>	—	—	—	—	—	—
Schnautzenspitze- Genitalorgan	4,8 <i>0,54</i>	17,0 <i>0,55</i>	18,5 <i>0,53</i>	21,5 <i>0,59</i>	26,0 <i>0,59</i>	—	—	—	—	—	—
Schnautzenspitze- Anus	5,3 <i>0,59</i>	19,0 <i>0,61</i>	19,5 <i>0,56</i>	22,5 <i>0,62</i>	30,0 <i>0,68</i>	—	—	—	—	—	—
Schnautzenspitze- Brustflosse	2,8 <i>0,31</i>	9,5 <i>0,31</i>	10,5 <i>0,30</i>	11,5 <i>0,32</i>	14,5 <i>0,33</i>	16,5 <i>0,25</i>	—	—	—	—	—
Brustflosse Länge	1,1 <i>0,12</i>	3,5 <i>0,11</i>	4,0 <i>0,11</i>	4,2 <i>0,12</i>	5,0 <i>0,15</i>	5,5 <i>0,09</i>	—	—	—	—	—
Brustflosse Breite	0,5 <i>0,05</i>	1,2 <i>0,04</i>	1,4 <i>0,04</i>	1,3 <i>0,04</i>	1,5 <i>0,03</i>	1,8 <i>0,03</i>	—	—	—	—	—
Schnautzenspitze- Rückenflosse	—	—	—	—	34 <i>0,77</i>	—	—	—	—	—	—
Rückenflosse Länge	—	—	—	—	2,5 <i>0,06</i>	—	—	—	—	—	—
Rückenflosse Höhe	—	—	—	—	0,8	—	—	—	—	—	—
Schwanzflosse Länge	1,0 <i>0,11</i>	2,4 <i>0,08</i>	3,3 <i>0,09</i>	3,0 <i>0,08</i>	4,5 <i>0,10</i>	—	—	—	—	—	—
Schwanzflosse Breite	0,5 <i>0,05</i>	2,2 <i>0,07</i>	2,3 <i>0,06</i>	2,5 <i>0,07</i>	4,5 <i>0,10</i>	—	—	—	—	—	—
Schnautzenspitze- Augen	1,6 <i>0,18</i>	5,5 <i>0,18</i>	5,3 <i>0,15</i>	6,5 <i>0,18</i>	8,0 <i>0,18</i>	9,5 <i>0,15</i>	12,0 <i>0,15</i>	13,0 <i>0,13</i>	16,0 <i>0,12</i>	28,0 <i>0,11</i>	37,0
Schnautzenspitze- Nasenlöcher	1,1 <i>0,12</i>	3,9 <i>0,13</i>	4,8 <i>0,14</i>	4,8 <i>0,13</i>	5,5 <i>0,12</i>	7,0 <i>0,11</i>	10,0 <i>0,12</i>	10,0 <i>0,10</i>	13,0 <i>0,10</i>	25,0 <i>0,09</i>	29,0
Nasenlöcher-Auge	1,0 <i>0,11</i>	3,4 <i>0,11</i>	3,5 <i>0,10</i>	4,0 <i>0,11</i>	5,0 <i>0,15</i>	6,0 <i>0,09</i>	8,0 <i>0,10</i>	9,3 <i>0,09</i>	9,0 <i>0,07</i>	14,0 <i>0,05</i>	18,0
Auge-Auge	2,6 <i>0,26</i>	9,0 <i>0,29</i>	9,0 <i>0,26</i>	8,0 <i>0,22</i>	11,0 <i>0,25</i>	13,5 <i>0,21</i>	18,5 <i>0,23</i>	17,5 <i>0,18</i>	21,0 <i>0,16</i>	29,0 <i>0,11</i>	58,0
Augenspalte Länge	0	0,5	0,5	0,5	0,7	0,8	1,0	1,1	1,5	1,6	2,0
Nasenlöcher Länge	0,2	0,5	0,8	0,7	0,9	1,2	1,4	1,6	2,0	3,2	6,0
Lippe	1,7	5,5	7,0	7,5	8,0	10,0	14,0	13,5	16,0	32,0	41,0
✧ Körperachse / Oberkiefer	* 112	—	—63	—58	—15	—20	—10	—5	0	—5	0
✧ Körperachse / Auge-Nasenlöcher	—62	—	—35	—30	+35	+35	+50	+50	+60	+60	+55
✧ Oberkiefer / Auge-Nasenlöcher	50	—	28	28	50	55	60	55	60	65	55

Die *Kursiv* geschriebenen Zahlen sind Organlänge: Körperlänge!

schon sehr ähnlich. Sie haben im Verhältnis zur Körpergrösse auch schon ihre relative Länge, sind aber noch zu breit. Sie bestehen zum grössten Teil aus der stark verlängerten Hand. Durch den sehr dünnen Bindegewebsmantel, lässt sich die für Mystacoceten typische Zahl von vier Fingern deutlich erkennen. Die Finger sind leicht divergierend. Der hintere ulnare Flossensaum ist etwas gewellt und viel dünner als der vordere radiale.

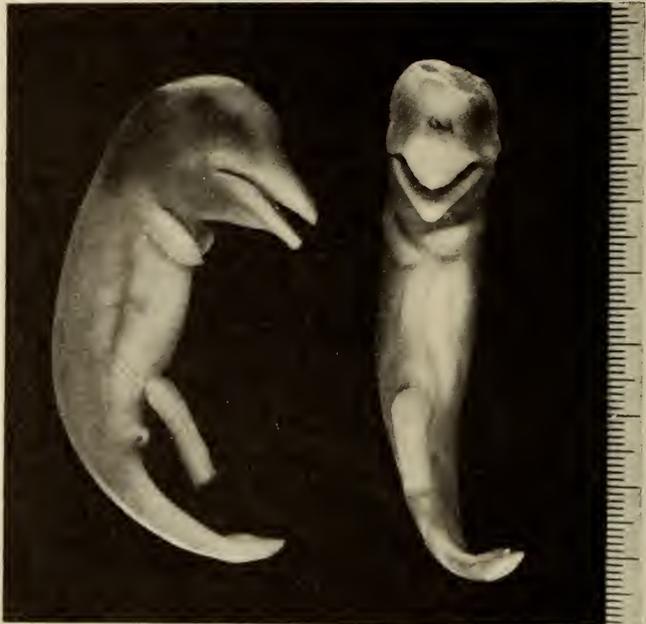


ABB. 2.

Rechts-laterale und ventrale Aufnahme eines Embryo von *Balaenoptera physalus* Lin. von 9 cm Körperlänge (Prof. Slijper donavit).

Eine Rückenflosse ist noch nicht erkennbar. Der Nabel liegt hinter der Mitte des Körpers. Der Nabelstrang ist glatt und hat einen ovalen Querschnitt. In der Gegend der Analöffnung nimmt der Körperumfang rapid ab; der Schwanz ist vom Körper deutlich abgesetzt. Er ist im Querschnitt rund und wird gegen die Schwanzspitze allmählich dünner. Die Schwanzflosse ist noch sehr schwach entwickelt. Sie hat als Ganzes eine herzförmige Gestalt.

Die nächst grösseren drei Embryonen (Tabelle 1) haben alle eine Körperlänge zwischen 30 und 35 cm (Abb. 3), dies ist ungefähr ein Zwanzigstel der Geburtslänge. Sie haben alle einen sehr ähnlichen Habitus und gleichen schon sehr der Adultform. Die Epidermis ist

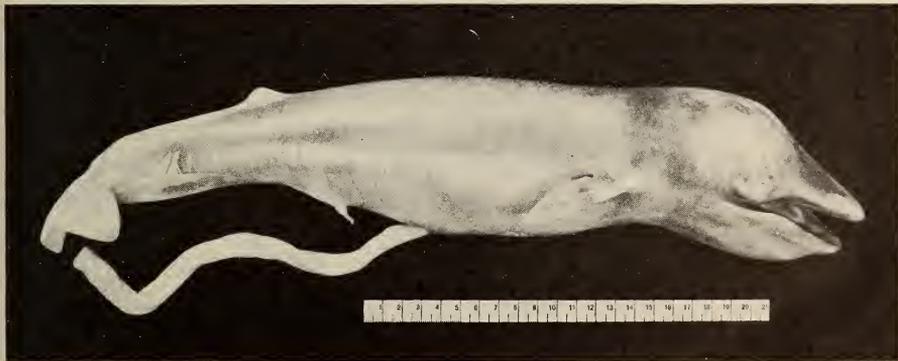
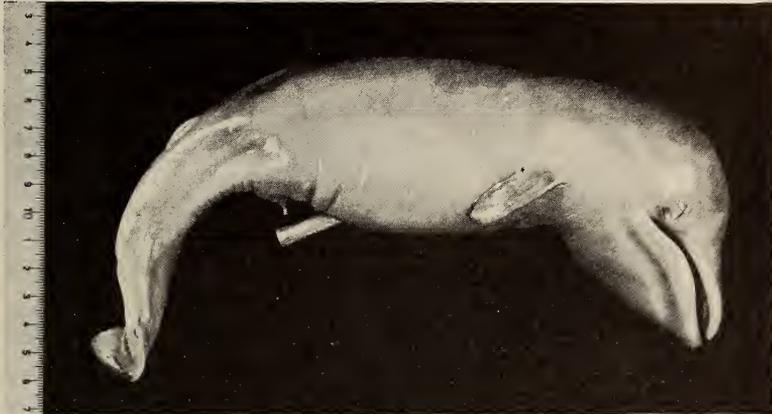


Abb. 3.

Embryonen von *Balaenoptera physalus* Lin. (T 76, 31 cm Körperlänge und T 256, 47 cm Körperlänge; Thor Dahl, Sandefjord).

ziemlich stark pigmentiert. Der Kopf ist im Verhältnis zum Körper nicht mehr so gross, aber immer noch relativ grösser als beim adulten Tier. Die Stirne ist nicht mehr so stark ausgeprägt und bildet in der Silhouette keinen Winkel mehr zum Oberkiefer. Der Oberkiefer trägt etwa 20 zirka 8 mm lange Sinneshaare, die auf

beiden Seiten in zwei Reihen längs der Lippe und der Mediane angeordnet sind. Die Augen sind geschlossen, doch sind die Lider nicht verwachsen. Das obere Lid ist ziemlich breiter als das untere, so dass die Lidspalte unter dem Aequator des Auges zu liegen kommt. Die Nasenöffnungen haben sich relativ verlängert. Ein Hals ist nicht mehr festzustellen. Die Brustflossen haben in ihren Proportionen keine Veränderungen durchgemacht. Ihre Form gleicht nun noch mehr der adulten Flosse, ihr Winkel zur Körperachse ist spitzer geworden. Die Finger sind nun von einer dickeren Bindegewebsschicht umgeben, so dass sie sich von aussen nicht mehr einzeln erkennen lassen. Die Rückenflosse ist immer noch sehr schwach entwickelt und lässt sich nur in ihrer Anlage erkennen. Der Schwanz ist nicht mehr deutlich vom Körper abgesetzt. Die Schwanzflossen sind nun kräftig entwickelt und haben ihre endgültigen Proportionen erreicht.

Von allen übrigen Stadien (65, 80, 100, 130 und 265 cm Körperlänge) besitzen wir nur die Köpfe, die sich in ihrer Gestalt nur noch wenig ändern. Der Kopf bleibt hinter dem Längenwachstum des Körpers etwas zurück und wird so relativ kleiner. Im Verhältnis zum Kopf werden die Augen noch etwas kleiner. Die Augenlider sind in keinem Stadium ganz verwachsen. Der Unterkiefer nimmt an Länge etwas mehr zu als der Oberkiefer.

Der Kopf unseres ältesten Finnwal-Foeten (T 264) ist nach vorne stark zugespitzt und hat von oben betrachtet die Form eines gleichschenkligen Dreiecks. Der Unterkiefer ist breiter als der Oberkiefer, so dass im mittleren Bereich die Oberlippen von den Unterlippen etwas überlappt werden. Unter- und Oberkiefer sind gleich lang. Die Partie zwischen den Spritzlöchern ist etwas eingesunken. Seitlich der Spritzlöcher sind zwei Hautfalten, die vorne verschmelzen. Vom hinteren Ende der Spritzlöcher schräg nach lateral vorne finden sich beidseits je 3 Haare. Ein Haar sitzt zwischen den beiden Spritzlöchern. Zwei weitere Reihen von 3 (medial) und 5 Haaren liegen zwischen Oberlippe und der Mediane. Auf dem Unterkiefer, etwa 3 cm unterhalb der Lippe, befinden sich auf beiden Seiten eine Reihe von 6 Sinneshaaren. Kaudal davon beginnen am Lippenrand, in Abständen von circa  $\frac{1}{2}$  cm, die nach hinten ziehenden Backenfurchen. Gleiche Furchen beginnen unterhalb der Haar-Reihe und bedecken in parallelen Linien den ganzen Hals.

*Balaenoptera acutorostrata* Lacép.

Von *Balaenoptera acutorostrata* besitzen wir nur eine Serie von Köpfen.

Die adulte *Balaenoptera acutorostrata* (Abb. 4) wird 6,5 bis 9 m lang (SLIJPER). Die Neonaten sind 2,5 bis 3 m. Die Länge unserer

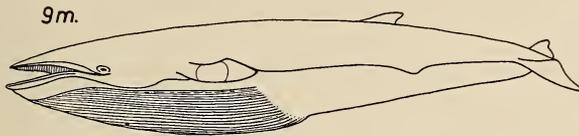


ABB. 4.

Habitusbild von *Balaenoptera acutorostrata* Lacép.  
(„Zwergwal“, schematisch).

Embryonen liegt zwischen 49 und 100 cm (Tabelle 2). An diesen relativ alten Stadien lassen sich keine prinzipiellen Unterschiede zu der Entwicklung von *Balaenoptera physalus* feststellen. Hingegen sind die Artunterschiede schon deutlich: die etwas andere Kopfform, vor allem die längere und spitzere Schnauze. Bei *Balaenoptera physalus* beträgt die relative Lippenlänge bei älteren Embryonen etwa 12% der Körperlänge, bei *Balaenoptera acutorostrata* ist sie zirka 20% der Körperlänge.

*Megaptera nodosa* Bonnat.

Der adulte Buckelwal wird 14 m lang (SLIJPER).

Die Entwicklung von *Megaptera nodosa* (Abb. 5) wurde eingehend von W. KÜKENTHAL beschrieben. Wir besitzen zwei Em-



ABB. 5.

Habitusbild von *Megaptera nodosa* Bonnat. („Buckelwal“, schematisch).

TABELLE 2.

	<i>Balaenoptera acutorostrata</i>					<i>Megaptera nodosa</i>		
Nummer	T230	T955	T229	T228	T227	T954	T1084	T257
Länge cm	—	44	—	—	—	94	26	43
Gewicht gr	—	—	—	—	—	—	260	1720
Schnauzenspitze- Nabel	—	—	—	—	—	—	14,0 0,54	22,0 0,51
Schnauzenspitze- Genitalorgan	—	—	—	—	—	—	17,0 0,65	27,0 0,63
Schnauzenspitze- Anus	—	—	—	—	—	—	19,0 0,73	30,5 0,71
Schnauzenspitze- Brustflosse	—	—	—	—	—	—	9,0 0,35	15,5 0,36
Brustflosse Länge	—	—	—	—	—	—	5,5 0,21	11 0,26
Brustflosse Breite	—	—	—	—	—	—	1,6 0,06	2,8 0,07
Schnauzenspitze- Rückenflosse	—	—	—	—	—	—	—	30 0,70
Rückenflosse Länge	—	—	—	—	—	—	—	3,5 0,08
Rückenflosse Höhe	—	—	—	—	—	—	—	0,5 0,01
Schwanzflosse Länge	—	—	—	—	—	—	3,0 0,12	4,0 0,09
Schwanzflosse Breite	—	—	—	—	—	—	3,0 0,12	5,0 0,12
Schnauzenspitze- Augen	9,0	9,0 0,20	13,0	13,0	17,0	16,5 0,18	6,5 0,25	9,5 0,22
Schnauzenspitze- Nasenlöcher	6,5	6,0 0,14	9,5	10,0	11,5	12,0 0,13	3,3 0,13	6,0 0,14
Nasenlöcher-Auge	6,5	6,5 0,15	7,5	8,5	10,5	10,0 0,11	3,5 0,13	6,0 0,14
Auge-Auge	13,5	14,5 0,33	16,0	16,5	22,0	22,5 0,23	8,8 0,31	13,0 0,30
Augenspalte Länge	1,0	1,0	1,3	1,4	1,6	1,5	0,4	0,7
Nasenlöcher Länge	1,2	1,2	1,2	2,0	2,5	2,3	0,4	0,7
Lippe	9,0	9,5 0,22	13,0	14,0	17,5	18,0 0,19	6,5 0,25	9,5 0,21
✕ Körperachse / Oberkiefer	—	—	—	—	—	—	—	—
✕ Körperachse / Auge-Nasen- löcher	—	—	—	—	—	—	—	—
✕ Oberkiefer / Auge-Nasen- löcher	—	—	—	—	—	—	—	—

Die *Kursiv* geschriebenen Zahlen sind Organlänge; Körperlänge!

bryonen, einen von 26 cm Länge, was etwa ein Fünfzehntel der Geburtslänge ist, welche 4 bis 5 m beträgt; der zweite Embryo ist 43 cm lang (Tabelle 2). Auch hier sind die schon jetzt feststellbaren Artmerkmale interessant. Im Vergleich zu *Balaenoptera physalus* ist der Körper viel gedrungener (Abb. 6), der Kopf grösser. Bei *Megaptera* beträgt die Kopflänge in diesem Stadium 25% der Körperlänge, bei *Balaenoptera physalus* im selben Stadium ist der

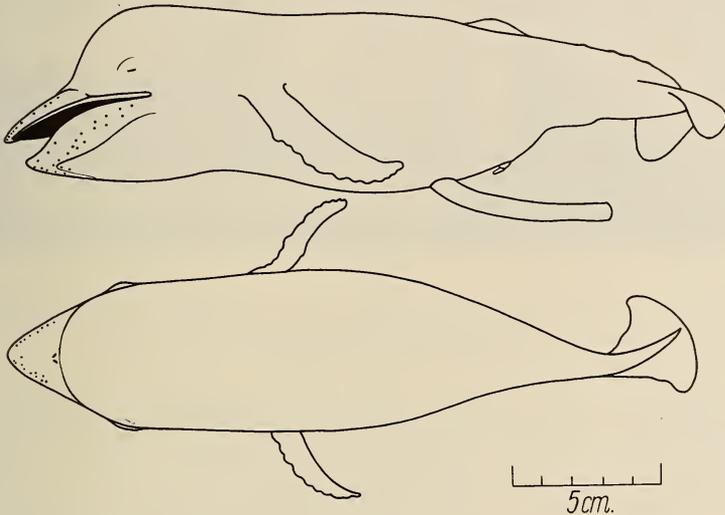


ABB. 6.

Embryo von *Megaptera nodosa* Bonnat. (T 1084, 23 cm Körperlänge, von lateral und dorsal halbschematisch nach Photographie gezeichnet).

Kopf nur 18% der Körperlänge. Die Brustflossen sind etwa doppelt so lang: bei *Balaenoptera physalus* 11% der Körperlänge, bei *Megaptera nodosa* 21%. Es liegt schon eine sehr typische *Megaptera*-Hand vor, eine lange schmale Platte, die distal etwas nach hinten umbiegt. Der vordere Rand der Flosse ist verdickt und besitzt zehn knötchenförmige Vorsprünge. Der Hinterrand ist sehr dünn und leicht gewellt. Die Rückenflosse ist ebenfalls noch nicht ausgebildet. Die Schwanzflosse ist relativ grösser als bei *Balaenoptera physalus*.

Beim grösseren ebenfalls männlichen Embryo (Abb. 7) ist der Habitus nicht wesentlich verschieden. Die Stirnregion ist weniger

vorspringend, der Unterkiefer ist etwas länger als der Oberkiefer, die Tubercula am Unterkiefer sind deutlicher ausgeprägt und tragen zum Teil Haare. Am radialen Rand der Brustflosse finden

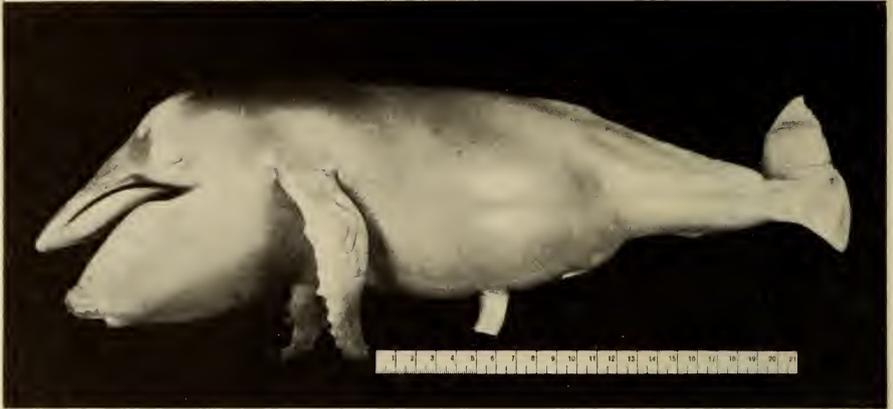


ABB. 7.

Embryo von *Megaptera nodosa* Bonnat. (T 257, 43 cm Körperlänge; Thor Dahl, Sandefjord).

sich ebenfalls zehn knötchenförmige Vorsprünge, hingegen am ulnaren Rand sind im distalen Teil 8 Kerben vorhanden. Die Rückenflosse ist noch wenig ausgeprägt, zwischen ihr und dem Schwanz findet sich ein leicht gewellter Rückenamm. Der kaudale Rand der Schwanzflosse ist, wie beim Erwachsenen, gezackt.

#### ODONTOCETI

##### *Delphinus delphis* Lin.

Erwachsene *Delphinus delphis* (Abb. 8) sind durchschnittlich 2,25 m lang (SLIJPER).

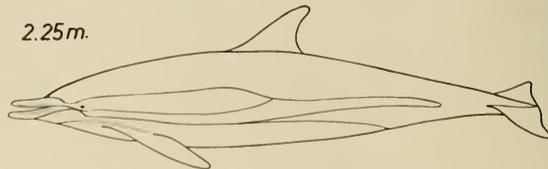


ABB. 8.

Habitusbild von *Delphinus delphis* Lin. ("Delphin", schematisch).

TABELLE 3.

Nummer	<i>Delphinus delphis</i>		<i>Tursiops truncatus</i>
	T 945	T 882	T 933
Länge cm	47	60	56
Gewicht gr	1000	—	1780
Schnautzenspitze-Nabel	26,0 0,55	—	26,0 0,46
Schnautzenspitze- Genitalorgan	31,5 0,66	—	34,0 0,61
Schnauzenspitze-Anus	34,5 0,74	—	37,0 0,66
Schnauzenspitze- Brustflosse	16,0 0,34	19,0 0,32	16,0 0,29
Brustflosse Länge	7,0 0,15	11,0 0,18	7,5 0,13
Brustflosse Breite	2,5 0,05	4,0 0,07	3,0 0,05
Schnauzenspitze- Rückenflosse	26,0 0,55	—	32,5 0,57
Rückenflosse Länge	5,0 0,11	—	7,5 0,13
Rückenflosse Höhe	5,0 0,11	—	5,0 0,09
Schwanzflosse Länge	4,5 0,10	—	6,0 0,11
Schwanzflosse Breite	5,0 0,11	—	6,0 0,11
Schnauzenspitze-Augen	10,0 0,21	12,5 0,21	10,5 0,20
Schnauzenspitze- Nasenlöcher	9,5 0,20	13,5 0,22	10,0 0,18
Nasenlöcher-Auge	5,0 0,11	8,0 0,13	7,0 0,13
Auge-Auge	10,0 0,21	18,0 0,30	16,0 0,29
Augenspalte Länge	0,8	1,5	0,8
Nasenlöcher Länge	—	—	—
Lippe	8,5 0,18	10,0 0,17	8,5 0,15
✱ Körperachse / Oberkiefer	— 5	0	+ 32
✱ Körperachse / Auge-Nasenlöcher	+ 78	+ 76	+ 30
✱ Oberkiefer / Auge-Nasenlöcher	83	76	82

Die *Kursiv* geschriebenen Zahlen sind Organlänge: Körperlänge!

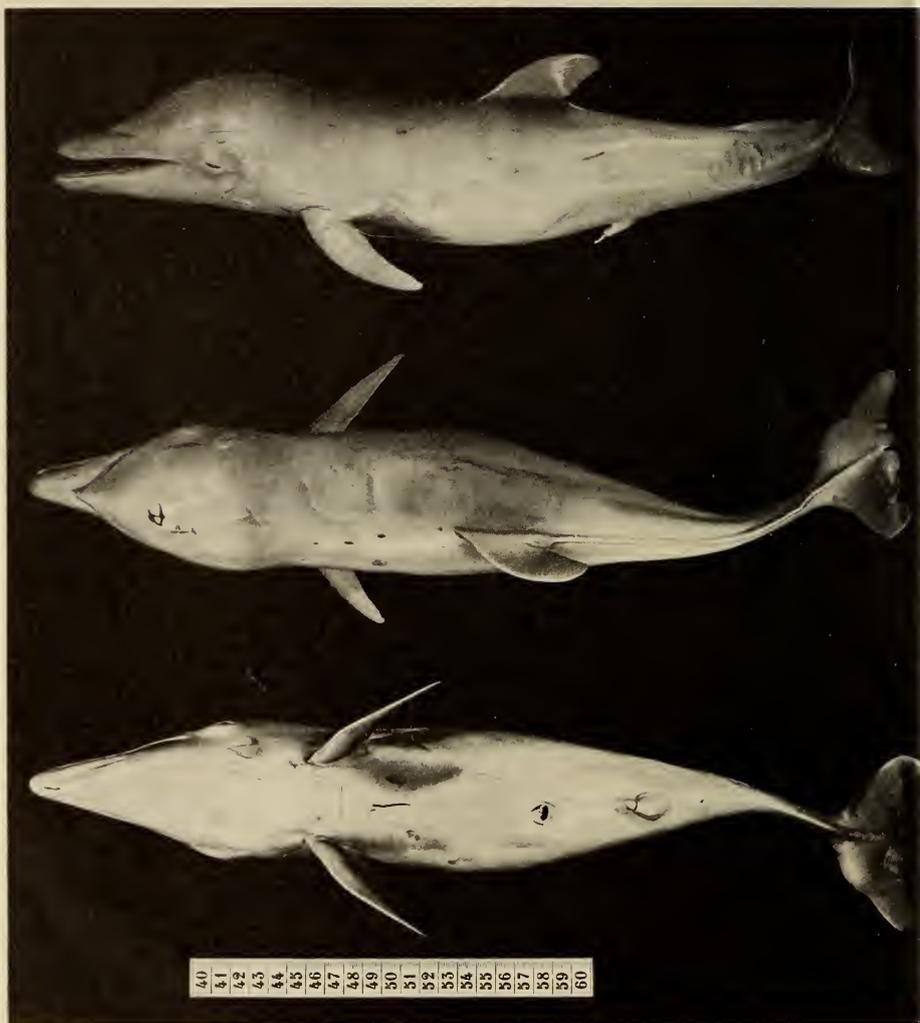


ABB. 9.

Embryo von *Delphinus delphis* Lin. (T 945, 47 cm Körperlänge; Triester Gulf, Pilleri legit 1952).

Von *Delphinus delphis* haben wir zwei ältere männliche Embryonen (Tabelle 3). Der kleinere (Abb. 9) misst 47 cm, der grössere entspricht mit 60 cm etwa einem Neonaten. Sie sind in Habitus und Proportionen sehr ähnlich. Der Kopf trägt den für die meisten

Delphiniden typischen Schnabel. Die Augen liegen sehr tief, einige Zentimeter hinter dem Mundwinkel. Die Lidspalte liegt in der Mitte des Auges. Es gibt nur eine halbkreisförmige Nasenöffnung auf dem Scheitel. Die Brustflossen sind relativ lang und breit, an ihren distalen Enden zugespitzt. Die Rückenflosse ist gut entwickelt, sie weist ihre endgültige Form auf. Die Nabelschnur ist etwas unregelmässig im Querschnitt. Sie ist über ihre ganze Länge mit kleinen polypenartigen Zotten bedeckt. Die Schwanzflossen sind gross, sichelförmig, noch nicht ganz so schmal wie bei erwachsenen Tieren.

*Tursiops truncatus* Mont.

Ein adulter Tümmler (Abb. 10) hat eine ungefähre Körperlänge von 3,50 m (SLIJPER).

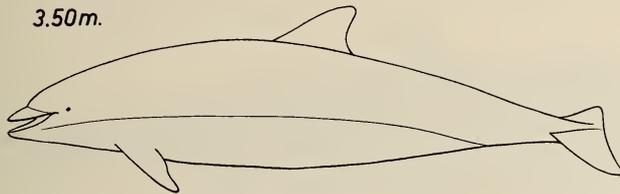


ABB. 10.

