QL
1
R454 NH
ST

Tome 68 Fascicule 3 (Nos 28-38) Septembre 1961

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 DOTTRENS
Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

AVEC LA COLLABORATION DE

HERMANN GISIN
Conservateur des arthropodes

et

EUGÈNE BINDER
Conservateur des invertébrés

SMITHSONIAN
JAN 24 1962
LIBRARY

GENÈVE
IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG
1961

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 68. En cours de publication.

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

(Voir suite page 3 de la couverture)

Prix de l'abonnement :

Suisse Fr. 75.— **Union postale Fr. 80.—**

(en francs suisses)

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

Neuerscheinung 1960

COLLEMBOLENFAUNA EUROPAS

von Dr. HERMANN GISIN
Hauptkonservator am Naturhistorischen Museum Genf

312 Seiten mit 554 Textabbildungen

Herausgegeben mit Unterstützung des Schweizerischen Nationalfonds für wissenschaftliche Forschung
im Verlag des Naturhistorischen Museums Genf

Preis: Fr. 24.— broschiert

Die Collembolen (Insecta Apterygota) sind eine der individuenreichsten Tierordnungen. Sie leben in grosser Zahl im Boden, wo sie eine wichtige Rolle für dessen Fruchtbarkeit spielen und empfindliche Zeiger der Bodeneigenschaften liefern; man trifft sie auch regelmässig in Höhlen, und einige Gattungen leben auf Pflanzen oder Pilzen und werden gelegentlich schädlich. Unsere bisher sehr lückenhaften Kenntnisse der Systematik dieser kleinen Insekten haben in den letzten Jahren enorme Fortschritte gemacht. Es wurde daher erstmals möglich, Bestimmungstabellen zu schaffen, die es ausser Spezialisten auch Laien ermöglichen, einen Grossteil der Arten Europas richtig zu bestimmen. Zwanzigjährige Erfahrung des Autors als Pionier der Collembolen-Systematik und -Oekologie garantieren dafür, dass in dieser Fauna den Bedürfnissen der Systematiker ebenso wie der Oekologen gleichermassen Rechnung getragen wurde in bezug auf kritische Sichtung der Literatur, originale Bebilderung und Wahl der Bestimmungsmerkmale in den Tabellen und Diagnosen.

TEXTPROBE

7. Mucro mit geradem Vorderrand, ziemlich spitz (Abb. 168).

bougisi (Delamare)

Diagn. (original nach Schweizer Exemplaren): 0,6-1,0 mm. Blau. Chaetotaxie s. Abb. 169. Ant. IV mit 3-lappigem Endbläschen und 6 länglichen Riechhaaren (2 aussen, 4 oben). Seitliche Sensillen des Sinnesorgans an Ant. III ca. so lang wie die Riechhaare an Ant. IV. Maxille mit einer langen, schlanken und einer kurzen Lamelle, beide gefranst, in situ beurteilbar. Mandibel dünn, vorne breit mit 4 grossen Zähnen. PAO. oval, mit 11-12 Höckern. Tenaculum mit 3+3 Zähnen. Ventraltubus mit 3+3 Borsten. Klauen unbezahnt. Ohne Keulenhaare. Dens mit 6 Borsten. Mucro s. Abb. 168.

Verbr.: Süddeutschland bis Spanien und Algerien; meist im Boden trockener Wiesen.
Bibl.: Delamare, 1951, Vie et Milieu 2: 56.
Syn.: *Pseudachorudina bougisi* Delamare, 1951.

Abb. 168 — *Pseudachorutes bougisi.* Mucro. Exemplar aus Genf.

Abb. 169 — *Pseudachorutes bougisi.* Rückenbeborstung im Profil von Th. I-II und Abd. III-VI. Exemplar aus Genf.

— Mucro mit gekrümmtem Vorderrand, mehr oder weniger hakenförmig (Abb. 170) . . 8.

8. Ant. IV mit ganzem Endbläschen. PAO. mit 6-7 Höckern.

parvulus Börner

Diagn. (orig.): 0,6-1,3 mm. Blau. Chaetotaxie wie bei *P. bougisi*, aber alle Borsten kürzer, oft schwer beobachtbar. Klauen manchmal mit kleinem Innenzahn. Ventraltubus mit 4+4 Borsten. Dens mit 6 Borsten. Mucro s. Abb. 170.

Verbr.: Wahrscheinlich ganz Europa; nicht häufig, in Wäldern.
Bibl.: Börner, 1901, Zool. Anz. 24: 701.
Bemerkung: Börners ursprüngliche Diagnose dürfte auf Jungtieren begründet gewesen sein.

Abb. 170 *Pseudachorutes parvulus.* Mucro. Exemplar aus Wien.

Abb. 171 *Pseudachorutes subcrassus.* Endbläschen von Ant. IV. Exemplar aus den Zentral-Schweizer Alpen.

— Ant. IV mit 3-lappigem Endbläschen (Abb. 171). PAO. mit 7-11 Höckern.

subcrassus Tullberg

Diagn.: — 1,7 mm. Dunkelblau. Im Sinnesorgan der Ant. III 2 hakenförmige, kleine Sensillen. Ant. IV mit dreilappigem Endbläschen (Abb. 171) und 5-6 Riechhaaren. Mandibel mit 4 Zähnen. Maxille nadelförmig. PAO. ca. so gross wie ein Auge, mit meist 8-10 Höckern in einem Kreis. Klauen mit oft undeutlichem Innenzahn. Dens mit 6 Borsten. Mucro kahnförmig, mit gerader Aussenlamelle, welche vor der Hakenspitze aufhört.

Verbr.: Von Skandinavien bis Spanien. In Wäldern.
Bibl.: Tullberg, 1871, Öfvers. K. Vet. Akad Förhandl. 27: 155. — Stach, 1949: 107.
Syn.: *Pseudachorutes tuberculatus* Schött, 1902.

Tome 68, nº 28 — Septembre 1961

Über die Collembolenfauna des Mittelmeergebietes

I. Collembolen von der Insel Stromboli[1]

von

Helmut ALTNER

Zoologisches Institut der Universität München.

Mit 8 Textabbildungen

Das vorliegende Material wurde im Frühjahr 1957 an der Lehrwanderung des Zoologischen Instituts der Universität München nach den Liparischen Inseln unter Leitung von Herrn Prof. Dr. H. Kahmann gesammelt[2]. Es wurden zwei Sammelmethoden angewandt: 1. Auflesen der Tiere mit dem Exhaustor aus ausgesiebter Bodenstreu, vom Boden unter Steinen oder vom Bodenbewuchs; 2. Fang mit Barberfallen mit Äthylenglykol. Diese Fallen wurden nach 3—4 Tagen entleert. Die näheren Umstände erlaubten nicht die Benutzung von Berlesetrichtern, so dass die vorliegenden Sammlungen Arten des Euedaphon kaum enthalten. Dagegen dürften die typischen Lebensformen des Epigaion und des Hemiedaphon für die entsprechende Jahreszeit erfasst worden sein.

Eine eingehende Diskussion der ökologischen Befunde scheint vorerst noch verfrüht. Sie soll nach der systematischen Durch-

[1] Ergebnis der Lehrwanderung des Zoologischen Instituts der Universität München nach den Liparischen Inseln.

[2] Herrn Prof. Dr. H. Kahmann danke ich für die Förderung der Untersuchungen während der Exkursion. Beim Sammeln und Konservieren unterstützten mich Frl. Stud. Ref. R. Anders und Frl. Stud. Ref. U. Böhme. Herrn Dr. H. Gisin, Genf danke ich für Beratung und die Vermittlung schwer zugänglicher Originalarbeiten.

SMITHSONIAN INSTITUTION JAN 11 1962

arbeitung der in den letzten Jahren eingebrachten Sammlungen aus dem ganzen Mittelmeergebiet versucht werden.

Die Proben aus 8 Biotopen von der Insel Stromboli enthalten nur 8 Arten:

		Zahl der Proben	Zahl der Tiere
Poduridae	*Neanura muscorum* (Templeton)	1	1
Isotomidae	*Isotomurus palustris* (Müller)	1	1
Entomobryidae	*Entomobrya nivalis* (Linné)	3	10
	E. marginata (Tullberg)	2	3
	Orchesella eolia n. sp.	3	18
	Seira squamoornata (Stscherbakow)	1	17
	Lepidocyrtus curvicollis Bourlet	2	74
	Pseudosinella fallax Börner	1	1
Sminthuridae	*Bourletiella (Deuterosminthurus) virgulata* (Skorikow)	1	2
	Sminthurus marginatus Schött	1	1
	Dicyrtoma melitensis Stach	1	1

Orchesella eolia n. sp.

Die Art liegt in 18 Exemplaren von 3 Fundplätzen vor. Die Serie gibt einen guten Überblick über alle Grössenstadien vom Jungtier mit noch nicht sekundär unterteilten Antennen bis zum adulten Tier.

Der Typus und 2 Paratypoide befinden sich im Museum d'Histoire Naturelle Genf.

Beschreibung. — Die Länge der Antennen beträgt über ½ der Körperlänge. Bei 8 grossen Tieren ergaben sich für das Verhältnis der Antennenlänge zur Kopfdiagonale Werte von 2,2—3,7.

Die Klaue besitzt 3 Innenzähne, zwei Seitenzähne und einen Aussenzahn (Abb. 1); die Innenzähne (Kl-Innenkante = 10) liegen in den Abständen 4,0—4,7; 6,7—7,4; 8,3—8,8 (n = 10). Die Klaue (III) ist etwa 1,5 mal so lang wie das Empodium (1,4—1,6 bei n = 12). Der Aussenzahn des Empodiums entspringt in der Mitte (n = 4) oder proximal der Mitte (n = 9).

Die Länge des Keulenhaares nimmt mit zunehmender Körpergrösse an Länge zu, doch wesentlich weniger als die Länge von

Empodium und Klaue, so dass sich das Verhältnis der Längen im Laufe der Ontogenie dauernd verschiebt (Abb. 2). Bei ganz jungen Tieren ist das Spürhaar länger als die Klaue, bei den grössten etwas kürzer als das Empodium ! Ob diese altersabhängige Veränderung der relativen KH-Länge auch für andere Arten zutrifft, wäre zu überprüfen. Jedenfalls sollte dieses Merkmal nicht für die Kennzeichnung von Arten verwandt werden, wenn es nicht sicher ist, dass wirklich adulte Tiere als Vorlage dienen.

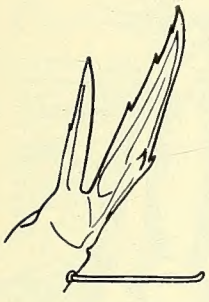
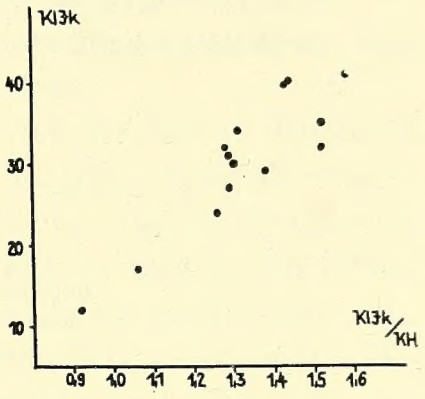


Abb. 1.
Orchesella eolia n. sp. Klaue III.

Abb. 2.
Die Veränderung des Verhältnisses von Länge des Keulenhaares (KH) zur Länge der Klaueninnenkante (KlIk) mit zunehmender Grösse (ausgedrückt durch Länge der Klaueninnenkante) bei *Orchesella eolia* n. sp.



Der Mucro ist zweizähnig und hat einen Basaldorn.

Die Pigmentierung ähnelt in den Grundelementen *O. balcanica* Stach 1960 (Abb. 3 u. 4). Konstante Zeichnungselemente sind das breite Querband mit nach hinten ausgezogenen Ecken auf Abd. III, die stark ausgebildeten Längsstreifen vom 2. Thorakalsegment bis einschliesslich zum 2. Abdominalsegment. Abd. II zeigt in den meisten Fällen eine gut ausgebildete Querbinde, die aber wesentlich schmaler ist als die auf Abd. III. Zuweilen ist aber die Pigmentierung dieser Querbinde schwächer als die der durchlaufenden Längsstreifen, oder der Querstreifen ist unterbrochen. Bei allen Tieren sind die Tibiotarsen sehr stark pigmentiert, an den Femora findet sich in der Mitte ein hellvioletter breiter Streifen. Kennzeichnend sind ringförmige, sehr dunkle Flecken auf den Subcoxen des ersten und zweiten Beinpaares. Die Antennen sind stark gefärbt, an den Gliedern I, 2 und II, 1 + 2 ist die Pigmentierung distal verstärkt. Die Zeichnung auf Abd. IV zeigt ein ähnliches Muster wie *O. balcanica.*

Variabel ist die Pigmentierung von Abd. I, wo schmale unregelmässige Querverbindungen zwischen den Längsstreifen vorhanden

sein können, und von Abd. V, wo sich 2 seitlich bald getrennte bald mehr oder weniger breit verbundene seitliche Flecken finden.

Das grösste Tier hat eine Körperlänge von 5,0 mm.

Abb. 3.
Orchesella eolia n. sp., dorsal.

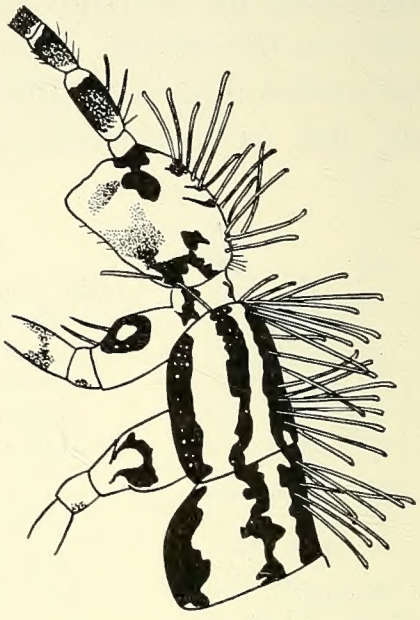


Abb. 4.
Orchesella eolia n. sp.
Kopf und Th. I-III
von der Seite.

Diagnose. — Die vorliegende Art gehört in die Gruppe der Formen mit Querbändern auf Abd. II und III und Längsstreifen im vorderen Bereich. Sie steht *O. balcanica* Stach 1960 aus Bulgarien nahe. Von dieser Art unterscheidet sich *eolia* durch die Lage des Aussenzahnes des Empodiums (bei *balcanica* in der distalen Hälfte), durch die Pigmentierung von Tibiotarsen und Antennen, durch das Vorhandensein ringförmiger „Augenflecken" auf den Subcoxen des ersten und zweiten Beinpaares und die sehr starke Ausbildung des dorsalen Medianstreifens. Dieser ist meist breit und seitlich ausgelappt, so dass er zuweilen fast die Dorsolateralstreifen berührt. Nicht selten erkennt man in dem Dorsalstreifen eine sehr feine helle Mittellinie.

Die Beschreibung von *O. capreana* Denis 1931 ist recht ungenau. Zweifellos steht diese Art *eolia* nahe. Abweichend sind aber die Antennenfärbung (*capreana*: I—III hell, IV hellviolett) und die Lage der Klaueninnenzähne.

Biotop. — Die Art wurde in sehr trockenen Lebensräumen gesammelt. Zum grössten Teil stammen die Tiere aus trockenem

Genist aus einem Landschilfbestand (ca. 100 m NN) und aus einer dünnen Fallaubschicht unter einer Olive auf völlig trockenem, staubigem Boden. Drei Exemplaren wurden in einer Barberfalle in einem kleinen Felsenloch mit feuchtem Sandboden gefangen an einem trockenen Hang mit Machie *(Spartium iunceum, Calycotome spinosa, Rubus fruticosus, Euphorbia dendroides)*.

Bourletiella (Deuterosminthurus) virgulata (Skorikow 1899)

Diese Art ist in der Aufsammlung mit zwei Exemplaren vertreten. Leider war ein Tier so stark beschädigt, so dass an ihm die Merkmale nicht studiert werden konnten.

Die Diagnose von Skorikow (1899), der die Art in Russland entdeckte, entspricht nicht mehr den heutigen Anforderungen. Denis (1932) gibt für seine zwei Weibchen aus Südfrankreich (Hyères/Var) nur eine kurze Kennzeichnung, so dass Stach (1956) *B. virgulata* in die Liste der Arten aufnimmt, die nicht sicher eingeordnet werden können. So scheint es nützlich, eine genaue Beschreibung des Tieres von Stromboli vorzunehmen, wenn sich auch die Variabilität der Merkmale noch nicht abschätzen lässt.

Am Abdomen finden sich dorsolateral je 3 Bothriotrichen, die im Bereich des zweiten Dorsolateralbandes in einer Reihe inseriert sind. An Abdomen V steht beiderseits auf einem seitlich vorspringenden Höcker je eine Bothriotriche.

An den seitlichen Lappen von Abd. VI stehen terminal 3 Borsten dorsolateral und 3 weitere ventrolateral. App. an. glatt, leicht gebogen. Die genauen Verhältnisse sind aus Abb. 5 zu entnehmen.

Die relativen Längen der Antennenglieder: I: II: III: IV = 1: 2,9: 4,2: 9. Das vierte Glied ist untergliedert in ein Basalstück, das 3 Borstenkränze trägt, 5 Zwischenglieder mit je 1 Borstenkranz zu 7—8 Borsten und den Apex, der zahlreiche Sinneshaare trägt.

Dens = 2,6 Mucro. Beide Mucronalkanten sind glatt. Die Borsten auf den Dentes stehen dorsal in 3 Reihen: aussen 7, in der Mitte 5, innen 4, davon 2 proximal und 2 distal. Hinzu kommen 3 Borsten nahe der Basis der Dentes, die Inserierungspunkte bilden ein Dreieck. Ventral stehen nahe der Mucrobasis in diagonaler Reihe 3 Borsten. In der Mitte finden sich (von proximal nach distal) 1 + 1 + 2 lange Borsten, deren Spitzen jeweils die Basis

der nächstfolgenden erreichen. Abb. 6 zeigt die Anordnung der Borsten.