Habitusbild von *Tursiops truncatus* Mont.  
("Tümmler", schematisch)

In unserer Sammlung befindet sich ein männlicher *Tursiops*-Embryo von 56 cm Länge (Tabelle 3), was etwa der halben Länge eines Neonaten entspricht. In seinem Habitus (Abb. 11) gleicht er sehr den Delphinembryonen. Im ganzen ist sein Bau etwas gedrungen. Der Schnabel ist etwas kürzer. An der Basis des Schnabels, auf dem Oberkiefer, liegen jederseits fünf zirka 6 mm lange Sinneshaare. Die Augen sind leicht geöffnet. Die Brustflossen sind etwas kürzer als bei *Delphinus delphis*. Die Rückenflosse ist grösser. Die Zotten der Nabelschnur sind dunkel pigmentiert.

DISKUSSION DER BEFUNDE

Junge Embryonen von Walen, vor allem von Odotnoceten, wie einige von GULDBERG und NANSEN, MÜLLER und KÜKENTHAL beschrieben worden sind, haben den allgemeinen Säugerembryonen-

charakter mit einigen typischen Cetaceenmerkmalen. Der Kopf ist in bekannter Weise stark nach vorne gebeugt, der Rücken bildet im Profil eine geradere Linie als bei übrigen Säugerembryonen.

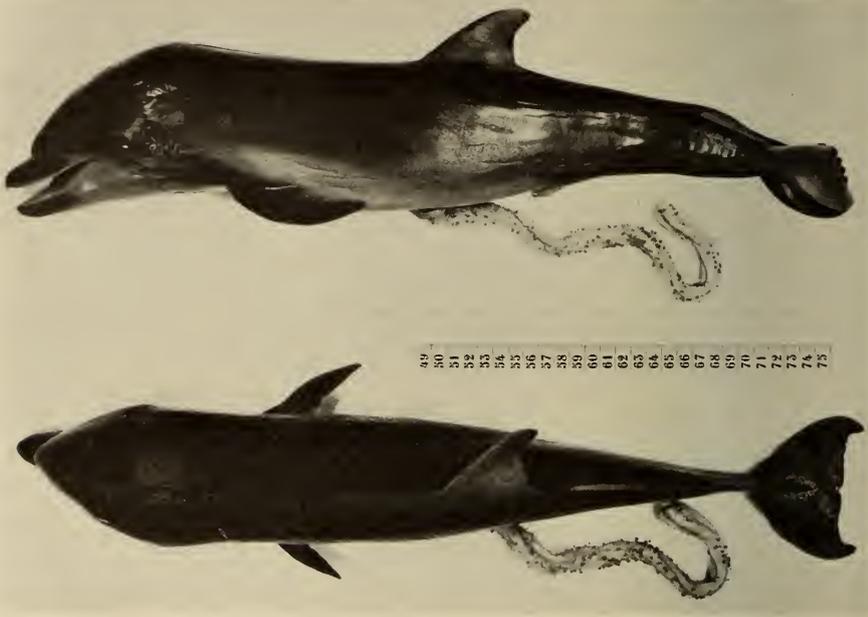


ABB. 11.

Embryo von *Tursiops truncatus* Mont. (T 933, 57 cm Körperlänge; Grado, nördliche Adria, Pilleri legit 1952).

Hörbläschen sind häufig äusserlich nicht erkennbar. Die Anlagen der vorderen Extremitäten liegen weit vorne, wodurch die Halspartie sehr kurz erscheint. Der Schwanz ist in frühen Stadien, wie bei anderen Säugern, vom Körper stark abgesetzt und nach vorne über den Bauch gebeugt. Anlagen für hintere Extremitäten sind sehr unterschiedlich oder nicht ausgebildet. Hier liegt, wie es für rudimentäre Organe typisch ist, eine grosse Variabilität vor.

In seiner Arbeit über die Stammesgeschichte der Wale braucht KÜKENTHAL (1922) die Ontogenese als Indiz für eine diphyletische Entwicklung der beiden Subordnungen *Mystacoceci* und *Odontoceti*. Er versucht nachzuweisen, dass jüngere Embryonen von *Mystacoceci* und *Odontoceti* einander relativ unähnlicher seien als

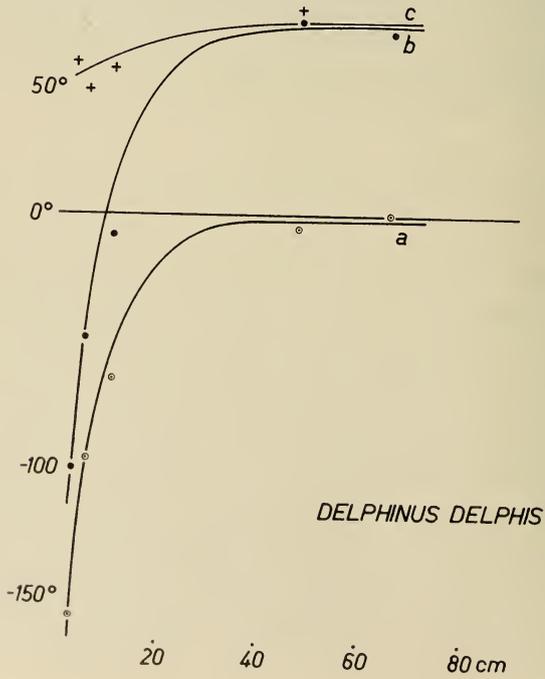
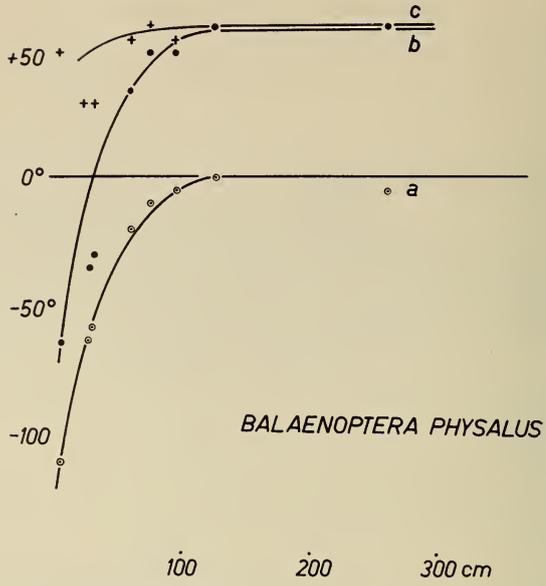
ältere, so dass die Embryonen beider Gruppen sich konvergent entwickeln.

Was die Entwicklung der äusseren Körperform anbelangt, haben wir mit unserem Material eher die gegenteilige Erfahrung gemacht. Die Embryonalentwicklung verläuft bei Vertretern beider Subordnungen ausserordentlich ähnlich und prinzipielle Unterschiede werden erst deutlich, wenn auch schon die artspezifischen Merkmale sich auszuprägen beginnen.

Betrachten wir die Proportionen der Körperteile bei den jüngeren Embryonen von Finnwal, Buckelwal, Delphin, Tümmler und Brautfisch, so ergibt sich eine quantitative Uebereinstimmung, die unabhängig ist von den systematischen Sonderungen (siehe Tabellen). Sie haben schon in sehr frühen Stadien, etwa bei einem Zwanzigstel der Geburtslänge, ihre artspezifische Gestalt und von nun an verläuft das Wachstum praktisch isometrisch. Einzig der Kopf nimmt als Ganzes in seiner relativen Grösse noch etwas ab, hat aber auch schon die typische Form.

Bei den jüngsten Embryonen steht der Kopf senkrecht zur Körperachse (Abb. 2). Der Kopf wird bei beiden Subordnungen in relativ frühen Stadien in die Richtung des Körpers gebracht. Zur Objektivierung dieses Drehvorganges haben wir zwei Winkelmessungen eingeführt: erstens den Winkel zwischen Körperachse und Oberkieferrand und zweitens den Winkel zwischen Körperachse und der Verbindungslinie zwischen Augen- und Nasenöffnung. Aus den Kurven der untersuchten Embryonen geht deutlich hervor, dass die Drehung auf gleicher Weise erfolgt (Kurven der Abb. 12, 13, 14).

In sehr frühen Stadien der Entwicklung finden sich getrennte Nasenöffnungen bei beiden Subordnungen. Später erfolgt bei den Odontoceten, und zwar nur bei diesen, eine Verschmelzung zu einer einheitlichen Oeffnung. Obwohl dies ein signifikantes systematisches, phylogenetisch altes Gruppenmerkmal ist, genügt es unseres Erachtens nicht, um eine diphyletische Entwicklung zu postulieren. Bei beiden Subordnungen gelangen die Nasenöffnungen in gleicher Weise auf den Kopfscheitel. Durch das annähernd Konstantbleiben der Differenz der beiden oben erwähnten Winkel, was ein Winkel zwischen Oberkiefer und der Verbindungslinie Augen-Nasenöffnung (Abb. 12, 13, 14) ist, ergibt sich, dass die Verlagerung der Nasenöffnung in erster Linie ein Derivat der Kopffrotation ist. Dass diese Verlagerung nicht durch allometrischen Wachstum einzelner Kopf-



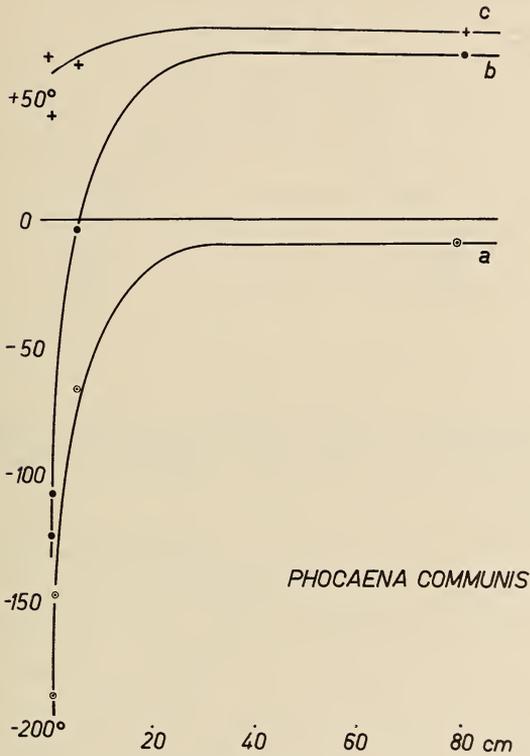


ABB. 12, 13, 14.

$a$  = Winkel zwischen Körperachse und Oberkiefer,  $b$  = Winkel zwischen Körperachse und Verbindungslinie Auge-Nasenlöcher; diese Kurven zeigen die Rotation des Kopfes in frühen Embryonalstadien.  $c$  = Winkel zwischen Oberkiefer und der Verbindungslinie Auge-Nasenlöcher; diese Kurve zeigt, dass der Kiefer im Bezug zum Neurocranium nur sehr wenig rotiert.

bereiche erfolgt, haben wir durch Untersuchung der durch Augen, Nasenlöcher und Schnauzspitze gebildeten Dreiecke (Abb. 15) zu beweisen versucht:

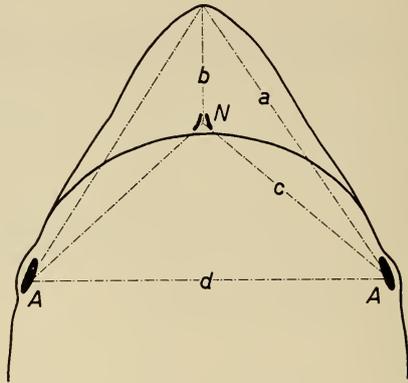


ABB. 15.

Schema der Messungen am Kopf zur Erfassung der Entwicklungsverhältnisse der Spritzlöcher von *Balaenoptera physalus* Lin. (siehe Text).

<i>Balaenoptera physalus</i>									
Körperlänge (cm)	9	31	35	36	65	80	100	130	265
$a/b$	1,45	1,41	1,10	1,35	1,36	1,20	1,30	1,23	1,12
$b/c$	1,10	1,15	1,37	1,20	1,17	1,25	1,30	1,23	1,12
$d/c$	2,30	2,64	2,57	2,00	2,25	2,31	1,88	2,33	2,80

Hier zeigen sich schon in den jüngsten Stadien von 9 cm Länge die gleichen Quotienten wie bei den ältesten Foeten. Ein allometrisches Wachstum, das in noch früheren Stadien als unsere eine Rolle spielt, erfolgt durch die Entwicklung des Oberkiefers. Durch dessen Auswachsen zur charakteristischen Cetaceneschnauze gelangt die Nasenöffnung relativ weiter nach oben.

In frühen embryonalen Stadien unter ein Hundertstel der Länge des Neonatus ist die Kopfform ziemlich stumpf, sowohl bei den Barten- als auch bei Zahnwalen. Diese Form als solche unterscheidet sich nicht von der allgemeinen Form des Kopfes des Säugeembryos. In einer späteren Phase der Entwicklung (noch vor der Rotation des Kopfes) beginnen bei den Cetaceen die Kiefer stark in die Länge zu wachsen und grenzen sich vom Gehirnschädel deutlich ab. Diese Grenze verwischt sich allmählich bei allen Bartenwalen, sie wird hingegen zu einem charakteristischen Merkmal mancher Odontoceten.

Das Auge nimmt in sehr frühen Stadien der Entwicklung seine definitive topographische Lage ein. Bei den *Balaenopteridae* ist das Auge direkt über dem Mundwinkel gelegen, bei den von uns untersuchten *Delphinus delphis* und *Tursiops truncatus* liegt es ungefähr zwischen Mundwinkel und Ohr.

Die Brustflossen erfahren im Laufe der Entwicklung eine Rotation um etwa  $45^\circ$  nach hinten. Relativ früh verschmelzen die Finger zu einer einheitlichen Platte. Die ursprünglich divergierenden Finger rücken allmählich zusammen und nehmen schliesslich eine parallele Lage ein. Sie wachsen stark in die Länge, so dass schliesslich die ganze Brustflosse praktisch nur aus Handelementen besteht. Die arteigenen Merkmale kommen auch bei der Flosse frühzeitig zur Geltung (siehe am deutlichsten bei *Megaptera nodosa*). Form, Proportionen und äussere Beschaffenheit der Brustflosse sind je nach Art verschieden.

Der Schwanz erfährt eine ähnliche Streckung in die Richtung der Körperachse wie der Kopf, wird aber später aus intrauterinen Platzgründen wieder nach vorne geklappt (siehe unter anderem die Abb. 200, S. 430 von SLIJPER (1958), von WISLOCKI (1933) und von WISLOCKI und ENDERS (1941)).

Wenn wir ein Embryo in diesem Stadium aus der Mutter entfernen, streckt sich der Schwanz wieder in die Normallage. Die Schwanzflossen weisen ebenfalls relativ früh, aber später als die Brustflossen, die artspezifischen Merkmale auf.

Biologisch scheint uns von Bedeutung die sehr frühe Ausbildung der Artmerkmale, welche wir als Ausdruck der relativen Reife der Embryonen verstehen. Es handelt sich bei den Cetaceen um eine extreme Nestflüchterentwicklung, die den oekologischen Bedingungen entspricht. Auch die Ausbildung des Walgehirns ist, wie

wir in einer späteren Arbeit zeigen werden, frühzeitig abgeschlossen, was eine Bedeutung für die hohen Ansprüche während und nach dem Geburtsvorgang hat.

### ZUSAMMENFASSUNG

1. Es wird die Entwicklung der äusseren Körperform von *Balaenoptera physalus* Lin. (11 Embryonen: 9-265 cm Körperlänge), *Balaenoptera acutorostrata* Lacép. (6 Embryonen: 40-100 cm Körperlänge), *Megaptera nodosa* Bonnat. (2 Embryonen: 26 und 43 cm Körperlänge), *Delphinus delphis* Lin. (2 Embryonen: 47 und 60 cm Körperlänge) und *Tursiops truncatus* Mont. (1 Embryo: 56 cm Körperlänge) untersucht.

2. Für die Entwicklung der äusseren Körperform ergibt sich, auch nach Verarbeitung der spärlichen Befunde der Literatur, eine weitgehende Uebereinstimmung zwischen Odontoceten und Mysticoceten. Nach unseren bisherigen Erfahrungen eignet sich die Betrachtung der Ontogenese nicht zur Unterstützung der Hypothese der diphyletischen Abstammung der Cetaceen.

3. Sämtliche in dieser Arbeit untersuchten äusseren Strukturbereiche weisen sehr frühzeitig ihre artspezifischen Merkmale auf. Die extreme Nestflüchterentwicklung der Cetaceen findet ihre biologische Bedeutung in den oekologischen Bedingungen nach der Geburt.

### RÉSUMÉ

1. Les auteurs étudient le développement de la forme générale du corps chez *Balaenoptera physalus* Lin. (11 embryons de 9 à 265 cm de long), *Balaenoptera acutorostrata* Lacép. (6 embryons de 40 à 100 cm), *Megaptera nodosa* Bonnat. (2 embryons de 26 et 43 cm), *Delphinus delphis* Lin. (2 embryons de 47 et 60 cm) et *Tursiops truncatus* Mont. (un embryon de 56 cm).

2. Ils constatent que ce développement est très semblable dans les deux groupes des Odontocètes et des Mysticètes, ce qui est d'ailleurs confirmé par l'analyse des rares données de la bibliographie et ne peut pas, jusqu'à présent, servir d'argument à l'hypothèse d'une origine diphylétique des Cétacés.

3. Tous les caractères morphologiques externes considérés dans ce travail prennent très tôt leur aspect spécifique. Les Cétacés ont un mode de développement d'un type nidifuge très accentué, ce qui est en corrélation avec les conditions d'existence auxquelles ils sont soumis après la naissance.

### SUMMARY

1. The Authors have studied the changes in exterior body shape during development of five species of Whales: *Balaenoptera physalus* Lin. (11 embryos measuring 9 to 265 cm total length), *Balaenoptera acutorostrata* Lacép. (6 embryos of 40 to 100 cm), *Megaptera nodosa* Bonnat. (2 embryos of 26 and 43 cm), *Delphinus delphis* Lin. (2 embryos of 47 and 60 cm), and *Tursiops truncatus* Mont. (one embryo of 56 cm).

2. The development of the external body form is much the same in Odontocetes and Mysticetes, and cannot be so far used as an argument in favour of a diphyletic origin of Cetacea.

3. All aspects of body shape studied in this work acquire their specific characteristics very early in foetal life. Cetacea show a very pronounced nidifugous type of development, which is correlated to their mode of life immediately after birth.

### LITERATUR

- BRINK, F. H. van den. 1957. *Die Säugetiere Europas*. Parey, Hamburg-Berlin.
- GULDBERG, G. and NANSEN, F. 1894. *On the Development and Structure of the Whale*. Bergens Museum Skrifter, 5.
- KÜKENTHAL, W. *Vergleichend-anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Wältieren*. I.-II. 1889-1893. Jen. Denkschr., 3. Bd.
- 1901. *Die Wale der Arctis*. Fauna arctica, I., Jena.
- 1914. *Untersuchungen an Wälen*. I. Jen. Zschr. Naturwiss., Bd. 45. II. Ebenda, Bd. 51, 1914.
- 1921. *Die Brustflosse des Buckelwäls und ihre Entwicklung*. Berlin Akad. Wiss., 36 : 568-588.
- 1922. *Zur Stammesgeschichte der Wäle*. Berlin Akad. Wiss., 37 : 72-87.

- MÜLLER, H. C. 1920. *Zur Entwicklungsgeschichte von Phocaena communis* Less. Arch. Naturg. 86 : 1-112.
- NORMAN, J. R., FRASER, F. C. and TENISSON, W. P. C. 1948. *Giant fishes, whales and dolphins*. Putnam, London.
- SIMPSON, G. G. 1948. *The principles of classification and a classification of Mammals*. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 85 : 1-350.
- SLIJPER, E. J. 1936. *Die Cetaceen, vergleichend-anatomisch und systematisch*. Capita zoologica, Vol. VII, 1-590.
- 1949. *On some Phenomena concerning Pregnancy and Parturition of the Cetacea*. Bijdragen tot de Dierkunde, 28 : 416-448.
- 1948. *Walvissen*. D. B. Centens Uitgevers maatschappij, Amsterdam.
- WISLOCKI, G. B. 1933. *On the Placentation of the Harbor Porpoise (Phocaena phocaena L.)*. Biol. Bull., LXV : 80-98.
- 1941. *The Placentation of the bottle-nosed Porpoise (Tursiops truncatus)*. Americ. Jour. Anat., 68 : 97-126.
-

## Studies on spiroboloid millipeds

### IV. Systematic and nomenclatorial notes on the family *Pachybolidae*<sup>1</sup>

by

**Richard L. HOFFMAN**

Radford College, Radford, Virginia

With 20 text-figures.

Writing in 1936, the late Count von ATTEMS remarked that "The Indian Spiroboloidea are as yet as incompletely known as the remaining Diplopod groups, and the list of species in this order will increase considerably on intensive exploration." Subsequently a number of new species and genera have been described from India and neighboring countries by ATTEMS (1937, 1953), CARL (1941), and by VERHOEFF (1936, 1938). Unfortunately, there already existed a large backlog of poorly described or otherwise enigmatic spiroboloid species in southeast Asia. Dr. CARL disposed of some of these forms in several contributions, but his endeavors were more than misbalanced by the names introduced by VERHOEFF in a very irresponsible way.

Upon having the opportunity during 1960 to spend some time studying milliped types in the major European museums, I was able to examine typical material of numerous spiroboloid species particularly in the family *Pachybolidae*. The accumulated notes and drawings, while by no means adequate to form the basis for any large revisionary work, are certainly of interest in clarifying the status and relationships of many genera as well as species, and

---

<sup>1</sup> Based upon studies conducted with the aid of a grant (G-9805) from the National Science Foundation, Washington, D.C.

are here published with the anticipation that they will prove useful to other students of the Diplopoda.

I have to extend my thanks to Dr. G. Owen Evans (British Museum, London), Dr. Wolfgang Engelhardt (Zoologische Staatssammlung, München), Dr. G. Pretzmann (Naturhistorisches Museum, Wien), and to Dr. H. Gisin (Muséum d'Histoire naturelle de Genève) for the privilege of studying the collections under their care. Most of the following paper is based upon specimens in the important and well-ordered collection built up at Geneva by Drs. de Saussure and J. Carl.

## Order **SPIROBOLIDA**

### Family **PACHYBOLIDAE**

- Pachybolidae* Cook, 1897, *Brandtia*, p. 74. — Brolemann, 1913, *Bull. soc. ent. France*, No. 19, p. 477. — Attems, 1926, *Handbuch der Zoologie*, vol. 4, p. 196.
- Spiromimidae* Brolemann, 1913, *Bull. soc. ent. France*, No. 19, p. 477. — Verhoeff, 1936, *Rec. Indian Mus.*, vol. 38, p. 305.
- Trigoniulidae* Attems, 1909, in Sjöstedt: *Ergeb. Schwed. Exp. Kilimandjaro*, vol. 3, No. 19, p. 25. — Brolemann, 1913, *Bull. soc. ent. France*, No. 19, p. 477. — Attems, 1926, *Handbuch der Zoologie*, vol. 4, p. 196.
- Atopochetidae* Attems, 1953, *Mem. mus. Nat. hist. natur.*, ser. A, vol. 5, p. 191. **NEW SYNONYMY!**

The status of the various family groups recognized in the so-called trigoniuloid branch of the *Spirobolida* is, in my opinion, very unsatisfactory. Characters upon which several of the families were based reside in minor features of the gonopods, and it is likely that the family *Trigoniulidae* will be found to grade inseparably into a large group for which the oldest name is Cook's *Pachybolidae*.

ATTEMS (1926), condensing the original diagnoses worked out by Brolemann, summarizes the essential differences between the groups *Trigoniulidae*, *Pachybolidae*, and *Spiromimidae*:

*Trigoniulidae*: "The coxite of the posterior gonopod consists of two strong pieces forming a right angle and connected by membrane. The tracheal apodemes are attached by a loose

joint. The telopodite is readily separated from the coxite. A distinct articulation of the telopodite is seldom evident. The inner process is to be recognized as tibial process, the part distad of it as the tarsus.

“The two glands in the posterior gonopods, and the finger-shaped apophyses are generally present.

“Coxite and telopodite of the anterior gonopods short and broadly laminate, rarely one of the elements extended longer and more slender.”

*Pachybolidae*: “Coxite of the posterior gonopods completely chitinized and fused with the telopodite forming a right angle. In the base of the posterior gonopod always only one gland, and no fingershaped apophyses.

“Anterior gonopods as in the *Trigoniulidae*, more broad and short.”

*Spiromimidae*: “Coxite of the posterior gonopod completely chitinized, fused with the telopodite. The entire gonopod forms a broad “C”, constricted at the midlength.

“In the base only one gland at the origin of the seminal groove, no fingershaped apophyses.

“All parts of the anterior gonopods extended long and slender.”

I think it must be admitted that such characters are not only of a somewhat minor importance, but liable to some degree of variation and intermediacy. The more recently proposed family *Atopochetidae* was based primarily on one single character stated by Attems: “Prostatakanal endet im Innenarm, neben seinem Ende beginnt ein Spermakanal, der im Tibiotarsus endet.” I believe that this condition is the result of a faulty observation, as discussed below. The nominal genus *Atopochetus* (clearly based on a pachybolid) is perhaps a synonym of *Aulacobolus*; whereas the other genus originally included in the *Atopochetidae* — *Prionopezza* Attems — is a typical trigoniulid, apparently the same as *Zygotrophus* Chamberlin!

In general, I believe that there is very little basis for continued recognition of the “families” *Spiromimidae* and *Atopochetidae*. The only remaining problem is whether the *Trigoniulidae* is a valid family or only a subfamily or tribe of the *Pachybolidae*. This is

something which can be settled only by future study of a dozen or so poorly known Asiatic genera. The two groups as presently defined are to some extent geographically exclusive, the "*Pachybolidae*" occurring chiefly in tropical Africa and India, the "*Trigoniulidae*" largely in the Indo-australian region.

## I. African forms

### Genus *Pelmatojulus* Saussure

*Pelmatojulus* Saussure, 1860, Mem. Soc. Phys. Hist. Natur. Genève, vol. 15, pt. 2, p. 531 (=331). Type species: *P. insignis* Saussure, by present designation.

*Pachybolus* (in part) Cook, 1897, Brandtia, p. 74.

This name has been overlooked or disregarded virtually since the date of its proposal. Originally proposed as a subgenus of *Julus*, it was erected to include all juliform diplopods in which one or more of the podomeres have ventral pads or cushions ("Tarses garnis en dessous d'une pelote ou semelle."). The name was nominally mentioned by PORAT (1872) and KARSCH (1881); subsequently it slipped into obscurity, even to being overlooked by HOFFMAN and KEETON (1960) during compilation of their list of spiroboloid genera.

Actually, *Pelmatojulus* has every right to consideration as a valid and occupied name. Originally it was highly composite, including members of what we now regard as two different orders, consisting of three subdivisions:

(1) Legs with the three distal podomeres padded ventrally. The example cited was *Julus vittatus* Newport, 1844 (= *Anurostreptus vittatus*, *Harpagophoridae*).

(2) Legs with the last two podomeres padded ventrally. The example cited was *Julus malabaricus* Gervais, 1847.

(3) Legs with only the 6th or 7th article padded. The only species mentioned by name to typify this division was *Julus insignis*, described as a new species.

In the absence of any previous attempt at precise typification, I herewith select *insignis* as the type species of *Pelmatojulus*. The

species was described and illustrated in considerable detail, only the genitalia were disregarded. The type specimen was said to have come from "La République Argentine".

The status of such a large and striking spiroboloid has long been a matter of much curiosity to me, so it was with much pleasure that I was finally able to extract the genitalia from the dry, pinned holotype at Geneva. These structures have been extensively damaged by dermestid beetles, but enough remains to show without any doubt that *insignis* is the same species as that named later by O. F. Cook as *Pachybolus laminatus* from Liberia!

This discovery does not in itself mean that Cook's generic name must fall as a synonym of *Pelmatojulus*, because in my opinion future studies will show that the West African species referred by Cook to *Pachybolus* are not congeneric with *P. tectus* from Zanzibar. Until such studies are made, I refrain from attempting to distinguish the genera on the basis solely of published works. In passing, however, I can observe that in most cases, the diplopod faunas of West Africa and the Congo Basin are trenchantly distinct from the isolated vicariant forms occurring along the East Africa coastal strip. Probably the generic distinctions in the pachybolids will be drawn along the same line.

#### *Pelmatojulus insignis* Saussure

*Iulus (Pelmatojulus) insignis* Saussure, 1860, Mem. Soc. Sci. Phy. Nat.

Genève, vol. 15, pt. 2, p. 531 (=331), pl. IV, figs. 26 *a-n*.

? *Spirobolus giganteus* Porat, 1872, Ofv. K. Vet.-Akad. Förhandl., No. 5, p. 17.

*Pachybolus laminatus* Cook, 1897, Brandtia, p. 74; 1899, Proc. U.S. Nat. Mus., vol. 21, p. 659, pl. L, figs. 3 *a-f*.