Klauen und Empodien tragen keine Innenzähne. Das Empodium erreicht in der Länge ½ Klaueninnenkante, ist also kürzer als Skorikow (1899) für seine Exemplare angibt ($^2/_3$ Klaueninnenkante). Die Variationsbreite dieses Merkmales kann vorerst nicht

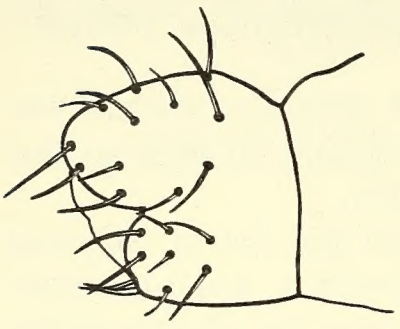


Abb. 5.
Bourletiella (Deuterosminthurus) virgulata (Skorikow).
Abd. VI von der Seite, ♀.

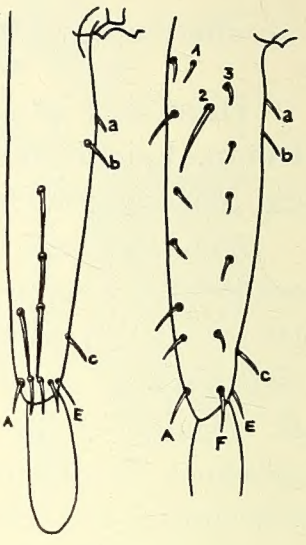


Abb. 6.
Bourletiella (Deuterosminthurus) virgulata (Skorikow).
Dentalbeborstung: links Ventralseite, rechts Dorsalseite. a, b, c, E die Borsten der Innenkante; 1, 2, 3 die Borsten nahe der Dentalbasis; A distale Borste der dorsalen Aussenreihe; F distale Borste der dorsalen Medianreihe.

hinreichend beurteilt werden. Der ungeknöpfte Endfaden des Empodiums überragt die Klauenspitze. Die Klaue besitzt keine Tunica. An den Tibiotarsen stehen distal Keulenhaare (an I und II je 3, an III 2), die dem Tibiotarsus eng anliegen.

Die Färbung (Abb. 7) stimmt im Wesentlichen mit den Angaben von Skorikow (1899) überein. In der fehlenden Verbindung der Ommenflecke und der Auflösung der ersten Dorsolateralbinde am Ende in hellere unregelmässige Zeichnungselemente weicht die Pigmentierung von der Abbildung bei Skorikow (1899) ab.

B. virgulata stimmt mit *B. circumfasciata* Stach 1956 weitgehend überein. Die Arten können unterschieden werden durch 1) die Zeichnung und 2) die Dentalbeborstung (*circumfasciata* hat dorsal aussen 8 und innen 5 Borsten, *virgulata* 7 bzw. 4). Die Länge des Empodiums im Vergleich zur Klaue ist als Merkmal nicht eindeutig.

Dicyrtoma melitensis Stach 1957

D. melitensis, die *D. fusca* (Lucas) nahe steht, wurde von Stach von Malta beschrieben.

Von Stromboli liegt ein Tier vor, ein weiters von der Insel Filicudi (Liparische Inseln) wurde zum Vergleichher angezogen. Die Bestimmung ergibt auf Grund des ungeknöpften Empodiumfadens und besonders der Länge der dorsalen Sägeborsten der Dentes eindeutig *melitensis*.

Abb. 7.
Bourletiella (Deuterosminthurus) virgulata (Skorikow) von oben.

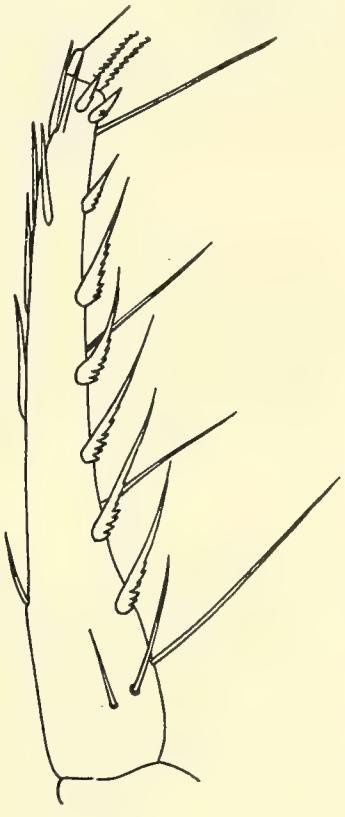


Abb. 8.
Dicyrtoma melitensis Stach, Dentalbeborstung.

Als neues Merkmal bei der Unterscheidung von *melitensis* und *fusca* scheint die Zahl der Sägeborsten verwendbar zu sein. Stach (1957) gibt für fusca 7 Sägeborsten an, Gisin (1960) ebenfalls, wobei gemeint ist: 5 und 2 aus dem apicalen Borstenquirl. Stach macht für *melitensis* leider keine Angaben (auch nicht bei Stach 1924). Bei den Exemplaren von Stromboli und Filicudi sind ausser dem apicalen Quirl 6 Sägeborsten vorhanden (Abb. 8).

Das Tier von Stromboli ist insgesamt bräunlich mit undeutlichem blau-violettem Netzwerk auf dem gesamten Abdomen; das Exemplar von Filicudi ist kaum pigmentiert, leichte Färbung nur im Bereich der Coxen, des Kopfes und der Antennen.

Die Angaben über die Verbreitung von *D. fusca* müssen in Zukunft neu überprüft werden. Da die Arten erst seit 1957 unterschieden werden und *melitensis* zumindest im Mittelmeerraum

weiter verbreitet ist, besteht die Möglichkeit, dass Tiere dieser Art unter denen früher als *fusca* bezeichneten zu finden sind.

Résumé

L'auteur décrit *Orchesella eolia* n. sp., ajoute des observations taxonomiques concernant *Bourletiella (Deuterosminthurus) virgulata* Skorikow et *Dicyrtoma melitensis* Stach, et signale 8 autres espèces trouvées dans l'île de Stromboli.

Summary

Author describes *Orchesella eolia* n. sp. from the island of Stromboli. Taxonomical remarks are added on *Bourletiella (Deuterosminthurus) virgulata* Skorikow and *Dicyrtoma melitensis* Stach. Besides 8 other species have been collected at Stromboli.

SCHRIFTTUM

Altner, H. 1960. *Beitrag zur Kenntnis von Seira squamoornata Schtscherbakow 1889 (Collembola).* Zool. Anz. 164: 137-141.

Denis, J. R. 1931. *Collemboles des collections C. Schäffer et du „Zoologisches Staatsinstitut und Zoologisches Museum in Hamburg".* Mitt. Zool. Mus. Hamburg 44: 197-242.

— 1932. *Sur la faune française des Aptérygotes. XII.* Arch. Zool. exp. gén. 74: 357-383.

Gisin, H. 1948. *Collemboles endogés du Tessin méridional.* Boll. Soc. ticin. Sci. nat. 43: 79-90.

— 1960. *Collembolenfauna Europas.* Genf.

Ionesco, C. N. 1915. *Contributions à la faune des insectes Collemboles de Roumanie.* Ann. sci. Univ. Jassy 9: 463-518.

Nicolet, H. 1842. *Recherches pour servir à l'histoire des Podurelles.* Nouv. Mém. Soc. helv. Sci. 6: 1-88.

Skorikow, A. S. 1899. *Nouvelles Collemboles de Russie.* Bull. Soc. Nat. Univ. Charkow 33: 385-402.

Stach, J. 1924. *Eine alte Reliktenform in der heutigen Apterygoten-Fauna von Malta.* Ann. Mus. Nat. Hung. 21: 105-130.

— 1956. *The Apterygotan Fauna of Poland in Relation to the World-Fauna of this Group of Insects. Sminthuridae.* PAN. Inst. Zool. Krakow.

— 1957. *Id. Neelidae and Dicyrtomidae.* Ibid.

— 1960. *Id. Orchesellini.* Ibid.

Contribution à l'étude des Trématodes de Chiroptères

Le genre *Acanthatrium* Faust 1919

par

Georges DUBOIS

Avec 10 figures dans le texte

Le genre *Acanthatrium* fut créé par Faust (1919, p. 209), avec l'espèce-type *A. nycteridis* Faust. La diagnose originale a été modifiée par Alicata (1932, p. 274). Des clés de détermination ont été proposées par Macy (1940, p. 282) et par Cheng (1957, pp. 62-63). Yamaguti (1958, p. 824) dressait une liste des espèces qu'il attribue au sous-genre *Acanthatrium* (Faust 1919) Skarbilovich 1948.

Jusqu'à présent, on a décrit plus d'une vingtaine de formes congénériques. On ne saurait croire que toutes soient valables. Aussi avons-nous entrepris une étude comparative à l'aide de la plupart des matériaux originaux. Nous remercions vivement le Dr Allen McIntosh du prêt de ceux qui sont déposés dans la collection helminthologique de l'« Agricultural Research Center », à Beltsville, MD.: *Acanthatrium alicatai* Macy 1940 (type nº 30139 et paratype nº 30138), *A. amphidynum* Cheng 1957 (type nº 38173), *A. anaplocami* Etges 1960 (type nº 39015), *A. beuschleini* Cheng 1959 (type nº 38388), *A. eptesici* Alicata 1932 (type nº 30135 et paratype nº 30136), *A. jonesi* Sogandares-Bernal 1956 (type nº 37255), *A. macyi* Sogandares-Bernal 1956 (type nº 37254), *A. microcanthum* Macy 1940 (type nº 36669), *A. oligacanthum* Cheng 1957 (type nº 38174), *A. oregonense* Macy 1939 (type nº 36667 et

paratype n° 36668), *A. pipistrelli* Macy 1940 (type n° 36670), *A. sogandaresi* Coil et Kuntz 1958 (type n° 38279).

Le Dr Ralph W. Macy, de Portland (Ore.), a eu l'amabilité de nous offrir une préparation contenant deux paratypes d'*Acanthatrium oregonense*, tandis que le Dr Franklin Sogandares-Bernal, de l'Université de Nebraska, nous envoyait en communication un paratype d'*Acanthatrium macyi*. Nous les remercions de leur obligeance.

Nous devons à la complaisance de Mr. Frank J. Etges, de l'Université de Cincinnati, l'occasion d'avoir pu examiner deux paratypes de « *Prosthodendrium anaplocami* », et lui en sommes très reconnaissant.

Enfin, nous exprimons toute notre gratitude au professeur Tamao Fukui, de l'Université Municipale de Yokohama, qui a eu l'extrême obligeance de nous procurer la littérature (introuvable en Suisse) et des photocopies concernant les espèces japonaises et coréennes d'*Acanthatrium*, et même de traduire plusieurs textes originaux.

Le Dr Villy Aellen, du Muséum d'Histoire naturelle de Genève, a bien voulu revoir notre manuscrit en ce qui concerne la nomenclature des Chiroptères; nous l'en remercions ici.

Une note infrapaginale du « Systema Helminthum » de Yamaguti (1958, vol. I, part I, p. 821) a pu laisser supposer que nous étions l'auteur (1955) d'une revision non seulement du sous-genre *Prosthodendrium* Dollfus, mais aussi d'*Acanthatrium* Faust. C'est ainsi que F. J. Etges (1960 *a*, p. 235) écrivait: « According to Yamaguti (1958), Dubois (1955) revised several lecithodendriid genera, suppressing *Acanthatrium* as a genus, but retained the subgenus *Acanthatrium* in the genus *Prosthodendrium* Dollfus, 1931 ». De fait, ni le genre *Acanthatrium*, ni le sous-genre du même nom ne sont cités dans notre publication de 1955 !

Parmi une vingtaine d'espèces attribuables au sous-genre *Acanthatrium* (Faust 1919) Skarbilovich 1948, une seule a été trouvée aux confins de l'Europe et de l'Asie, en Turquie: il s'agit de *A. sogandaresi* Coil et Kuntz 1958. Toutes les autres proviennent des Etats-Unis (10), de l'Honduras (1), du Japon (3), de la Corée (3), de la Birmanie (1 sous-espèce) et des îles Palaos (1). Il semble donc, et jusqu'à plus ample informé, que le sous-genre *Acanthatrium* n'a pas de représentants européens.

Voici la liste alphabétique de ces espèces qui ont toutes un ovaire non (ou peu) lobé, submédian, para- ou postacétabulaire, et des vitellogènes prétesticulaires:

A. alicatai Macy 1940 [Etats-Unis]
A. amphidynum Cheng 1957 [Etats-Unis]
A. anaplocami Etges 1960 [Etats-Unis]
A. beuschleini Cheng 1959 [Etats-Unis]
A. chosenicum (Ogata 1941) [Corée]
A. eptesici Alicata 1932 [Etats-Unis]
A. eurytremum (Ogata 1942) [îles Palaos]
A. hitaense Koga 1953 [Japon]
A. isikawai (Ogata 1942) [Japon]
A. jonesi Sogandares-Bernal 1956 [Corée]
A. macyi Sogandares-Bernal 1956 [Corée]
A. microcanthum Macy 1940 [Etats-Unis]
A. molossidis Martin 1934 [Honduras]
A. nycteridis Faust 1919 [Etats-Unis]
A. nycteridis plicati Bhalerao 1926 [Birmanie]
A. oligacanthum Cheng 1957 [Etats-Unis]
A. oregonense Macy 1939 [Etats-Unis]
A. ovatum Yamaguti 1939 [Japon]
A. pipistrelli Macy 1940 [Etats-Unis]
A. sogandaresi Coil et Kuntz 1958 [Turquie]

On peut rapprocher de ces espèces les trois formes suivantes, dont l'atrium génital est également spinulé:

Lecithodendrium sphaerula (Looss 1896) Looss 1899, à ovaire fortement lobé, submédian, préacétabulaire, et à vitellogènes prétesticulaires [Egypte];

Lecithodendrium japonicum Yamaguti 1939 et *Acanthatrium lageniforme* Ogata 1947, à ovaire non lobé, submédian, postacétabulaire, et à vitellogènes posttesticulaires [Japon].

Si l'on considère la situation des vitellogènes, la forme et la position de l'ovaire, on peut répartir toutes ces espèces selon un schéma taxinomique superposable à celui des genres *Prosthodendrium* Dollfus et *Lecithodendrium* Looss, tel que nous l'avions établi dans notre revision du second de ces genres (1960, p. 52, deuxième version). Cette superposition implique une subdivision

du genre *Acanthatrium*, différente de celle que nous proposions alors: de même que *Prosthodendrium* comprend deux sous-genres, *Prosthodendrium* Dollfus 1931 (à ovaire non lobé) et *Paralecithodendrium* Odhner 1910 *sensu* (à ovaire fortement lobé [1], préacétabulaire), de même *Acanthatrium* se subdivisera en deux sous-genres, *Acanthatrium* Faust 1919 (à ovaire non lobé) et *Paracanthatrium* n. sg. (à ovaire fortement lobé, préacétabulaire), avec *Distomum sphaerula* Looss 1896 comme type, — la création de ce nouveau sous-genre réalisant l'idée projetée par Looss (1899, p. 610). Cette modification de notre schéma taxinomique nous oblige à rétablir *Mesothatrium* Skarbilovich 1948 au rang de genre, avec l'espèce-type *M. japonicum* (Yamaguti 1939) dont les vitellogènes sont posttesticulaires comme chez *Lecithodendrium*.

La systématique de ces différents genres et sous-genres se présente comme suit:

Conduits sexuels convergeant en profondeur dans la masse prostatique pour déboucher dans un atrium génital bipartite, dont la partie distale, dilatée en diverticule, est toujours spinulée [2].	*Acanthatrium* (vitellogènes prétesticulaires)	*Acanthatrium* (ovaire adulte non lobé, para- ou postacétabulaire)
		Paracanthatrium n. sg. (ovaire adulte fortement lobé, préacétabulaire)
	Mesothatrium (vitellogènes posttesticulaires)	
Conduits sexuels convergeant à la surface ou à la périphérie de la masse prostatique pour déboucher dans un simple sinus génital inerme [3].	*Prosthodendrium* (vitellogènes prétesticulaires)	*Prosthodendrium* (ovaire adulte non lobé, en différentes positions)
		Paralecithodendrium (ovaire adulte fortement lobé, préacétabulaire)
	Lecithodendrium (vitellogènes posttesticulaires)	*Lecithodendrium* (follicules vitellogènes disposés en rosette)
		Mesodendroides (follicules vitellogènes disposés en ligne)

[1] Dollfus (1937, p. 14, note 14) a fait remarquer que « la profonde lobation de l'ovaire n'est acquise qu'avec la maturité complète ».

[2] Cf. Yamaguti (1939, fig. 4): *Acanthatrium (Acanthatrium) ovatum.* Looss (1896, pl. VI, fig. 57 et 60): *Acanthatrium (Paracanthatrium) sphaerula.* Yamaguti (1939, fig. 3): *Mesothatrium japonicum.*

[3] Cf. Yamaguti (1939, fig. 5): *Prosthodendrium (Prosthodendrium) piriforme* [syn. de *P. (P.) chilostomum* (Mehlis)]. Looss (1896, pl. V, fig. 41 et 44; pl. VI, fig. 53 et 56): *Prosthodendrium (Paralecithodendrium) glandulosum* et *P. (P.) obtusum.*

Une remarque s'impose avant de passer à l'étude comparative des espèces. Dollfus (1937, p. 14, note 15) constatait avec raison que l'atrium génital de beaucoup d'entre elles est encore mal connu, et il ajoutait: « il est possible que l'on découvre une spinulation atriale chez des espèces que l'on suppose actuellement à atrium inerme ». Cette découverte nous paraît peu probable pour trois raisons:

1° Les épines atriales sont généralement bien visibles à cause de leur réfringence (surtout sur les exemplaires quelque peu aplatis), et leurs dimensions sont telles le plus souvent qu'elles ne peuvent guère passer inaperçues;

2° Statistiquement, d'après la littérature et la répartition géographique, les espèces classiques, décrites en Europe, appartiennent aux genres *Prosthodendrium* et *Lecithodendrium*, tandis que les formes à atrium spinulé semblent exclues de ce continent;

3° Enfin, et surtout, il semble exister une différence de structure entre l'atrium génital bipartite et spinulé des *Acanthatrium* et *Mesothatrium*, et le simple sinus génital inerme des *Prosthodendrium* et *Lecithodendrium*. Comme nous l'avons fait remarquer (1960, pp. 51-52) à propos des meilleures descriptions, l'atrium des premiers comprend une partie proximale plus ou moins développée, dans laquelle débouchent les conduits sexuels, et une partie distale dilatée en diverticule et toujours armée d'épines.

Cette différence ne paraît pas avoir retenu l'attention des auteurs. Dans sa revision du « complexe » *Acanthatrium-Prosthodendrium*, Etges (1960 *b*) admet plutôt que les espèces de ces deux genres constituent une série graduée (« graded series ») qui les relie, jalonnée par des formes à atrium inerme, à atrium muni de « papilles » [1], à atrium armé d'épines de plus en plus grandes. Cette conception simpliste ne tient pas compte de la différence de structure dont nous venons de parler et qui ressort, en particulier, des travaux de Looss (1896), Yamaguti (1939) et Ogata (1941, 1942) [cf. Dubois 1960, p. 51]. Elle comporte d'ailleurs une inconséquence: les deux termes du complexe ne s'opposent plus comme genres, mais comme sous-genres [2]. D'autre part, en raison de la priorité

[1] C'est, dit-il, la condition intermédiaire de *P. naviculum* Macy 1936, mais ces papilles n'ont évidemment rien à voir avec des épines !

[2] «..., since most members of the group clearly lack or possess atrial spines,... ».

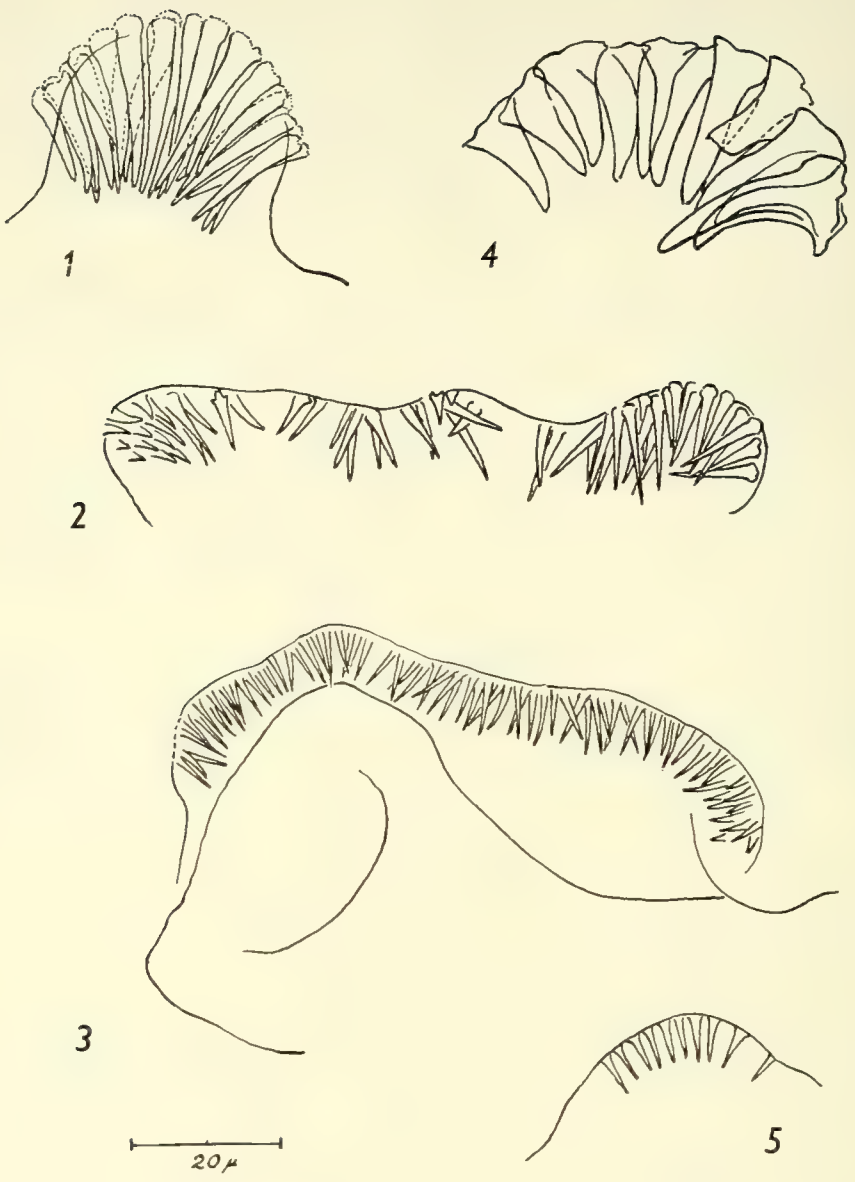


Fig. 1.

Acanthatrium (Acanthatrium) eptesici Alicata 1932, d'*Eptesicus fuscus* (Beauvois). Paratype n° 30136.

Longueur des épines: 23-25 μ; diamètre du faisceau: 40 μ.

Fig. 2.

Acanthatrium (Acanthatrium) oregonense Macy 1939, de *Myotis californicus caurinus* Miller (Nelscott, Oregon, 13 août 1938; R. W. Macy leg.).

Longueur des épines: 10-14 μ; longueur du groupe: 90 μ.

Fig. 3.

Acanthatrium (Acanthatrium) microcanthum Macy 1940, d'*Eptesicus fuscus* (Beauvois). Type n° 36669.

Longueur des épines: 7-8 μ; longueur de l'arc (mesuré sur la corde): 80μ.

d'*Acanthatrium*, toutes les espèces citées (pp. 526-527, et il y en a 65 !) lui sont attribuées (49 au sous-genre *Prosthodendrium*, 16 au sous-genre *Acanthatrium*). Cette liste de combinaisons nouvelles, établie par ordre alphabétique, est servilement tirée de celle de Yamaguti (1958, pp. 821-825), sans les amendements nécessaires: d'une part *chosenicum* et *isikawai* sont en réalité des *Acanthatrium* (et non des *Prosthodendrium*), d'autre part *attenuatum*, *megacotyle* et *rhinolophi* appartiennent à *Pycnoporus* Looss 1899 [cf. Dubois 1960, pp. 62, 65-66, 69, 70 et 75].

ÉTUDE COMPARATIVE DES ESPÈCES

R. W. Macy (1940, pp. 282-283) a constaté par l'examen de plus d'une centaine de spécimens de cinq espèces du genre *Acanthatrium*, la constance des dimensions et de la disposition des épines atriales: « they are quite constant in length and arrangement, which indicates that they are of much taxonomic value ». Cette constatation se justifie à condition que l'on tienne compte, dans la mesure, de l'orientation des épines (certaines peuvent se présenter en raccourci, avec des dimensions réduites par la perspective) et, dans l'arrangement, de la variation plus ou moins grande que peut introduire le jeu de la musculature du diverticule atrial. Celle-ci, d'après Looss (1896, pp. 83-84), est composée de deux couches: l'une interne, à fibres circulaires, l'autre externe, à fibres longitudinales. Il est évident que leur contraction peut entraîner des variations dans la position relative des épines. C'est ce que Macy a dû constater à propos d'*Acanthatrium eptesici* Alicata (comparer la figure 2 de Alicata 1932 et la figure 3 de Macy 1940). Il n'en est pas moins vrai qu'une discrimination des espèces est

---

Fig. 4.

Acanthatrium (Acanthatrium) alicatai Macy 1940, d'*Eptesicus fuscus* (Beauvois).
Type n° 30139: un des trois groupes d'épines atriales.
Longueur des épines: 21-26 μ; largeur à la base: 7-12 μ.

Fig. 5.

Acanthatrium (Acanthatrium) oligacanthum Cheng 1957, d'*Eptesicus fuscus* (Beauvois). Type n° 38174.
Longueur des épines: 5 μ.

possible sur la base d'un examen des épines atriales (fig. 1-5), mais non exclusivement à tout autre caractère.

Le générotype, *Acanthatrium nycteridis* Faust 1919, a été recueilli dans l'intestin grêle d'un *Lasiurus borealis borealis* (Müller), près d'Urbana, Illinois. Le matériel original, observé en partie sur le vivant, a permis l'étude du système excréteur. Les résultats ne semblent pas concorder avec les observations faites sur « *Prosthodendrium (Acanthatrium) anaplocami* » par Etges (1960) qui ne les compare même pas à celles de Faust !

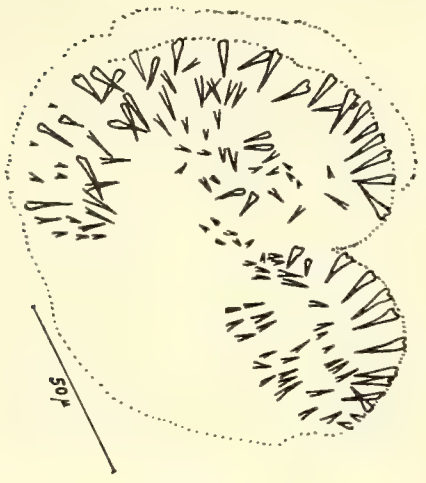


Fig. 6.

Acanthatrium (Acanthatrium) nycteridis Faust 1919, de *Lasiurus borealis* (Müller). Type: armature du diverticule atrial (d'après Macy 1940, fig. 9). Longueur des épines: 10-15 μ.

Le type d'*Acanthatrium nycteridis* a été réexaminé par Macy (1940, p. 281 et pl. II, fig. 9). Cet auteur a précisé la disposition des épines atriales (reproduite ici, fig. 6) et indiqué leurs dimensions (10-15 μ). La petitesse des mesures consignées dans la description originale paraît invraisemblable pour un Ver adulte (corps 0,18-0,20/0,15-0,16 mm; ventouse buccale et acetabulum, respectivement 25 μ et 16 μ au maximum; pharynx 4-5/6 μ !). Or, d'après la planche II de Faust (grossissement 340 fois), le corps atteindrait 0,40/0,35 mm, la ventouse buccale 45 μ de diamètre, l'acetabulum 30 μ et le pharynx 24 μ de large. Par contre, selon Faust, les œufs sont nettement plus grands (33-44/19-23 μ) que ceux des espèces congénériques.

Deux espèces, *Acanthatrium eptesici* Alicata 1932 et *A. pipistrelli* Macy 1940, s'apparentent et même s'identifient si l'on tient compte du nombre, des dimensions et de l'arrangement des épines atriales. Macy (1940, p. 283) reconnaissait d'ailleurs leur apparentage en écrivant: « *A. pipistrelli* seems close to *A. eptesici* due to similarity of the size and arrangement of spines »[1]. Il faut cependant préciser que les épines du type (n° 30135) et celles du para-

[1] *Acanthatrium eptesici* Alicata ne figure pas dans la clé de détermination proposée par Macy (*op. cit.*, p. 282).

type (nº 30136) de *A. eptesici* (fig. 1) sont groupées en un faisceau serré (diamètre 40 μ), tandis que chez le type de *A. pipistrelli* (nº 36670) ce faisceau s'étale sur un arc de 65 μ mesuré sur la corde. Cette variabilité n'est pas incompatible avec l'identité des deux espèces, puisque Macy lui-même (*op. cit.*, pp. 280-281 et pl. I, fig. 3) observait sur un exemplaire de *A. eptesici*, recueilli à St Paul, Minnesota, un étalement plus prononcé encore, conférant à l'armature une disposition en fer à cheval.

Les spécimens-types de *A. eptesici* et de *A. pipistrelli* semblent différer par le rapport des dimensions des ventouses à celles du corps. Leur comparaison est d'ailleurs rendue plus ou moins infructueuse par le fait que celui d'*eptesici* est assez fortement aplati, tandis que celui de *pipistrelli* ne l'est pas. Mais la découverte de l'exemplaire de St Paul semble réduire cette différence de rapports: Macy (*op. cit.*, p. 280) observait que l'acetabulum « is slightly larger in proportion to other structures than in *A. eptesici* ». Il n'en donne pas les dimensions.

En ce qui concerne la topographie des organes de *A. pipistrelli*, nous signalons une erreur dans la description originale: Macy (*op. cit.*, pl. I, fig. 1) représente une énorme glande vitellogène à droite, en comparaison de l'exiguité de la gauche. Or cette soi-disant masse vitelline correspond en réalité à deux organes: le vitellogène et le testicule droit allongé au côté de la masse prostatique. Par conséquent l'organe que Macy représente au niveau de l'acetabulum est l'ovaire, reconnaissable à sa structure, et non pas une glande mâle. Il en résulte que les testicules sont plutôt préacétabulaires que paracétabulaires.

Tenant compte avant tout de la similitude de l'armature atriale, nous identifions *A. pipistrelli* avec *A. eptesici* (voir tableau I).

Acanthatrium molossidis Martin 1934, provenant d'un *Molossus sinaloae* Allen, de Honduras, a été redécrit par Macy (1940, p. 281, pl. I, flg. 4-6) d'après un paratype. Cette espèce se distingue par sa forme arrondie, la situation de l'atrium génital submédian (à gauche) et rapproché de l'acetabulum, dont le diverticule est armé d'une quinzaine de petites épines longues d'environ 5 μ et dirigées antérieurement.

Acanthatrium oregonense Macy 1939 a été décrit d'après de nombreux exemplaires provenant de *Myotis californicus caurinus*

Miller et de *Myotis evotis evotis* (Allen). Le diverticule de l'atrium génital est armé de nombreuses épines marginales et aciculaires, longues de 10 à 15 μ, disposées sur un arc de 90 à 100 μ (plus ou moins flexueux par déformation) et dirigées vers son centre ou vers l'arrière (fig. 2).

TABLEAU I

Acanthatrium eptesici Alicata *

	Acanthatrium eptesici Alicata 1932	*Acanthatrium pipistrelli* Macy 1940
Corps	ovale à elliptique 0,70-1,20/0,47-0,76 mm	ovale à elliptique 0,60/0,48 mm
Épines atriales . .	longues et étroites, disposées en un groupe compact, dirigées postérieurement	longues et étroites, disposées « in a single compact group, directed posteriad »
longueur	23-25 μ [1]	environ 25 μ
nombre	une quarantaine	environ 35
Vitellogènes	du niveau du pharynx au bord antérieur des testicules	du niveau du pharynx au bord antérieur des testicules
Œufs	22-29/12-16 μ [2] (moy. 25/14 μ)	22-27/13-16 μ [3] (moy. 25/14 μ)
Hôtes	*Eptesicus fuscus* (Beauvois)	*Pipistrellus subflavus* (Cuvier)
Distribution géographique	États-Unis (Washington, D.C. et St Paul, Minn.)	États-Unis (St Peter, Minn.)

* En raison des états très différents de fixation des matériaux originaux, il n'est pas utile de comparer les dimensions des organes (cf. p. 281).
[1] Sur le paratype n° 30 136.
[2] Sur le type n° 30 135 et le paratype n° 30 136.
[3] Sur le type n° 36 670.

Acanthatrium ovatum Yamaguti 1939 est une espèce des mieux caractérisée par son diverticule atrial en forme de pavillon auriculaire conique, situé dans la moitié gauche de la masse prostatique et armé d'épines disposées radiairement. La masse prostatique est submédiane, dextre; elle atteint en arrière l'équateur ou le bord postérieur de l'acetabulum. Ces caractères se retrouvent chez

Lecithodendrium chosenicum Ogata 1940, *L. isikawai* Ogata 1942, *Acanthatrium hitaense* Koga 1953 et *A. jonesi* Sogandares-Bernal 1956, que nous considérons comme synonymes de *A. ovatum* (voir tableau II) [1]. Toutes ces formes proviennent du Japon et de la Corée [2].

Acanthatrium microcanthum Macy 1940, d'*Eptesicus fuscus* (Beauvois), a été décrit d'après deux lots de trois exemplaires, apparemment différents. C'est ce qui explique le caractère composite de la description originale. L'auteur (1940, p. 280) précise d'ailleurs qu'il avait tout d'abord cru se trouver en présence de deux espèces différentes: « Due to the smaller number and size of spines in three specimens of *A. microcanthum* it was at first believed two species were involved. However, it is probable that in these examples some of the spines were turned up and therefore not recognizable ».

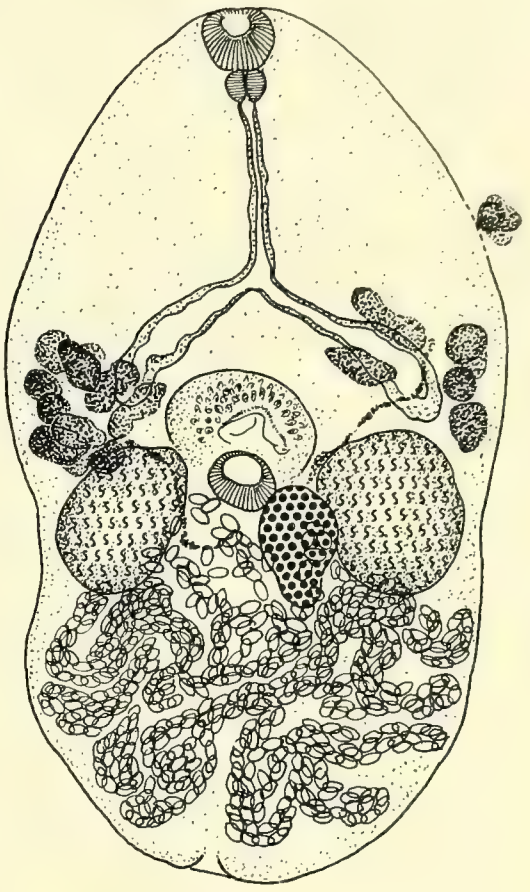


Fig. 7.