Type specimens: Of *insignis*, Mus. hist. nat. Genève; of *giganteus*, Naturh. Riksmus. Stockholm; of *laminatus*, U.S. Nat. Mus. Washington.

Remarks: There is no doubt whatever that *giganteus* is congeneric with *insignis*, a possibility noted even by Porat who had only external features to judge from ("Arten har stor frändskap till *Sp. crassicollis* Peters... och *Iulus insignis* Sauss.").

The locality label with the type of *insignis* reads "La Plata. M. Melly". Saussure transcribed this as "La République Argen-

tine", but obviously the data are incorrect. The two male types of *giganteus* are from Sierra Leone, the holotype of *laminatus* from Liberia. I believe, contrary to the opinion of Cook, that these two names represent the same species. This can easily be verified by a future study.

Whether all three names cited above are junior synonyms of Newport's earlier (1844) *Spirobolus pulvillatus* also remains to be settled.

*Pelmatojulus excisus* (Cook), new combination.

*Pachybolus excisus* Cook, 1897, Brandtia, p. 74; 1899, Proc. U.S. Nat. Mus., vol. 21, p. 660, pl. LI, figs. 1 *a-f*.

*Spirobolus simulans* Carl, 1905, Mem. Soc. Espan. Hist. Nat., vol. 1, p. 277, figs. 8, 8 *a*. NEW SYNONYMY!

Type specimens: of *excisus*, Berlin Museum, No. 1324; of *simulans*, Mus. Hist. nat. Genève.

Remarks: There is no doubt that the two names cited are based upon the same species. Cook's types were from Kamerun, in part from Kribi in that colony, while Carl's type came from Cabo San Juan, Spanish Guinea, which is less than 150 km south of Kribi. It is curious that the characteristically painstaking Carl overlooked Cook's two papers on the West African *Pachybolidae*.

*Pachybolus dimorphus* (Carl), new combination.

*Trigoniulus dimorphus* Carl, 1909, Rev. Suisse Zool., vol. 17, No. 2, p. 362, pl. 7, figs. 31-34.

Type specimen: Male, Mus. Hist. nat. Genève, from Dar-es-salaam, Tanganyika.

Remarks: Carl remarked the relationship of this species with those named by Cook in *Pachybolus*, but did not explain his preference for the name *Trigoniulus*. So far as I know, *dimorphus* has not been subsequently mentioned in the literature. It appears to be easily recognizable from *P. tectus*, approaching more closely to *P. morogoroensis* Kraus particularly in characters of the phallopods.

Genus **Metiche** Attems

*Epibolus* Cook, 1897, Brandtia, p. 75 (preoccupied by *Epibolus* Fleming, 1822). Type species: *Spirobolus pulchripes* Gerstäcker, 1873, by original designation.

*Metiche* Attems, 1909, in Sjöstedt: Ergeb. Schwed. Exped. Kilimandjaro, vol. 3, No. 19, p. 25. Type species: *Trigoniulus bravensis* Silvestri, 1897, by monotypy.

*Callipodolus* Hoffman and Keeton, 1960, Trans. American Ent. Soc., vol. 86, p. 11 (new name for *Epibolus* Cook). Type species: *Spirobolus pulchripes* Gerstäcker, 1873, by original designation. NEW SYNONYMY!

This East African pachybolid genus is easily recognized by the presence, on the phallopod, of a distinct and moveable process (considered by Attems to be the tarsus). Until recently, *Metiche* was considered monotypic; in 1958 Dr. KRAUS renamed as *M. attemsi* the specimens recorded by ATTEMS (1909) from Kenya as *bravensis*.

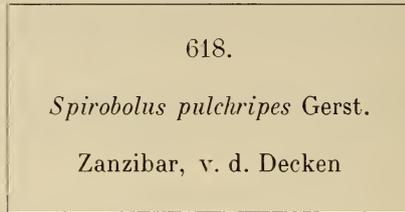
*Epibolus* was based on *Spirobolus pulchripes*, the types of which had been studied by Cook in the Berlin Museum. Unfortunately, the male genitalia of this species were illustrated by neither Gerstäcker nor Cook, although they were briefly described in the original diagnosis of *Epibolus*:

"Sternum of copulatory legs produced in the middle to equal the anterior lamellae; flagella concealed; posterior lamellae not incised; *flagella on the lateral margin with a long obclavate appendage articulated at base* [italics mine]; legs of males with three pairs of bristles on the ventral face of the last joint; fleshy sole not produced beyond the last pair of bristles; fifth joint subequal to the fourth: Genus *Epibolus*, type *E. pulchripes* (Gerstäcker), Zanzibar."

If we understand Cook to have meant *coxae* by "anterior lamellae", *phallopod* by "flagella", and *telopodites* by "posterior lamellae", the preceding diagnosis gives a very clear picture of the gonopods of *Metiche*. Obviously, Attems (as well as his successors) never took the trouble to read Cook's diagnoses carefully!

It is even more remarkable to note that, for an unknown period of time, Count Attems had in his possession a typical specimen of *pulchripes* which he had never dissected for gonopod study! In the collection of the Naturhistorisches Museum, Wien, is a male in very good condition: I removed the gonopods and discovered that

*pulchripes* is congeneric with *M. bravensis*. The label present with the specimen is as follows:



Unquestionably this diplopod is from the original series of cotypes. Since the myriapod collection of the Berlin Museum is known to have suffered considerable damage and disorganization during the recent war years, the present status of the other specimens is unknown. Owing to this uncertainty, as well as to the difficulties imposed by current political conditions, I think it is advisable to designate the Wien specimen as *lectotype* of *Spirobolus pulchripes*.

The number of species in *Metiche* is now brought up to four, all of which are confined to the coastal region of East Africa from Tanganyika to Somalia, a range of nearly 1000 km. Judged from existing illustrations, all four are closely related; I think that *M. tanganyicense* Kraus may prove to be a junior synonym of *pulchripes*.

*Metiche pulchripes* (Gerstäcker), new combination.

Figs. 1, 2.

*Spirobolus pulchripes* Gerstäcker, 1873, in Van der Decken, Reisen in Ostafrika. vol. 3, No. 2, p. 515.

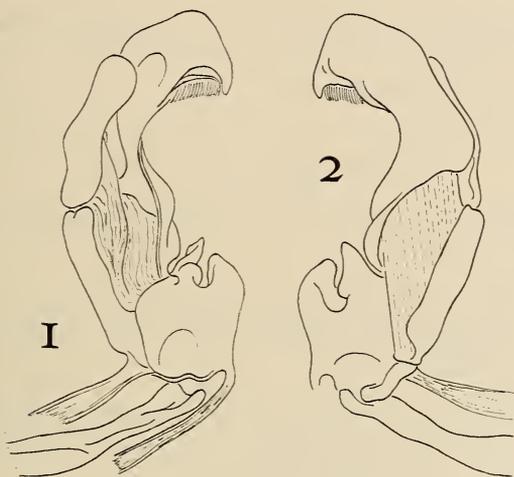
*Epibolus pulchripes* Cook, 1897, Brandtia, p. 97.

*Callipodolus pulchripes* Hoffman and Keeton, 1960, Trans. American Ent. Soc., vol. 86, p. 11.

Type specimen: Male lectotype, Naturh. Mus. Wien, from Zanzibar, Tanganyika.

Remarks: In mesial aspect, the phallopod contains a considerable amount of white sclerotized connective tissue between coxa, femur, and postfemur (shown by wavy lines in fig. 1). On the lateral side of the phallopod, there is a large and distinct mass of muscle tissue extending from the femur to postfemur, this is indi-

cated by broken lines in fig. 2, but this muscle is actually covered by a thin, transparent layer of chitin. As in the other two species, there is a conspicuous seminal groove from the coxal gland, it terminates distally between two thin, closely appressed pectinate lamellae. In this character, *Metiche* shows some relationship with *Trachelomegalus* of Borneo, but the two genera differ in nearly all other respects.



*Metiche pulchripes* (Gerstäcker).

FIG. 1. Phallopod from the lectotype, mesial side.

FIG. 2. The same, from the lateral side.

*Metiche bravensis* (Silvestri)

*Trigoniulus bravensis* Silvestri, 1897, Ann. mus. civ. stor. nat. Genova, vol. 37. p. 307.

*Metiche bravensis* Attems, 1909, in Ergeb. Schwed. Exped. Kilimandjaro, vol. 3, No. 19, p. 26 (combination only, misidentification of species).

*Metiche bravensis* Kraus, 1958, Veroff. Ueberseemus. Bremen, ser. A, vol. 3. p. 6.

Type specimens: Cotypes, Mus. stor. nat. Genova, from Brava, Italian Somaliland.

Remarks: KRAUS (op. cit.) has expressed the opinion that the specimens reported by ATTEMS in 1909 as *bravensis* are not con-

specific with Silvestri's types, making the distinction primarily on the shape of the anterior gonopods. For the misidentified Attemasian specimens, Kraus proposed the name:

*Metiche attemsi* Kraus

*Metiche bravensis* (non Silvestri) Attems, 1909, *Ergeb. Schwed. Exped. Kilimandjaro*, vol. 3, No. 19, p. 26, figs. 25, 107, 108.

Type specimens: Cotypical series, Naturh. Riksmus. Stockholm; from Tanga and Mombo, Usambara Dist., Tanganyika, no lectotype has been designated.

*Metiche tanganyicense* Kraus

*Metiche tanganyicense* Kraus, 1958, *Veroff. Ueberseemus. Bremen*, vol. 3, p. 7, figs. 12-16.

Type specimens: Male holotype, Ueberseemus. Bremen, TK 329/1, male paratype, Senckenberg Mus. 2797, from Msala, Rufiji Delta, Tanganyika.

Remarks: This form appears to be identical with *M. pulchripes*, as a comparison of the illustration published by Kraus with those given here (figs. 1, 2) will indicate.

## II. Asiatic forms

### Genus **Trachelomegalus** Silvestris

*Trachelomegalus* Silvestri, 1896, *Ann. mus. civ. stor. nat. Genova*, vol. 34, p. 27. Type species: *Spirobolus hoplurus* Pocock, 1893, by original designation.

In the years following Silvestri's proposal of this generic name, a considerable number of species have been either described in, or referred to, *Trachelomegalus*. The various species so allocated have never, however, been carefully compared, and since *T. hoplurus* is endemic to Borneo, while its ostensible congeners occur in the "Lower India" region, it has long seemed likely to me that two different genera might be confused under the one name.

At the Museum d'Histoire naturelle de Genève, I was able to directly compare specimens of *T. hoplurus* from Borneo with material of *T. sumatranus* from the island of Sumatra. On the basis of this comparison, supplemented by the examination of related species at London, München, and Wien, I could confirm my original surmise, and distinguish two genera by the following characters:

*Trachelomegalus (hoplurus)*

Collum very long, extending ventrad below level of labrum, the lower ends turned caudad.

Segments 2 and 3 dissimilar: 2 extends further ventrad than 3 and 4.

Metazonites of greater diameter than prozonites, imparting a distinctly annulate body outline.

Tarsal pads short:  $\frac{1}{2}$  to  $\frac{2}{3}$ rds length of ventral surface of the tarsal segment.

Legs very long, their length greater than diameter of the body.

Sympleurites of segment 7 form a transverse, thin, median crest.

Sternal apodemes of coleopods with distinct, slender, retrorse processes (fig. 3, AcP).

Telopodites of coleopods small, slender, apically drawn out into a slender process (fig. 4).

The group of *sumatranus*,  
*lacinosus*, *moulmeinensis*, et alia

Collum not so large, not extending ventral to level of labral edge, the lower ends not turned caudad.

Segments 2 through 4 all attaining the same level ventrally.

Both subsegments of essentially the same diameter: body thus parallel-sided.

Tarsal pads extend the entire length of the tarsal segment on the ventral side.

Legs shorter, less than diameter of body.

Sympleurites merely elevated somewhat, not forming a thin crest.

Sternal apodemes of coleopods normal in form, without accessory processes.

Telopodites of coleopods broad, short, and flattened, of the form shown in fig. 11.

So far as I know, *Trachelomegalus* in this restricted sense is confined to Borneo. The species which I here remove from it appear to be congeneric among themselves, and likewise occupy a reasonably continuous and zoogeographically logical range. The name *Tonkinbolus* has been proposed by Verhoeff for one of these species, and it is provisionally adopted as the correct generic name.

*Trachelomegalus hoplurus* (Pocock)

Figs. 3-7.

*Spiroboldus hoplurus* Pocock, 1893, Ann & Mag. Nat. Nist., ser. 7, vol. 11, p. 252, pl. 16, fig. 5.

*Trachelomegalus hoplurus* Silvestri, 1896, Ann. Mus. civ. stor. nat. Genova, vol. 36, p. 27.

? *Trachelomegalus hoplurus* Attems, 1897, Abhandl. Senckenb. naturforsch. Gesell., vol. 23, p. 517, figs. 36-38.

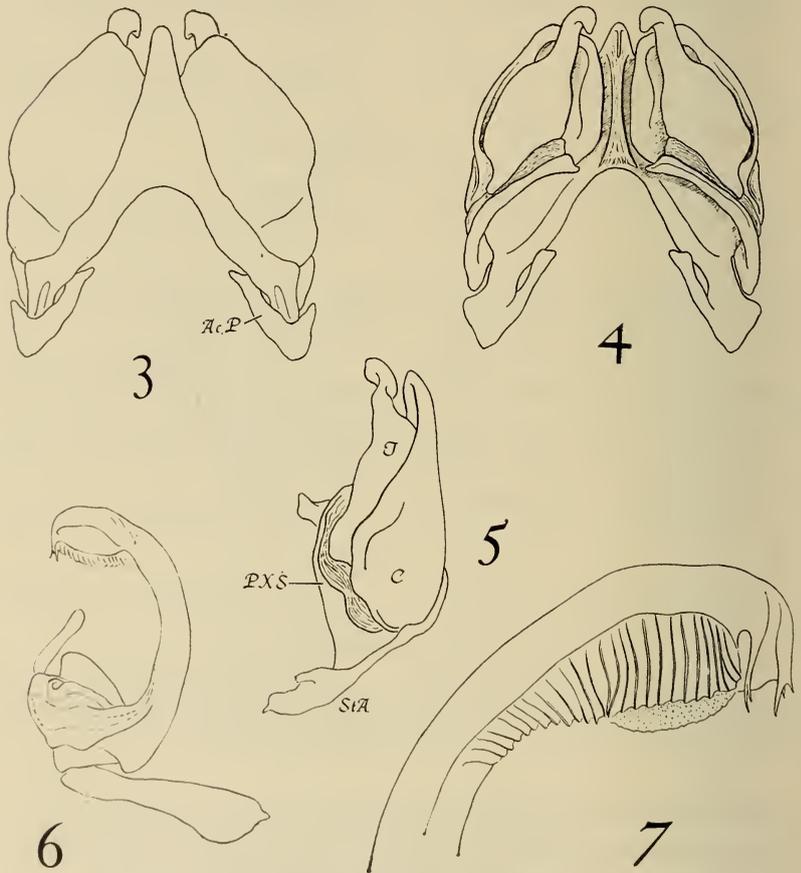
*Trachelomegalus hoplurus* (Pocock).

FIG. 3. Coleopod, anterior aspect. — FIG. 4. Coleopod, posterior aspect. — FIG. 5. Coleopod, lateral aspect. — FIG. 6. Phallopod, lateral aspect. — FIG. 7. Phallopod, distal end, enlarged, showing form of terminal processes and spermatophore (stippled). AcP: accessory process of sternal apodeme; StA: sternal apodeme; PXS: posterior extension of sternite.

Type specimens: Cotype series, Brit. Mus. (Nat. Hist.).

Remarks: The specimen here reported and illustrated is in the collection at Geneva; it was collected at Sarawak, Borneo, by MM. Bedot and Pictet.

From the standpoint of gonopod structure, this species show some interesting peculiarities. The telopodite of the phallopods is relatively small and is distally attenuated. The sternal apodeme is provided with a distinct subterminal process which is directed distomedially, paralleling the lateral extension of the sternite (fig. 3, AcP).

In *Trachelomegalus*, as well as related pachybolid genera, the posterior extensions of the coleopod sternite ("brides tracheennes" of Brolemann) are not attached to either the coxite or telopodite except by connective tissue, in fact, the coxites are not extended caudomesiad between the sternal extensions and the telopodites as they are in many other spiroboloid genera (fig. 5, PXS).

It is not certain that the specimens recorded as *hoplurus* by ATTEMS (1897) from the Baram River in Borneo are in fact conspecific with Pocock's types. I am likewise unable to express an opinion on the several species described by Silvestri in 1896. Clearly, however, *Trachelomegalus* appears to be endemic to Borneo.

### Genus **Tonkinbolus** Verhoeff

*Trachelomegalus* (sensu auctt., non Silvestri).

*Tonkinbolus* Verhoeff, 1938, Zool. Jahrb. Abt. Syst., vol. 71, p. 35. Type species: *T. scaber* Verhoeff, by monotypy.

This genus has been distinguished from *Trachelomegalus* in a preceding paragraph. It includes at least five species, probably others will be added from the ranks of currently unrecognizable names based on Asiatic spiroboloids. *T. scaber* is slightly different from the others in that the coleopod telopodite is distally simple and acuminate, not uncinata as in most pachybolids. I do not think that this difference is more than specific in importance, however.

The range of *Tonkinbolus* is fairly small and coherent: the Indo-chinese peninsula, Malaya, and Sumatra. I refer to it the following species:

*Tonkinbolus scaber* Verhoeff

Figs. 8-9.

*Tonkinbolus scaber* Verhoeff, 1938, Zool. Jahrb., Abt. Syst., vol. 71, p. 35.

Type specimens: Zool. Staatssamm. München. In 1960 I was able to discover only two microscope preparations of gonopods, both marked with a red "X" in the manner used by Verhoeff to designate type material.

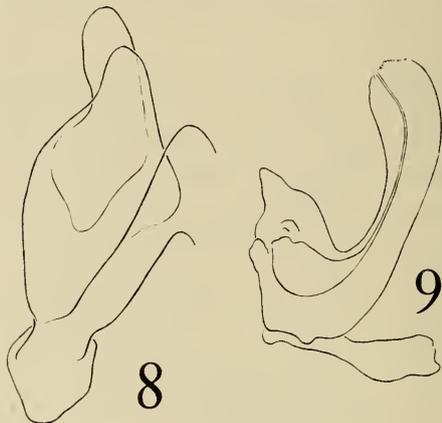
*Tonkinbolus scaber* Verhoeff.

FIG. 8. Left half of coleopods, anterior aspect, drawn from type slide. — FIG. 9. Phallopod, lateral aspect. Both drawings made from a macerated, and therefore distorted, slide preparation.

Remarks: The original illustrations, curiously enough, do not show the gonopods in their entirety, only certain regions. I here-with provide sketches for comparison with the published drawings of the other species.

The type specimens originated in Tonkin (North Viet-Nam) without precise data.

*Tonkinbolus caudulanus* (Karsch), new combination.

*Spirobolus caudulanus* Karsch, 1881, Zeitschr. Naturwissen., ser. 3, vol. 6, p. 60. — Pocock, 1893, Ann. mus. civ. stor. nat. Genova, vol. 33, p. 394. — Attems, 1936, Mem. Indian Mus., vol. 11, p. 313.

Type specimens: Female holotype, Berlin Museum, from "Siam", Dr. Schetely, leg.

Remarks: Pocock recorded the species from numerous localities in extreme southern Burma, giving a good account of colour variation. Although he had male specimens, he gave only a verbal account of them, and the species has therefore remained in doubt down to the present.

There is still an element of doubt that Pocock's identification is correct. Karsch's type was a female, without precise locality although probably from the vicinity of Bangkok. The examination of males from that locality will of course provide final stability to *caudulanus*, and enable a revision of the other species, something which is very desirable.

*Tonkinbolus moulmeinensis* (Pocock), new combination.

Figs. 10-12.

*Spirobolus moulmeinensis* Pocock, 1893, Ann. mus. civ. stor. nat. Genova, vol. 33, p. 395.

Type specimens: Brit. Mus. (Nat. Hist.), from Moulmein, Burma. Both males and females are in the type series, I have designated the male dissected by Pocock as the lectotype.

Remarks: Pocock's description of the species compares it with *caudulanus*, from which it is said to differ in colour and in the shape of the coleopod telopodite. It seems probable that most of the forms here referred to *Tonkinbolus*, particularly *moulmeinensis*, *macrurus*, *dollfusi*, and *caudulanus*, will be eventually proven only geographic races of one variable species.

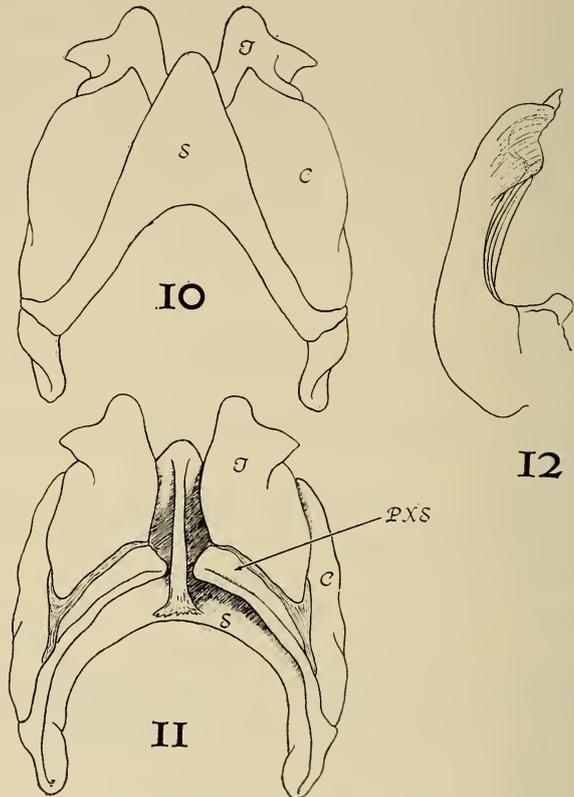
In the phallopod of this species, the basal gland is not well-defined. The seminal groove terminates in a flattened calyx formed by thin, hyaline chitin at the tip of the appendage. This area, while superficially similar, is different from the pendant, pectinate, and much more delicate subterminal fringes of *Trachelomegalus*.

*Tonkinbolus macrurus* (Pocock), new combination.

*Spirobolus macrurus* Pocock, 1893, Ann. Mus. civ. stor. nat. Genova, vol. 33, p. 396.

Type specimen: Female, Brit. Mus. (Nat. Hist.), from Kaw-kareet, Tenasserim, lower Burma.

Remarks: Said to be closely related to *moulmeinensis*, differing only in the longer and more slender epiproct.



*Tonkinbolus moulmeinensis* (Pocock).

FIG. 10. Coleopods, anterior aspect. — FIG. 11. Coleopods, posterior aspect. — FIG. 12. Phallopod, lateral aspect. Drawings from the male lectotype. PXS: posterior extension of the sternite.

*Tonkinbolus dollfusii* (Pocock), new combination.

*Spirobolus dollfusi* Pocock, 1893, Ann. mus. civ. stor. nat. Genova, vol. 33, p. 397.

Type specimen: Male, Brit. Mus. (Nat. Hist.), from "Cochin China".

Remarks: Said to differ from *caudulanus* in small details of colour pattern and shape of the parts of the coleopods. Insofar as

the very brief comparison indicated, *dollfusi* seems to bear a considerable resemblance to the species described by ATTEMS (1937) as *Aulacobolus rubropunctatus* from Ream, Cambodia. A restudy of the type of *dollfusi* should readily establish its correct status.

*Tonkinbolus sumatranus* (Carl), new combination.

*Trachelomegalus sumatranus* Carl, 1906, Zool. Jahrb. Abt. Syst., vol. 24, p. 243, pl. 17, figs. 15-18.

Type specimen: Male, Mus. Hist. nat. Genève, from "Sumatra".

Remarks: Very similar to the following species.

*Tonkinbolus laciniatus* (Attems), new combination.

*Trachelomegalus laciniatus* Attems, 1937, Stettiner Ent. Zeitschr., vol. 2, p. 209, figs. 1-3.

Type specimen: Male, Naturh. Mus. Wien, from "Sumatra".

Genus **Aulacobolus** Pocock

*Aulacobolus* Pocock, 1903, Ann. & Mag. Nat. Hist., ser. 7, vol. 12, p. 530.

Type species: *Spirobolus urocerus* Pocock, 1892.

*Aulacobolus* Silvestri, 1916, Rec. Indian Mus., vol. 12, p. 41. — Attems, 1936, Mem. Indian Mus., vol. 11, p. 307. — Carl, 1941, Rev. Suisse Zool., vol. 48, p. 612.

*Titsonobolus* Chamberlin, 1930, Univ. California Publ. Zool., vol. 19, p. 396. Type species: *T. uncopygus* Chamberlin, by original designation.

This is the largest genus of Indian spirobolids, now comprising some ten species and several geographic races. In the reference cited above, Dr. Carl has published a good summary, with remarks on geographic distribution and taxonomic characters.

Almost all of the external features vary considerably: shape of the epiproct, sculpture of the tergites, sternocoxite of the 2nd legs of males, and, of course, the male genitalia. Apparently none of these different characters vary in a particularly concordant way, so we cannot distinguish natural subgeneric groups very readily.

All of the species but one are restricted to the Indian peninsula. This exceptional form occurs in the Indo-china peninsula. There is some reason to suspect it may actually be referable to a different genus (see below, *A. rubropunctatus*).

The relationship of this genus with *Eucentrobolus*, also of south India, needs re-examination. CARL (1941) keeps them separate, but does not mention the basis for distinction. The gonopods of *E. maindroni* appear to be essentially like those of *Aulacobolus*.

*Aulacobolus uncopygus* (Chamberlin), new combination.

*Tisonobolus uncopygus* Chamberlin, 1930, California Publ. Zoo., vol. 19, p. 396, figs. 29, 30.

*Aulacobolus levissimus* Attems, 1936, Mem. Indian Mus., vol. 11, p. 310, fig. 92 a-f. — Carl, 1941, Rev. Suisse Zool., vol. 48, p. 623, figs. 81, 82.

Dr. Carl has pointed out the probable synonymy of the two names cited above, retaining Attems' *levissimus* as the correct one " ... weil unter ihm erst das ♂ beschrieben wurde, das mir den Zusammenhang erklärte ". Although Carl's sentiment here is a praiseworthy one, nonetheless under the International Rules of Zoological Nomenclature we must accept Chamberlin's older designation *uncopygus* for this species.

*Aulacobolus thurstoni* (Pocock)

Figs. 13-17.

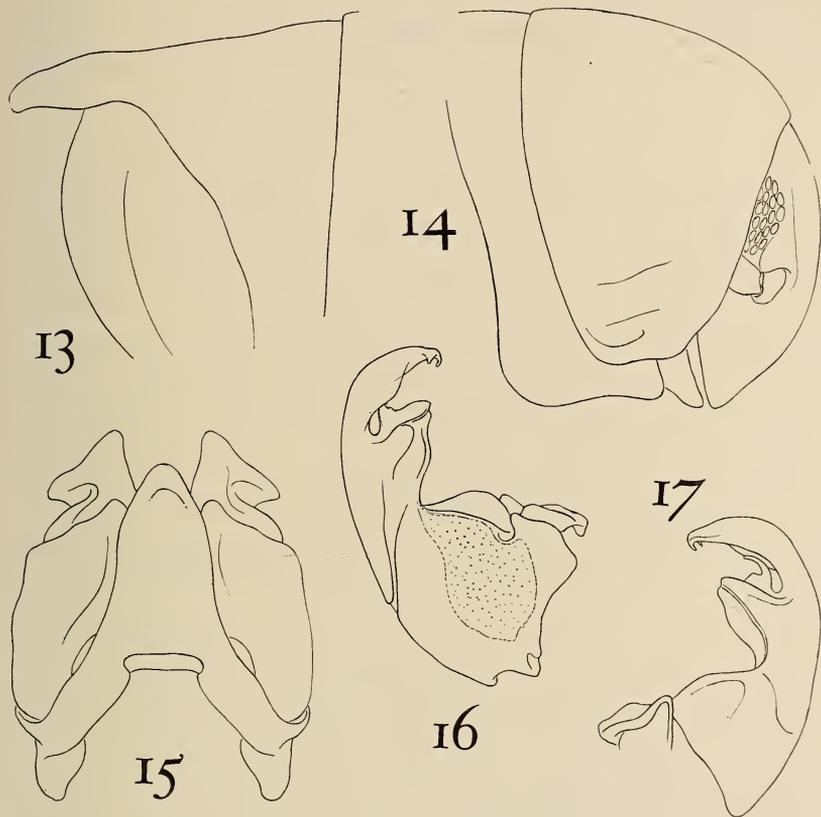
*Spirobolus thurstoni* Pocock, 1892, Journ. Bombay Nat. Hist. Soc., vol. 7, p. 167.

*Aulacobolus thurstoni* Silvestri, 1916, Rec. Indian Mus., vol. 12, p. 41. — Attems, 1936, Mem. Ind. Mus., vol. 12, p. 311. — Carl, 1941, Rev. Suisse Zool., vol. 48, p. 614.