Acanthatrium (Acanthatrium) microcanthum Macy 1940, d'*Eptesicus fuscus* (Beauvois). Type n° 36669: vue dorsale. Longueur: 1,14 mm. (Par écrasement de la préparation, quelques follicules vitellogènes ont été éjectés.)

L'examen du type révèle la présence d'une septantaine d'épines atriales, aciculaires, longues de 7 à 8 μ (fig. 3). Contrairement aux autres espèces congénériques, l'œsophage est très long (240 μ) et les vitellogènes sont paracaecaux, composés d'un petit nombre de follicules [3] (fig. 7).

---

[1] *A. hitaense* était présumé synonyme de *A. ovatum* par Yamaguti (1958, p. 824).

[2] Nous n'avons pu obtenir le prêt du matériel original d'*Acanthatrium ovatum*, le professeur S. Yamaguti étant depuis avril 1960 en séjour d'étude à Beltsville, Md. (lettre du 11 janvier 1961).

[3] 5 à 8 d'après Macy; 7 à droite et 11 à gauche d'après nos observations.

Tableau II

Acanthatrium ovatum Yamaguti

	Acanthatrium ovatum Yamaguti 1939	*Lecithodendrium chosenicum* Ogata 1940	*Lecithodendrium isikawai* Ogata 1942	*Acanthatrium hitaense* Koga 1953	*Acanthatrium jonesi* Sogand.-Bernal 1956
Corps	ovale	piriforme	ovale	ovale	piriforme
longueur	0,625-0,75 mm	1,25 mm	1,25 mm	0,72-0,97 mm	0,46-0,65 mm
largeur	0,425-0,47	0,92	0,89	0,37-0,72	0,28-0,32
Ventouse buccale	80-108/100-117 μ	140/150 μ	170 μ	100-130/130-145 μ	-/70-77 μ
Acetabulum	75-90	110/140	140-160	80-120/102-125	56-67/56-66
Pharynx	36/45-50	50/60	50	—	28-42/28-42
Œsophage	90	100	80	env. 50 (fig. 3)	¾ long. du pharynx
Masse prostatique	160-180/120-150	240/270	240/250	162-237/137-175	49-105/49-91
Testicules	130-160/90-126	120-200/190-220	240/180	132-200/125-187	56-106/56-112
Ovaire	96-135/84-120	200/160	290/180	112-175/107-142	49-84/35-77
Œufs	28-33/15-18	30-33/17-19	22-25/11-14	27-32/16-17	21-31/14-20
Épines atriales	12-18 μ	—	—	10 μ	7-12 μ
disposition	radiaire	radiaire	radiaire	radiaire	?
Vitellogènes	du niveau du pharynx au bord antérieur des testicules	du niveau du pharynx au bord antérieur des testicules	du niveau du pharynx au-devant des testicules	du niveau du pharynx au bord antérieur des testicules	du niveau de l'œsophage au-devant des testicules
Situation des testicules	para- ou légèrement préacétabulaires	légèrement préacétabulaires	légèrement préacétabulaires	légèrement préacétabulaires	paracétabulaires
de l'ovaire	dextro-postérieur à l'acetabulum				
de la masse prostatique	submédiane, dextre, atteignant en arrière l'équateur ou le bord postérieur de l'acetabulum				
Diverticule spinulé de l'atrium génital	en forme de pavillon auriculaire conique, dans la moitié gauche de la masse prostatique				
Hôtes	*Rhinolophus ferrum-equinum nippon* Temm.	*Eptesicus nilssoni parvus* Kishida	*Rhinolophus ferrum-equinum nippon* Temm.	Rat (expérimental)	*Vespertilio superans* Thomas
Distribution géographique	Japon	Corée	Japon	Japon	Corée

Ces caractères ne se retrouvent pas dans le spécimen représenté par la fig. 8 (pl. II) de Macy, qui pourrait s'identifier (quoique plus grand) à *Acanthatrium oligacanthum* Cheng 1957, également parasite d'*Eptesicus fuscus*. La question se pose de savoir s'il appartient au même lot que le type et si le nombre ainsi que la grandeur de ses épines répondent aux caractéristiques de cette dernière espèce [1].

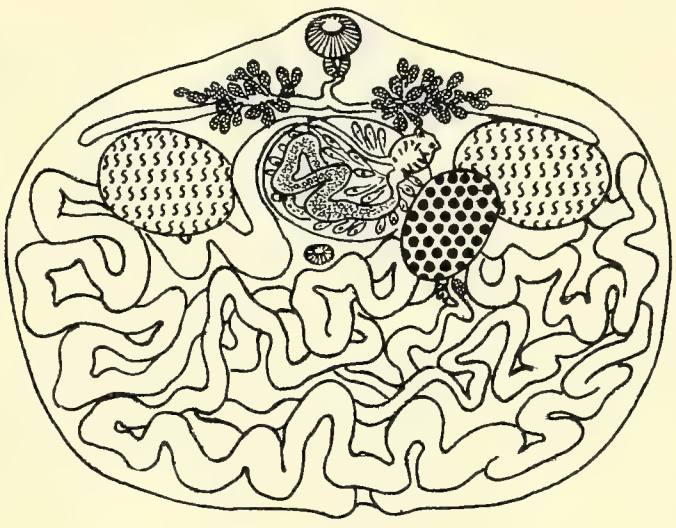


Fig. 8.
Acanthatrium (Acanthatrium) eurytremum Ogata 1942, d'*Emballonura semicaudata palauensis* Yamasina. Vue dorsale. Longueur: 1,15 mm (d'après Ogata 1942 *b*).

Acanthatrium alicatai Macy 1940 se reconnaît à son corps trapu, largement piriforme, et à ses grandes épines lancéolées, élargies à la base, réparties dans les trois lobes du diverticule de l'atrium génital (fig. 4). Ces caractères se retouvent chez *A. amphidynum* Cheng 1957, décrit d'après des exemplaires un peu plus petits et dont le diverticule atrial est moins dilaté. Les deux formes proviennent de *Eptesicus fuscus* (Beauvois) et des Etats-Unis. Nous considérons *A. amphidynum* comme synonyme de *A. alicatai* (voir tableau III).

Acanthatrium eurytremum (Ogata 1942) est une espèce bien caractérisée par son corps subrectangulaire, développé transversalement (plus large que long), par la petitesse de l'acetabulum et par ses caeca grêles et assez longs (fig. 8). Elle provient des îles

[1] Malgré deux requêtes auprès du descripteur, nous n'avons pas obtenu le prêt de cet exemplaire.

Palaos; l'hôte-type est *Emballonura semicaudata palauensis* Yamasina 1932.

TABLEAU III

Acanthatrium alicatai Macy

	Acanthatrium alicatai Macy 1940	*Acanthatrium amphidynum* Cheng 1957
Corps	largement piriforme 0,65-0,89/0,65-0,81 mm	largement piriforme 0,50-0,64/0,44-0,56 mm
Ventouse buccale	90/90-100 μ	80 μ
Acetabulum	75-95	75
Pharynx	40-50	?
Œsophage	78 (sur le type) *	23
Masse prostatique	200-230	178/148
Testicules	120-150/190	110-129/139-141
Ovaire	120/150	76/151
Situation des testicules	légèrement préacétabulaires	légèrement préacétabulaires
de l'ovaire	submédian, postacétabulaire	submédian, postacétabulaire
Épines atriales	« dull pointed, mostly curved and broad at the base »	lancéolées, élargies à la base
longueur	22-26 μ	15-21 μ *
largeur à la base	7-12 *	6-8,5 *
disposition	dans les trois lobes du diverticule atrial, contenant chacun 8 à 12 épines	dans les deux lobes du diverticule atrial
Vitellogènes	précaecaux	précaecaux
Œufs	29-32/17-18 μ	27-30/15-17 μ *
Hôtes	*Eptesicus fuscus* (Beauvois)	*Eptesicus fuscus* (Beauvois)
Distribution géographique	États-Unis (Washington, D.C.)	États-Unis (Virginie)

* D'après nos mesures.

Acanthatrium macyi Sogandares-Bernal 1956 a été décrit d'après trois spécimens fortement macérés, provenant d'un *Pipistrellus* sp., de Corée [1]. L'armature atriale est donc difficilement observable. SOGANDARES-BERNAL distinguait seulement 7 épines, longues de 7 à 8 μ, localisées « anteriad of utero-atrial junction ».

[1] Matériel recueilli par J. K. Jones (coll. nº 1585 J.K.J.), 10 juillet 1954, à 6 milles à l'est de Seoul. L'étiquette du paratype que nous avons eu à l'examen indique comme hôte: *Pipistrellus savii coreensis* Imaizumi 1955.

Sur le type (n° 37254) et sur un des paratypes (fig. 9-10), on observe facilement ce groupe extrême, à côté ou en avant de l'acetabulum et antérieur au pore génital femelle, sur un arc se continuant par le rebord du diverticule atrial, recourbé en circonflexe et qui semble armé de nombreuses épines disposées sur plusieurs rangs. Celles-ci mesureraient aussi 7 à 8 μ. L'examen d'un meilleur matériel permettrait de préciser ce caractère important.

TABLEAU IV

Acanthatrium oligacanthum Cheng

	Acanthatrium oligacanthum Cheng 1957	*Acanthatrium beuschleini* Cheng 1959
Corps	ovale à piriforme 0,38-0,49/0,24-0,32 mm	ovale à piriforme 0,18-0,30/0,16-0,23 mm [1]
Ventouse buccale	84/89 μ (sur le type) *	40-80/50-80 μ
Acetabulum	67/60 (sur le type) *	50-60
Pharynx	37	14-40
Œsophage	18	10-30
Masse prostatique	71/75	20-40/40-50
Testicules	90-98/107-108	32-70/31-63
Ovaire	65/88	34-62/22-44
Situation des testicules	légèrement préacétabulaires	légèrement préacétabulaires
de l'ovaire	submédian, postacétabulaire	submédian, postacétabulaire
Épines atriales	peu nombreuses (au nombre de 9)	peu nombreuses (au nombre de 11)
longueur	5 μ (sur le type) *	4-5 μ (sur le type) *
disposition	sur le rebord antérieur du diverticule atrial, disposées parallèlement et dirigées en arrière	sur le rebord antérieur du diverticule atrial, disposées parallèlement et dirigées en arrière
Vitellogènes	du niveau du pharynx au bord antérieur des testicules	du niveau du pharynx au bord antérieur des testicules
Œufs	29-33/18-20 μ * (sur le type)	29-31/19 μ * (sur le type)
Hôtes	*Eptesicus fuscus* (Beauvois)	*Eptesicus fuscus* (Beauvois)
Distribution géographique	États-Unis (Virginie)	États-Unis (Virginie)

[1] Exemplaires jeunes: « uterus... containing relatively few eggs, ranging from 2 to 31 eggs in specimens studied ». D'après CHENG (1959), ces œufs mesureraient 31-50/10-28 μ !

* D'après nos mesures.

Cheng (1957, 1959) décrivait un *Acanthatrium oligacanthum* et un *A. beuschleini* provenant tous deux de *Eptesicus fuscus* (Beauvois) et de la même région (Etat de Virginie). La comparaison des types prouve l'identité des deux espèces caractérisées par le petit nombre des épines atriales, leur petitesse (4 à 5 μ) et leur localisation sur l'arc formé par le rebord antérieur du diverticule de

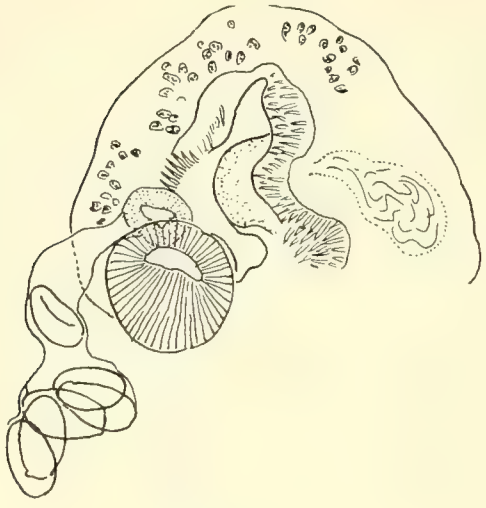


Fig. 9.

Acanthatrium (Acanthatrium) macyi Sogandares-Bernal 1956, de *Pipistrellus savii coreensis* Imaizumi. Type n° 37254 : vue dorsale. Schéma provisoire de la masse prostatique (moitié antérieure) et de l'atrium génital. (On distingue le pore génital femelle au niveau du bord antérieur de l'acetabulum.)

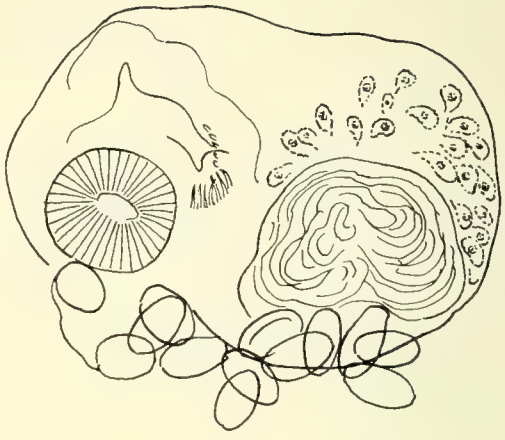


Fig. 10.

Acanthatrium (Acanthatrium) macyi Sogandares-Bernal 1956. Paratype: vue dorsale. Schéma provisoire de la masse prostatique et de l'atrium génital.

l'atrium génital (fig. 5). Nous avons précisé ou corrigé certaines dimensions consignées dans les descriptions originales, notamment celles des épines ou celles des œufs (voir tableau IV). A noter que les épines cuticulaires, signalées par Cheng, ne sont pas visibles sur les spécimens fixés, que les exemplaires de *A. beuschleini* sont au début de la maturité sexuelle et que les dimensions réelles de leurs œufs sont 29-31/19 μ, mesurées sur le type (et non pas 31-50/10-28 μ).

Le *Distomum sphaerula* Looss 1896, type du nouveau sous-genre *Paracanthatrium*, a été trouvé dans l'intestin d'un *Rhinolophus* sp. provenant des pyramides de Ghizeh. Sa caractéristique est d'avoir un ovaire préacétabulaire, submédian (dextre), origi-

nairement triangulaire, à sommet dirigé en arrière et dont la base, légèrement ondulée chez les individus jeunes, se découpe de plus en plus profondément, au point que l'organe paraît fortement lobé et presque ramifié chez les exemplaires tout à fait adultes.

Species dubiae

Nous considérons comme *species dubiae: Acanthatrium sogandaresi* Coil et Kuntz 1958, et *A. anaplocami* Etges 1960.

Le type d'*Acanthatrium sogandaresi* Coil et Kuntz 1958 (n° 38279) est inutilisable: très aplati et même déchiré en arrière, non coloré et obscurci par l'écrasement des vitellogènes et par une masse considérable d'œufs s'avançant jusqu'à ces derniers, il ne permet que l'observation des ventouses, du pharynx et des deux testicules extrêmement dilatés; celui de droite est beaucoup plus gros que le figure Cheng (1959) dans sa représentation de la partie antérieure du Ver (fig. 4), et l'acetabulum, subégal à la ventouse buccale, n'est pas médian, mais déplacé vers la gauche. La masse prostatique disparaît sous un amas d'œufs, de sorte qu'il est impossible de distinguer quoi que ce soit de l'atrium génital. Cheng, dans son réexamen critique (*op. cit.*, p. 325), discute la question de la localisation des prétendues épines, observées par Coil et Kuntz dans une « disposition irrégulière », ou plutôt de leur déplacement de l'atrium dans le « dislocated ejaculatory duct » par la pression subie par ce spécimen ! Quant à la rencontre des vitellogènes sur la ligne médiane, elle ne paraît due qu'à leur écrasement.

Le type d'*Acanthatrium anaplocami* Etges 1960 (n° 39015) est un « jeune adulte » obtenu chez la Souris blanche, cinq jours après l'ingestion de métacercaires. Il est clair qu'à défaut de maturité sexuelle l'identification est presque impossible: l'utérus ne contient aucun œuf, et les glandes sexuelles sont encore petites. L'atrium génital, rapproché de l'acetabulum, est peu distinct; les épines ne sont pas visibles.

Deux des paratypes de *A. anaplocami*, que nous avons reçus en communication grâce à l'obligeance du descripteur, sont ovigères (20 à 40 œufs, dont les mieux formés ont 25-28/15-16 μ), mais dans un médiocre état de conservation. Ils mesurent 0,19/0,13-0,15 mm. Sur l'un d'eux on distingue vaguement un petit groupe de quelques épines atriales longues de 4 à 5 μ, dont la disposition

rappelle celle que Cheng (1959, fig. 3) observait chez. *A beuschleini.* La faible taille de ces Vers, leur forme et leur provenance (Etat de Virginie), le rapport des ventouses (buccale > acetabulum), la présence de très petites épines cuticulaires, le petit nombre et les dimensions des épines atriales font présumer leur identité avec *A. oligacanthum* Cheng 1957 (syn. *A. beuschleini* Cheng 1959). Nous maintenons cependant *A. anaplocami* dans les « species dubiae », car Etges n'a donné aucune figure précise de la disposition des épines atriales.

Subspecies inquirenda

Acanthatrium nycteridis plicati Bhalerao 1926, de *Tadarida (Chaerephon) plicata* (Buchanan) [= *Nyctinomus plicatus*], en Birmanie, a été très sommairement décrit d'après un lot de treize exemplaires ovigères et un autre lot de spécimens immatures. La figure 5 qui représente l'un de ces derniers, n'accuse aucun caractère spécifique. La description est donc insuffisante: corps 0,40-0,78/0,35-0,38 mm; ventouse buccale 120/90 μ, acetabulum 80 μ. Ovaire 50 μ; anses utérines transverses. Vitellogènes prétesticulaires. Œufs 23-25/11-12 μ.

DIAGNOSES DES 11 ESPÈCES

Acanthatrium (A.) alicatai Macy 1940. — Corps largement piriforme à subtriangulaire (0,50-0,89/0,44-0,81 mm), légèrement resserré au niveau des testicules par une constriction transversale; ventouse buccale (80-90/80-100 μ) plus grande que l'acetabulum équatorial (75-95 μ); pharynx moyen (40-50 μ); œsophage court (23-78 μ). Ovaire submédian, légèrement postacétabulaire; testicules para- ou préacétabulaires, un peu plus petits que la masse prostatique médiane. Diverticule de l'atrium génital trilobé, chaque lobe étant armé de 8 à 12 épines marginales, lancéolées, droites ou recourbées, longues de 15 à 26 μ, larges de 6 à 12 μ à la base. Vitellogènes précaecaux, composés d'un assez grand nombre de follicules. Œufs 26-32/16-18 μ. Etats-Unis.

Synonymes: *Acanthatrium nycteridis* Alicata 1932 (fig. 3) nec Faust 1919, *A. amphidynum* Cheng 1957.

Acanthatrium (A.) eptesici Alicata 1932. — Corps ovale à elliptique (0,60-1,20/0,47-0,76 mm); ventouse buccale (92-120 μ) un peu plus grande que l'acetabulum prééquatorial (72-98/80-98 μ) ou subégale à lui [1]; pharynx moyen (26-45/40-53 μ); œsophage court (34-76 μ). Ovaire submédian, postacétabulaire; testicules para-ou préacétabulaires, un peu plus petits que la masse prostatique médiane. Diverticule de l'atrium génital armé d'une quarantaine de grandes épines, longues d'environ 25 μ, larges de 2 à 4 μ à la base, dirigées postérieurement et groupées en un faisceau serré (diamètre 40 μ) ou, si celui-ci se relâche, distribuées suivant un arc (dont la corde peut atteindre 65 μ) [2] ou un fer à cheval convexes antérieurement. Vitellogènes précaecaux, composés de grands follicules réunis en masses compactes pouvant atteindre le niveau du pharynx. Œufs 22-29/12-16 μ [3] (moy. 25/14 μ). Etats-Unis.

Synonyme: *Acanthatrium pipistrelli* Macy 1940.

Acanthatrium (A.) eurytremum (Ogata 1942). — Corps subrectangulaire, plus large (1,32 mm) que long (1,15 mm); ventouse buccale (95/120 μ), acetabulum très petit (41 μ), équatorial; pharynx moyen (34/54 μ); œsophage assez court (54 μ) et caeca grêles, allongés (675 μ), disposés transversalement. Ovaire submédian, paracétabulaire ou légèrement prééquatorial; testicules préacétabulaires, à grand axe transversal, dans la zone de la masse prostatique médiane. Diverticule de l'atrium génital muni d'épines peu nombreuses. Vitellogènes supracaecaux. Œufs 28/17 μ. Iles Palaos.

Synonyme: *Lecithodendrium eurytremum* Ogata 1942.

Acanthatrium (A.) macyi Sogandares-Bernal 1956. — Corps oblong (0,69-0,96/0,42-0,48 mm); ventouse buccale (72-98 μ) deux fois plus grande que l'acetabulum (40-42/42-45 μ) [4] peu musculeux et prééquatorial; pharynx moyen (37-49 μ); œsophage assez long (jusqu'à 120 μ). Ovaire submédian, postacétabulaire; testicules postacétabulaires, équatoriaux, plus petits que la masse prosta-

[1] D'après Macy (1940) pour *Acanthatrium pipistrelli* (acetabulum: 120-130/90-100 μ).
[2] C'est le cas pour le type de *A. pipistrelli*.
[3] D'après nos mesures.
[4] D'après nos mesures sur le type et un paratype. Sogandares-Bernal indique: 43-56 μ de large.

tique médiane. Diverticule de l'atrium génital à rebord en forme de circonflexe, armé de nombreuses épines disposées sur plusieurs rangs, dont un groupe extrême de 7 (ou 8 ?), facilement visibles, longues de 7 à 8 μ, fixées sur un arc au côté ou en avant de l'acetabulum, antérieurement au pore génital femelle. Vitellogènes situés latéralement par rapport aux caeca, s'avançant jusqu'à mi-distance entre la bifurcation intestinale et le pharynx. Œufs 24-28/13-17 μ (moy. 26/15 μ) [1]. Corée.

Acanthatrium (A) microcanthum Macy 1940 [2]. — Corps ovale à elliptique (1,14/0,68 mm); ventouse buccale (84/100 μ) à peine plus grande que l'acetabulum postéquatorial (80/92 μ); pharynx moyen (40/55 μ); œsophage long (240 μ). Ovaire submédian, postacétabulaire; testicules para- à postacétabulaires, subégaux à la masse prostatique médiane [3]. Diverticule de l'atrium génital armé d'une septantaine d'épines marginales, aciculaires, longues de 7 à 8 μ, disposées sur son rebord antérieur en un arc dont la corde mesure 80 μ. Vitellogènes paracaecaux (confinés entre le bord antérieur des testicules et le niveau de la bifurcation intestinale), composés d'un petit nombre de follicules (environ 7 à droite et 11 à gauche). Œufs 25-31/15-19 μ (moy. 29/16 μ) [4]. Etats-Unis.

Acanthatrium (A.) molossidis Martin 1934 [5]. — Corps arrondi (0,66-0,92/0,67-0,87 mm), à cuticule spinulée [6] sur le tiers antérieur; ventouse buccale (100-110/110-130 μ) plus grande que l'acetabulum; pharynx moyen (50 μ); œsophage « not evident ». Ovaire submédian, para- ou postacétabulaire; testicules para- ou préacétabulaires, plus petits que la masse prostatique médiane. Diverticule de l'atrium génital submédian et proche de l'acetabulum, armé d'une quinzaine de petites épines, longues d'environ 5 μ et dirigées en avant. Vitellogènes précaecaux, constitués par une masse compacte de follicules s'avançant jusqu'à l'équateur de la ventouse buccale ou même jusqu'à son bord antérieur. Œufs 30-35/20 μ. Honduras.

---

[1] D'après nos mesures.
[2] Description d'après l'exemplaire-type.
[3] Ou plus grands (d'après Macy, pl. II, fig. 10).
[4] D'après nos mesures.
[5] Les mesures et les caractéristiques consignées dans cette diagnose sont celles que Martin donna du type, et Macy (1940, p. 281) d'un paratype.
[6] D'après Martin: « Cuticula smooth ».

Acanthatrium (A.) nycteridis Faust 1919. — Corps largement ovale à piriforme (0,18-0,20/0,15-0,16 mm) [1]; ventouse buccale (jusqu'à 25 μ) [1] plus grande que l'acetabulum prééquatorial (max. 16 μ) [1]; pharynx petit (4-5/6 μ) [1]; œsophage court. Ovaire submédian, para- à postacétabulaire; testicules préacétabulaires, au niveau de la masse prostatique médiane et plus petits qu'elle. Diverticule de l'atrium génital « coiled on itself several times » et armé de nombreuses épines cunéiformes, longues de 10 à 15 μ, les unes marginales, les autres dispersées à l'intérieur [2]. Vitellogènes précaecaux, composés chacun de 10 à 12 follicules. Œufs 33-44/19-23 μ). Etats-Unis.

Acanthatrium (A.) oligacanthum Cheng 1957. — Corps ovale à piriforme (0,18-0,49/0,16-0,32 mm); ventouse buccale (40-84/50-89 μ) plus grande que l'acetabulum équatorial (50-60/50-67 μ); pharynx petit (14-40 μ); œsophage court (10-30 μ). Ovaire submédian, légèrement postacétabulaire; testicules para- ou préacétabulaires, un peu plus grands que la masse prostatique médiane. Diverticule de l'atrium génital armé d'une dizaine [3] de petites épines cunéiformes et marginales, longues de 4 à 5 μ, disposées sur un arc correspondant à son rebord antérieur et dirigées vers son centre. Vitellogènes précaecaux, composés d'un assez grand nombre de follicules, dont les grappes remontent au moins jusqu'au bord postérieur de la ventouse buccale. Œufs 29-33/18-20 μ [4]. Etats-Unis.

Synonyme: *Acanthatrium beuschleini* Cheng 1959, ? *A. anaplocami* Etges 1960 [5].

Acanthatrium (A.) oregonense Macy 1939. — Corps largement piriforme ou ovale (0,65-0,82/0,65-0,83 mm); ventouse buccale (78-87 μ) subégale à l'acetabulum prééquatorial (85-90 μ); pharynx moyen (31-38/42-45 μ); œsophage très court (jusqu'à 25 μ) ou apparemment nul. Ovaire submédian, légèrement postacétabulaire;

---

[1] D'après la planche XX de Faust (grossissement 340 fois), le corps mesure 0,40/0,35 mm, la ventouse buccale 45 μ de diamètre moyen, l'acetabulum 30 μ, le pharynx 24 μ de large !

[2] D'après Macy (1940, p. 281 et pl. II, fig. 9).

[3] 9 d'après Cheng (1957, fig. 2 *b*; 1959 *b*, fig. 2); 11 d'après Cheng (1959 *a*, p. 324) pour *A. beuschleini*.

[4] D'après nos mesures.

[5] Voir p. 289-290.

testicules légèrement préacétabulaires, un peu plus petits que la masse prostatique médiane. Diverticule de l'atrium génital armé de nombreuses épines (50 à 60), longues de 10 à 15 μ, marginales et aciculaires, disposées sur un arc de 90 à 100 μ — correspondant à son rebord antérieur plus ou moins flexueux, par déformation — et dirigées vers son centre ou vers l'arrière [1]. Vitellogènes précaecaux, composés de follicules groupés en une masse compacte, atteignant le niveau du pharynx ou de la ventouse buccale. Œufs 27–32/13–18 μ (moy. 30/16 μ). Etats Unis.

Acanthatrium (A.) ovatum Yamaguti 1939. — Corps ovale à piriforme (0,46-1,25/0,28-0,92 mm); ventouse buccale (80-170/70-170 μ) un peu plus grande que l'acetabulum équatorial (56-160 μ); pharynx moyen (28-50/28-60 μ); œsophage court ou moyen (jusqu'à 100 μ). Ovaire submédian, légèrement postacétabulaire; testicules para- ou préacétabulaires, un peu plus petits que la masse prostatique submédiane, dextre, atteignant en arrière l'équateur ou le bord postérieur de l'acetabulum. Diverticule de l'atrium génital en forme de pavillon auriculaire conique, situé dans la moitié gauche de la masse prostatique et armé d'épines longues de 12 à 18 μ, disposées radiairement. Vitellogènes situés au-devant ou à côté des caeca. Œufs 21-33/11-20 μ. Japon et Corée.

Synonymes: *Lecithodendrium chosenicum* Ogata 1940, *L. isikawai* Ogata 1942; *Acanthatrium hitaense* Koga 1953, *A. jonesi* Sogandares-Bernal 1956.

Acanthatrium (P.) sphaerula (Looss 1896). — Corps très largement ovale à circulaire (1,32/1,40 mm); ventouse buccale et acetabulum postéquatorial d'égale grosseur (180 μ); pharynx relativement petit (60 μ); œsophage court et caeca allongés transversalement (jusqu'à 450 μ). Ovaire submédian, préacétabulaire, profondément lobé; testicules préacétabulaires, un peu plus petits que la masse prostatique médiane. Diverticule de l'atrium génital piriforme, situé dans la partie droite de cette dernière et armé de nombreuses épines dirigées vers l'ouverture. Vitellogènes précaecaux, en forme de grappe très ramifiée. Œufs 19/10 μ. Egypte.

---

[1] Macy indique: « directed caudad, arranged in a long crescent between the genital pore and the anterior margin of the prostate mass ».

DIAGNOSE DU GENRE *ACANTHATRIUM* FAUST 1919

Lecithodendriinae: Corps petit (± 1 mm), ovale à elliptique, sphérique ou piriforme (rarement plus large que long [1] ou deux fois plus long que large [2]), à cuticule apparemment non spinulée [3], à ventouse buccale généralement plus grande que l'acetabulum (parfois subégale à lui ou légèrement plus petite); à ovaire submédian à latéral, le plus souvent dextre, postacétabulaire et non ou à peine lobé dans le sous-genre *Acanthatrium*, préacétabulaire et fortement lobé dans le sous-genre *Paracanthatrium*; à testicules para- ou préacétabulaires; à conduits sexuels convergeant en profondeur dans la masse prostatique pour déboucher dans un atrium génital bipartite, dont la partie distale, dilatée en diverticule, est toujours spinulée; à vitellogènes généralement précaecaux, ou paracaecaux [4]. Parasites de l'intestin de Chiroptères.

Espèce-type: *Acanthatrium (A.) nycteridis* Faust 1919.

Le type du sous-genre *Paracanthatrium* n. sg. est *Acanthatrium (P.) sphaerula* (Looss 1896) comb. nov.

CLÉ DE DÉTERMINATION DES *LECITHODENDRIINAE* A ATRIUM GÉNITAL SPINULÉ

A. Vitellogènes prétesticulaires . . . *Acanthatrium* Faust 1919

a) Ovaire non lobé, para- ou postacétabulaire.
Acanthatrium

b) Ovaire fortement lobé, préacétabulaire.
Paracanthatrium n.sg.

[Une seule espèce: *A. (P.) sphaerula* (Looss 1896) comb. nov.]

---

[1] Chez *Acanthatrium (A.) eurytremum* (Ogata 1942).
[2] Chez *Acanthatrium (A.) macyi* Sogandares-Bernal 1956.
[3] Cheng (1959) indique à propos d'*Acanthatrium (A.) beuschleini:* « cuticule completely covered with extremely small, closely set spines which are not readily visible in fixed specimens ». De fait, presque toutes les espèces sont décrites comme inermes (cf. Cheng 1957, p. 63: tableau de comparaison).
[4] Chez *Acanthatrium (A.) microcanthum* Macy 1940.

B. Vitellogènes posttesticulaires.

Mesothatrium Skarbilovich 1948

[Une seule espèce: *M. japonicum* (Yamaguti 1939) Sogandares-Bernal 1956, syn. *Acanthatrium lageniforme* Ogata 1947] [1]

CLÉ DES ESPÈCES DU SOUS-GENRE *ACANTHATRIUM*

1. Corps plus large que long (1,15/1,32 mm), subrectangulaire. Acetabulum très petit, dont le diamètre (41μ) atteint à peine les deux cinquièmes de celui de la ventouse buccale. Iles Palaos. . . . . *A. (A. eurytremum* (Ogata 1942)

— Corps plus long que large, ovale, piriforme; ou circulaire. Acetabulum généralement un peu plus petit que la ventouse buccale 2

2. Acetabulum relativement petit et peu musculeux, dont le diamètre (40-42/42-45 μ) [2] n'atteint que le seizième ou le vingtième de la longueur du corps, celle-ci pouvant dépasser le double de la largeur. [De l'armature atriale (fig. 9-10),

---

[1] *Acanthatrium lageniforme* Ogata 1947 a été décrit dans une note préliminaire, publiée en japonais, sans figure ni résumé anglais ou français. M. le professeur Tamao Fukui, de Tokyo, a eu la grande obligeance de rechercher cette publication très rare et de traduire la description originale. Nous le remercions vivement.

Ogata obtint l'espèce par infestation expérimentale de *Miniopterus schreibersi fuliginosus* (Hodgson) [= *japoniae* Thomas], à partir de métacercaires communes chez un insecte de l'ordre des Trichoptères, *Stenopsyche griseipennis* MacLachlan. Voici le résumé de cette traduction:

Corps lagéniforme (0,69/0,42 mm): partie antérieure allongée; partie postérieure arrondie, à extrémité parfois appointie, si bien que le Ver devient cucumiforme. Ventouse buccale globulaire (100/110 μ), plus grande que l'acetabulum (80 μ); pharynx moyen (40/60 μ), œsophage long de 160 μ, caeca courts (150/40 μ). Masse prostatique derrière la bifurcation intestinale (150/180 μ); atrium génital armé de petites épines. Testicules situés à droite et à gauche de la masse prostatique (le droit: 140/120 μ, le gauche: 130/100 μ); ovaire dextre et postérieur par rapport à l'acetabulum, elliptique et allongé obliquement (100/90 μ). Vitellogènes posttesticulaires, à follicules relativement gros, mais en petit nombre: 6 à 8 de chaque côté. Utérus confiné dans la moitié postérieure du corps. Œufs 24-28/14-17 μ.

Par la situation posttesticulaire des vitellogènes, *A. lageniforme* se classe dans le genre *Mesothatrium* Skarbilovich. Ogata reconnaissait sa ressemblance avec *Acanthatrium japonicum* (Yamaguti 1939). Nous l'identifions avec ce dernier malgré les dimensions plus grandes du corps et des organes, un peu plus petites des œufs. Il est donc synonyme de *Mesothatrium japonicum* (Yamaguti 1939).

[2] D'après Sogandares-Bernal (1956): 43-56 μ de large.

on distingue facilement un groupe extrême de 7 (ou 8 ?) épines, longues de 7 à 8 μ, situées au côté ou en avant de l'acetabulum, antérieurement au pore génital femelle [1], sur un arc se continuant par le rebord du diverticule de l'atrium (en forme de circonflexe), qui semble armé d'épines très nombreuses, disposées sur plusieurs rangs.] [2] Corée.