Type specimens: Cotypes. Brit. Mus. (Nat. Hist.), from Madras, south India. The specimen upon which Pocock apparently based his description (partly dissected, pinned) has been isolated and labeled as lectotype.

Remarks: Pocock's original account leaves no doubt that *thurstoni* is referable to *Aulacobolus* in its present broad sense, but heretofore the characters of the gonopods have been unknown. The accompanying illustrations were made from the lectotype at

London. Unfortunately, I neglected to dissect and draw the second pair of legs. The phallopods (figs. 16 and 17) belong in the group "2 (c)" of Carl's classification, along with *perfidus*, *newtoni*, and *levissimus*.



*Aulacobolus thurstoni* (Pocock).

FIG. 13. Posterior end of body, showing epiproct and upper half of paraprot. — FIG. 14. Head, collum, and 2nd segment in lateral aspect. — FIG. 15. Coleopods, anterior aspect. — FIG. 16. Phallopod, mesial aspect. — FIG. 17. Phallopod, lateral aspect. Drawings from the male lectotype.

*Aulacobolus rubropunctatus* Attems

*Aulacobolus rubropunctatus* Attems, 1938, Mem. mus. nat. hist. natur., n. s., vol. 6, p. 261, figs. 130-133.

*Atopochetus rubrodorsalis* Attems, 1953, Mem. mus. nat. hist. natur., ser. A, vol. 5, p. 192, figs. 100-102. NEW SYNONYMY!

Type specimens: Of *rubropunctatus*, male, Mus. Hist. nat. Paris; of *rubrodorsalis*, male, Mus. Hist. nat. Paris. I believe that in both cases, the gonopods were retained by Attems as microscope preparations.

Remarks: There seems to be little doubt that Attems has re-described the same species in different publications. The descriptions of the two forms agree in all details, and the illustrations match very closely. If we allow for errors in the 2nd description owing to Attem's advanced years, the two sets of drawings could readily have been made from the same preparations! Finally, both of the species were taken at the same locality: Ream, Cambodia.

The generic status of *rubropunctatus* remains to be settled finally. There is evidence to suggest it does not belong with *Aulacobolus*: first, the geographic distribution is unlikely; second, according to Attems' figure 101 of the 1953 paper, the coxite of the coleopods does not turn inward on the posterior side and project mesially to separate the telopodite from the sternal extension. In short, the coleopod is constructed much like that of *Tonkinbolus* and *Trachelomegalus*, and differs considerably from that of *Aulacobolus* in which the base of the coleopod telopodite is supported on the caudal side by the inward prolongation of the coxite. On the other hand, the formation of the phallopod appears to be more like that of *Aulacobolus*, in having a short inner process which carries the end of the seminal groove. The original basis for the genus *Atopochetus* (as well as the family name *Atopochetidae*) was the alledged presence of a chamber in this inner process, from which another groove emerged, proceeding on to the end of the phallopod. This is such a novel and unprecedented structure in spirobolids that I feel sure it represents a misinterpretation of the actual structure. In pachybolids the phallopod is often complicated by the presence of folds, striations, creases, and quantities of whitish connective tissue.

It does seem possible, even likely, that *Atopochetus* can be retained as a valid genus related to *Tonkinbolus*. I hesitate to take such a step without having first examined specimens for a personal study of gonopod structure.

There is no defensible reason for recognition of the family *Atopochetidae*, and it is to be observed that one of the included genera is a fairly typical pachybolid of the *Trachelomegalus*-group, the other is a very typical Australian trioniulid which has already

been described: *Prionopeza* Attems = *Zygotrophus* Chamberlin, NEW SYNONYMY, also *Prionopeza serrulata* Attems = *Zygotrophus digitulus* (Brolemann), NEW SYNONYMY!

Finally, I have already remarked (supra, p. 775), the likelihood that the name *rubropunctatus* may be a junior synonym of Pocock's *Spirobolus dollfusi*, which was described from the same general area.

### Genus *Stenobolus* Carl

*Stenobolus* Carl, 1918, Rev. Suisse Zool., vol. 26, p. 453. Type species: *S. insularis* Carl, by monotypy.  
*Dekanbolus* Verhoeff, 1938, Arch. Naturg., N.F., vol. 7, p. 629. Type species: *D. rubellus* Verhoeff, by monotypy. NEW SYNONYMY!

Carl's good description of this genus correctly judged it to be related to *Mystalides* and *Metiche*. The type species is particularly rather similar to *Mystalides bivirgatus* (Karsch) in gonopod characters.

#### *Stenobolus insularis* Carl

*Stenobolus insularis* Carl, 1919, Rev. Suisse Zool., vol. 26, p. 452, figs. 33-36.  
*Dekanbolus rubellus* Verhoeff, 1938, Arch. Naturg., N.F., vol. 7, p. 629. NEW SYNONYMY!

Type specimens: Of *insularis*, Mus. Hist. nat. Genève; of *rubellus*, Zool. Staatssamm. München. I have examined both specimens.

Remarks: Verhoeff's name *rubellus* is based upon a specimen of *insularis* from India. It must have been colored differently from Carl's material, as suggested by the specific name, but the gonopods of the two are identical in every respect. Carl's types were from Male Atoll in the Maldives, to which the species may have been introduced from the mainland of peninsular India.

### Genus *Xenobolus* Carl

*Diaphoropus* Silvestri, 1897, Ann. mus. civ. stor. nat. Genova, vol. 38, p. 651. Type species: *Iulus carnifex* Fabricius, 1775, by original designation. (Preoccupied by *Diaphoropus* Bate, 1888.)

- Xenobolus* Carl, 1919, Rev. Suisse Zool., vol. 27, p. 393. Type species: *Iulus carnifex* Fabricius, 1775, by original designation.
- Erythroprosopon* Verhoeff, 1936, Rec. Indian Mus., vol. 11, p. 306. Type species: *Erythroprosopon phoenix* Verhoeff, 1936, by monotypy.
- NEW SYNONYMY!

Carl was evidently unaware of Silvestri's earlier name, which, had it not been preoccupied, would of course be the correct one for this genus. *Xenobolus* has usually been placed in the family *Trigoniulidae*, but Verhoeff considered his genus *Erythroprosopon* to be referable to the "*Spiromimidae*". I think that in general *Xenobolus* agrees closely with the African forms of *Pachybolidae*, and appears to be closely related to *Stenobolus* and *Mystalides*. So far two species of *Xenobolus* are known, listed below.

The brilliant colors of these species are unusual for *Pachybolidae*!

*Xenobolus carnifex* (Fabricius)

- Iulus carnifex* Fabricius, 1775, Syst. Entom., p. 428.
- Spirobolus carnifex* Brandt, 1841, Rec. mem., p. 188. — Gervais, 1847, Hist. nat. Insectes Apt., vol. 4, p. 163. — Koch, 1863, Die Myriapoden, vol. 1, p. 62, pl. 27, fig. 53. — Pocock, 1892, Journ. Bombay Nat. Hist. Soc., vol. 8, p. 36, fig. 9.
- Spirobolus ruficollis* Newport, 1844, Ann. & Mag. Nat. Hist., vol. 13, p. 269.
- Diaphoropus carnifex* Silvestri, 1897, Ann. mus. civ. stor. nat. Genova, vol. 38, p. 651.
- Xenobolus carnifex* Carl, 1919, Rev. Suisse Zool., vol. 27, p. 394, figs. 23-31. — Attems, 1936, Mem. Indian Mus., vol. 11, p. 304.
- Erythroprosopon phoenix* Verhoeff, 1936, Rec. Indian Mus., vol. 38, p. 503. NEW SYNONYMY!

Type specimens: of *carnifex*, unknown, if extant; of *ruficollis*, Brit. Mus. (Nat. Hist.); of *phoenix*, Zool. Staatssamm. München.

Remarks: This is an abundant and well-known species occurring in south India and Ceylon. Verhoeff was guilty of the most consummate carelessness in redescribing it as a new genus and species.

*Xenobolus acuticonus* Attems

- Xenobolus acuticonus* Attems, 1936, Mem. Indian Mus., vol. 11, p. 303, figs. 87 a-d.

Type specimens: Naturh. Mus. Wien, from Madras, India.

Remarks: The gonopods of this species are virtually identical with those of *carnifex*. Attems did not give any differentiating characters for *acuticonus*, and the only differences I can find in his description are in the coloration. Both species are blackish dorsally, *carnifex* has the head, collum, anal segment, and a broad median band bright red; whereas *acuticonus* is said to have the head, collum, and anal segment reddish-brown, with a row of middorsal, hourglass-shaped reddish spots instead of the dorsal band. This character does not seem to be a very strong one, since many juliform species are known to be quite variable in color pattern. But future studies in south India, particularly at Madras, can settle the point.

### Genus *Lankabolus* Carl

*Lankabolus* Carl, 1941, Rev. Suisse Zool., vol. 48, p. 604. Type species: *L. coelebs* Carl, by monotypy.

This trigoniulid genus appears to be endemic to Ceylon. Carl distinguished it from *Trigoniulus* chiefly by the absence of scale-like hairs from the inner process of the phallopod.

*Lankabolus greeni* (Pocock), new combination.

Figs. 18-20.

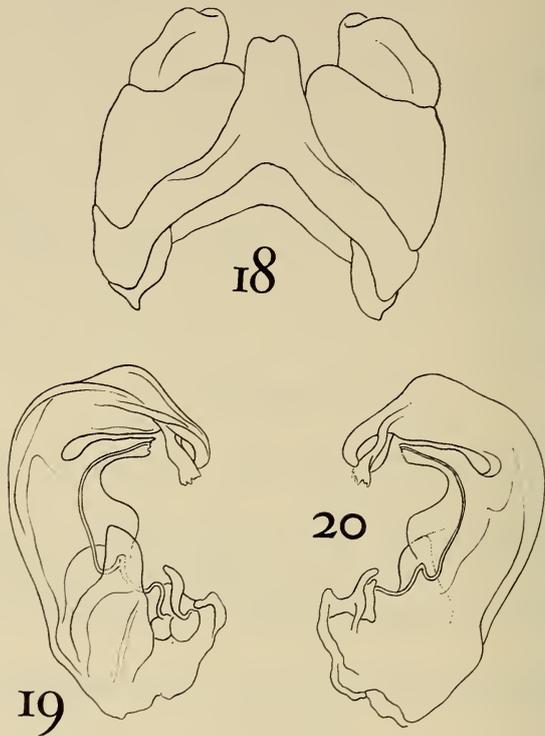
*Spirobolus greeni* Pocock, 1892, Journ. Bombay Nat. Hist. Soc., vol. 7, p. 170. — Attems, 1936, Mem. Indian Mus., vol. 11, p. 312 — Carl, 1941, Rev. Suisse Zool., vol. 48, p. 607.

*Lankabolus coelebs* Carl, 1941, Rev. Suisse Zool., vol. 48, p. 605, figs. 57, 58. NEW SYNONYMY!

Type specimens: Of *greeni*, Brit. Mus. (Nat. Hist.) 90.10.22.47; of *coelebs*, Mus. Hist. nat. Genève. *S. greeni* was based on several cotypes; I have designated one of these as lectotype. It is impaled upon a long pin, and is obviously the specimen upon which Pocock based his description.

Remarks: CARL (1941) was aware of the existence of Pocock's earlier name, based upon material taken at the same locality and by the same collector as his series of *coelebs* cotypes. He even remarked the similarity of Pocock's species to his own, and it is

therefore curious that he does not consider the two series conspecific. I have seen the types of both and find them identical.



*Lankabobus greeni* (Pocock).

FIG. 18. Coleopods, anterior aspect. — FIG. 19. Phallopod, mesial aspect. — FIG. 20. Phallopod, lateral aspect.

Carl's drawing of the *coleopods* is not in correct proportion, the median projection of the sternite being shown much too long and slender. Compare instead the accompanying figure 18.

#### REFERENCES

1. ATTEMS, Carl, 1909. *Myriapoda*, in: *Wissenschaftliche Ergebnisse der Schwedischen Zoologischen Expedition nach dem Kilimandjaro, dem Meru, und den umgebenden Massaistepfen Deutsch-Ostafrikas 1905-1906, unter Leitung von Prof. Dr. Yngve Sjöstedt*, pt. 19, pp. 1-64, figs. 1-163.

2. ATTEMS, CARL, 1910. *Myriopoden von Madagaskar, den Comoren und den Inseln Ostafrikas*, in: Voeltzkow, *Reise in Ostafrika in den Jahren 1903-1905*, vol. 3, pp. 73-115, text-figs. 1-40, pls. 10-12.
  3. — 1936. *The Diplopoda of India*. Mem. Indian Mus., vol. 11, pp. 133-323, figs. 1-94.
  4. — 1938. *Die von Dr. C. Dawydoff in Französisch Indochina gesammelten Myriapoden*. Mem. Mus. Nat. hist. natur., n. s., vol. 6, pp. 187-353, figs. 1-320.
  5. — 1953. *Myriopoden von Indochina. Expedition von Dr. C. Dawydoff (1938-1939)*. Mem. Mus. Nat. hist. natur., ser. A, vol. 5, pp. 133-230, figs. 1-119.
  6. CARL, J. 1941. *Diplopoden aus Südindien und Ceylon. 2. Teil: Nematophora und Juliformia*. Rev. Suisse Zool., vol. 48, pp. 569-714, figs. 1-227, 1 map.
  7. POCOCK, R. I. 1893. *Report upon the Julidae, Chordeumidae, and Polygonidae collected by Sig. L. Fea and Mr. E. W. Oates*. Ann. mus. civ. stor. nat. Genova, vol. 33, pp. 386-406.
  8. SILVESTRI, F. 1916. *Four new species of Aulacobolus Poc. (Diplopoda: Spirobolidae) from India*. Rec. Indian Mus., vol. 12, pp. 41-48, figs. I-V.
-



# Les *Seira* des environs de Genève

(Insecta, Collembola)

par

**Hermann GISIN et Maria Manuela da GAMA**<sup>1</sup>

Muséum d'Histoire naturelle de Genève

Avec 7 figures dans le texte

## SOMMAIRE

1. Introduction . . . . .	785
2. Aspect sur le vivant et stations:	
a) <i>Seira dollfusi</i> Carl . . . . .	786
b) <i>Seira saxatilis</i> n. sp. . . . .	787
c) <i>Seira domestica</i> Nic. . . . .	789
3. Pigmentation . . . . .	789
4. Morphologie . . . . .	790
5. Chétotaxie . . . . .	791
6. Dimorphisme sexuel . . . . .	794
7. Elevages . . . . .	796
8. Conclusions et résumé . . . . .	797
Zusammenfassung — Summary . . . . .	798
Bibliographie . . . . .	799

## 1. INTRODUCTION

D'après des observations vieilles de plus de 60 ans, on sait que certaines espèces de *Seira* sont ornées, sur le vivant, d'un dessin noir et blanc provoqué par le jeu optique de deux sortes d'écailles. En alcool, ces couleurs disparaissent complètement. Aucune figure

<sup>1</sup> Boursière de la Fondation Calouste Gulbenkian.

de cette ornementation n'a jamais été publiée — à part un schéma pour *S. dollfusi* (dans GISIN 1960) — et on n'en possède que des descriptions inexplicites, relatives à deux espèces seulement: *S. squamornata*<sup>1</sup> Stscherbakov, 1898 et *S. dollfusi* Carl, 1899, 1901.

Pour cette dernière espèce, CARL base sa description du dessin sur des spécimens des environs de Genève, mais il fait une remarque imprécise sur une variation de ce dessin en fonction du milieu. Il semblait donc utile de reprendre ce sujet, qui promettait de fournir une contribution utile à la taxonomie fort embrouillée du genre.

## 2. ASPECT SUR LE VIVANT ET STATIONS

### a) *Seira dollfusi* Carl (fig. 1).

La figure 1 représente l'aspect de spécimens capturés dans les stations suivantes:

— Vallon de l'Allondon, sous les Baillets (Genève), dans les dépressions des terrains alluviaux, sur les galets; végétation voisine: buissons avec *Hippophaë*, mousses, etc.

— Peney (Genève), galets alluviaux sur pente ensoleillée vers le Rhône, près d'une gravière.

— Salève (Haute-Savoie), taillis clairsemé de la pente NW entre les falaises rocheuses (sentier de la Corraterie au-dessus du Coin, et Pas de l'Echelle).

— Mornex, pente NE du Salève (Haute-Savoie), carrière Montessuit, sous des pierres et des aiguilles de pin.

Les alluvions de l'Allondon et du Rhône hébergent des colonies populeuses de cette espèce et lui offrent apparemment des conditions optimales. C'est sans doute aussi dans ce type de milieu que Carl (1901) avait trouvé le gros de son matériel à Prangins, au bord du Lac Léman; sa description concorde avec nos observations.

En revanche, ni la description de CARL pour *S. dollfusi*, ni la figure ici reproduite, ne peuvent s'appliquer à la description de

<sup>1</sup> La plupart des auteurs conservent l'hiatus originel: *squamornata*; je pense qu'il doit être éminé, conformément à l'exemple 2 du tableau I des Recommandations sur la formation des noms, appendice au Code international de Nomenclature zoologique (1961: 114).

STSCHERBAKOV pour *S. squamornata*, dont HANDSCHIN (1942) proclame la synonymie avec *dollfusi* sans avoir vu aucune de ces formes. D'après STSCHERBAKOV, les quatre bandes longitudinales du thorax s'étendent jusque sur abd. II, et abd. IV et V auraient, chez l'espèce russe, « zwei gleiche Querbinden ». Il est invraisemblable qu'on puisse décrire ainsi la disposition des taches et des bandes reproduites sur notre figure 1, et qui se sont révélées remarquablement constantes. Jusqu'à preuve formelle du contraire, il faut donc considérer *dollfusi* comme une espèce distincte de *squamornata*.

Toutefois, *dollfusi* Carl, 1899 (de Nice), est-elle la même espèce que *dollfusi* Carl, 1901 (de Genève)? Là aussi, jusqu'à preuve du contraire, il faut faire confiance aux auteurs. DENIS (1941) admet également que *dollfusi* est répandu en Europe centrale et méridionale.

La ligne médiane du thorax est d'un noir très intense, tandis qu'ailleurs, des écailles argentées sont dispersées sur le fond noir. La tête est également noire, de même que les deux premiers segments antennaires (à part les intersegments blancs). Les ant. III et IV sont fauves. Les fémurs sont noirs avec des reflets argentés, et les tibias sont jaunâtres.

Les taches et bandes laissées en blanc sur la figure 1 sont en réalité argentées. Comme ces plages argentées n'occupent pas une grande surface, l'espèce est peu brillante, dans l'ensemble.

b) *Seira saxatilis* n.sp. (fig. 2).

CARL (1901: 271) dit, à propos de *dollfusi*, avoir observé deux formes, l'une relativement mate, observée en plaine (10 exemplaires), et une autre (5+2+1 exemplaires), nettement plus brillante, habitant les éboulis ensoleillés des pentes montagneuses.

Nous pensons avoir retrouvé cette forme brillante dans les biotopes indiqués. Son aspect sur le vivant est représenté par la figure 2. Les surfaces argentées sont beaucoup plus étendues; il n'y a pas trace de bandes foncées sur le thorax; la tête, les pattes et les antennes sont fauves, parsemées d'écailles argentées.

Voici les stations où cette forme a été récoltée:

— Cluses (Haute-Savoie), éboulis schisteux près de la route vers Sallanches, exposition S et SW (station de l'holotype, Ke 68).

— Le Mont, au-dessus de Servoz (Haute-Savoie), sentier vers Pormenaz, éboulis cristallins, 1000 à 1100 m. d'altitude.

— Le Coin, Salève (Haute-Savoie), éboulis calcaires, au pied de la paroi des varappeurs.

— Pas de l'Echelle, Salève, éboulis calcaires au soleil.



FIG. 1.  
*Seira dollfusi*.  
Ornementation  
sur le vivant.



FIG. 2.  
*Seira saxatilis* n. sp.  
Ornementation  
sur le vivant.



FIG. 3.  
*Seira domestica*.  
Aspect  
sur le vivant.

Il s'agit indubitablement d'une espèce différente de *S. dollfusi*, que nous appellerons *S. saxatilis* n. sp. Ce nom veut rappeler la spécialisation écologique de l'espèce, qui fréquente des éboulis, c'est-à-dire des entassements de pierres tombées d'une paroi de rochers. Ces Collemboles se promènent librement sur les pierres; au milieu de la journée, ils s'abritent du soleil dans les interstices plus profonds, qui retiennent dans ces biotopes une certaine humidité; après le coucher du soleil, ces animaux réapparaissent courant sur les pierres encore chaudes.

Il n'a jamais été observé une forme intermédiaire entre *dollfusi* et *saxatilis*, ni dans la nature ni au laboratoire. Leur aspect reste très constant. Au Pas de l'Echelle, les deux espèces ont été trouvées cohabitant à peu de distance, en petit nombre toutefois, *dollfusi* sous des buissons, *saxatilis* sur un amas de pierres au soleil.

Une description et une justification complémentaires de *S. saxatilis* n. sp. ressortiront des chapitres suivants (morphologie, chétotaxie, etc.).

c) *Seira domestica* Nicolet (fig. 3).

Il semble que cette espèce soit chez nous exclusivement domestique. On la trouve dans les vieilles maisons, dans les embrasures des fenêtres, sous des caisses à fleurs, etc. Notre matériel vient d'une tablette de fenêtre du Muséum de Genève. Nous n'avons pas connaissance d'une trouvaille en Suisse ne provenant pas d'une maison; les « entonnoirs de Berlese » fournissent parfois des spécimens isolés, mais ceux-ci se mêlent sans doute aux échantillons au laboratoire seulement. HAARLØV (1957: 12) avait constaté le même phénomène au Danemark. Il reste à prouver que ce n'était pas le cas des *domestica* signalés par divers auteurs en Europe centrale (BOCKEMÜHL 1956, STREBEL 1957, TÖRNE 1958, PALISSA 1958).

C'est la seule espèce de *Seira*, dont l'aspect sur le vivant soit déjà bien connu (fig. 3), bien que celui-ci ne présente justement rien de particulier. Le corps est couvert d'un mélange d'écailles grises de taille très variée; les plus grandes d'entre elles apparaissent un peu plus foncées, gris brunâtre, et se trouvent concentrées principalement au bord postérieur de l'abdomen III, souvent aussi aux bords postérieurs des autres segments du corps. Il n'y a pas d'écailles paraissant noires. Le premier article antennaire est argenté, les trois suivants sont fauves. Les pattes sont blanches. Le corps est un peu plus fusiforme que chez les deux espèces précédentes.

### 3. PIGMENTATION

La pigmentation bleue, ainsi qu'elle apparaît sur des préparations microscopiques en milieu liquide, n'a aucune influence sur l'aspect des exemplaires observés vivants, parés de leur ornementa-

tion de couleurs physiques. La bande transversale argentée sur abd. III de *S. saxatilis* cache un tergite tantôt fortement pigmenté, tantôt sans pigment. C'est dire aussi que la pigmentation est très variable, à l'encontre du dessin déterminé par les écailles.

On sait que *S. domestica* est dépourvu de pigment, sauf aux yeux, sur la tache frontale et une teinte à peine visible au microscope sur les articles antennaires II à IV.

*Seira dollfusi* possède, en plus, du pigment aux bases antennaires, sur ant. I, dans les coxes, sur des anneaux apicaux des fémurs, aux bords postérieurs et latéraux du tergite abd. IV; chez les exemplaires les plus foncés, le pigment s'étend aussi aux bords postéro-latéraux des tergites abd. I-III, ainsi qu'à la face dorsale de l'abd. IV, tout en laissant libre le tiers antérieur de celle-ci. Les articles antennaires II-IV sont à peine pigmentés.

*Seira saxatilis* n. sp. qui est l'espèce à plages argentées plus étendues par rapport à *dollfusi*, est en moyenne plus fortement pigmenté que cette dernière espèce, mais on ne peut pas, à l'aide de ce caractère, identifier avec sûreté les exemplaires pâles. Les segments abd. I-IV sont souvent tout à fait bleus, et le pigment marque aussi les bords latéraux du thorax. La tête reste toutefois jaune, sauf aux yeux, sur la tache frontale, sur les bases antennaires et fréquemment sur une mince bande latérale. Les articles antennaires I et II portent de petites taches vers l'apex seulement, tandis que les articles III-IV sont faiblement bleutés.

#### 4. MORPHOLOGIE

A part la chétotaxie, à laquelle sera consacré le chapitre suivant, la morphologie ne semble pas fournir de caractères distinctifs satisfaisants entre les trois espèces en question. Les antennes mesurent 2,5 à 3,5 fois la diagonale céphalique, suivant la taille des spécimens. Chez les exemplaires adultes, le dernier article antennaire est indistinctement annelé. La griffe de *S. domestica* a été l'objet d'études statistiques (DENIS & JEANNENOT 1951). Et seules, de semblables statistiques appliquées à *S. dollfusi* et *saxatilis* pourraient éventuellement confirmer que, chez eux, les dents proximales sont, en moyenne, insérées un peu au delà du milieu de la crête interne de la griffe. En tous cas, nous n'avons jamais

observé, chez ces deux espèces, les dents latérales et la paire interne situées au même niveau sur la griffe, ce qui est au contraire fréquent chez *domestica*. Les dents latérales paraissent d'ailleurs un peu plus grandes chez *dollfusi* et *saxatilis*, comparées à celles de *domestica*. L'empodium, le ténaculum et le mucron ne présentent rien de particulier.

Les deux sortes d'écaillés qui paraissent, à l'état sec, argentées ou noires, se distinguent aussi au microscope, en milieu liquide. Les premières sont transparentes, les deuxièmes, brunes. La plupart de ces dernières sont très grandes, mais il y a aussi beaucoup d'écaillés transparentes de grande taille. Théoriquement, il serait possible de reconstituer l'ornementation sur le vivant d'après des spécimens montés en préparation. Pratiquement, c'est très problématique, car le plus souvent un grand nombre d'écaillés — sinon toutes — tombent lors de la fixation, du transport et du montage des spécimens. En outre, des écaillés brunes existent aussi bien chez *S. domestica*, où elles déterminent sur le vivant, des bandes grises, et non pas noires. On ne saurait donc inférer avec certitude l'aspect sur le vivant par l'étude au microscope d'espèces qu'on n'a pas eu l'occasion d'observer dans la nature.

## 5. CHÉTOTAXIE

Dans son importante contribution à la revision du genre *Seira*, YOSHI (1959) utilise un nouveau caractère spécifique: la répartition des macrochètes sur les tergites. L'auteur japonais n'a eu l'occasion d'étudier aucune de nos trois espèces, nous laissant ainsi le privilège de publier, entre autres, la première étude chétotaxique de l'espèce-type du genre *Seira*. Nous montrerons pour commencer que les macrochètes céphaliques fournissent également un caractère utilisable en taxonomie.

Tête. — Entre *S. dollfusi* et *saxatilis*, il n'y a pas de différences dans le nombre et la disposition des macrochètes de la face dorsale de la tête (fig. 4). En revanche, ces deux espèces portent 2+2 macrochètes de plus que *S. domestica* sur l'aire centrale de la tête; pour faciliter la comparaison des figures, ces poils supplémentaires sont dessinés en gras sur la fig. 4. Cette figure fait ressortir encore une autre différence: les deux poils frontaux marqués en

gras, sont rapprochés chez *S. dollfusi* et *saxatilis*, alors qu'ils sont aussi écartés, chez *S. domestica*, que les deux poils placés devant eux.

Thorax et tergites abdominaux I-III. — Sur les tergites, les chétotaxies de *domestica*, d'une part, et de *dolfusi* et *saxatilis*, d'autre part, sont si différentes (sauf abd. II et III) qu'il n'est pas possible d'envisager des homologies. Entre *saxatilis* et *dolfusi*, au contraire, les différences spécifiques ne dépassent pas le cadre des variations individuelles.

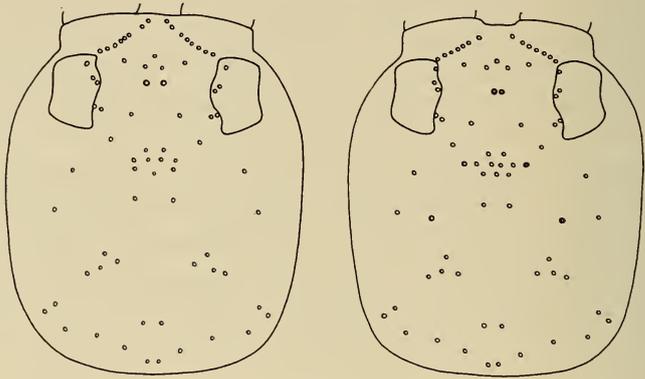


FIG. 4.

Chétotaxie céphalique. A gauche: *Seira domestica*.  
A droite: *Seira dollfusi* et *S. saxatilis*.

Le nombre de macrochètes est pratiquement constant chez *domestica* (fig. 5); seul le groupe extérieur de la rangée postérieure du thorax II varie entre 9 et 11 poils.