A. (A.) macyi Sogandares-Bernal 1956

— Acetabulum moyen, dont le diamètre (50-160 μ) est compris entre le cinquième et le treizième (moy. un neuvième) de la longueur du corps 3

3. Vitellogènes paracaecaux, confinés entre le bord antérieur des testicules et le niveau de la bifurcation intestinale. Œsophage très long (240 μ). Diverticule de l'atrium génital armé d'une septantaine d'épines marginales, aciculaires, longues de 7 à 8 μ, disposées sur son bord antérieur en un arc dont la corde mesure 80 μ (fig. 3). Etats-Unis.

A. (A.) microcanthum Macy 1940

— Vitellogènes précaecaux, atteignant généralement le niveau du pharynx ou de la ventouse buccale. Œsophage court ou nul (0-100 μ) 4

4. Diverticule atrial en forme de pavillon auriculaire conique, dans la moitié gauche de la masse prostatique submédiane (dextre), et armé d'épines disposées radiairement, longues de 12 à 18 μ. Japon et Corée.

A. (A.) ovatum Yamaguti 1939

— Diverticule atrial ne présentant pas ce caractère 5

5. Epines atriales longues (10-26 μ) et nombreuses 6

— Epines atriales courtes (4-5 μ) et peu nombreuses 9

6. Epines atriales dispersées, longues de 10-15 μ (fig. 6). Etats-Unis. . . . . *A. (A.) nycteridis* Faust 1919

— Epines atriales non dispersées 7

7. Epines atriales lancéolées, mesurant jusqu'à 26 μ de longueur, élargies à la base (où elles mesurent 6-12 μ), répar-

---

[1] Sogandares-Bernal précise: « located anteriad of utero-atrial junction ».

[3] Imprécision due à la macération du matériel original.

ties en trois groupes de 8 à 12 dans un diverticule atrial trilobé, et convergeant vers le pore génital (fig. 4). Etats-Unis . . . . . *A. (A.) alicatai* Macy 1940

— Epines atriales étroites (2-4 μ à la base), aciculées, dirigées postérieurement (la plupart tout au moins) 8

8. Epines atriales longues d'environ 25 μ, disposées typiquement en un groupe compact (ou serrées sur un arc ou en fer à cheval) (fig. 1). Etats-Unis.
A. (A.) eptesici Alicata 1932

— Epines atriales longues de 10 à 15 μ, disposées sur un arc d'environ 100 μ de longueur (fig. 2). Etats-Unis.
A. (A.) oregonense Macy 1939

9. Corps ovale à piriforme. Atrium génital médian, au milieu de la masse prostatique, dont le diverticule est armé d'une dizaine d'épines localisées sur son bord antérieur et dirigées postérieurement (fig. 5). Etats-Unis.
A. (A.) oligacanthum Cheng 1957

— Corps arrondi. Atrium génital submédian, sénestre et proche de l'acetabulum, dont le diverticule est armé de 15 épines localisées sur son bord antérieur et dirigées vers l'avant. Honduras . . . . . *A. (A.) molossidis* Martin 1934

Résumé

D'une étude comparative des *Lecithodendriinae* à atrium génital spinulé, il ressort que ceux-ci se répartissent en deux genres: *Acanthatrium* Faust 1919 (à vitellogènes prétesticulaires) et *Mesothatrium* Skarbilovich 1948 (à vitellogènes posttesticulaires), le second pour *M. japonicum* (Yamaguti 1939) Sogandares-Bernal 1956. Dans ces deux genres, l'atrium comprend une partie proximale plus ou moins développée, dans laquelle débouchent les conduits sexuels, et une partie distale dilatée en diverticule et toujours armée d'épines.

Le genre *Acanthatrium* se subdivise en deux sous-genres: *Acanthatrium* (à ovaire adulte non lobé, para- ou postacétabulaire), avec *A. (A.) nycteridis* Faust comme type, et *Paracanthatrium* n. sg. (à ovaire adulte fortement lobé, préacétabulaire), avec *Distomum sphaerula* Looss 1896 comme type, dénommé *Acanthatrium (Paracanthatrium) sphaerula* (Looss 1896) comb. nov.

D'une vingtaine d'espèces attribuées au sous-genre *Acanthatrium*, 10 sont reconnues valables et 2 sont considérées comme *species dubiae.*

Les espèces valables (voir diagnoses pp. 290-294) sont: *A. (A.) alicatai* Macy 1940, *A. (A) eptesici* Alicata 1932, *A. (A.) eurytremum* (Ogata 1942), *A. (A.) macyi* Sogandares-Bernal 1956, *A. (A.) microcanthum* Macy 1940, *A. (A.) molossidis* Martin 1934, *A. (A.) nycteridis* Faust 1919, *A. (A.) oligacanthum* Cheng 1957, *A. (A.) oregonense* Macy 1939 et *A. (A.) ovatum* Yamaguti 1939.

Les *species dubiae* (pp. 289-290) sont: *A. (A.) anaplocami* Etges 1960 et *A. (A.) sogandaresi* Coil et Kuntz 1958.

A. (A.) nycteridis plicati Bhalerao 1926 est considéré comme une *subspecies inquirenda* (p. 290).

Une nouvelle diagnose du genre *Acanthatrium* et une clé de détermination des *Lecithodendriinae* à atrium spinulé sont proposées (pp. 295-296).

Summary

A comparative study of *Lecithodendriinae* with spined genital atrium shows that they may be grouped into two genera: *Acanthatrium* Faust 1919 (vitellaria pretesticular) and *Mesothatrium* Skarbilovich 1948 (vitellaria post-testicular), the latter genus including *M. japonicum* (Yamaguti 1939) Sogandares-Bernal 1956. In both genera the genital atrium comprises a proximal portion that is more or less developed and into which open the genital ducts, and a distal portion with dilated diverticulum always bearing spines.

The genus *Acanthatrium* is divided into two sub-genera: *Acanthatrium* (ovary in adults not lobed, lateral or posterior to acetabulum); type species: *A. (A.) nycteridis* Faust. *Paracanthatrium* n. subg. (ovary in adults distinctly lobed, anterior to acetabulum); type species: *A. (P.) sphaerula* (Looss 1896) n. comb.

Of the 20 odd species attributed to the sub-genus *Acanthatrium*, 10 are recognized as valid and 2, *sub-judice.*

The valid species are (see diagnoses pp. 290-294): *A. (A.) alicatai* Macy 1940, *A. (A.) eptesici* Alicata 1932, *A. (A.) eurytremum* (Ogata 1942), *A. (A.) macyi* Sogandares-Bernal 1956, *A. (A.) microcanthum* Macy 1940, *A. (A.) molossidis* Martin 1934, *A. (A.) nycteridis* Faust 1919, *A. (A.) oligacanthum* Cheng 1957, *A. (A.) oregonense* Macy 1939 et *A. (A.) ovatum* Yamaguti 1939.

The species *sub judice* are: *A. (A.) anaplocami* Etges 1960 and *A. (A.) sogandaresi* Coil and Kuntz 1958.

A. (A.) nycteridis plicati Bhalerao 1926 is considered to be a doubtful sub-species.

A new diagnosis of the genus *Acanthatrium* and a key to the species of *Lecithodendriinae* with spined genital atrium are proposed.

Zusammenfassung

Eine vergleichende Untersuchung der *Lecithodendriinae* mit bestacheltem Genitalatrium ergibt, dass diese sich auf zwei Gattungen verteilen: *Acanthatrium* Faust 1919 (mit vor den Hoden gelegenen Dotterstöcken) und *Mesothatrium* Skarbilovich 1948 (Dotterstöcke hinter den Hoden); die letztere Gattung enthält *M. japonicum* (Yamaguti 1939) Sogandares-Bernal 1956. In beiden Gattungen besteht das Atrium aus einem mehr oder weniger entwickelten proximalen Teil in den die Geschlechtsgänge münden, und einem distalen Teil, der zu einem Divertikel erweitert und immer bestachelt ist.

Acanthatrium wird in zwei Untergattungen zerlegt: *Acanthatrium* s. str. (ausgewachsenes Ovar ungelappt, auf der Höhe oder hinter dem Bauchsaugnapf gelegen) mit *nycteridis* Faust als Typus, und *Paracanthatrium* subg. nov. (ausgewachsenes Ovar stark gelappt, vor dem Bauchsaugnapf gelegen) mit *Distomum sphaerula* Looss 1896 als Typus.

Eine Liste der anerkannten bezw. zweifelhaften Arten der Untergattung *Acanthatrium* ist aus dem französischen Résumé ersichtlich.

Es wird eine neue Diagnose der Gattung *Acanthatrium* gegeben und ein Bestimmungsschlüssel der *Lecithodendriinae* mit bestacheltem Atrium aufgestellt.

BIBLIOGRAPHIE

Alicata, J. E. 1932. *A new trematode, Acanthatrium eptesici, from the brown bat.* J. Wash. Acad. Sci. 22 (10): 271-274.

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.

Cheng, T. C. 1957. *Studies on the genus Acanthatrium Faust, 1919 (Trematoda: Lecithodendriidae); with the description of two new species.* J. Parasit. Urbana 43 (1): 60-65.

— 1959 *a. The description of Acanthatrium beuschleini* n. sp., *a new trematode parasite of bats; and a re-evaluation of the reproductive system of Acanthatrium sogandaresi Coil and Kuntz, 1958.* J. Parasit. Urbana 45 (3): 323-326.

— 1959 *b. The Histology of the Prostate Mass in the Genus Acanthatrium (Trematoda: Lecithodendriidae).* Proc. Helminth. Soc. Washington 26 (2): 111-113.

Coil, W. H. et R. E. Kuntz. 1958. *Records of trematodes collected in Turkey with the descriptions of new species in the families Lecithodendriidae and Plagiorchiidae.* Proc. Helminth. Soc. Washington 25 (1): 61-67.

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.

Etges, F. J. 1960 *a. On the life history of Prosthodendrium (Acanthatrium) anaplocami* n. sp. *(Trematoda: Lecithodendriidae).* J. Parasit. Urbana 46 (2): 235-240.

— 1960 *b. The status of the genera Acanthatrium Faust, 1919, and Prosthodendrium Dollfus, 1931 (Trematoda: Lecithodendriidae).* J. Parasit. Urbana 46 (4): 525-527.

Faust, E. C. 1919. *A new trematode, Acanthatrium nycteridis, nov. gen., nov. spec., from the little brown bat.* Trans. Amer. micr. Soc. Menasha 38 (3): 209-215.

Koga, Y. 1953. *On the life history of a new trematode belonging to the genus Acanthatrium.* J. Kurume Med. Assoc. 16 (1-4): 791-798.

Looss, A. 1896. *Recherches sur la faune parasitaire de l'Egypte. Première partie.* Mém. Inst. Egypt. 3: 1-252.

Macy, R. W. 1939. *A New Trematode, Acanthatrium oregonense, (Lecithodendriidae), from Bats of the Genus Myotis.* Amer. Midl. Nat. Notre Dame 22 (3): 640-641.

— 1940. *Description of three new trematodes with notes on other species of Acanthatrium (Lecithodendriidae), and a key to the genus.* J. Parasit. Urbana 26 (4): 279-286.

Martin, W. E. 1934. *Acanthatrium molossidis n. sp. from the Bat Molossus sinaloae.* J. Parasit. Urbana 20 (6): 335.

Odhner, T. 1910. *Nordostafrikanische Trematoden, grösstenteils vom Weissen Nil.* Results of the Swedish Zoological Expedition to Egypt and the White Nile 1901 under the Direction of L. A. Jägerskiöld. N° 23 A, pp. 1-170, Upsala.

Ogata, T. 1941. *Contribution à la connaissance de la faune helminthologique coréenne. II. Deux espèces nouvelles de Trématodes d'une chauve-souris Eptesicus serotinus parvus.* Bull. biogeogr. Soc. Japan 11 (10): 77-96.

— 1942 *a. Sur un nouveau trématode extrait d'une chauve-souris provenant de Ryûgadô, caverne fameuse de la préfecture de Kôti.* Dobuts. Zasshi, Tokyo (Zool. Mag.) 54: 131-134.

— 1942 *b. Sur un nouveau trématode d'une chauve-souris du Palaos, I. Lecithodendrium eurytremum n. sp.* Dobuts. Zasshi, Tokyo (Zool. Mag.) 54: 287-289.

— 1947. *A new fluke with its intermediate host being larva of Mystacides and a means about the experiment of its development.* Seibutsu Sôran 1 (1): 19-20. (En japonais.)

Skarbilovich, T. S. 1948. *Family Lecithodendriidae Odhner, 1911.* (In: Skrjabin, K. J., *Trematodes of animals and man*, vol. 2: 337-590. Moskva-Leningrad.

Sogandares-Bernal, F. 1956. *Four trematodes from Korean bats with descriptions of three new species.* J. Parasit. Urbana 42 (2): 200-206.

Yamaguti, S. 1939. *Studies on the Helminth Fauna of Japan. Part 27. Trematodes of Mammals, II.* Japan. J. Med. Sci., VI. Bacteriol. Parasitol. 1 (3): 131-151.

— 1958. *Systema Helminthum. I. The digenetic Trematodes of Vertebrates.* 1575 p., New-York-London.

Tome 68, nº 30 — Septembre 1961

Rectification de la clé de détermination des espèces du sous-genre *Lecithodendrium* Looss 1896 (Trematodes)

par

Georges DUBOIS

Deux erreurs se sont glissées dans l'établissement de la clé que nous avons proposée (1960, Rev. suisse Zool. 67 (1): 60-61): l'une était l'omission du chiffre 7, l'autre concerne *Lecithodendrium (L.) granulosum* Looss 1907. Cette espèce a été retrouvée en Egypte et identifiée par le Dr R. W. Macy, qui a eu l'amabilité de nous en remettre quelques exemplaires, ce dont nous le remercions vivement. Ces exemplaires possèdent un œsophage bien développé, d'une longueur de 100 μ (d'après les figures 4 *a* et *b* de Looss, cet organe mesurait environ 60 μ), ce qui nécessite une modification dès le chiffre 3 de la clé de détermination. Rectifiée, celle-ci se présente comme suit (nº 1 et 2 sans changements):

3. Œsophage présent (60-220 μ) 4
— Œsophage absent 6
4. Follicules vitellogènes groupés en rosette dans le champ testiculaire. Œufs 15-23/8-15 μ 5
— Follicules vitellogènes groupés en grappe marginale (les deux grappes étant séparées par toute la largeur du champ utérin). Œufs 24-28/11-15 μ. Tchécoslovaquie.
L. (L.) rysavyi Dubois 1960
5. Glandes vitellogènes composées de 7 follicules à gauche, de 9 à droite. Inde, Europe et Etats-Unis.
L. (L.) mödlingeri (Pande 1935)

— Glandes vitellogènes composées chacune d'une douzaine de follicules. Egypte et ? Europe.
L. (L.) granulosum Looss 1907

6. Corps piriforme, à constriction transversale prétesticulaire (c'est-à-dire au premier tiers de sa longueur). Parasite de Rongeurs *(Dryomys)* [1]. Russie.
L. (L.) semen (Kirschenblatt 1941)

— Corps arrondi ou ovale 7

7. Ventouses subégales. Russie.
L. (L.) rotundum Shtrom 1935

— Ventouse buccale > acetabulum (80/100 μ et 65 μ respectivement). Cuba . . *L. (L.) pricei* Pérez Vigueras 1940

[1] Hôte accidentel ?

Tome 68, nº 31 — Septembre 1961

Les acariens psoriques parasites des chauves-souris

XX. Un cas d'hyperparasitisme par *Nycteridocoptes poppei*. Nouvelles observations sur l'évolution cyclique de la gale sarcoptique chez les chiroptères

par

A. FAIN (Anvers) et **V. AELLEN** (Genève)

Avec 5 photos dans le texte

Le 7 septembre 1960, une femelle adulte de *Myotis daubentoni* (Kuhl) fut capturée par M. G. Zelenka dans la rade de Genève, et déposée au Muséum d'Histoire naturelle de cette ville (nº 982-100). Cette chauve-souris était extraordinairement parasitée par des acariens sarcoptiques, à tous les stades de développement, appartenant dans leur quasi totalité à l'espèce *Nycteridocoptes poppei* Oudemans [1]. Nous avons pensé qu'il était intéressant de donner ici une description de ce cas exceptionnel [2].

La grande majorité de ces acariens sont des *immatures*: larves, protonymphes et tritonymphes (des deux types, mâle et femelle). Ces immatures sont enchassés dans les couches les plus superficielles de la peau, et seule une très mince pellicule cornée transparente les recouvre. Ils sont spécialement abondants au niveau du patagium où ils forment un semis blanchâtre visible à l'œil nu.

[1] En plus de ces acariens sarcoptiques, nous avons trouvé, chez cette chauve-souris, d'autres acariens appartenant aux familles des Spinturnicidés, Myobiidés et Laelaptidés. Le diptère Nyctéribiidé, *Nycteribia kolenati* Theodor, était aussi extraordinairement abondant: 7 ♂♂ et 17 ♀♀. Enfin, l'intestin renfermait un grand nombre de trématodes.

[2] Les photographies qui illustrent la présente note ont été exécutées par le professeur M. Poll, du Musée Royal de l'Afrique Centrale, Tervuren (Belgique). Nous sommes heureux d'adresser ici nos vifs remerciements au Dr Poll pour l'aide précieuse qu'il nous a si aimablement prodiguée.

1
5mm

2
1mm

3
5mm

4
5mm

5
2 mm

Ils sont en nombre sensiblement égal de chaque côté, ventral et dorsal, du patagium. L'uropatagium, par contre, est beaucoup moins parasité. A la loupe binoculaire les parasites se présentent comme des petits disques arrondis blanchâtres à peine saillants (photos 3-4) et on peut même observer certains organes par transparence à travers la fine pellicule cornée qui les recouvre. A un plus fort grossissement on constate que ces petits disques blanchâtres sont hérissés de très fins et courts poils raides qui ne sont autres que les poils de la face dorsale de l'acarien ayant traversé la couche cornée qui recouvre ce dernier. Ces immatures sont donc placés avec la face dorsale orientée vers l'extérieur. Pour avoir une idée du nombre total d'immatures parasitant cette chauve-souris, nous avons compté les parasites sur une surface d'un centimètre carré, et nous avons répété cette opération à divers endroits du patagium, mais seulement du côté ventral de la membrane alaire. Le nombre de parasites varie d'après les endroits entre 20 et 120 par centimètre carré. En prenant une moyenne de 50, et en estimant la surface totale du patagium (uropatagium non compris) à environ 100 centimètres carrés (face dorsale + face ventrale), on arrive à un nombre total d'immatures d'environ 5000. L'infiltration du patagium par les immatures n'est pas uniforme. Elle est plus marquée à certaines places, et dans l'ensemble c'est dans la moitié postérieure du patagium qu'elle est la plus intense. En dehors du patagium, on découvre de nombreux immatures le long des os de la main et sur la face antérieure des orteils.

Des *femelles* adultes, de taille variable et enfermées dans des petites poches cornées plus ou moins transparentes, sont rencon-

---

Photo n° 1: la chauve-souris est vue ventralement, les ailes étant repliées et ramenées contre le corps. On distingue de nombreux acariens femelles *(Nycteridocoptes poppei)* le long des faces ventrale et dorsale des doigts II et III.

Photo n° 2: partie antérieure de la bouche à moitié ouverte. Notez sur la lèvre supérieure, en dessous de la narine, un court tube corné dirigé vers le bas. Ce tube contenait une femelle gravide et des œufs attribués à *Chirnyssus myoticola.*

Photo n° 3: semis d'acariens immatures (= *N. poppei)* sur le patagium.

Photo n° 4: photo montrant de nombreux immatures infiltrant le patagium et des femelles beaucoup plus grosses le long du doigt III *(= N. poppei).*

Photo n° 5: quelques femelles gravides (de la photo n° 4) très agrandies. Dans les 2 lésions supérieures la femelle est visible à travers l'orifice ovalaire situé au sommet de la poche; notez l'aspect plus sombre et plus épaissi des poches qui renferment ces femelles *(= N. poppei).*

trées à divers endroits du corps (photos 1-4-5). Chez les plus petits exemplaires, la poche est complètement close et ses parois sont très fines et transparentes. A mesure que la taille du parasite augmente, les parois de la poche se kératinisent davantage et deviennent plus opaques, en même temps qu'un orifice ovalaire apparaît à son sommet (photo 5). Ces femelles sont placées dans la même position que les immatures, c'est-à-dire avec la face dorsale orientée vers l'extérieur et la face ventrale en contact avec la base de la poche. Toutes les grosses femelles sont gravides et les œufs qu'elles produisent s'accumulent dans la poche cornée principalement au niveau de l'espace compris entre l'acarien et la paroi profonde de la poche. La plupart des femelles adultes sont situées le long du deuxième ou du troisième doigt; elles sont aussi nombreuses dorsalement que ventralement. Nous en avons compté une trentaine du côté gauche et une vingtaine à droite. On en rencontre également à d'autres endroits du corps et notamment sur les oreilles (7), le patagium (une dizaine) et le long des autres doigts de la main et du pied (quelques-unes). Les lésions formées par les femelles adultes sont très apparentes et font penser à des lésions croûteuses de gale.

Nous n'avons pas découvert de *mâles* dans la série des quelque vingt parasites extraits du patagium, que nous avons examinés.

Chirnyssus myoticola Fain (1959 *a*). — En plus de *Nycteridocoptes poppei*, nous avons également découvert chez cette chauve-souris, mais uniquement au niveau de la bouche, cinq spécimens femelles dont quatre étaient gravides, que nous attribuons à *Chirnyssus myoticola*. Toutes ces femelles étaient enfouies au fond de petits tubes cornés cylindriques à raison d'une femelle par tube (photo 2). Ces tubes étaient situés sur le bord libre des lèvres et la plupart contenaient des œufs attachés aux parois par l'intermédiaire de longs pédoncules. Aucun mâle ne fut découvert chez cette chauve-souris, mais une larve fut extraite de la muqueuse du palais. Ces spécimens feront l'objet d'une note ultérieure.

Nouvelles observations sur l'évolution cyclique de la gale sarcoptique des Chiroptères.

L'un de nous a pu réunir des observations nouvelles qui viennent confirmer le caractère cyclique de la gale due à *Nycteridocoptes poppei* (Fain, 1960). Dans un lot de chauves-souris capturées en

Haute-Savoie (France) et à Genève (Suisse), à diverses époques de l'année, quatre étaient atteintes de lésions galeuses renfermant des femelles de *Nycteridocoptes poppei*. Ces quatre spécimens avaient été capturés en été. En voici la liste:

1. *Myotis daubentoni* (Kuhl): une femelle capturée en rade de Genève le 7 septembre 1960. C'est le spécimen décrit ci-dessus (n° 982.100).
2. *Myotis daubentoni* (Kuhl): une femelle capturée à Genève le 25 septembre 1960 (réc. M^lle^ M. Zeller) (n° 983.1). Trois lésions galeuses étaient visibles sur le patagium, elles renfermaient chacune une femelle ovigère de *N. poppei*.
3. *Myotis daubentoni* (Kuhl): une femelle provenant de Chens-sur-Léman (Haute-Savoie) France, le 31 août 1960 (réc. F. Burnier) (n° 982.66). Quatre acariens femelles gravides dans des lésions galeuses, sur les membres et le patagium.
4. *Myotis blythi oxygnathus* (Monticelli): un mâle provenant de la grotte de Macornay, département du Jura, France, le 19 juin 1960 (réc. P. Constant) (n° 981.12). Une femelle gravide de *N. poppei* fut découverte dans une lésion galeuse à l'oreille.

Signalons que ces quatre chauves-souris sont conservées au Muséum de Genève.

BIBLIOGRAPHIE

FAIN, A. 1958. *Les Acariens Psoriques parasites des Chauves-souris. I. Revision du genre Nycteridocoptes Oudemans, avec description de trois espèces nouvelles chez les Roussettes Africaines.* Rev. Zool. Bot. afr. 58 (3-4): 232-248.

— 1959 *a*. *Les Acariens psoriques parasites des Chauves-souris. II. Chirnyssus myoticola n. g., n. sp. parasite du Murin Myotis myotis (Borkh.) en Belgique.* Acarologia 1(1): 119-123.

— 1959 *b*. *Les Acariens psoriques parasites des Chauves-souris. V. Sur l'existence de trois types de nymphes dans le genre Nycteridocoptes Oudemans (Acarina-Sarcoptidae).* Bull. Ann. Soc. roy. Ent. Belg. 95 (1-4): 120-128.

— 1960. *Les Acariens psoriques parasites des Chauves-souris. XIV. Influence du sommeil hibernal sur l'évolution de la gale sarcoptique.* Bull. Ann. Soc. roy. Ent. Belg. 96 (9-10): 216-221.

Tome 68, nº 32 — Septembre 1961

Dissociation expérimentale entre la morphogenèse et la différenciation de l'ébauche neurale chez les Amphibiens

par

J. GALLERA

Laboratoire d'Embryologie expérimentale, Institut d'Anatomie, Université de Genève.

Avec 6 figures dans le texte

INTRODUCTION

L'analyse des anomalies spontanées et les recherches expérimentales ont révélé que la cytodifférenciation des diverses ébauches embryonnaires n'est pas simplement un effet de leur morphogenèse préalable. Cependant, le blocage des processus morphogénétiques propres à une ébauche embryonnaire peut entraîner une modification profonde de sa différenciation. Par exemple, les expériences de Takaya (1953) et de Hoessels (1957) ont montré que la plaque préchordale présomptive, prélevée avant son invagination, enrobée dans l'ectoblaste provenant d'une autre gastrula, et cultivée en solution de Holtfreter évolue en chorde et en tissu musculaire. Töndury (1948) et Dalcq et Lallier (1948) ont observé que le matériel chordo-mésoblastique transplanté peut se transformer en tissu neural si l'on inhibe la cinématique propre à ce matériel. Cependant, Niu et Twitty (1953), en cultivant de jeunes cellules

[1] Travail subventionné par le Fonds national suisse de la recherche scientifique.

ectoblastiques dissociées et dispersées dans une solution spéciale, contenant des substances inductrices produites par le chordo-mésoblaste, ont constaté la différenciation normale de ces cellules en neurones et éléments pigmentaires. Or, dans ces conditions expérimentales, aucun processus morphogénétique n'a pas pu avoir lieu. Ces quelques exemples témoignent déjà que les rapports entre la morphogenèse et l'histogenèse sont complexes et que leurs modalités diffèrent selon les ébauches.

Les expériences de Holtfreter (1945) ont abordé le problème de ces rapports d'une manière bien plus directe. Cet auteur incluait des gastrulas avancées et de jeunes neurulas dans une solution tiède d'agar à 3%. Après la gélification, il isolait l'embryon dans un petit bloc d'agar et celui-ci était cultivé en solution saline durant 7 à 10 jours. La croissance de ces embryons, en tout cas leur allongement, était complètement arrêté. Les processus respiratoires, par contre, ne semblaient guère gênés. Quoique la forme générale de l'embryon se soit maintenue telle qu'elle était à l'inclusion, le développement continuait et la différenciation histologique des diverses ébauches, en particulier du système nerveux, se poursuivait plus ou moins normalement. Révélons que la croissance de l'embryon, quant à l'augmentation de son volume, est à ces stades du développement minime, sinon nulle, et que, dans les expériences de Holtfreter, les modifications de forme des ébauches embryonnaires ont pu au moins partiellement se réaliser aux dépens de la grande cavité archentérique. Les expériences de Holtfreter ne démontrent donc qu'une indépendance relative entre les processus histogénétiques et l'allongement du corps embryonnaire.

Dans les expériences analogues, que je vais relater dans ce travail, ce ne sont pas des germes entiers que j'inclus en agar, mais des parties déterminées de la plaque neurale. Ces fragments sont prélevés sur des embryons dont la plaque neurale est déjà bien visible grâce à la présence du liséré pigmenté ou, plus souvent, des bourrelets médullaires en relief. A ce stade l'induction neurale est plus ou moins achevée, de sorte qu'un fragment excisé de l'ébauche neurale et cultivé *in vitro* est déjà capable de poursuivre son développement normal. Dans mes expériences, non seulement la croissance, mais tous les changements de forme de la plaque neurale sont, soit complètement bloqués, soit fortement inhibés.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Toutes les expériences sont pratiquées sur des embryons de *Triturus alpestris*. Des régions déterminées de la plaque neurale sont excisées et, généralement, détachées de leur substratum. Dans quelques cas, des fragments de la plaque neurale sont prélevés avec la voûte archentérique sous-jacente. Dans la plupart des expériences, le secteur de la plaque neurale est découpé avec une bande de l'épiblaste latéro-ventral dont la largeur correspond à celle de l'ébauche neurale. Cet épiblaste est rabattu sous la plaque neurale et l'explantat est couvert pour quelques minutes d'une mince lame de mica, afin que l'épiblaste se soude à la face ventrale de l'ébauche neurale ou, éventuellement, de la voûte archentérique. Les explantats sont de trois types: les uns correspondent à la région acrencéphalique de la plaque neurale, les autres à l'ébauche cérébrale entière, le troisième type provient d'un segment à cheval sur les régions cérébrale et médullaire (voir fig. 1).

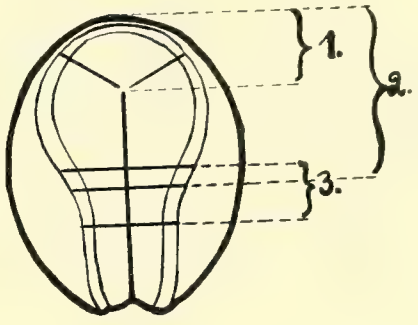


FIG. 1.

Trois types d'explantats. 1. région acrencéphalique; 2. plaque cérébrale entière; 3. segment de la plaque neurale découpé à cheval sur sa région cérébrale et médullaire.

L'agar, à raison de 1,25%, est dissout dans la solution de Holtfreter sans bicarbonate de sodium, l'ensemble est stérilisé par ébullition deux fois répétée et refroidi à 30-36° C. Une lame porte-objet est couverte d'une mince couche de gélose et après sa solidification une petite excavation est préparée dans l'agar à l'aide d'une tige en métal chauffée. L'explantat avec une petite quantité de liquide est transporté dans cette cavité. On aspire le liquide jusqu'au moment où son niveau affleure les bords de l'excavation, on verse par dessus deux gouttes d'agar liquide qui s'étale en une couche mince. Le fragment embryonnaire est encore entouré de la solution de Holtfreter. Il faut alors le retirer à l'aide d'une anse en platine et le déplacer de façon qu'il repose sur la couche gélifiée recouvert sur les autres faces par l'agar encore liquide. Après la

gélification, le tout constitue une masse homogène dans laquelle on délimite un petit bloc contenant l'explantat. Les explantats sont cultivés dans une solution de Holtfreter fraîche pendant dix à treize jours; ces carrelets sont alors fixés au Bouin. Afin de pouvoir enregistrer des éventuelles modifications de forme des explantats ou leur croissance, ils sont dessinés en conditions standards à la chambre claire après la préparation des blocs d'agar et avant leur fixation. Tout mon matériel est examiné sur des coupes sériées colorées à l'hémalun et au mélange d'éosine et d'orange.

Quoique dans les expériences de Holtfreter un léger choc thermique, dû à l'immersion des embryons entiers dans la solution d'agar encore tiède, ne semble guère leur nuire, j'ai voulu savoir si les explantats embryonnaires sont plus sensibles à une élévation brusque et momentanée de la température. Dans ce but, des explantats, préparés de la même façon que ceux destinés à être inclus en agar, sont immergés pour quelques secondes dans la solution de Holtfreter chauffée à 30-36° C; ensuite ils sont transportés dans la solution fraîche et élevés sur fond d'agar pendant dix à quatorze jours.

RÉSULTATS EXPÉRIMENTAUX

Avant d'aborder l'analyse des explantats neuraux enrobés en agar, il est nécessaire d'établir quelles sont les possibilités évolutives des explantats identiques, mais élevés dans des conditions normales de culture *in vitro*. Heureusement, les recherches systématiques de von Woellwarth (1952), effectuées sur le même matériel, fournissent des renseignements précis à ce sujet. Les explantats cérébraux de cet auteur, prélevés avec de l'épiblaste céphalique sur de jeunes neurulas et cultivés *in vitro* dans la solution de Holtfreter diluée, assumaient la forme de petits ballons épiblastiques contenant le cerveau et des organes des sens plus ou moins bien développés. Les vésicules encéphaliques étaient toujours constituées, cependant le télencéphale ne manifestait, à quelques exceptions près, aucune tendance à se subdiviser en hémisphères. Conformément à cet indice de sous-induction, l'ébauche oculaire était représentée par un œil cyclope ou synophtalmo-cyclope, de

son côté la palcode olfactive impaire n'était que rarement dédoublée en partie. Les cellules ecto-mésenchymateuses et pigmentaires, dérivées de la crête neurale, étaient toujours abondantes. Rappelons encore que la différenciation des ébauches fournies par les explantats de von Woellwarth était plus ou moins retardée par rapport à celle des embryons témoins. La zone marginale et fibreuse de la paroi du tube neural était mince et peu développé; en revanche, les plaquettes vitellines étaient encore très nombreuses dans des ébauches encéphaliques âgées de dix à douze jours.

Mes explantats cérébraux soumis à un court choc thermique ont fourni des résultats rigoureusement comparables, ce qui prouve qu'il n'a pas été traumatisant. Deux de mes explantats de contrôle contenaient la plaque cérébrale et la voûte archentérique sous-jacente. Dans ces conditions, le processus de l'induction neurale a pu se parachever encore après le prélèvement des explantats et, en effet, leurs prestations sont meilleures que celles des explantats exclusivement neuro-épiblastiques. Dans ces deux cas, aussi bien le cerveau que les organes des sens se sont normalement développés et le substratum de la plaque neurale s'est différencié en chorde, en tissu musculaire et en mésenchyme. Les explantats de contrôle, prélevés sur la région cérébrale postérieure et médullaire antérieure de la plaque neurale, se sont développés conformément à leur origine. Leur différenciation cytologique est bonne, des ganglions, correspondant probablement à la dixième paire des nerfs crâniens, se sont formés. De l'ecto-mésenchyme et de nombreuses cellules pigmentaires sont toujours présents. La seule anomalie à noter est la forte dilatation hydropique des vésicules neurales, phénomène qui se produit fréquemment en pareil cas.

Un hasard heureux a complété d'une façon particulièrement démonstrative mes expériences de contrôle. Durant les premiers jours de culture, cinq de mes explantats enrobés dans l'agar se sont libérés, en profitant de la présence accidentelle d'une fente étroite dans la paroi du bloc d'agar. Tout d'abord une petite évagination pénétrait dans cette fente et l'explantat dans sa totalité s'est échappé par cet orifice étroit. Le même phénomène a été observé et provoqué volontairement par Holtfreter, lequel excisait dans ses blocs d'agar, contenant des embryons entiers, des tunels étroits. « L'écoulement » des embryons par ces canaux, beaucoup plus étroits que leur diamètre, prouve, comme Holtfreter

l'a remarqué, que la pression du liquide contenu à l'intérieur du germe enrobé doit être élevée. Dans mes explantats, une certaine quantité de liquide s'accumulait entre la plaque neurale et l'épiblaste revêtant sa face ventrale. Mes explantats, libérés de leur gaine artificielle, se développaient comme ceux de contrôle, tout au plus la forme des structures neurales était un peu moins régulière.