Chez *dolfusi*, la chétotaxie est aussi remarquablement constante; la seule variation symétrique observée concerne le groupe médial postérieur du thorax II qui peut compter 10 ou 11 poils.

Chez *saxatilis*, le nombre des poils du thorax II est légèrement plus variable: dans les 3 groupes de 10 ou 11 poils (fig. 5) il arrive fréquemment qu'il y en ait un de plus ou de moins.

Tergite abdominal IV. — Comme pour abd. II et III, les insertions des trichobothries sont dessinées, sur la fig. 5, par de petits points noirs. Ces insertions sont entourées, sauf celle de la trichobothrie la plus postérieure, d'un groupe de microchètes, comme le décrit YOSHII (1959). Les trichobothries ne sont pas les

poils les plus longs du segment; certains macrochètes de l'abd. IV, figurés par des points d'insertions en gras (fig. 5), les dépassent largement, particulièrement ceux du groupe antérieur du segment.

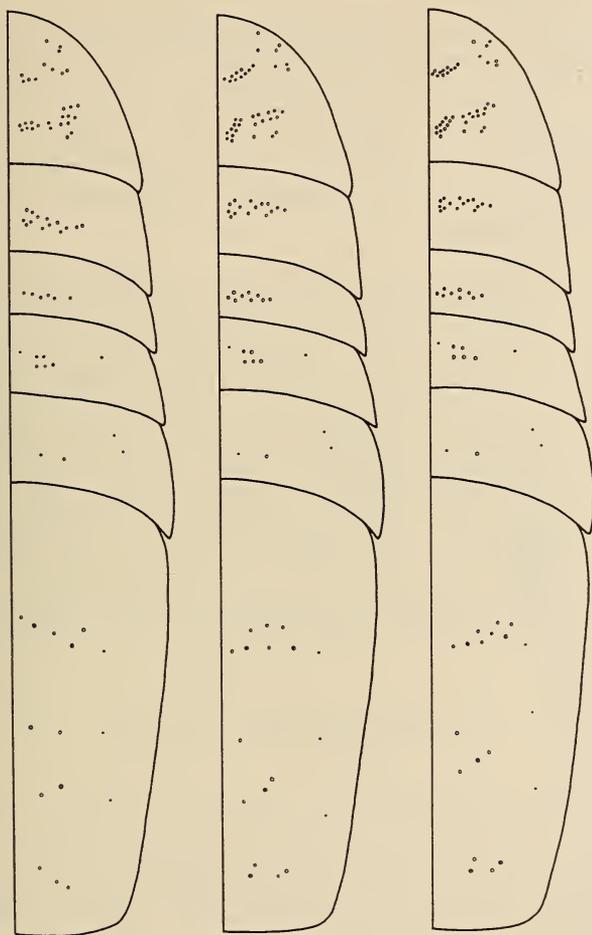


FIG. 5.

Chétotaxie des tergites. De gauche à droite: *Seira domestica*,  
*S. dollfusi*, *S. saxatilis*.

Ces macrochètes géants sont effilés, contrairement aux macrochètes ordinaires, qui sont en massue oblique et ciliée du type entomobryomorphe. Les embases des deux sortes de macrochètes ne diffèrent cependant ni par leur structure ni par leur taille.

Les macrochètes dorsaux de l'abd. IV sont aussi très constants en nombre et en position, à l'exception de ceux du groupe antérieur chez *dollfusi*, où il peut y en avoir 7 ou 8, et chez *saxatilis*, où leur nombre varie de 7 à 9.

La seule différence chétotaxique constante séparant *dollfusi* de *saxatilis* semble être la position relative du macrochète antérieur du groupe intermédiaire; ce macrochète est déplacé un peu en avant chez *dollfusi* par rapport à *saxatilis*; son écartement du poil postérieur du groupe intermédiaire par rapport à l'écart entre ce poil postérieur et le poil géant est environ le double chez *saxatilis*, le triple chez *dollfusi*.

Furca. — En décrivant *Mesira laeta*, BÖRNER (1908) compare sa nouvelle espèce à *squamornata* et pense que la présence, chez *laeta*, de poils régulièrement renflés vers l'apex, implantés aux bases dentales, pourraient fournir un caractère distinctif. En effet, on ne trouve pas de poils semblables chez les trois espèces genevoises: les grands macrochètes des dents sont chez celles-ci fili-formes, peu effilés, mais jamais en massue. YOSII, (1959) considère d'ailleurs que la présence de tels poils renflés chez certaines espèces d'Afrique orientale et méridionale définit un sous-genre spécial (*Lepidocyrtinus*, type: *annulicornis* CB.), bien que DENIS (1941: 86) estime que ce « caractère... ne semble pas toujours pratique ».

## 6. DIMORPHISME SEXUEL

En 1938, DENIS décrit *Seira gridelli* n. sp. d'après un spécimen trouvé dans une maison à Venise, et qui ne se distinguait de *S. domestica* que par la présence d'une série d'épines sur les fémurs et les tibiotarses de la première paire de pattes. DENIS ne dit rien du sexe de son exemplaire.

En 1957, SELGA trouve en Galicie 3 spécimens de *S. domestica*, dont l'un a les épines décrites par DENIS. SELGA conclut qu'il s'agit d'un caractère variable au sein de l'espèce *domestica*. Pas d'observations sur les sexes.

Enfin, en 1960, ALTNER signale chez une espèce de Stromboli, qu'il appelle probablement à tort *S. squamornata*, la présence de semblables épines sur quatre individus parmi 17 en tout. Il ne peut

déterminer que 2 spécimens comme étant indubitablement de sexe mâle; l'un deux portait des épines, l'autre n'en portait pas. ALTNER en déduit que ce caractère n'est pas lié au sexe.

Nous nous sommes néanmoins convaincus qu'il s'agit d'un dimorphisme sexuel. L'observation de ALTNER prouve seulement qu'il y a des mâles avec épines et des mâles sans épines.

C'est ce que nous observons régulièrement chez *S. domestica*: les mâles de grande taille (thorax II - abd. VI 2,2 à 2,5 mm de longueur) ont toujours des épines (fig. 6). Les mâles de plus faible taille (tronc de 1,7 mm environ) n'ont jamais d'épines, de même que les femelles de toutes tailles (tronc jusqu'à 2,9 mm). Nous ne pouvons pas préciser si les petits mâles sont déjà aptes à la reproduction, mais leurs organes génitaux internes semblent complètement formés.

On reconnaît habituellement le sexe, chez les Collemboles, à la forme de l'orifice génital; malheureusement celui-ci est très difficile à observer chez les Entomobryens, à cause du fort développement de la furca. Mais nous avons appris à déterminer facilement les mâles de *Seira* à l'aide des organes génitaux internes vus par transparence (fig. 7). Au pore génital mâle débouche un canal efférent sinueux (ductus ejaculatorius) sortant d'un organe impair globuleux, une poche séminale probablement. En avant de cette poche s'étendent deux organes allongés, caractérisés par une structure apparemment granulée; nous pensons qu'il s'agit des testicules. Par parenthèse, il n'est pas illogique de penser que ladite poche séminale est le siège de la forma-

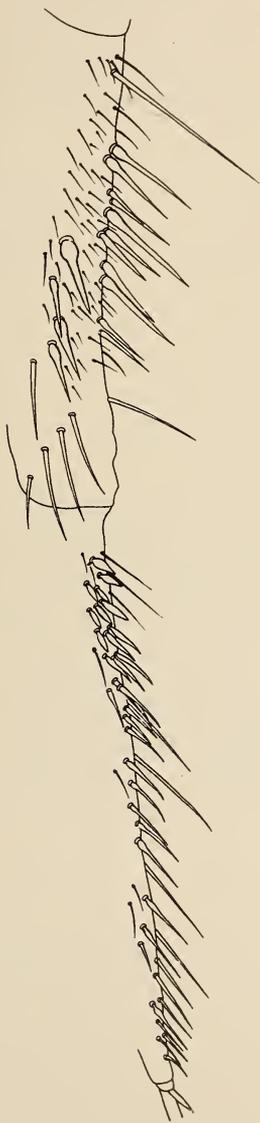


FIG. 6. — *Seira domestica*.

Fémur et tibiotarsus, patte 1, côté ventral chez un mâle de grande taille.

tion des spermatophores, et le canal efférent celui de la tige des spermatophores.

Chez les femelles, préparées selon la technique habituelle en taxonomie, aucun organe génital interne n'est clairement décelable.

Ce dimorphisme sexuel s'observe chez *S. domestica*, mais ni chez *S. dollfusi* ni chez *S. saxatilis*.

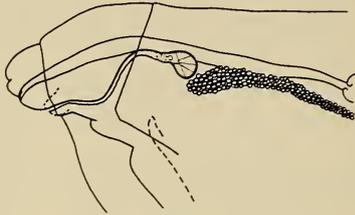


FIG. 7.

*Seira domestica*. Organes génitaux internes vus par transparence, de profil.

ALTNER signale que les individus sans épines aux pattes I portent cependant toujours une épine isolée à peu près au milieu de la face ventrale des fémurs I. Rien de tel n'a été observé chez aucune des trois espèces genevoises. C'est une indication, parmi d'autres, que l'espèce de Stromboli ne s'identifie avec aucune des nôtres. On ne pourra lui attribuer un nom définitif qu'à partir du moment où on connaîtra son ornementation sur le vivant et sa chétotaxie, ainsi que celle de *squamornata* et d'autres espèces insuffisamment décrites de la région méditerranéenne.

## 7. ÉLEVAGES

De nombreux spécimens vivants des trois espèces ont été maintenus en captivité afin d'étudier la variabilité de l'ornementation. Des éleveuses en plâtre de divers modèles ainsi que des cristallisoirs à fond d'argile humide ont été employés. La nourriture consistait en de petits fragments d'écorces couvertes d'algues vertes, sur lesquelles les *Seira* pâturent avidement.

Il résulte principalement de nos observations que le dessin sur le vivant est d'une constance tout à fait remarquable. On pouvait s'attendre à ce que le dessin des mâles présentât éventuellement

des variations rythmiques en fonction du cycle sexuel, alternant, dans les intervalles des mues, entre des phases actives et passives, comme POGGENDORF (1956) l'avait observé chez *Orchesella cincta*. Mais rien de tel n'a pu être observé, bien que de nombreux individus de *S. dollfusi* et de *S. saxatilis* aient été maintenus en captivité isolée durant 4 ou 5 mues, comportant des phases sexuelles actives et passives.

Il est vrai que nous n'avons pas pu mettre en évidence la régularité de cette alternance de l'activité sexuelle des mâles. Des spermatophores ont été déposés presque aussi souvent pendant deux intervalles consécutifs qu'à chaque deuxième intervalle. Nous nous gardons toutefois de conclure que l'activité sexuelle des *Seira* n'est pas soumise à un cycle rythmique, car le comportement de nos insectes dans leurs petites cages n'était probablement pas tout à fait normal; bien que se nourrissant abondamment, ils ne déposaient des spermatophores qu'assez sporadiquement, et encore plus rarement des œufs. La durée des intervalles entre les mues était très irrégulière, variant de 5 à 24 jours, avec une moyenne d'environ 10 jours. A en juger par l'étroite localisation écologique de nos trois espèces, leurs exigences de vie doivent être très particulières, inconnues dans le détail, et difficiles à reproduire en laboratoire. Cela peut expliquer l'échec de nos élevages.

Seuls deux paquets d'œufs de *Seira domestica*, pondus respectivement 1 et 2 jours après l'installation de quelques individus en milieu artificiel, se sont développés. Les œufs mesurent environ  $\frac{1}{4}$  de mm de diamètre. Leur développement a duré 6 à 8 jours (température du laboratoire, environ 25° C). Le lendemain de la ponte, le chorion se scinde en deux parties, qui restent collées en deux calottes flétries. La surface de l'œuf prend alors une nouvelle structure: elle se couvre de rangées, droites ou courbes, orientées en divers sens, de sortes de poils à renflement basal surmonté d'une structure lamellée recourbée.

## 8. CONCLUSIONS ET RÉSUMÉ

De nombreuses espèces de *Seira*, répandues notamment dans les régions subtropicales, ont déjà reçu un nom scientifique. Mais nos connaissances concernant leur systématique sont encore très insa-

tisfaisantes parce que la valeur taxonomique des caractères décrits jusqu'à présent reste problématique. La contribution la plus importante à la solution de ce problème a été récemment apportée par YOSII (1959), qui a attiré l'attention sur la spécificité de la répartition des macrochètes implantés sur les tergites. Ce caractère est décrit dans notre travail pour les espèces de *Seira* vivant dans les environs de Genève: *S. domestica* Nic., *S. dollfusi* Carl et *S. saxatilis* n. sp. Toutefois, les différences observables au microscope entre les deux dernières espèces sont si minimes, qu'une distinction spécifique ne pourrait guère être fondée sur la seule étude de matériel en alcool. En revanche, la différence de l'ornementation sur le vivant, composée de noir et d'argent, est si frappante et si constante, qu'elle ne laisse aucun doute sur la justification d'une séparation spécifique de *Seira saxatilis* n. sp., confirmée d'ailleurs par sa spécialisation écologique.

Il apparaît donc que pour les espèces pourvues de ce genre d'ornementation déterminée par deux sortes d'écaïlles, caractère bien observable seulement sur les spécimens vivants maintenus en captivité, celui-ci revêt une importance taxonomique primordiale.

*Seira domestica*, espèce-type du genre, appartient à un autre groupe d'espèces; nous en donnons la première description chétotaxique et démontrons que les épines parfois observées par divers auteurs sur les pattes antérieures de *Seira*, apparaissent régulièrement chez les mâles de grande taille de *S. domestica*; il y a donc dimorphisme sexuel. Les mâles peuvent plus facilement être reconnus par leurs organes internes vus par transparence que par la forme de leur pore génital généralement caché sous la furca.

## ZUSAMMENFASSUNG

In der weiteren Umgebung Genfs kommen 3 Arten von *Seira* vor: *domestica* in Häusern, *dollfusi* Carl auf Alluvialgeröll, und *saxatilis* n. sp. auf sonnigem Felschutt. Zwischen den beiden letzteren Arten gibt es nur ganz minime morphologische Unterschiede; sie unterscheiden sich aber ganz auffällig im Farbkleid, das durch zwei Sorten von Schuppen hervorgerufen wird; doch lässt sich das praktisch nur an lebend gehaltenen Exemplaren beobachten (Schwarz-Weiss-Zeichnung). Diesem Merkmal kommt

sicher auch bei vielen anderen Arten entscheidende Bedeutung für die Systematik zu.

*Seira domestica* zeigt einen sekundären sexuellen Dimorphismus, indem bei grossen Männchen auf Femur und Tibiotarsus des 1. Beinpaars zahlreiche Dornen auftreten. Die Männchen können übrigens in dieser Familie leichter an Hand ihrer im Präparat durchscheinenden inneren Genitalorgane als solche erkannt werden, als auf Grund der Form ihrer Geschlechtsöffnung.

### SUMMARY

Three species of *Seira* exist in the country around Geneva: *S. domestica* in houses, *S. dollfusi* Carl in alluvial gravel and *S. saxatilis* n. sp. in sunny rock scree. The second and third species differ in minute details of shape but show a conspicuous difference of their black and white coloration pattern. This pattern is due to the combination of two sorts of scales and can only be observed practically on living specimens. It can be assumed that similar characters of coloration may be of systematic significance for other species also.

*Seira domestica* presents a secondary sexual dimorphism: the big males have numerous spines on the femur and tibiotarsus of their first pair of legs. Incidentally, it is easier in this family to recognise mounted males by their internal genital organs, which show through, than by the shape of their genital aperture.

### BIBLIOGRAPHIE

- ALTNER, H. 1960. *Beitrag zur Kenntnis von Seira squamoornata Schtscherbakow 1898*. Zool. Anz. 164: 137-141.
- BÖRNER, C. 1908. *Collembolen aus Südafrika nebst einer Studie über die 1. Maxille der Collembolen*. Denkschr. med. Ges. Jena 13: 51-68.
- CARL, J. 1899. *Notice descriptive des Collemboles de la collection de M. A. Dollfus*. Feuille jeunes Natural. (3) 29: 95-100.
- 1901. *Zweiter Beitrag zur Kenntnis der Collembolenfauna der Schweiz*. Rev. suisse Zool. 9: 243-278.
- DENIS, J. R. 1938. *Collemboles d'Italie*. Boll. adriat. Sci. nat. Trieste 36: 95-165.

- DENIS, J. R. 1941. *Catalogue des Entomobryens Siraeformes et Lepidocyrtiformes*. Bull. sci. Bourgogne 9: 41-118.
- et F. JEANNENOT. 1951. *Etude d'une population de Lepidocyrtinus domesticus (Nic.)*. Suppl. Bull. sci. Bourgogne 12: 1-20.
- GISIN, H. 1948. *Etudes écologiques sur les Collemboles épigés*. Mitt. schweiz. ent. Ges. 21: 485-515.
- 1960. *Collembolenfauna Europas*. Genève. 312 S.
- HAARLØV, N. 1957. *Microarthropods from Danish soils*. Spol. zool. Mus. Haun. 17: 1-60.
- HANDSCHIN, E. 1942. *Collembolen aus Palästina, nebst einem Beitrag zur Revision der Gattung Cyphoderus*. Rev. suisse Zool. 49: 401-450.
- POGGENDORF, D. 1956. *Ueber rhythmische sexuelle Aktivität und ihre Beziehung zur Häutung und Haarbildung bei arthropleonen Collembolen (Springschwänze)*. Naturwiss. 43: 45.
- SELGA, D. 1957. *Apterigogenos de Galicia. Nota I*. Publ. Inst. Biol. apl. 25: 113-118.
- STSCHERBAKOV, A. 1898. *Einige Bemerkungen über Apteriyogenea die bei Kiew 1896-1897 gefunden wurden*. Zool. Anz. 21: 57-65.
- YOSH, R. 1959. *Collembolan Fauna of the Cape province, with special reference to the genus Seira Lubbock*. Spec. Publ. Seto marine biol. Lab. 6: 1-24.
-

# Schillerfarben der Nektarvögel (*Nectariniidae*)

Eine elektronenmikroskopische Untersuchung  
an *Nectarinia sperata brasiliiana* (Gm)-Sumatra und  
*Nectarinia cuprea septentrionalis* (Vincent)-Luluabourg,  
Kasai, Kongo.)<sup>1</sup>

von

**H. DURRER, W. VILLIGER**

mit 4 Abbildungen, 3 Tabellen, 4 Tafeln

## I. EINLEITUNG

Die *Nektarvögel* sind in ihrer Erscheinung und Lebensweise den Kolibris so ähnlich, dass sie schon als die „Kolibris der alten Welt“ bezeichnet worden sind. In einer Studie von GREENEWALT, BRANDT und FRIEL (1960) ist die Entstehung des Schillers bei den Kolibris erklärt worden. Luftgefüllte Melaninkörner bilden ein unhomogenes Milieu, und durch Interferenz an den verschiedenen Schichten wird nach dem Prinzip „Farben dünner Blättchen“ farbiges Licht reflektiert. Es ist daher interessant, den Vergleich mit der farberzeugenden Struktur der zu den *Passeres* gehörenden Nektarvögeln anzustellen. 1962 ist zudem für den Pfau (*Pavo cristatus* L.), zur Erzeugung der Strukturfarben, ein Raumgitter von Melaninstäben nachgewiesen worden (DURRER), welches auch bei *Lophophorus* in abgewandelter Form (Stäbe mit Luftfüllung) auftritt (SCHMIDT und RUSKA, 1962).

<sup>1</sup> Manuskript eingegangen am: 6. November 1962.

Die vorliegende Untersuchung ist im Labor für Elektronenmikroskopie der Universität Basel, in Zusammenarbeit mit der Zoologischen Anstalt, entstanden. Herrn Prof. A. PORTMANN verdanken wir wertvolle Anregungen und Unterstützung.

## II. MATERIAL

Untersucht wurde von *Nectarinia sperata brasiliiana* (Gm) — Sumatra, Federn des Bürzels (stahlblau), des Hinterkopfs (smaragdgrün-gelb) und der Kehle (dunkelrot + violett), von *Nectarinia cuprea septentrionalis* (Vincent) — Luluabourg, Kasai, Kongo, Federn der Bürzelregion (kupferrot). Beide Arten wurden früher (und werden zum Teil heute noch) der Gattung *Cinnyris* zugerechnet.

Herrn Dr. E. SUTTER, vom Naturhistorischen Museum Basel, danken wir für die Ueberlassung des Federmaterials sowie die Bestimmung der Artnamen.

## III. ELEKTRONENMIKROSKOPISCHER BEFUND

Für die Untersuchungen wurden einzelne Radien (Federästchen) als Träger der Schillerstruktur eingebettet und in drei zueinander senkrecht stehenden Schnittrichtungen (*Q*, *L*, *F*) untersucht (Abb. 1).

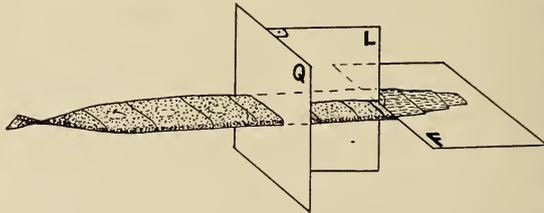


ABB. 1.

Schillerradius (Totalmodifikation)

- Q... Querschnitt
- L... Längsschnitt
- F... Flächenschnitt

Für die verhornte Feder ist keine Fixierung nötig; der Kontrast zwischen Keratin und Melanin ist zudem so gross, dass für diese

Untersuchung keine spezielle Färbung angewendet werden musste. Alle Aufnahmen entstanden mit dem Elmiskop I (Siemens).

### *Querschnittsbild (Q)*

(Tafel I, Fig. 1, 2; Tafel II, Fig. 3; Tafel IV, Fig. 7, 8, 9, 10.)

Der Querschnitt des Radius zeigt, dass das Melanin in einer Aussenzone zu regelmässigen Schichten angeordnet ist. Der Innenraum des Aestchens enthält nur wenige und nicht geordnete Melaninkörner. Der Zellraum ist sonst kompakt mit Keratin erfüllt. Nur selten treten kleine Lufträume (besonders zwischen dem Melanin der Schichten) auf. Das Querschnittsbild lässt auf ein abgeplattetes kompaktes Melaninkorn schliessen. Das einzelne Plättchen zeigt ein sehr dichtes Gefüge kleinster Granula um eine zentrale Achse angelagert.

An den Rändern des Radius biegen die Melaninschichten, ohne ihre regelmässigen Abstände aufzugeben, um. (Tafel II, Fig. 3).

### *Längsschnittsbild (L)*

(Tafel II, Fig. 4)

Der Längsschnitt bringt keine Veränderung der Lagerung und der Form der Melaninplättchen. Das Bild durch eine *Zellgrenze* (Fig. 4) zeigt den kontinuierlichen Uebergang im Keratin des Innenraums, während die Melaninkörner der tiefsten Schicht der basalen Zelle, der Zellgrenze entlang auf die Schichten der folgenden Zelle auflaufen. Dort tauchen die Plättchen der äussersten Schicht der Zellgrenze entlang unter. Davon abgesehen bleibt die Schichtung ungestört erhalten.

### *Flächenschnitt (F)*

(Tafel III, Fig. 5, 6)

Um das Bild der Melaninplättchen und ihre Lage in den Schichten abzuklären, wurden in präzis orientierten Radien Flächenschnitte hergestellt (Abb. 1). Da die Radien eine Wölbung aufweisen, verläuft der Schnitt nicht über die ganze Bildfläche innerhalb einer

Melaninschicht, sondern wechselt durch ein Keratinband hindurch (heller Unterbruch) in die nächste Lage. Wir erkennen, dass das Melanin in rechteckiger Plättchenform eingelagert ist. Ein solches Plättchen ist durchschnittlich  $1,7-2,3\mu$  lang,  $0,26-0,37\mu$  breit, und wie wir aus den Querschnittsbildern ersehen können  $0,06-0,08\mu$  dick.

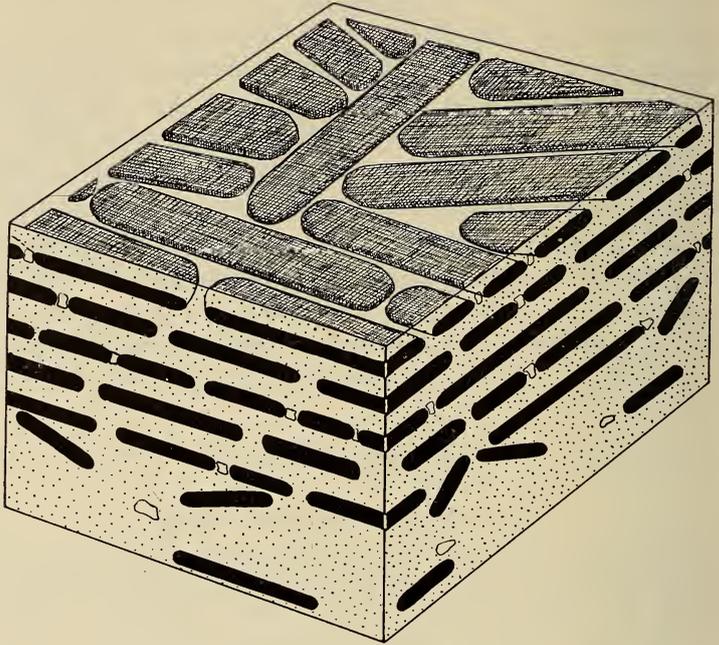


ABB. 2.

Raumschema der Lagerung der Melaninplättchen  
in der Aussenzone der Radien.

Aufsicht; Längsschnittsbild (links); Querschnittsbild (rechts);  
(Keratin: punktiert, Melanin: schwarz, Lufträume: weiss).

Die Lagerung der Plättchen ist keineswegs einheitlich. Zwar herrscht die Ausrichtung in der Längsachse der Radien vor (Tafel III, Fig. 5), hingegen treten oft Gruppen von mehreren Plättchen auf, die dazu schief bis senkrecht stehen (Tafel III, Fig. 6). Dadurch ist auch das unterschiedliche Quer- und Längsschnittsbild verständlich, wo das Plättchen quer oder schräg, in seltenen Fällen sogar längs getroffen werden kann. (Abb. 2)

#### IV. PHYSIKALISCHE ERKLÄRUNG DER FARBERZEUGENDEN STRUKTUR

Wie schon von vielen Forschern für alle schillernden Federn vermutet wurde, gelangt bei den Nektarvögeln das Phänomen der *Dünnblattfarben* zur Anwendung (Abb. 3).

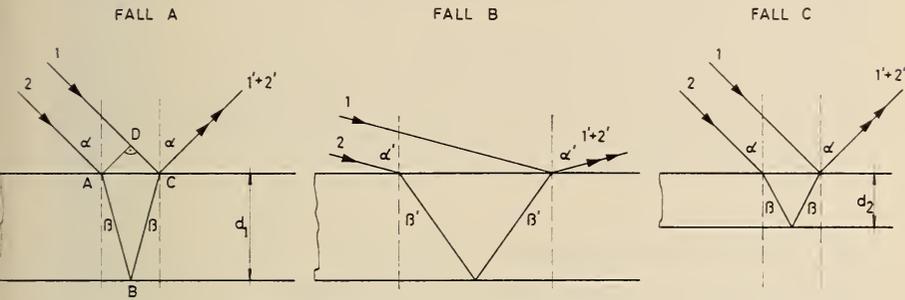


ABB. 3. — Interferenz an dünnen Blättchen.

Fällt weisses Licht auf ein dünnes Blättchen, so wird sowohl an der Ober- wie an der Unterseite eine Lichtkomponente reflektiert. Diese Strahlen gelangen zur *Interferenz*, da sie einen Gangunterschied aufweisen. Für diejenige Farbe, für welche der Gangunterschied eine Wellenlänge ( $\lambda$ ) oder ein Vielfaches ausmacht, tritt Verstärkung ein. Alle anderen Komponenten des weissen Lichtes werden geschwächt, im Falle der Phasenverschiebung um  $\lambda/2$  sogar ausgelöscht. Ändert sich der Einfallswinkel  $\alpha$  (Fall B) oder die Blättchendicke  $d$  (Fall C), so ändert sich auch die Wegdifferenz, es treten also andere Farben in Erscheinung. Die Wegdifferenz  $\Delta_{1,2}$  der Strahlen 1' und 2' lässt sich durch Anwendung der Trigonometrie und der Beziehung der Winkelfunktion im Brechungssatz berechnen und ergibt die Formel (1):  $\Delta_{1,2} = 2d \cos \beta$ . Bei der Berechnung der Gangdifferenz der Strahlen 1' und 2' müssen noch die folgenden physikalischen Eigenheiten des Lichtes berücksichtigt werden:

1. Im Medium mit dem Brechungsindex  $n$  wird die Wellenlänge verkürzt; d.h. es haben  $n$  mal mehr Wellenlängen Platz als in Luft.
2. Bei der Reflexion am optisch dichteren Milieu tritt ein Phasensprung von  $\pi$  (entspricht  $\lambda/2$ ) auf.

## V. AUSMESSUNG DER MELANINKORNDICKE UND DER ABSTÄNDE DER SCHICHTEN

Um das Phänomen der Dünnblatffarben auf die Schichten der Melaninplättchen anwenden zu können, müssen wir Schnitte verschiedenfarbiger Federn ausmessen und einander gegenüberstellen. Gemessen wurden:

1. Dicke der Melaninplättchen  $m$ .
2. Abstand der Melaninschichten von der Oberseite eines Plättchens zur Oberfläche des nächsten (für die erste Schicht  $d_1$ ; Durchschnitt der folgenden Schichten  $d_f$ ).

Von vielen Messungen wurden die Durchschnittswerte ermittelt und die Streuung  $\sigma$  angegeben. Die Keratinschicht, bis zur ersten Melaninlage, ist in den Tabellen nicht aufgeführt, da sie innerhalb derselben Farbe stark schwankt ( $0,03-0,08\mu$ ) und auch zwischen den einzelnen Farben keine direkte Beziehung besteht.

TABELLE 1.

*Ausmessung der Schichten (Werte in  $\mu$ )*

<i>N. sperata</i>	Farbe der Feder	Dicke der Melanin- plättchen $m$ in $\mu \pm \sigma$	Abstand der Schichten $d$ in $\mu \pm \sigma$	
			erster Schicht- abstand $d_1 \pm \sigma$	folgende Schicht- abstände $d_f \pm \sigma$
Kehle . .	rot-(violett)	$0,083 \pm 0,003$	$0,12 \pm 0,007$	$0,201 \pm 0,012$
Kopf (hin- ten) . .	grün	$0,066 \pm 0,006$	$0,13 \pm 0,004$	$0,167 \pm 0,009$
Bürzel . .	blau	$0,063 \pm 0,004$	$d_1: 0,095 \pm 0,006$ $d_2: 0,102 \pm 0,004$	$0,168 \pm 0,006$
<i>N. cuprea</i> Bürzel . .	kupferrot	$0,045 \pm 0,003$ $2m: 0,09 \pm 0,006$	$0,135 \pm 0,006$	$0,147 \pm 0,007$

Wir stellen fest, dass die Dicke der Melaninkörner  $m$  bei den verschiedenen Federn deutlich wechselt und zwar in direktem Zusammenhang mit der in Erscheinung tretenden Farbe (blau — am kleinsten; rot — am grössten) (Tafel IV, Fig. 7, 8, 9).

Ein Sonderfall zeigt *N. cuprea*, wo in der ersten und dritten Schicht zwei Melaninplättchen dicht aufeinander liegen, sodass die Dicke  $2m$  angegeben werden muss. (Tafel IV, Fig. 10)

Bei den Abständen  $d$  fällt beim Rot-Violett der Kehle ein geringes  $d_1$  zwischen den ersten beiden Schichten auf. Beim blauen Bürzel sind die ersten drei Schichten wesentlich enger als die folgenden, sodass  $d_1$  und  $d_2$  angegeben worden sind. Auch für die Abstände  $d$  besteht jedoch ein Zusammenhang mit der Farbe, wobei der geringste Abstand bei der blauen, der grösste bei der roten Feder auftritt (Tafel IV. Fig. 7-10).

## VI. ERKLÄRUNG DER ERZEUGUNG DER INTERFERENZFARBEN DURCH DIE SCHICHTEN DER MELANINPLÄTTCHEN

Die Anwendung der *Dünnblattheorie* auf die Schichten der Melaninplättchen der Nektarvögel, ergibt die in Abb. 4 dargestellte Situation.

Ein einfallender Strahl wird an der Oberfläche und an jeder weiteren Trennfläche (an den Punkten 1, 2, 3...) reflektiert. Die reflektierten Lichtkomponenten gelangen zur Interferenz, wobei die folgenden Faktoren entscheidend sind:

1. Plättchendicke ( $m$ ;  $d_1$ ,  $d_f$ )
2. Brechungsindex (Keratin  $n = 1,55$ , Melanin  $n \sim 2$ )
3. Phasensprung um  $\lambda/2$  bei der Reflexion am optisch dichteren Milieu (an den Punkten 1, 2, 4, 6...)
4. Intensität des reflektierten Lichtes.

Für die Berechnung wollen wir uns auf den Spezialfall des senkrecht einfallenden Lichtes ( $\cos \beta = 1$ ) beschränken. Die Intensität der reflektierten Lichtkomponenten ist für die Bewertung der tieferen Schichten und für die Interferenz allgemein entscheidend, denn nur Strahlen gleicher Intensität löschen sich vollständig

aus. Nach der *Fresnelschen Formel* für schwachabsorbierende Stoffe ergibt sich für senkrecht einfallendes Licht die Beziehung:

$$\text{Reflexionsvermögen} = \frac{\text{reflektierte Strahlenleistung}}{\text{einfallende Strahlenleistung}} = \left( \frac{n-1}{n+1} \right)^2$$

$$\left( n = \text{relativer Brechungsindex } n_{21} = \frac{n_2}{n_1} \right)$$

So lässt sich in erster Annäherung unter Vernachlässigung der Absorption, die in Abb. 4 angegebenen Prozentzahlen der reflektierten Lichtkomponenten im Ver-

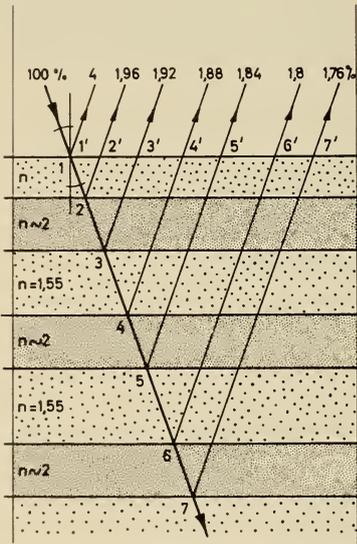


ABB. 4.

Schema der Reflexion des Lichtes an den Melaninschichten der Aussenzone, mit Angabe der Intensität. (Brechung und Absorption der Strahlen wurden vernachlässigt).

hältnis zum einfallenden Licht berechnen. Wir erkennen, dass die Intensitäten benachbarter Lichtkomponenten einander recht ähnlich sind, jedoch gegen die Tiefe langsam abnehmen.

1. Das erste Paar, welches wir berücksichtigen müssen, ist 2', 3' und unter analogen Bedingungen 4', 5' und folgende. Ihre Phasendifferenz setzt sich aus der Wegdifferenz (vergl. Formel (1) S. 805) und dem Phasensprung um  $\pi$  ( $= \lambda/2$ ) des Strahls 2' zusammen. Daraus ergibt sich die Formel für Verstärkung:

$$2nm \cos \beta = \lambda/2 (n \sim 2).$$

2. Ebenso können 2', 4' und unter gleichen Bedingungen 3', 5' zur Interferenz gelangen.

Im ersten Fall haben beide den Phasensprung, im zweiten Falle keine der Strahlen, sodass sich für Verstärkung die Formel ergibt:  $2 n d \cos \beta = \lambda (1,5 < n < 2)$ .

Da  $m, d < \lambda$  im betreffenden Medium, brauchen wir die weiteren Maxima nicht zu berücksichtigen. Für den Fall 2 muss zudem der Wert von  $n$  je nach den Anteilen der Wegstrecke an Keratin und

Melanin berechnet werden. Alle anderen Möglichkeiten der Interferenz fallen wegen zu kleiner Abstände ausser Betracht.

Setzen wir die gemessenen Werte (Tab. 1) in unsere Formeln ein, so ergeben sich die in Tabelle 2 dargestellten Maxima (Stellen vollständiger Auslöschung, um  $\lambda/2$  der Maxima verschoben).

TABELLE 2.

*Berechnete Werte für Verstärkung durch Interferenz an m und d bei senkrechtem Lichteinfall.*

Farbe <i>N. sperata</i>	Maxima durch Plättchen- dicke $m$ $\lambda$ in $m\mu$ (Farbe)	Maxima durch Abstände der Schichten $\lambda$ in $m\mu$ (Farbe)	
		$d_1$	$d_f$
Kehle: dunkelrot (+violett) . .	$664 \pm 24$ (rot)	( $n \sim 1,83$ ) $430 \pm 25$ (violett-blau)	( $n \sim 1,7$ ) $680 \pm 41$ (rot)
Kopf: grün . .	$528 \pm 48$ (grün)	( $n \sim 1,75$ ) $455 \pm 14$ (blau)	( $n \sim 1,63$ ) $545 \pm 30$ (grün)
Bürzel: blau . .	$505 \pm 32$ (grünblau)	( $n \sim 1,83$ ) $d_1: 350 \pm 21$ (dunkel) $d_2: 370 \pm 14$ (dunkel-violett)	( $n \sim 1,7$ ) $570 \pm 20$ (gelb)
<i>N. cuprea</i> Bürzel: kupfer- rot . . . . .	$360 \pm 24$ (violett) $720 \pm 48$ (rot)	( $n \sim 1,83$ ) $490 \pm 22$ (blaugrün)	( $n \sim 1,8$ ) $530 \pm 25$ (grün)

Alle diese Werte nehmen bei kleinerem Einfallswinkel  $\alpha$  ab, wobei zu berücksichtigen ist, dass der gebrochene Strahl einen wesentlich kleineren Winkel ( $\beta$ ) hat als der einfallende. Die Werte müssen daher mit  $\cos \beta$  multipliziert werden. Bei  $\alpha = 90^\circ$  wird  $\beta$  in Keratin  $42^\circ$  ( $\cos \beta = 0,74$ ), in Melanin  $30^\circ$  ( $\cos \beta = 0,866$ ). Es muss dabei noch berücksichtigt werden, dass bei  $\alpha = 85^\circ$  an

der Oberfläche des Radius, beim Eintritt in das Keratin, schon über 60% des einfallenden Lichtes reflektiert werden, sodass in diesem Fall keine intensive Farbwirkung mehr auftritt. Daraus folgt, dass für intensive Farberzeugung nur wenig tiefere Werte möglich sind, als sie in Tab. 2 für senkrechtes Licht berechnet wurden.

Die vom Federstrahl reflektierten Farben setzen sich nun aus den in Tab. 2 errechneten Komponenten zusammen und müssen als *Mischfarbe* verstanden werden. Die Verstärkungen an den Melaninplättchen ( $m$ ) addieren sich je nach Anzahl der Schichten, sodass diese Maxima stark hervorgehoben werden. Die Interferenz an  $d_1$  wirkt sich nur einmal aus, aber mit grösserer Intensität als an den folgenden Schichten ( $d_f$ ), deren Wirkung sich jedoch addiert. Die Resultante lässt sich in einer ersten Näherung ermitteln, indem bei Annahme konstanter Intensität die Komponenten maximaler Verstärkung addiert und gemittelt werden. Um die Abnahme der Intensität bei Reflexion an den tieferen Schichten zu berücksichtigen, wurde die Wirkung der letzten Schicht vernachlässigt (Tab. 3).

TABELLE 3.

*Addition der Komponenten zur Mischfarbe (Näherung)  
für senkrechtes Licht (alle Werte in  $m\mu$ ).*

Feder <i>N. sperata</i>	Anzahl der Schichten	Anzahl Kompo- nenten an $m$	Anzahl Komponenten an $d$		Mischfarbe $\lambda$ in $m\mu$ (Farbe)
			$d_1$	$d_f$	
Kehle: rot-(vio- lett) . . . . .	5—6	4 × 664	1 × 430	2 × 680	640 (rot)
Kopf: grün . . .	5—7	5 × 528	1 × 455	3 × 585	540 (grün)
Bürzel: blau . .	6—7	5 × 505	1 × 350 1 × 370	2 × 570	475 (blau)
<i>N. cuprea</i> Bürzel: kupfer- rot . . . . .	3—4	2 × 720 1 × 360	1 × 490	1 × 530	560 (gelbgrün)

## VII. VERGLEICH MIT DEM ERSCHEINUNGSBILD DER FEDER

Die ermittelten Werte für die Mischfarbe zeigen eine deutliche Uebereinstimmung mit der Erscheinung der Feder bei senkrechtem Licht. Bei *N. cuprea* kommt jedoch das Gelbgrün der Mischfarbe nicht stark zur Geltung, da in der doppelten Melaninschicht die Absorption (Extinktion, proportional der Schichtdicke) des Lichtes wesentlich grösser ist. Daher tritt bei dieser Feder besonders das Rot der ersten Melaninschicht hervor. Diese Komponente wird durch das Gelbgrün der tieferen Schichten getrübt, sodass der Kupferfarbeneffekt entsteht.

Betrachten wir die Feder unter verschiedenem Einfallswinkel des Lichtes, so zeigt sich, dass bei senkrechter Beleuchtung die intensivste Färbung auftritt, jedoch bei  $\alpha = 80\%$  eine Verdunkelung, sowie eine Zunahme der Weisskomponente (Oberflächenreflexion am Keratin: 40%) auftritt. Bei  $\alpha = 60\%$  sind an einigen Stellen die Komponenten von  $d_1$  als reine Farben zu sehen. So tritt im Rot der Kehle von *N. sperata* ein deutliches Violett auf. Bei senkrechtem Lichteinfall gelangen die tieferen Schichten am besten zur Geltung, sodass im Grün der Hinterkopffedern eine Gelbkomponente ( $d_f$ ) klar hervortritt. Da die Federästchen eine Krümmung besitzen und auch nicht präzis in derselben Ebene liegen, tritt bei makroskopischer Untersuchung einer Feder stets wieder eine Mischung, der zum Teil nach obigen Angaben getrennten Farbkomponenten, auf. So erscheint bei der Betrachtung des ganzen Vogels Bürzel, Kopf und Kehle in einer einheitlichen Farbe (Mischfarbe aller Komponenten) oder dunkel (flacher Einfallswinkel mit geringer Intensität der Farbreflexion).

## VIII. DISKUSSION

Beim *Kolibri* erzeugen die Melaninkörner allein (durch Dicke des Melanins und der eingeschlossenen Luftschicht) die Interferenzfarben. Bei den *Nectariniidae* tritt hingegen zur Dicke der kompakten Melaninplättchen ihre Lagerung zu Schichten mit bestimmtem

Abstand im Keratin der Aussenzone der Radien hinzu. Diese Erscheinung, wobei nicht nur der Bau der Melaninkörner, sondern eine präzise geordnete Einlagerung im Keratin zur Farberzeugung beiträgt, ist in reiner Form beim Pfau (*Pavo cristatus* L.) verwirklicht (DURRER, 1962). Dort sind ebenfalls nur in der Aussenzone der Radien Melaninstäbe von  $1\mu$  Länge und  $0,1\mu$  Durchmesser zu einem *Raumgitter* angeordnet. Durch *Beugung* an den kleinen Teilchen werden Lichtkomponenten reflektiert, welche je nach Abstand der Gitterebene Interferenzfarben erzeugen. Für *Lophophorus* (SCHMIDT und RUSKA, 1962) wird eine ähnliche Wirkung vermutet, nur sind dort die Melaninstäbe, wie auch bei den Kolibris, mit Luft gefüllt. Bei den Nektarvögeln konnten wir nun ein reine Anwendung des *Dünnblattphänomens* (ohne Lufteinschlüsse) zur Erzeugung der Interferenzfarben nachweisen. Dabei können raffinierte Mischeffekte erreicht werden, indem zur Interferenzfarbe, erzeugt durch die Melaninplättchendicke, durch verschiedene Abstände der Schichten, andere Farbkomponenten addiert werden. Erstaunlich ist, wie bei *N. cuprea* durch Kombination zweier violett erzeugenden Plättchen eine Rotfärbung erreicht wird (Taf. IV, Fig. 10).

Wir wollen an dieser Stelle noch darauf hinweisen, dass der Federkeim nach jeder Mauser diese farberzeugende Struktur mit höchster Präzision (erforderliche Genauigkeit besser als  $0,01\mu$ ) neu bildet.

Es darf als erstaunliches Phänomen angesehen werden, dass zur Erzeugung der Erscheinung des Schillers, bei jeder der bis jetzt untersuchten Vogelgruppen, eine andersartige Struktur als Grundlage der Interferenzerscheinungen gefunden wurde.

## IX. ZUSAMMENFASSUNG

Der Schiller der Nektarvögel entsteht durch Anwendung des Dünnblattphänomens auf die Lagerung der plättchenförmigen Melaninkörner zu Schichten in der Aussenzone der Radien. Dabei werden aus dem weissen Licht, durch Interferenz erzeugt an den verschiedenen dicken Melaninplättchen, sowie auch durch bestimmte Abstände der Schichten, Farben hervorgehoben, die sich Überlagern und als Mischfarbe reflektiert werden.

## LITERATUR

- DURRER, H. 1962. *Schillerfarben beim Pfau (Pavo cristatus L.)*. Verhandl. Naturf. Ges. Basel, 73: 204-224.
- ELSÄSSER, Th. 1925. *Die Struktur schillernder Federn*. J.F. Orn. 73: 337-389.
- GREENEWALT, C. H. BRANDT, W. and FRIEL, D. D. 1960. *The iridescent colours of hummingbird feathers*. Proc. Americ. Soc. 104: 249-253.
- PORTMANN, A. 1948/60. *Die Tiergestalt*. Basel.
- 1960. *Neue Wege der Biologie*. München.
- SCHMIDT, W. J. 1952. *Wie entstehen die Schillerfarben der Federn*. Natw. 39: 313-318.
- SCHMIDT, W. J. und RUSKA H. 1962. *Ueber das schillernde Federmelanin bei Heliangelus und Lophophorus*. Z. Zellforsch. 57: 1-36.

---

H. DURRER, Zoologische Anstalt der Universität Basel.

W. VILLIGER, Labor für Elektronenmikroskopie der Universität Basel.

---

## TEXT ZU DEN TAFELN

## TAFEL I

## FIG. 1.

Querschnitt durch einen Radius von *N. sperata*. Bürzel, *blau*.  
Vergrößerung 3500 x.

## FIG. 2.

Querschnitt durch einen Radius von *N. sperata*. Bürzel, *blau*.  
Vergrößerung: 30 000 x.

## TAFEL II.

## FIG. 3.

Querschnitt durch einen Radius von *N. sperata*. Bürzel, *blau*.  
Vergrößerung: 25 000 x.

## FIG. 4.

Längsschnitt (L, Abb. 1) eines Radius von *N. sperata* durch die Region  
einer Zellgrenze. Hinterkopf, *grün*. Vergrößerung: 30 000 x.

## TAFEL III.

## FIG. 5.

Flächenschnitt (F, Abb. 1) durch einen Radius von *N. sperata*.  
Hinterkopf, *grün*. Vergrößerung: 25 000 x.

## FIG. 6.

Flächenschnitt (F, Abb. 1) durch einen Radius von *N. sperata*.  
Hinterkopf, *grün*. Vergrößerung: 25 000 x.

## TAFEL IV.

Gegenüberstellung der *Querschnitte* durch Radien verschiedenfarbiger Federn.  
Vergrößerung: 50 000 x.

## FIG. 7.

*N. sperata*. Bürzel, *blau* (50 000).

## FIG. 8.

*N. sperata*. Hinterkopf, *grün* (50 000).

## FIG. 9.

*N. sperata*. Kehle, *rot* (+ *violett*) (50 000).

## FIG. 10.

*N. cuprea*. Bürzel, *kupferrot* (50 000).

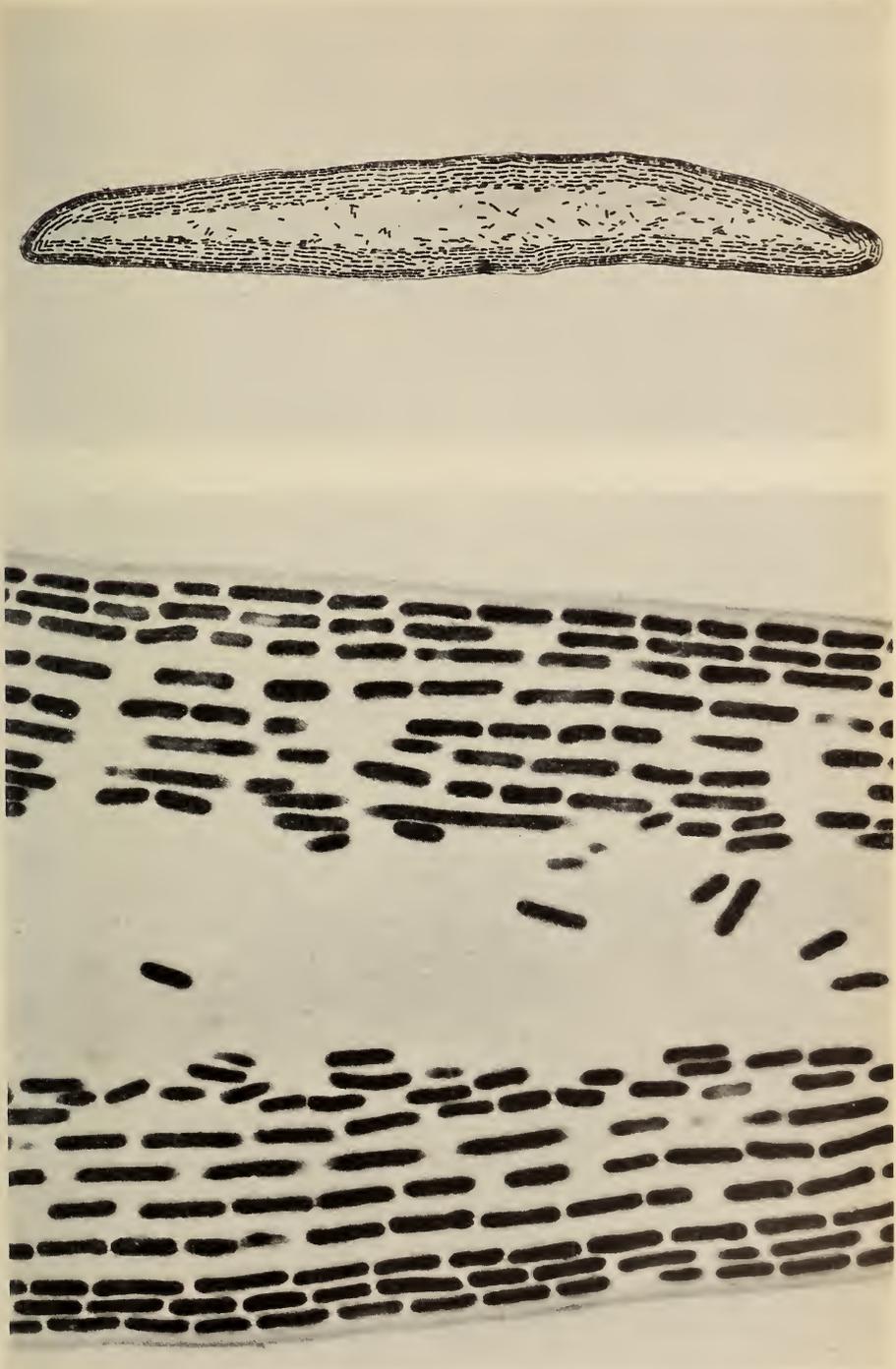


FIG. 1 und 2

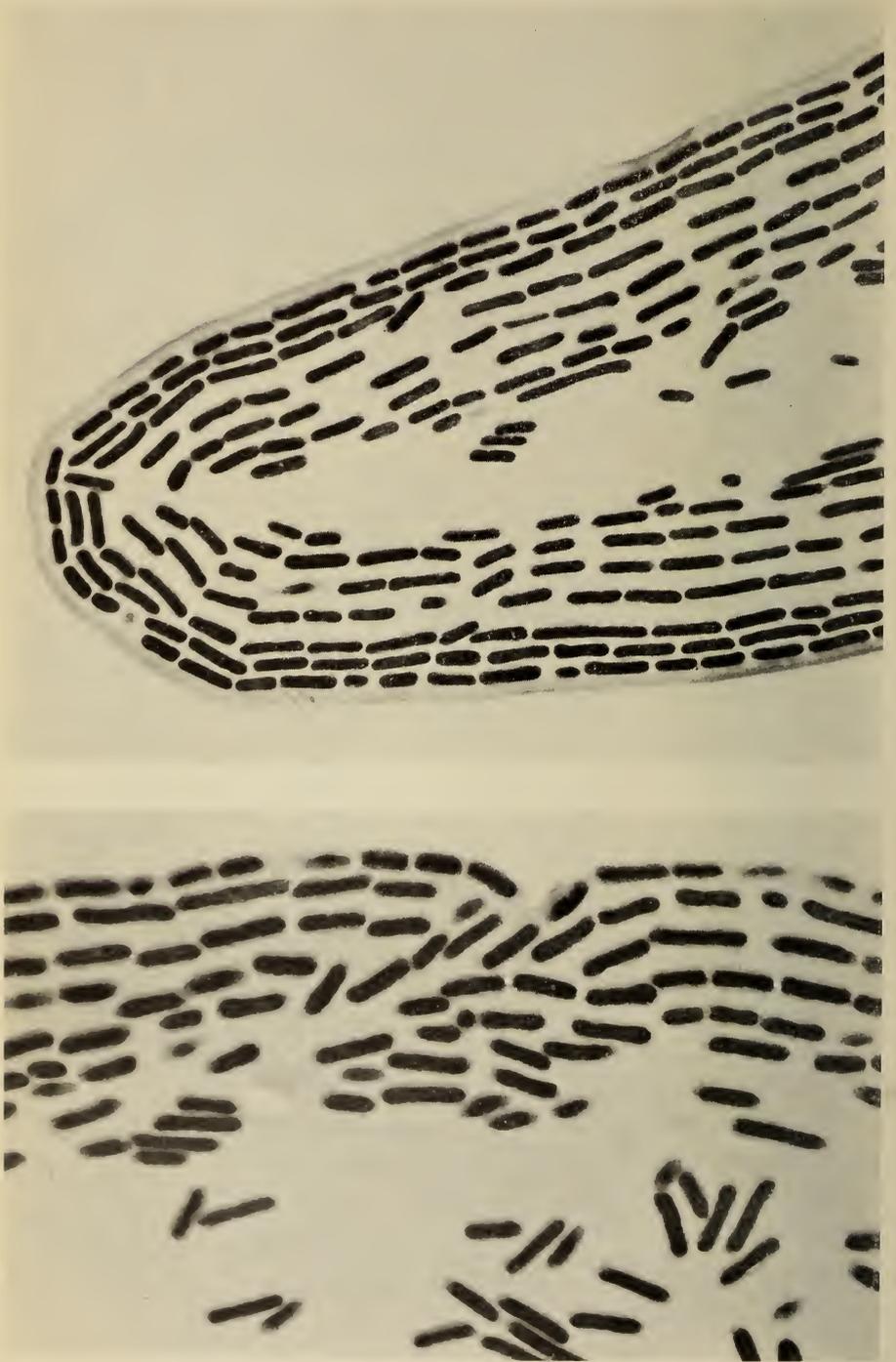
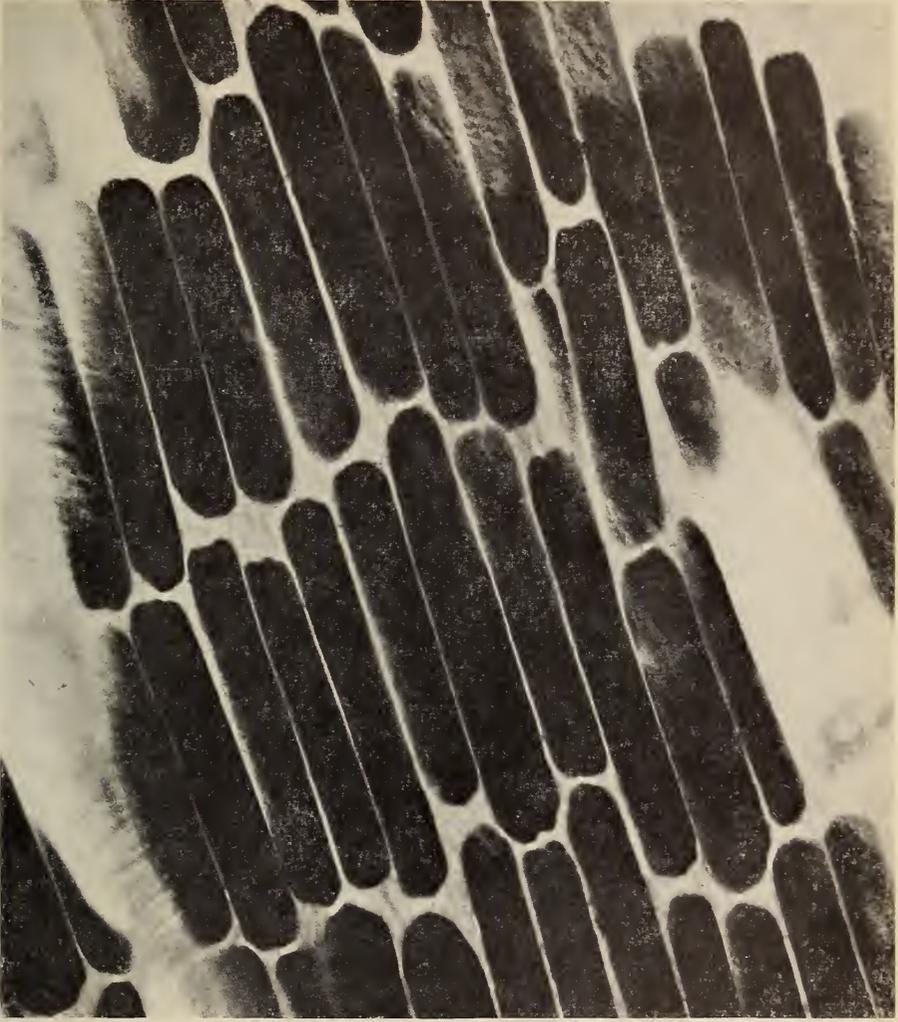
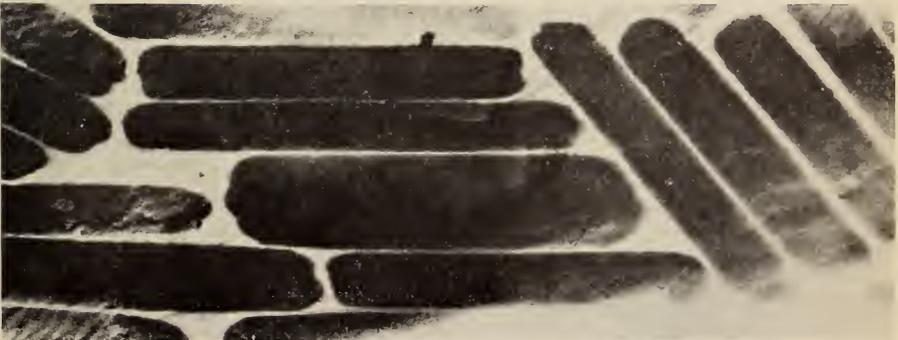


FIG. 3 und 4



5



6

FIG. 5 und 6

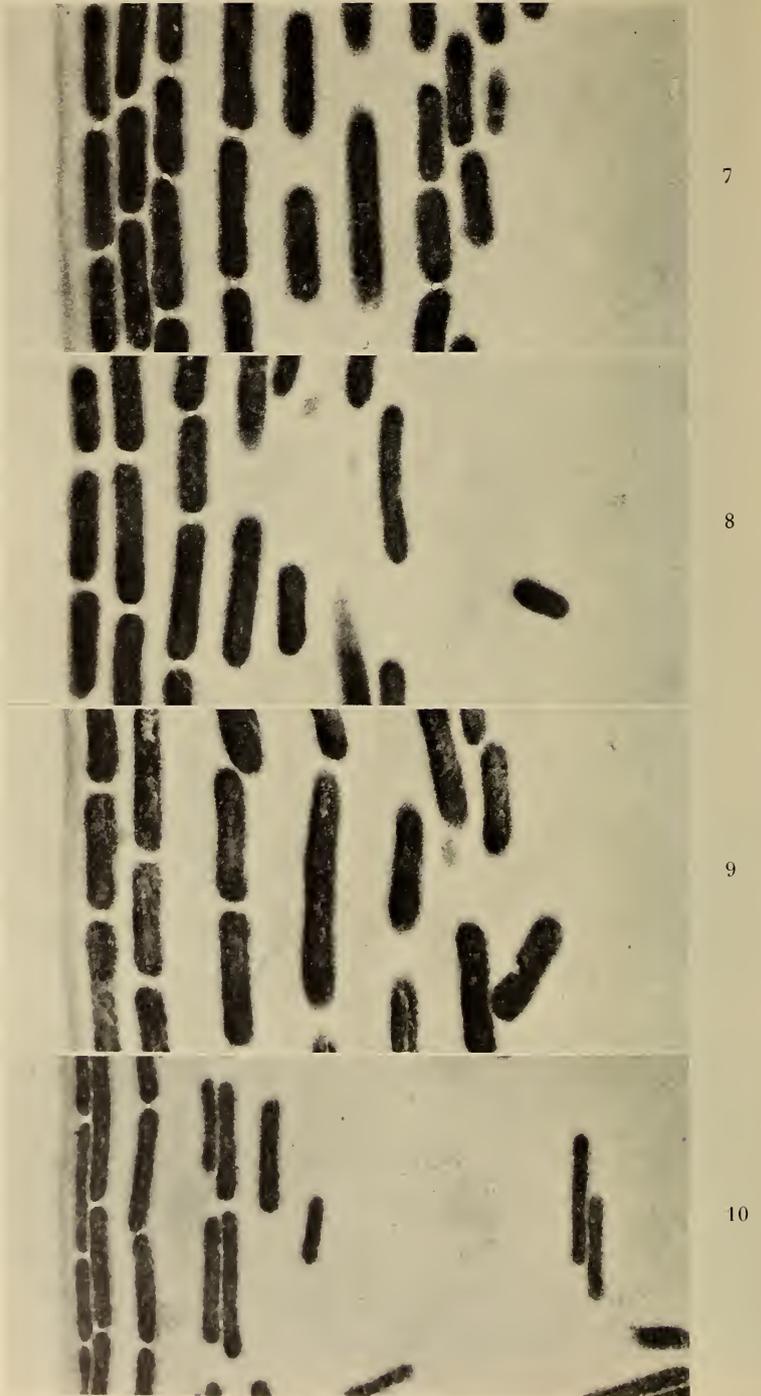


FIG. 7, 8, 9 und 10

N° 19.	R. KOCH und H. BURLA, Ausbreitungsleistungen von <i>Drosophila subobscura</i> und <i>Drosophila obscura</i> im Laboratoriumsversuch. (Mit 8 Abbildungen) . . . . .	325
N° 20.	H. MISLIN und D. RATHENOW, Experimentelle Untersuchungen über die Bewegungskoordination der Lymphangione ( <i>Cavia porcellus</i> L.). (Mit 7 Textabbildungen) . . . . .	334
N° 21.	U. RAHM, Biologie und Verbreitung des afrikanischen Quastenstachlers <i>Atherurus africanus</i> Gray ( <i>Hystricomorpha</i> ). (Mit 12 Abbildungen) . . . . .	344
N° 22.	U. RAHM, Film sur <i>Micropotamogale ruwenzorii</i> ( <i>Insectivora</i> ) . . . . .	359
N° 23.	H. SÄGESSER und W. HUBER, Die Verkeilung der Frontalnaht beim Reh ( <i>Capreolus capreolus</i> ). (Mit 6 Textabbildungen) . . . . .	360
N° 24.	Bruno SORACREPPA, Oekologische Beobachtungen an Schnecken im Sihltal . . . . .	370
N° 25.	René CAMENZIND, Untersuchungen über die bisexuelle Fortpflanzung einer paedogenetischen Gallmücke. (Mit einer Textabbildung) . . . . .	377
N° 26.	Georges DUBOIS, Contribution à l'étude des Trématodes de Chiroptères. Avec 8 figures dans le texte . . . . .	000
N° 27.	Regula Dorothea GLOOR, Untersuchungen über die Wirkung der Letalfaktoren <i>l 52</i> und <i>l 8</i> von <i>Drosophila melanogaster</i> . Mit 20 Textabbildungen . . . . .	410
N° 28.	Marguerite NARBEL-HOFSTETTER, Le croisement des espèces parthénogénétique et bisexuée chez <i>Luffia</i> (Lépidoptère Psychide). Les élevages et leur résultats. Avec 6 figures dans le texte . . . . .	465
N° 29.	G. PILLERI, Vergleichend-anatomische Untersuchungen am Gehirn von <i>Lophiomys</i> , <i>Talera</i> , <i>Brachyuromys</i> und <i>Petromus</i> ( <i>Mammalia</i> , <i>Rodentia</i> ). Mit 6 Textabbildungen . . . . .	481
N° 30.	Pio FIORONI, Die embryonale Entwicklung der Kölliker'schen Organe von <i>Octopus vulgaris</i> Lam. Mit 8 Textabbildungen . . . . .	497
N° 31.	Friedrich F. STENDEL, Untersuchungen am Kopf, besonders am Bänderapparat, des Sterlets ( <i>Acipenser ruthenus</i> ). Mit 17 Textabbildungen . . . . .	513
N° 32.	Luise SCHMEKEL, Embryonale und frühe postembryonale Erythropoiese in Leber, Milz, Dottersack und Knochenmark der Vögel. Mit 20 Textabbildungen und 10 Tabellen . . . . .	559
N° 33.	R. MARTIN, Entwicklungszeiten des Zentralnervensystems von Nagern mit Nesthocker- und Nestflüchterontogenese ( <i>Cavia cobaya</i> Schreb. und <i>Rattus norvegicus</i> Erxleben). (Mit 19 Textabbildungen) . . . . .	617
N° 34.	J. S. MACKIEWICZ, Systematic position of <i>Caryiophyllaeus fuhrmanni</i> Szidat, 1937 and <i>Lytocestus alestes</i> Lynsdale, 1956 (Cestoidea: Caryophyllidea) . . . . .	729
N° 35.	G. PILLERI und A. WANDELER, Zur Entwicklung der Körperform der <i>Cetacea</i> ( <i>Mammalia</i> ). (Mit 15 Textabbildungen) . . . . .	737
N° 36.	R. L. HOFFMAN, Studies on spiroboloid millipeds. IV. Systematic and nomenclatorial notes on the family Pachybolidae. (With 20 text-figures) . . . . .	759
N° 37.	H. GISIN et M. M. DA GAMA, Les Seira des environs de Genève (Insecta, Collembola). (Avec 7 figures dans le texte) . . . . .	785
N° 38.	H. DURRER und W. VILLIGER, Schillerfarben der Nektarvögel ( <i>Nectariniidae</i> ). Eine elektronenmikroskopische Untersuchung an <i>Nectarinia sperata</i> <i>brasiliiana</i> (Gm)-Sumatra und <i>Nectarinia cuprea sept-ntrionalis</i> (Vincent)-Luluabourg, Kasai, Kongo). (Mit 4 Abbildungen, 3 Tabellen, 4 Tafeln) . . . . .	801

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, BRANCHIOBELLES 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<sup>re</sup> partie. — FOSSILES — 1 vol. 4<sup>o</sup> avec 117 planches.

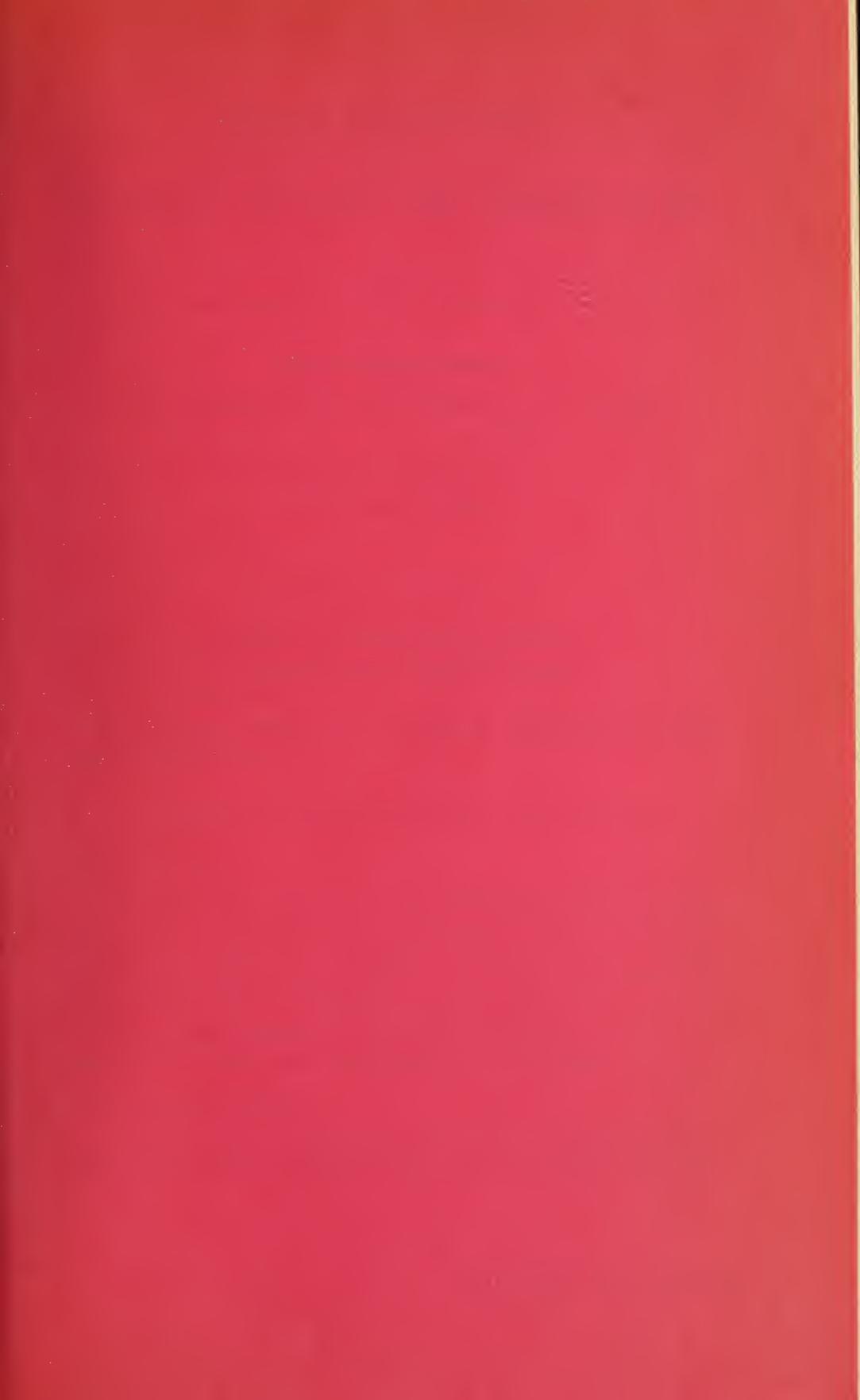
Fr. 300.—

---

COLLEMBOLAFAUNA EUROPAS von H. GISIN

312 Seiten, 554 Abbildungen

Fr. 24.—





# BULLETIN-ANNEXE

DE LA

# REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

1962

## Jahresversammlung der Schweizerischen Zoologischen Gesellschaft

abgehalten in Bern, den 10. und 11. März 1962

unter dem Vorsitz von

**Prof. Dr. M. Lüscher**

### GESCHÄFTSSITZUNG

**Samstag, den 10. März 1962, 14.30 Uhr**

im Naturhistorischen Museum in Bern.

Der Präsident begrüsst die Anwesenden und heisst sie in Bern herzlich willkommen.

#### 1. BERICHT DES PRÄSIDENTEN FÜR DAS JAHR 1961

##### *Mitgliederbestand.*

Im Jahre 1961 verloren wir vier langjährige Mitglieder durch den Tod: die Herren Prof. Dr. F. Baumann, Thun, Dr. Gotthold Steiner, Puerto Rico, Dr. L. Zehntner, Reigoldswil und Fräulein Dr. J. Piquet, Genf. Ausserdem ist im Januar 1962 unser verdientes Mitglied Herr Prof. Dr. Ed. Handschin gestorben.

Einem Austritt stehen 14 Neuaufnahmen gegenüber. Am 31. Dezember 1961 zählte unsere Gesellschaft 250 Mitglieder.

##### *Wissenschaftliche Tätigkeit.*

Die Jahresversammlung fand am 18. und 19. März in Neuchâtel unter dem Vorsitz von Herrn Prof. Dr. J. G. Baer statt. Ein

SMITHSONIAN  
INSTITUTION SEP 20 1962

Symposium über die jahreszeitlichen Ortsveränderungen der Tiere wurde von Herrn Prof. Dr. Fr. Bourlière, Paris, eingeleitet. Neben 7 Referaten im Rahmen des Symposiums wurden 18 weitere Kurzreferate gehalten.

Die Herbstversammlung wurde anlässlich der Tagung der S.N.G. am 23. September in Biel abgehalten. Es wurde ein Symposium mit 5 Referaten über «Form- und Musterbildung bei Tieren» unter dem Vorsitz von Herrn Prof. Dr. E. Hadorn abgehalten. In der anschliessenden Sektionssitzung unter dem Vorsitz von Herrn Prof. Dr. S. Rosin wurden 5 Kurzreferate gehalten.

#### *Revue Suisse de Zoologie.*

Der 68. Band in 4 Heften erschien mit insgesamt 42 Arbeiten auf 974 Seiten. Der *Revue Suisse de Zoologie* wurde die Bundessubvention von Fr. 4500.— und ein Betrag von Fr. 600.— aus den regulären Einnahmen unserer Gesellschaft zugesprochen.

#### *Subventionen.*

Ausser dem Betrag von Fr. 600.— an die *Revue Suisse de Zoologie* richtete unsere Gesellschaft Subventionen von je Fr. 200.— an die ornithologische Station Sempach und an das Centre Suisse in Adiopodoumé aus.

#### *Biologische Station Roscoff und Zoologische Station Neapel.*

Der Arbeitsplatz in Neapel wurde im Berichtsjahr wie folgt benützt: 20. Februar bis Mitte Mai: Prof. Dr. F. Baltzer (Bern); 30. März bis 16. April: Frau Dr. Chen (Zürich). Die Arbeiten dieser Gruppe galten der Embryonalentwicklung und Synthese der Nukleinsäuren von Seeigelbastardkeimen. Zusätzlich hat Herr Dr. P. Tardent die Respiration dieser Keime untersucht. Während mehrerer Monate hat cand. phil. D. von Schenek (Basel) unseren Arbeitsplatz benützt, um Untersuchungen über die Hydroidengattung *Aglaophenia* durchzuführen.

Zwei Schweizer Studierenden, Frl. Louissette Zaninetti und Herrn Georges Zelenka, die beide an der Universität Genf Biologie studieren, ist die Teilnahme am meeresbiologischen Kurs in Roscoff (16. August bis 20. September) ermöglicht worden.

In der Zeit vom 14. bis 16. April fand in Neapel eine Konferenz über finanzielle Unterstützung und Organisation der Zoologischen

Station statt. Herr Prof. Dr. F. Baltzer hat in Vertretung des Präsidenten, Herrn Prof. Dr. A. Portmann, unser Land an dieser Konferenz repräsentiert.

#### *Vogelwarte Sempach.*

Die Beringungstätigkeit ist neuerdings leicht angestiegen. Es wurden insgesamt über 78 000 Vögel beringt, wovon 14 500 auf dem Col de Bretolet. Dort wurde zum erstenmal in der Schweiz der Gelbbraune Laubsänger (*Phylloscopus inornatus*) festgestellt. Von 1000 gefangenen Vögeln wurden Blutausstriche gemacht, die im Schweizerischen Tropeninstitut in Basel auf Blutparasiten untersucht werden. Nachdem der Schweizerische Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung einen weiteren Kredit für die Zugsforschung auf dem Col de Bretolet zur Verfügung stellt, ist die Arbeit auf dieser so wichtigen Feldstation der Vogelwarte bis 1963 sichergestellt.

Das Sammelwerk «Die Brutvögel der Schweiz» konnte im Manuskript der Druckerei abgeliefert werden. Das Buch wird im Mai 1962 erscheinen können.

Bei Bergamo (Norditalien), Ottenby und Falsterbo (Südschweden) wurden Vogelfangstationen besucht. Tot gefundene Vögel konnten für die Sammlungen verschiedener Naturhistorischer Museen vermittelt werden. In üblicher Weise wurde das Vortragswesen gepflegt. Etwa 5000 Personen besuchten die Vogelwarte.

#### *Forschungsstation von Adiopodoumé an der Elfenbeinküste.*

Zum grossen Vorteil für Instrumente und Forscher wurde das Laboratorium ganz klimatisiert. Die Bedeutung der Station im Rahmen der technischen Hilfe der Schweiz an die Elfenbeinküste wird eingehend geprüft und wird Gegenstand von Vorschlägen an die Schweizerische Regierung sein.

Herr Dr. Aeschlimann hat seine Forschungen über Zecken fortgesetzt. Ein Musikwissenschaftler und ein Botaniker haben die Station benützt. Zwei Zoologen, die Herren Dr. E. Ernst und R. Gisler begaben sich an die Station, um Untersuchungen an Termiten anzustellen.

Herr Dr. Aeschlimann, dessen Aufenthalt zu Ende geht, wird durch Herrn Dr. R. Eckert von Basel ersetzt werden.

*Schweizerischer Nationalpark.*

Die Nationalparkkommission beklagt den Verlust von Herrn Prof. Dr. Ed. Handschin, ihres früheren Präsidenten, der seit 45 Jahren als Redaktor und wissenschaftlicher Mitarbeiter wirkte.

Folgende Publikationen sind erschienen: von R.B. Benson « Hymenoptera symphyta » (34 S., 4 Abb.) und von R. Schloeth « Markierung und erste Beobachtungen von markiertem Rotwild » (32 S., 18 Abb., 3 Tabellen). Im Jahre 1962 sollen folgende Publikationen erscheinen: von R. Border « Tysanopteren », von E. Dottrens « *Microtus nivalis* und *M. arvalis* », von Ed. Handschin « Coleopteren » und von H. Zoller « Katalog der Flora des Nationalparkes ».

Acht Zoologen haben während total 150 Tagen ihre Forschungen betrieben. Ausserdem haben die Herren Prof. R. Matthey und A. Meylan im Hinblick auf cytogenetische Untersuchungen *Sorex araneus* gesammelt.

Für Einzelheiten sei auf den in den Verhandlungen der S.N.G. erscheinenden ausführlichen Bericht verwiesen. Es sei jedoch hier noch erwähnt, dass die Untersuchungen von R. Schloeth über das Verhalten des Hirsches erfreuliche Fortschritte machen und dank eines Beitrags des Nationalfonds fortgesetzt werden können. Bis jetzt konnten 46 Tiere markiert werden, und zwar 23 Kühe mit einem Halsband und 23 Böcke mit Ohrmarken. Es ist jetzt möglich, genauere Angaben über Wanderungen zu machen. So wurde beispielsweise festgestellt, dass zwei junge, im Winter markierte Böcke 65 und 100 km vom Markierungsort entfernt erlegt wurden.

2. RAPPORT DU TRÉSORIER

*Bilan au 31 décembre 1961*

<i>Actif</i>			<i>Passif</i>
Caisse . . . . .	34,70	Pour balance	5.760,82
Chèques postaux . . .	715,57		
Livret de dépôts . . .	4.952,65		
Caisse du comité annuel	57,90		
	<u>5.760,82</u>		<u>5.760,82</u>
Capital au 31 décembre 1960 . . . . .			5.359,71
Augmentation . . . . .			401,11
Capital au 31 décembre 1961 . . . . .			<u>5.760,82</u>

*Compte de profits et pertes en 1961*

*Recettes*

Cotisations . . . . .	2.161.—
Subside fédéral . . . . .	4.500.—
Intérêts . . . . .	102,71
	<u>6.763,71</u>

*Dépenses*

Subside fédéral à <i>Revue suisse de Zoologie</i> . . . . .	4.500.—
Subside S.S.Z. à <i>Revue suisse de Zoologie</i> . . . . .	600.—
Subside à Vogelwarte Sempach . . . . .	200.—
Subside à C.S.R.S.Adiopodoumé . . . . .	200.—
Tirage à part <i>Revue suisse de Zoologie</i> . . . . .	492.—
Frais généraux . . . . .	370,60
Solde en augmentation du capital . . . . .	401,11
	<u>6.763,71</u>

Le trésorier: E. BINDER

3. RAPPORT DES VÉRIFICATEURS DE COMPTES

En exécution du mandat qui nous a été confié, nous avons procédé ce jour à la vérification des comptes de la Société suisse de Zoologie pour l'année 1961.

Après examen des pièces comptables nous avons constaté la concordance des soldes du compte de chèques postaux et du livret de dépôts avec les postes du bilan et vérifié la justification des dépenses.

Nous avons reconnu les comptes exacts et invitons l'Assemblée générale à en donner décharge au trésorier avec remerciements pour sa gestion.

Les vérificateurs de comptes:

Genève, le 8 janvier 1962.

Gérard de HALLER  
Hermann GISIN.

4. PROPOSITION DE BUDGET POUR 1962

La Société faisant encore une fois un boni, il n'y a pas lieu d'augmenter le montant des cotisations. En le maintenant à Fr.14.— et 7.—, on peut prévoir le budget suivant:

*Recettes*

Cotisations . . . . .	2.100.—
Subside fédéral . . . . .	4.500.—
Intérêts . . . . .	100.—
	<hr/>
	6.700.—

*Dépenses*

Subside fédéral à <i>Revue suisse de Zoologie</i> . . . . .	4.500.—
Subside S.S.Z. à <i>Revue suisse de Zoologie</i> . . . . .	600.—
Subside à Vogelwarte Sempach . . . . .	200.—
Subside à C.S.R.S. Adiopodoumé . . . . .	200.—
Tirage à part <i>Revue</i> . . . . .	600.—
Frais généraux . . . . .	600.—
	<hr/>
	6.700.—

5. NEUE MITGLIEDER

Bruno SORACREPPA, cand. phil., Zürich; Rudolf KOCH, cand. phil., Zürich; Dr. Rolf LOOSLI, Basel; Prof. Anthony William BLACKLER, Genève; Dr. Michael BALLS, Genève; Fred KURT, cand. phil., Zürich; Rudolf HEUSSER, cand. phil., Zürich und René HONEGGER, cand. phil., Zürich.

6. WAHL DES NEUEN JAHRESVORSTANDES

Prof. Kälin bittet uns aus Gesundheitsrücksichten und wegen dringender Umstellungen im Institut von Freiburg, auf die Wahl von Freiburg als Tagungsort für 1963 zu verzichten. Er wird aber die Gesellschaft sehr gerne 1964 empfangen.

Turnusgemäss ist es nach Freiburg an Genf, den neuen Vorstand zu stellen. Gewählt werden:

- Präsident: Prof. Dr. M. Fischberg
- Vizepräsident: Dr. E. Dottrens
- Sekretär: Prof. Dr. H. J. Huggel

7. WAHL DES KASSIERS UND DER RECHNUNGSREVISOREN

Der Kassier, Herr Dr. E. Binder bittet uns, seinen Rücktritt zu genehmigen. Wir verdanken seine vorzügliche Rechnungsführung während vieler Jahre.

Als neuer Kassier hat sich zur Verfügung gestellt: Herr Dr. H.D. Volkart, Basel. Die Wahl wird durch Akklamation bestätigt.

Als Rechnungsrevisoren werden Herr Prof. Dr. H. Nüesch und Herr Dr. M. Reiff gewählt.

## 8. VARIA

Der abtretende Kassier bittet besonders die jüngeren Mitglieder, die dem Ortswechsel mehr unterworfen sind als die älteren, ihre Adressenänderungen jeweils dem Kassier zu melden. Sie würden ihm damit viel Zeitverlust ersparen.

Herr Prof. HADORN bittet die Jungmitglieder, ihren Studienabschluss ebenfalls dem Kassier zu melden, damit sie ordnungsgemäss als Altmitglieder registriert werden können.

Herr Prof. H. MISLIN regt die Schaffung eines Preises für bemerkenswerte Arbeiten auf dem Gebiete der Zoologie an. Er begründet seinen Vorschlag damit, dass bei den meisten Preisen medizinische Gesichtspunkte mitspielen, dass aber auch Forscher, die rein zoologisch arbeiten, eine Aufmunterung verdienen würden.

Wie Herr Prof. J.-G. BAER berichtet, wurde früher ein solcher Preis vergeben. Er begrüsst die Anregung, weist aber auf die Vermögenslage der Gesellschaft hin, die es kaum erlaube, regelmässig einen Preis auszusetzen.

Herr Prof. MISLIN möchte erfahren, weshalb das Verhandlungsheft der *Revue suisse de Zoologie* jeweils so spät erscheint. Der Redaktor, Herr Dr. E. DOTRENS versichert, dass er sich immer bemühe, das fragliche Heft so rasch als möglich in Druck zu geben, dass jedoch die Druckerei dauernd überlastet sei, was mit den Aufträgen der vielen internationalen Organisationen, die in Genf tagen oder dort ansässig sind, zusammenhänge. Auch die Herren Autoren treffe jeweils eine Schuld, weil sie die Probeabzüge nicht prompt zurücksenden.

## WISSENSCHAFTLICHE SITZUNGEN

Samstag, den 10. März, im Naturhistorischen Museum

15.00 Uhr: Mitteilungen:

1. P. S. CHEN, Zürich: Trennung der freien Aminosäuren und Peptide von Seeigeleiern mittels Ionenaustauschchromatographie.

2. E. HADORN UND D. BUCK, Zürich: Über Entwicklungsleistungen transplantierte Teilstücke von Flügelimaginalseiben von *Drosophila melanogaster*.
3. F. ENGELMANN, Mainz: Über die Steuerung der Corpora allata-Funktionen bei der Schabe *Leucophaea*.
4. A. W. BLACKLER, Genf: Transfer of primordial Germ Cells between two Subspecies of *Xenopus laevis*.
5. M. BALLS, Genf: Spontaneous Neoplasms in Amphibia.
6. EDW. FLÜCKIGER UND P. OPERSCHALL, Basel: Die funktionelle Reife der Neurohypophyse bei neugeborenen Nestflüchtern und Nesthockern.
7. H. MISLIN UND D. RATHENOW, Mainz: Experimentelle Untersuchungen über die Bewegungskoordination der Lymphangione (*Cavia porcellus*).

18.00 Uhr: Hauptvortrag von Prof. Dr. J. SCHWARTZKOPFF, München: Der Gehörsinn bei Insekten und Wirbeltieren.

Sonntag, den 11. März, im Naturhistorischen Museum

8.40 Uhr: Mitteilungen:

8. H. SÄGESSER UND W. HUBER, Bern: Die Verkeilung der Frontalnaht beim Reh (*Capreolus capreolus*).
9. B. SORACREPPA, Zürich: Oekologische Beobachtungen an Schnecken im Sihltal.
10. R. KOCH UND H. BURLA, Zürich: Ausbreitungsleistungen von *Drosophila subobscura* und *Drosophila obscura* im Laboratoriumsversuch.
11. H. R. HÄFELFINGER, Banyuls: Quelques faits concernant la nourriture chez *Favorinus branchialis* et *Stiliger vesiculosus* (*Mollusca-Opisthobranchiata*).
12. H. R. HÄFELFINGER, Banyuls: Versuche und Erfahrungen mit geklebten Aquarien.
13. R. CAMENZIND, Zürich: Untersuchungen über die bisexual Fortpflanzung einer pädogenetischen Gallmücke.
14. B. TSCHANZ, Bern: Über die Mutter-Kindbeziehung beim Mufflon.

15. H. HEDIGER, Zürich: Tierpsychologische Beobachtungen aus dem Terrarium des Zürcher Zoos.
16. J. BOVET, Lausanne: Mise en évidence d'un effet directionnel dans le retour au gîte des Rongeurs.
17. U. RAHM, Bukavu/Congo: Biologie und Verbreitung des afrikanischen Quastenstachlers *Atherurus africanus* (*Hystricomorpha*).
18. U. RAHM, Bukavu/Congo: Film sur *Micropotamogale ruwenzorii*, Insectivora (Réalisation Michel de Mévius et Ursula Rahm).

Etwa 65 Mitglieder und Gäste nahmen am Samstagabend am Nachtessen im Hotel Metropole teil. Der Präsident konnte die folgenden Gäste begrüßen: den Rektor der Universität Bern, Herrn Prof. H. v. Greyerz, den Dekan der phil.-nat. Fakultät, Herrn Prof. F. E. Lehmann, den Präsidenten des Nationalen Forschungsrates, Herrn Prof. A. v. Muralt, Herrn Dr. W. Küenzi, Direktor des Naturhistorischen Museums Bern und Herrn Prof. J. Schwartzkopff, München, den Referenten des Hauptvortrages. Ausser dem Jahrespräsidenten hielten Ansprachen die Herren Prof. H. v. Greyerz, F. E. Lehmann und A. v. Muralt.

Beim gemeinsamen Mittagessen vom Sonntag im Tierparkrestaurant Dählhölzli dankte der neugewählte Präsident, Prof. M. Fischberg dem scheidenden Jahresvorstand für seine Arbeit und lud die Mitglieder herzlich zur nächsten Jahresversammlung in Genf ein. Am Nachmittag liess sich eine Gruppe von Mitgliedern von Frau Prof. M. Meyer-Holzappel durch den Tierpark Dählhölzli führen.

Der Jahresvorstand:

M. LÜSCHER, *Präsident*

S. ROSIN, *Vize-Präsident*

W. HUBER, *Sekretär*

LISTE DES MEMBRES  
DE LA  
SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE

Mars 1962

---

**Président d'honneur:**

BALTZER, F., Prof. Dr., Zoolog. Institut, Sahlistr. 8, Bern.

**A. Membres à vie:**

\*NAEF, R.-M., Blümli matt, Thun.

\*SCHOTTÉ, Oscar Prof. Dr., Dept. of Biology, Amherst College, Amherst  
Mass., U.S.A.

**B. Membres ordinaires:**

AELLEN, Villy, Dr., Muséum d'Histoire naturelle, Genève.

<sup>1)</sup> \*AEPPLI, L., Frll., Hônggerstrasse 142, Zürich 10/37.

AESCHLIMANN, A., Dr., C.S.R.S. en Côte d'Ivoire, B.P. 1303, Abidjan  
(Côte d'Ivoire).

ALTHERR, E., Dr., prof. au Collège, Aigle (Vaud).

\*AMMANN, Hans, Dr., Brittnauerstr. 6, Zofingen.

\*ANDERS, Georges, Dr., Nonnerweg 7, Haren-Groningen (Niederlande).

\*ANDERS-BUCHER, Nelly, Fr. Dr., Letzistr. 46, Zürich 6.

ANDRES, Gert, Pd. Dr., Zool. Institut, Universität, Mainz (Deutschland).

AUBERT, J., Dr., Musée zoologique, Lausanne.

\*AUBERT, S., Prof., av. Fraisse, 12, Lausanne.

\*AUF DER MAUR, Paul, Dr., Hofstr. 89, Zürich.

\*BADER, C., Dr., Naturhistorisches Museum, Augustinergasse, Basel.

BAER, J. G., Prof. Dr., Institut de Zoologie, Université, Neuchâtel.

BALLS, Michael, Dr., Station de Zoologie expérimentale, 154, route de  
Malagnou, Genève.

BÄSCHLIN, C., Dr., Seminarlehrer, Kirschgartenweg, Aarau.

BAUMANN, J. A., Prof. Dr., Ecole de Médecine, Genève.

BAUMEISTER, L., Dr., St. Gallerring 87, Basel.

BEAUMONT (DE), J., Prof. Dr., Musée zoologique, Lausanne.

\*BECKER, Renate, Frll. Dr., Schweizergasse 49, Basel.

\*BENZ, G., Dr., Entomologisches Institut, E.T.H., Zürich.

<sup>1)</sup> \*BERGER, Heinz, Gymnasiallehrer, Bahnstrasse 79, Bern.

- \*BERNASCONI, Antonio Dr., Prof. a.d. Kantonsschule, Matthofring 11, Luzern.
- BESUCHET, C., Dr., Muséum d'Histoire naturelle, Genève.
- BINDER, E., Dr., chargé de cours, Muséum d'Histoire naturelle, Genève.
- \*BISCHLER, V., Mlle., Dr., 31 quai du Mont-Blanc, Genève.
- BLACKLER, Anthony William, Prof. Dr., Station de Zoologie expérimentale, 154, route de Malagnou, Genève.
- BLOCH-WEIL, S., Frau, Dr., Steinenring 19, Basel.
- BLUNTSCHLI, H., Prof. Dr., Aebistr. 9, Bern.
- \*BOLLINGER, Arno, dipl. Zool., Schützengraben 38, Basel.
- \*BÖNI-GEIGER, A., Dr., Gymnasiallehrer, In den Klosterreben 15, Basel.
- BOPP, Peter, Dr., Glaserbergstr. 82, Basel.
- \*BOVET, Jacques, D. ès sc., Institut de Pharmacologie, rue du Bugnon 21, Lausanne.
- 1) \*BOVET, Jaques, cand. phil., Institut de Zoologie, Université, Neuchâtel.
- BOVEY, P., Prof. Dr., Entomolog. Institut E.T.H., Zürich 6.
- BOVEY, René, Dr., Prangins (Vaud).
- BRETSCHER, Alfred, Dr., Sekundarlehrer, Grüneckweg 14, Bern.
- \*BRITSCHGI, H., Heinrich Wirristr. 10, Aarau.
- \*BRUHIN, Herbert, Dr., Äussere Baselstr. 225, Riehen, Basel.
- \*BRUNOLD, E., Frl., Dr., Zoolog. Institut E.T.H., Zürich 6.
- BÜCHI, Othmar, Dr., Conservateur du Musée d'hist. nat. Fribourg, 60 Vignettaz, Fribourg.
- 1) \*BUCK, Dieter, cand. phil., Frankengasse 12, Zürich 1.
- BURCKHARDT, Dietrich, Dr., Adlerstrasse 12, Basel.
- \*BURLA, Hans, Prof. Dr., Zoolog. Institut, Universität, Zürich 6.
- \*CHAROLLAIS, Etienne, Dr., ing. chim., 21, rue de Veyrier, Carouge (Genève).
- \*CHEN, Pei-Shen, Prof. Dr., Zoologisches Institut, Universität, Zürich 6.
- \*DELLA SANTA, Ed., professeur au Collège, Versoix, Genève.
- DOHRN, Peter, Dr., Stazione zoologica, Napoli, Italia.
- DOHRN, R., Prof. Dr., Stazione zoologica, Napoli, Italia.
- DOTTRENS, E., Dr., Directeur du Muséum d'Histoire naturelle, Genève.
- \*DROIN, Anne, M<sup>lle</sup>, Dr.
- DU BOIS, A.-M., Mlle., Dr., Laboratoire d'histologie, Ecole de médecine, Genève.
- DUBOIS, G., Dr., Grand'Rue 12, Corcelles, Neuchâtel.
- 1) \*EMCH, Monique, M<sup>lle</sup>, Laboratoire de Zoologie, Université, Lausanne.
- \*ENGELMANN, F., Dr., Zoologisches Institut der Johannes Gutenberg-Universität, Mainz, Deutschland.
- ERNST, Eberhard, Dr., Dürrenmattweg 84, Neuallschwil (Basel-Land).
- ESCHER, K., Prof. Dr., Hinterbergstr. 68, Zürich 7/44.
- \*EYMANN, Hermann, Dr., Schwarzenburgstr. 222, Liebefeld (Bern).
- FAES, H., Dr., anc. directeur Station fédérale essais viticoles, Montagnon, Lausanne.

- FANKHAUSER, G., Prof. Dr., Dept. of Zoology, Princeton University,  
Princeton, N.J., U.S.A.
- FERRIÈRE, Ch., Dr., 57 route de Florissant, Genève.
- \*FIEDLER, Walter, Dr.
- 1) \*FINSINGER, Franz, cand. phil., Lägerstr. 18, Zürich.
- \*FISCHBERG, Michael, Prof. Dr., Institut de Zoologie, Université, Genève.
- \*FLORIN, J., Dr., Haldenstrasse, Kronbühl (St. Gallen).
- FLÜCKIGER, Edward, P. D. Dr., Im Marteli 9, Binningen (Basel-Land).
- FORCART, L., Dr., Naturhist. Museum, Augustinergasse, Basel.
- 1) \*FRANK, Rudolf, cand. phil., Nennigkofen/Sol.
- FREYVOGEL, Dieter, Dr., Schützengraben 13, Basel.
- \*FRITZ, Walter, Dr., Grenzacherweg 128, Riehen (Basel).
- FRITZ-NIGGLI, Hedi, Frau, Prof. Dr., Belliararain 2, Zürich 38.
- FURRER, Martin, Gymnasiallehrer, Laupen (Bern).
- GACOND, René, stud. phil., 53 Valangines, Neuchâtel.
- GALLÉRA, J., Dr., Institut d'Anatomie, Ecole de Médecine, Genève.
- \*GANDER, Ralf, Dr., Weedstrasse, Heerbrugg (St. Gallen).
- 1) \*GAST, Rolf, cand. phil., Hauptgasse 17, Büren a.A.
- 1) \*GEIGER, Hansruedi, cand. phil., Schulhausstr. 56, Zürich 2.
- GEIGER, Wolfgang, Dr., Eidg. Inspektion für Forstwesen, Bern.
- GEIGY, R., Prof. Dr., Riehenstr. 394, Basel.
- GERBER, A., Dr., Zur Gempenfluh 64, Basel.
- GIHR, Margrit, Frl., Dr., Hirnforschungsinstitut, Neustadt (Schwarz-  
wald).
- \*GISI, Julie, Frl., Dr., Dornachstr. 10, Arlesheim (Basel-Land).
- GISIN, Hermann, Dr., Muséum d'Histoire naturelle, Genève.
- \*GLOOR, H., Prof. Dr., Genetisch Instituut, Leyden (Nederl.).
- \*GLUTZ, Urs, Dr., Schweiz. Vogelwarte, Sempach.
- \*GÖHRINGER, Rudolf, Dr. INCEPA Ltd. Caixa postal 1386, Curitiba,  
Parana, Brasilien.
- \*GRABER, Hans, Dr., Auf der Bürglen, Grüningen (Zürich).
- GROBE, Dorrit, Frl., Dr., Zoolog. Anstalt, Basel.
- GUÉNIN, H.-A., Prof. Dr., Institut de Zool., Université, Lausanne.
- GUYÉNOT, E., Prof. Dr., Laboratoire de Zoologie, Université, Genève.
- HADORN, E., Prof. Dr., Zoolog. Institut, Universität, Zürich 6.
- HAEFELFINGER, H. R., Dr., Alemanengasse 84, Basel.
- HALLER (DE), G., P.D. Dr., Chambésy (Genève).
- HALLER, P. H., Dr., Sempacherstr. 61, Basel.
- HÄMMERLI-BOVERI, Victoire, Frau, Dr., Ottostr. 20, Chur.
- \*HAUSCHTECK, Elisabeth, Frl. Dr., Schützengasse 4, Zürich 1.
- 1) \*HAUSER, Rudolf, cand. phil., Oberer Aareggweg 41, Berne.
- HEDIGER, H., Prof. Dr., Ackermannstr. 14, Zürich.
- 1) \*HENZEN, Markus, cand. phil., Spitalackerstr. 9, Bern.
- \*HENZEN, W., Dr., Gymnasiallehrer, Spitalackerstr. 9, Bern.
- 1) \*HEUSSER, Rudolf, cand. phil. Zoologisches Institut der Universität,  
Zürich.
- \*HODLER, Felix, Dr., Sek.-Lehrer, Tannackerstr. 56, Gümligen (Bern).

- HOFFMANN, Lukas, Dr., Tour du Valat, par Le Sambuc, B.d.Rh., France.
- HOFSTETTER-NARBEL, Marguerite, Mme, Dr., Petit-Chêne 18, Lausanne.
- 1) \*HONEGGER, René, cand. phil., biol.-Assistent, Zoologischer Garten, Zürich.
- \*HUBER, A., Dr., Gymnasiallehrer, Holeeletten 20, Basel.
- HUBER, W., P.D., Dr., Naturhistorisches Museum, Bern.
- HUGGEL, Hansjörg, Prof. Dr., Institut d'Anatomie comparée, Université Genève.
- \*INHELDER, E., Dr., Zürichbergstr. 72, Zürich 7/44.
- JENNI, Werner, Dr., Gymnasiallehrer, Ottenbergstr. 36, Zürich 49.
- KAELIN, J., Prof. Dr., Institut de Zoologie, 24 Pérolles, Fribourg.
- KEISER, Fred., Dr., Marschalkenstr. 78, Basel.
- KIORTSIS, Vassilios, Prof., Dr., Laboratoire et Musée Zoologique, Université d'Athènes (Grèce).
- \*KOCH, Joseph, Löbernstr. 41, Zug.
- 1) \*KOCH, Rudolf, cand. phil., Habühlstrasse 906, Herrliberg (Zürich).
- KOCHER, Cl., Dr., Aeussere Baselstrasse 96, Riehen (Basel).
- KOCHER, Walter, Dr., Anatomisches Institut, Universität, Zürich 7.
- KRAUS, Carola, Frll., Dr., Hirnforschungs-Institut, Neustadt, Schwarzwald (Deutschland).
- KREBSER, W., Buchhändler, Thun.
- KÜENZI, W., Dr., Direktor, Naturhistorisches Museum, Bern.
- \*KUMMER, H., Zool. Institut, Universität, Zürich.
- \*KURSTEINER, Rico, Dr., Zelgstr. 3, Rorschacherberg (St. Gallen).
- 1) \*KURT, Fred, cand. phil., Zoologisches Institut der Universität Zürich.
- \*LANG, Ernst M., Dr. med. vet., Zoolog. Garten, Basel.
- LEHMANN, F. E., Prof. Dr., Kuhnweg 10, Bern.
- 1) \*LEUTHOLD, Reinhard, cand. phil., Feldschützenweg 1, Biel.
- \*LIBERT, Odette, Hermance (Genève).
- \*LINDENMANN, Walter, Dr., Bruckfeldstr. 8, Münchenstein (Baselland).
- LOOSLI, Rolf, Dr., Hauptstrasse 30, Lausen (Baselland).
- LOTMAR, Ruth, Frll., Dr., Institut f. physikal. Therapie, Kantonsspital, Zürich 32.
- 1) \*LÜÖND-LUCHSINGER, Senta, Frau, cand. phil., Englischviertelstr. 20, Zürich 7/32.
- \*LÜÖND, Hans, Dr., Zoologisches Institut der Universität, Zürich.
- LÜSCHER, M., Prof. Dr., Zoolog. Institut, Sahlistr. 8, Bern.
- \*MANGOLD-WIRZ, Käthi, Frau, Dr., 48, Petersgasse, Basel.
- MATTHEY, R., Prof. Dr., Institut de Zoologie, Université, Lausanne.
- MENZEL, R., Dr., Brandisstr. 4, Chur.
- 1) \*MERMOD, Claire-Lise, Mlle, lic. ès sc., 22, Av. Soret, Genève.
- MERMOD, G., Dr., 22, Av. Soret Genève.
- MEYER-HOLZAPFEL, M., Frau, Prof. Dr., Dalmaziquai 149, Bern.
- \*MEYLAN, André, lic. ès sc., Stations fédérales d'essais agricoles, domaine de Changins, Nyon (Vaud).
- MICHEL, F., Dr., Göttibach 3, Thun.

- MISLIN, Hans, Prof. Dr., Zoolog. Institut, Universität, Mainz (Deutschland).
- MORGENTHALER, Hans, Dr., Hangweg 100, Spiegel-Bern.
- MORGENTHALER, O., Prof. Dr., Talbrünnliweg 33, Bern-Liebefeld.
- \*MULLER, Heinrich, Dr., Kalchackerstr. 53, Bremgarten (Bern).
- MÜLLER, R., Dr., Wabernstr. 16, Bern.
- NADIG, Ad., Dr., Lyceum, Zuoz (Grisons).
- 1) \*NAEF, Jacques, lic. ès sc., 3, rue Daniel Colladon, Genève.
- \*NEF, W., Dr., Brunngasse 26, Bern.
- 1) \*NEFF, Magdalene, Frl., Zoologische Anstalt Rheinsprung 9, Basel.
- \*NEIDITSCH-HALFF, L. A., Frau, Dr., Joachimsackerstrasse 30, Bottmingen (Basel).
- 1) \*NICOLET, Gérard, lic. en biologie, Institut d'Anatomie, Laboratoire d'Embryologie expérimentale, Ecole de Médecine, Genève.
- \*NIKOLEI, E., Dr., Waldemar Becké-Platz 4, Bremerhaven (Deutschl.).
- NÜESCH, H., Prof. Dr., Zoolog. Anstalt, Universität, Basel.
- \*OELHAFEN, Frieder, Dr., Maienzugstrasse 30, Aarau.
- \*VON ORELLI, Marcus, Dr., Naturhist. Museum, Augustinergasse, Basel
- PERRET, Jean-Luc, B.P. 54, Sangmelima, Cameroun.
- \*PERRON, Rolf, Dr., Tellstr. 60, Winterthur.
- \*PERROT, J.-L., Dr., Le Verex, Allaman (Vaud).
- PEYER, Bernh., Prof. Dr., Rosenbühlstr. 28, Zürich 44.
- PLATTNER, W., Dr., Schneebergstr. 4, St. Gallen.
- PONSE, Kitty, M<sup>lle</sup>, Prof. Dr., Station de Zoologie expér., 154, route de Malagnou, Genève.
- PORTMANN, Ad., Prof. Dr., Zoolog. Anstalt, Universität, Basel.
- \*PRUVOT-FOL, Mme., Dr., 12 rue de Fontenay, Sceaux, Seine, France.
- QUARTIER, Archibald, Inspecteur cantonal de la pêche, Neuchâtel.
- RAHM, Urs, Dr., IRSAC, Lwiro, D.S. Bukavu, Congo.
- REICHENSBERGER, Aug., Prof. Dr., Löwenburgstr., 24, Bad Godesberg a/Rh. (Deutschland).
- REIFF, M., P. D. Dr., oberer Rebbergweg 31, Reinach, (Basel-Land).
- REINHARDT, H., Dr., Pfaffhausen, Binz (Zürich).
- \*REY, A., Prof. Dr., Vilette, Conches (Genève).
- 1) \*RIBAUT, J.-Pierre, lic. èssc., Institut de Zoologie, Université, Lausanne.
- RICHTER, Robert H. H., Dr. med., Universitäts-Frauenklinik, Bern.
- \*RICKENBACHER, J., Dr. med., Anatom. Institut, Universität, Zürich
- \*RICKENMANN, Engelbert, Dr., Singenbergstr. 12, St. Gallen.
- \*RIESTERER, Lorette, Dr., Johannes Gutenberg Universität, Zool. Institut, Mainz (Deutschland).
- \*ROSEBUSCH-WEIHS, Doris, Mme, Dr., 15 rue Juste-Olivier, Lausanne.
- ROSIN, S., Prof. Dr., Zoolog. Institut, Sahlistr. 8, Bern.
- ROTH, Hermann, Dr., Haldenweg 36, Muri (Bern).
- \*RÖTHELI, Adolf, Dr., Solothurnstr., Büren a. Aare.
- 1) \*RUPPLI, Erhard, Lic. phil., Rochette 33, Bienne.
- \*SÄGESSER, Hannes, Dr., Naturhistorisches Museum, Bern.

- \*SARASIN, Gédéon, Dr., The Hellen Muller Health Center, Dept. of Pathology, University of Florida, Gainesville, Fla. (U.S.A.).
- SAUTER, Willi, Dr., Entomolog. Institut E.T.H., Universitätstr. 2, Zürich 6.
- SCHAEPPI, Th., Dr., Mühlebachstr. 41, Zürich 7.
- SCHAUB, S., Dr., Rauracherstr. 191, Riehen (Basel).
- \*SCHENK, R., Prof. Dr. med., Anatom. Institut, Pestalozzistrasse, Basel.
- \*SCHENKEL, Rudolf, P. D. Dr., Missionstrasse 35, Basel.
- SCHIFFERLI, A., Dr., Vogelwarte, Sempach.
- SCHINZ, H. R., Prof. Dr., Kurhausstr. 78, Zürich 32.
- \*SCHLOETH, Robert, Dr., Hauptplatz 132, Zerneß (Graubünden).
- SCHMASSMANN, W., Dr., Kant. Wasserwirtsch. Exp., Langhagweg 7, Liestal.
- \*SCHMID, H., Dr. med., rue du Stand, Bienne.
- 1) \*SCHMID, Hermann, cand. phil., Zoologisches Institut Univ., Zürich 6.
- SCHMID, W., Dr., Kantonsschule, Aarau.
- \*SCHMIDT-EHRENBERG, L., Frl., Dr., Les Rochettes, Faoug (Vaud).
- SCHNEIDER, Fritz, Dr., Eidg. Versuchsanstalt, Wädenswil.
- \*SCHNITZER, Marco, Dr., Zoolog. Institut, Universität, Zürich 6.
- 1) \*SCHOLL, Adolf, cand. phil., Zoologisches Institut, Sahlstrasse 8, Bern.
- \*SCHÖNHOLZER, Lilly, Frl., Dr., Schauenburgerstr. 31, Basel.
- SCHÖNEMANN, W., Dr., Kloosweg 64, Biel.
- SCHOPFER, W. H., Prof. Dr., Jubiläumsstr. 43, Bern.
- SEILER-NEUENSCHWANDER, J., Prof. Dr., Zoolog. Institut E.T.H., Zürich 6.
- 1) \*SORACREPPA, Bruno, cand. phil., Spitzen 87, Hirzel (Zürich).
- \*STAIGER, Hansrudolf, Dr., Lehenmattstr. 242, Basel.
- \*STAMM, Roger, Dr., St. Galler-Ring 220, Basel.
- STAUFFER, Erwin, Dr., In den Klosterreben 48, Basel.
- STEINER-BALTZER, A., Dr., Gymnasiallehrer, Rabbentalstr. 51, Bern.
- STEINER, H., Prof. Dr., Astano, Tessin.
- \*STEMMLER-MORATH, Carl, Weiherhofstr. 132, Basel.
- \*STINGELIN, Werner, Dr., Zoologische Anstalt, Basel.
- STOCKER, Brigitte, Mlle, lic. ès sc., Laboratoire de Zoologie, Université de Lausanne.
- STOHLER, Harro, Dr., Hauptstr. 117, Binningen (Basel-Land).
- STOHLER, R., Dr., 1584 Milvia St., Berkeley, Calif., U.S.A.
- STOLL, Eva, Frl., Dr., Streulistrasse 56, Zürich 7/32.
- STRAUSS, F., Prof. Dr. med., Stadtbachstr. 46, Bern.
- STRIBEL, Heinrich, Dr., Spalentorweg 20, Basel.
- STUDER, M., France 23, Le Locle.
- 1) \*SUTER, Peter, cand. phil., Engelgasse 76, Basel.
- SUTTER, Ernst, Dr., Naturhist. Museum, Augustinergasse, Basel.
- \*TABAN, Charles, Dr., 5, Chemin du Pont-de-Ville, Chêne-Bougeries (Genève).
- \*TAILLARD, Willy, Dr., Gundeldingerrain 104, Basel.

- \*TARDENT, P., Dr., Stazione zoologica, Napoli (Italia).  
\*THÉLIN, Luc, Dr., B.P. 418, Cotonou, Dahomey.  
\*TOBLER, Albert, Dr., Bungertweg, Küsnacht (Zürich).  
TÖNDURY, G., Prof. Dr., Höhestr. 69, Zollikon (Zürich).  
\*TSCHUMI, Pierre, Dr., Sydebusweg 3, Biel.  
\*ULRICH, H., Prof. Dr., Zoologisches Institut E.T.H., Zürich 6.  
\*URSPRUNG, Heinrich, Dr., Dept. of Biology, John Hopkins University,  
Baltimore 18, Md. U.S.A.  
VALLETTE, M., Mlle., Dr., 2 rue du Cloître, Genève.  
\*VOLKART, H. D., Dr. phil., Gryphenhubeliweg 41, Bern.  
1) \*VUILLEUMIER, François, 28 rue Montbrillant, Genève.  
\*WACKERNAGEL, Hans, Dr., Schützenmattstr. 50, Basel.  
WAGNER, G., Dr., Gymnasiallehrer, Sonnerain 25, Ittingen (Bern).  
\*WAGNER-JEVSEENKO, Olga, Frau, Dr., St. Albanring 195, Basel.  
\*WALDER, Paul, Dr., Sek.-Lehrer, Alpenstrasse 23, Unt-Wetzikon.  
\*WALKER, Ilse, Dr., Zoologisches Institut, Sahlistrasse 8, Bern.  
\*WAVRE, Denise, Dr., 10, av. Razude, Lausanne.  
WEBER, Rudolf, P. D. Dr., Zoolog. Institut, Sahlistr. 8, Bern.  
WELTI, E., Mme., Dr., chemin des Voirons, Grange-Falquet, Genève.  
WERDER, O., Dr., Kirchliweg 8, St. Gallen 10.  
\*WIESINGER, Dorothee, Dr., Wanderstrasse 121, Basel.  
WIESMANN, R., Dr., Wilhelm Denzstr. 52, Binningen (Basel-Land).  
WILDHABER, M.-A., Dr. pharm., rue de l'Orangerie, Neuchâtel.  
\*WOKER, Hanspeter, Dr., Bahnweg 18, Küsnacht (Zürich).  
WÜRLER, F. E., dipl. Natw. ETH, Sempacherstrasse 14, Zürich 6.  
\*WUTHRICH, M., M<sup>lle</sup>, 7, rue César-d'Yvernois, Colombier (Neuchâtel).  
WYSS-HUBER, M., Frau Dr., Wabernstrasse 20, Bern.  
\*ZELLER, Christoph, Dr., Zoologisches Institut, Universität, Zürich 6.  
ZESIGER, Fred, 43, rue Jaquet-Droz, La Chaux-de-Fonds.  
ZINKERNAGEL, R., Dr., Sieglinweg 12, Riehen (Basel).  
1) \*ZÜRCHER, Christian, cand. phil., Mellingerstr. 95 a, Baden.  
\*ZWICKY, Karl, Dr., Dept. of Physiology, The John Curtin School of  
Medical Research, Box 4, G. P. O., Canberra, Australia.

Les membres dont le nom est précédé d'un \* ne font pas partie de la Société helvétique des Sciences naturelles.

Ceux dont le nom est précédé d'un 1) bénéficient de la demi-cotisation consentie aux étudiants.

Prière de communiquer les changements d'adresse au trésorier, M. le Dr. H. D. VOLKART, Gryphenhubeliweg 41, Berne.

Adressenänderungen sind dem Kassier, Herrn Dr. H. D. VOLKART, Gryphenhubeliweg 41, Bern, zu melden.











SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES



3 9088 01260 1407