Explantats neuraux enrobés dans l'agar.

Les premières expériences ont montré que si la face ventrale des fragments neurectoblastiques n'est pas recouverte d'épiblaste, ils se désintègrent dans la moitié des cas environ. J'ai donc modifié ma technique expérimentale, en prenant soin que la quantité d'épiblaste suffise à revêtir la face ventrale du fragment neurectoblastique excisé. Dans ces conditions, la mortalité ne s'élevait guère au-dessus d'un cinquième des cas.

Sur la figure 2, on voit des croquis des explantats cérébraux et encéphalo-médullaires exécutés immédiatement après leur mise en agar et avant leur fixation. On constate que les dimensions et la forme générale des explantats ne se sont guère modifiées. Notons cependant que l'on n'a pas tenu compte des variations d'épaisseur, d'ailleurs peu probables. Pendant les premières 24 heures, le dessin des bourrelets médullaires et du sillon médian s'estompe progressivement. Ces explantats sont, pourtant, bien vivants et leur évolution se poursuit. Le cinquième ou le sixième jour d'élevage des mélanophores, en général peu nombreux, apparaissent dans la plupart des cas. Plus tard on distingue l'ébauche oculaire dont la pigmentation est relativement peu marquée et discontinue. Ces ébauches sont situées aussi loin en avant que le territoire oculaire présomptif d'une jeune plaque neurale (Jacobson, 1959), mais elles sont beaucoup plus larges que ce territoire.

Mentionnons enfin que dans quelques cas (un neuvième environ), où les explantats ont été enrobés défectueusement en agar, de sorte qu'une mince couche de la solution de Holtfreter les entourait encore, ils se sont arrondis et ils ont augmenté de volume. Leur développement ultérieur se rapproche beaucoup de celui de nos explantats de contrôle.

Les prestations individuelles de mes explantats sont rapportées sur le tableau ci-joint. Comme on l'y voit, l'ébauche neurale est

toujours formée, mais elle est réduite à une plaque largement étalée.

Dans quatre cas seulement sa partie antérieure s'est enroulée en constituant une vésicule encéphalique petite et atypique. A l'exception de deux cas, les explantats cérébraux ont fourni des

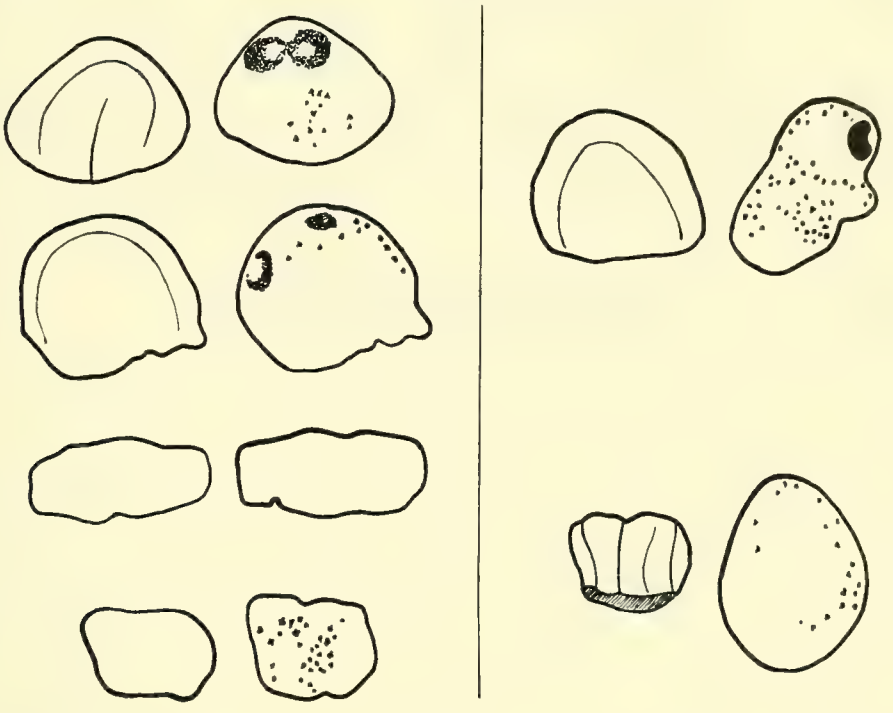


FIG. 2.

Explantats dessinés à la chambre claire immédiatement après leur préparation et avant leur fixation.

A gauche de la ligne verticale: explantats enrobés dans l'agar; à droite: explantats de contrôle.

ebauches oculaires. Elles sont cyclopes ou synophtalmo-cyclopes ou enfin, si la plaque neurale avait été excisée avec son substratum, les deux yeux sont généralement constitués. Les cupules optiques sont toujours aplaties et souvent leurs parois sont accolées. Dans de nombreux cas, le feuillet sensoriel de la rétine est plissé irrégulièrement. Les ébauches oculaires sont accompagnées d'un ou de deux cristallins, dans un cas il y en a même trois. La formation des placodes olfactives est beaucoup plus rare et elles sont en général très peu différenciées. La présence des vésicules auditives, le plus souvent paires, est plus fréquente. Dans cinq cas, elles ont même donné naissance aux ganglions stato-acoustiques. Les éléments de la crête neurale, laquelle se forme toujours, se sont

différenciés en ecto-mésenchyme et plus rarement en cellules pigmentaires.

TABLEAU

Prestations des explantats enrobés en agar

numéro	explantat	Les explantats ont formé: plaque neurale	placode olfactive	œil	cristallin	otocyste	ganglions	cellules pigmentaires	chorde	muscles	masse endoblastique	autres ébauches
1*	plaque acrencéphalique	+		1	2							
2*		+	1	1	2							
3*	segment cérébromédullaire	+										
4*		+										
5*		+		1	1							
6*		+		1	1							
7		+		1	2			+				
8		+		1	1	2		+				
9		+		1	3	2						
10		+	1	1	1	2		+				
11		+	1	1	2	2	+	+				
12		+		1	2	2	+	+				
13		+		1	2			+				
14		+	2	1	2			+				vésicule acrencéphalique
15	même + substratum	+		1	2	1			+	+	+	
16		+	2	2	2	1			+	+	+	vésicule acrencéphalique
17		+	2	2	2	2	+	+	+	+	+	vésicule acrencéphalique
18		+	2	2	2	2		+	+	+	+	cartilages
19		+	2	2	2	2	+	+	+	+	+	acrencéphale, dents
20*	plaque cérébrale entière	+										
21*		+						+				
22*		+										
23*		+				1?		+				
24		+						+				
25		+						+				
26		+						+				
27		+						+				
28		+						+				
29		+				1	+	+				
30		+				2?		+				
31	même + substratum	+							+	+	+	
32		+							+	+	+	

Les explantats non couverts d'épiblaste sont signalés par un astérisque

Les explantats excisés avec la voûte archentérique sous-jacente sont pourvus d'une chorde bien différenciée et d'un peu de tissu musculaire concentré en amas irréguliers. En revanche, le feuillet endoblastique ne manifeste aucune différenciation et prend l'aspect d'une masse vitelline parsemée de rares noyaux. Mentionnons encore que l'un de ces derniers explantats a formé quelques petits cartilages d'origine ecto-mésenchymateuse, tandis qu'un autre est pourvu d'ébauches dentaires rudimentaires. L'examen de notre tableau révèle encore que ces derniers explantats ont fourni des prestations meilleures et plus complètes que celles des explantats purement neuro-épiblastiques.

FIG. 3.

Coupe transversale d'un explantat inclus en agar.
Le manteau, c'est-à-dire la couche cellulaire de la plaque neurale, est représenté en noir; les crêtes neurales, dont la texture est plus relâchée, sont maculées de blanc. La nature fibreuse de la zone marginale de la plaque neurale est signalée par des traits. L'épiblaste, ponctué. Les petits cercles correspondent à la couche vitelline parsemée de quelques rares noyaux.

Passons maintenant en revue les différentes ébauches formées par mes explantats. Leur analyse histologique est malaisée. Les explantats, malgré leur culture de durée relativement longue, sont encore surchargés de plaquettes vitellines. Leur cytodifférenciation présente d'importantes variations individuelles. D'autre part, les diverses ébauches ont atteint des degrés différents dans leur histogenèse, laquelle peut encore varier d'un endroit à un autre dans une même ébauche. Enfin, toutes les structures constituées au sein de mes explantats sont fortement tassées. Dans ces conditions la lecture des coupes microscopiques est difficile. Par conséquent, il est préférable de les illustrer par des dessins exécutés à la chambre claire et très schématisés.

L'ébauche neurale est représentée par une plaque largement étalée (voir fig. 3). Sa cytodifférenciation est nettement retardée, mais d'une façon inégale. Des zones restreintes, situées le plus souvent au centre de la plaque neurale, sont différenciées presque normalement, tandis que dans les autres régions les cellules neurectoblastiques sont encore bourrées de plaquettes vitellines et

gardent leur aspect primitif. La zone marginale, composée de substance blanche, est toujours mince et peu développée. Les crêtes neurales, très volumineuses dans la région rhombencéphalique et médullaire présomptives, se distinguent par leurs cellules relâchées, arrondies et particulièrement riches en vitellus. La migration de ces cellules est partiellement bloquée, de sorte que les crêtes neurales ne sont pas encore détachées des bords de la plaque neurale. Toutefois, ces bords forment souvent des excroissances plus ou moins saillantes et dirigées vers le bas. Les cellules les plus périphériques de la crête neurale se détachent de l'ensemble et s'insinuent entre la plaque neurale et l'épiblaste sous-jacent. Ces dernières cellules, contrairement à celles maintenues dans les crêtes neurales, ont déjà épuisé leurs réserves nutritives et se sont différenciées en éléments d'ecto-mésenchyme et, éventuellement, en quelques rares cellules pigmentaires.

L'épiblaste, séparé de la plaque cérébrale ou médullaire, par des amas de cellules de la crête neurale, est toujours épais. Dans son ensemble, il est peu différencié et surchargé de vitellus, cependant de nombreuses cellules glandulaires se sont toujours constituées, particulièrement au voisinage des bords de la plaque neurale. Cet épiblaste plus différencié ne contient plus qu'une faible quantité de plaquettes vitellines.

Entre l'épiblaste et la plaque neurale on trouve toujours une couche plus ou moins épaisse de vitellus parsemé de quelques noyaux (fig. 3). L'origine de cette couche vitelline ne m'est pas connue, peut-être s'agit-il des débris de cellules épiblastiques et neurectoblastiques endommagées involontairement au cours de la préparation de mes explantats.

Les organes des sens sont représentés par les ébauches oculaires et, quoique plus rarement, par les placodes olfactives et enfin, quand le matériel rhombencéphalique présomptif est présent, par des otocystes rudimentaires.

Ebauches optiques. Presque tous les explantats cérébraux sont pourvus d'ébauches oculaires, lesquelles se présentent différemment dans les deux sortes de mes explantats. Si la plaque neurale est prélevée sans son substratum, il ne se forme qu'une seule ébauche oculaire. Cependant, elle est partiellement dédoublée de telle sorte que le feuillet sensoriel de la rétime esquisse vaguement deux cupules optiques dont chacune contient un cristallin (fig. 4 A).

Cet œil synophtalmo-cyclope, toujours fortement aplati, est situé à l'extrémité antérieure de l'ébauche cérébrale. Les explantats de la deuxième catégorie, où la plaque neurale a été excisée avec son substratum contiennent deux yeux plus ou moins normaux (fig. 4 B).

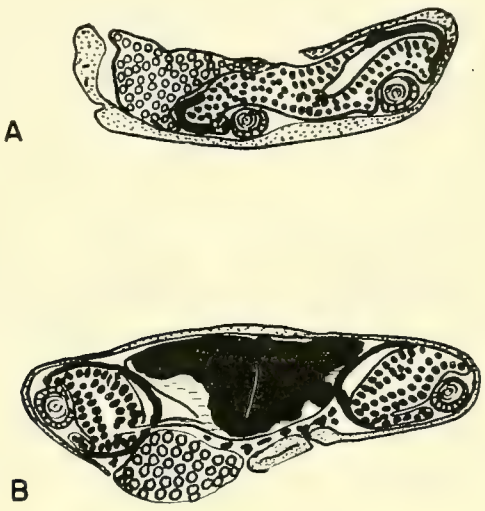


FIG. 4.

Coupes transversales de deux explantats cérébraux pratiquées au niveau de leurs ébauches oculaires.
A: explantat exclusivement neuro-épiblastique. B: explantat cérébral excisé avec la voûte archentérique sous-jacente. Les petits cercles représentent le matériel cellulaire indifférencié, à savoir le matériel neural et pédonculaire présomptif (A) et l'endoblaste pharyngien (B).

D'ailleurs le développement général de ces derniers explantats est beaucoup plus normal que celui des explantats de la catégorie précédente. Le cerveau antérieur est également formé et les placodes olfactives sont fréquemment présentes. Toutes ces ébauches sont fortement comprimées. Leurs cavités sont réduites à leur minimum et leurs contours se sont adaptés à la forme initiale de l'explantat. La voûte archentérique a pu parachever son action inductrice. Sa présence a sûrement stimulé la différenciation des ébauches. D'autre part, dans les explantats composés de plusieurs feuillets, dont l'endoblaste pharyngien et la plaque préchordale se caractérisent par leur texture relativement lâche, un certain modelage réciproque des ébauches en voie de formation doit être possible.

La formation des ébauches oculaires synophtalmo-cyclopes aux dépens des explantats cultivés sans leur substratum mérite quelques commentaires. En effet, dans ces cas, l'enroulement de la plaque cérébrale en gouttière est complètement bloqué. Une comparaison

minutieuse des coupes sériées de mes explantats me permet de décrire schématiquement le mécanisme impliqué par cette morphogenèse atypique. Tout d'abord le bourrelet cérébral antérieur, contenant au moins la majeure partie du matériel oculaire présomptif, se replie sous la plaque cérébrale. A l'endroit occupé par le matériel destiné normalement à former des pédoncules optiques, la continuité entre l'ébauche oculaire et la plaque cérébrale se maintient. De part et d'autre de cette région, le « rebord » formé se sépare de la plaque cérébrale. Il se plisse ultérieurement pour ébaucher les cupules optiques. Ce dynamisme morphogénétique ne caractérise, d'ailleurs, que le matériel présomptif du feuillet sensoriel de la rétine. En effet, sur mes préparations ce feuillet est parfaitement différencié et ses réserves nutritives sont presque complètement épuisées. En revanche, le feuillet pigmenté de la rétine est souvent discontinu et toujours réduit quantitativement. De même la zone pédonculaire présomptive reste indifférenciée; ses cellules manifestent même une tendance à se relâcher, que l'on pourrait interpréter comme un premier signe de dégénérescence.

Les ébauches oculaires sont munies d'un seul ou de deux cristallins. (Dans un cas, pourtant, où trois cupules optiques se sont ébauchées, les trois cristallins se sont également constitués.) Les cristallins sont trop petits, mais généralement leur structure est tout à fait typique. Ils sont toujours en contact avec le bord externe et libre de la rétine où ses deux feuillets se continuent l'un dans l'autre (voir fig. 4 A). Ce fait est d'autant plus intéressant que le feuillet sensoriel de ces ébauches oculaires aplaties est appliqué étroitement et sur une longue étendue contre l'épiblaste. Il semble donc que la capacité d'induire les cristallins est limitée à la zone de la rétine qui est destinée à former l'iris.

Placodes olfactives. Dans les explantats cérébraux prélevés avec leur substratum les ébauches olfactives sont, sauf un cas exceptionnel, présentes et plus ou moins normalement développées. N'oublions pas, pourtant, que dans ces explantats la plaque acrencéphalique reposait sur un « matelas relativement mou », matelas constitué par l'endoblaste pharyngien et la plaque préchordale. Dans ces conditions, elle a pu poursuivre sa morphogenèse presque normalement et former le cerveau antérieur. De même, les placodes olfactives, en repoussant les cellules endoblastiques sus-jacentes, sont arrivées à s'invaginer. Par contre, dans les explantats exclu-

sivement neuro-épiblastiques, l'invagination de l'épiblaste est irréalisable. La placode olfactive ou bien ne se forme pas, ou bien, comme dans un cas unique, se signale par un simple épaississement d'épiblaste indifférencié. Encore dans trois autres explantats de la même catégorie, c'est-à-dire contenant des explantats composés exclusivement de la plaque cérébrale et de l'épiblaste, les placodes olfactives se sont constituées. Cependant, dans ces trois cas l'extrémité antérieure de l'explantat n'a pas été suffisamment serrée dans l'agar et une fente subsistait entre la plaque cérébrale et l'épiblaste.

FIG. 5.

Coupe transversale pratiquée au niveau des vésicules optiques. Cellules des ganglions stato-acoustiques- en noir. Les différentes zones de la plaque cérébrale, les crêtes neurales et l'épiblaste sont représentés de la même façon que sur les figures précédentes.

La formation des otocystes, constante dans les explantats cérébraux excisés avec du matériel chordo-mésoblastique, n'est que sporadique lorsque la plaque cérébrale est cultivée sans son substratum. Dans ce cas, les vésicules auditives prennent la forme d'un ellipsoïde aplati et comprimé entre l'épiblaste et la face ventrale de la plaque neurale dans laquelle il laisse une empreinte plus ou moins visible (fig. 5). Dans quelques cas, les vésicules auditives sont pourvues des ganglions stato-acoustiques. Sur certaines de mes coupes, on aperçoit même des futures cellules ganglionnaires en train de se détacher de la paroi d'un otocyste.

Je ne possède pas dans mon matériel de stades successifs de la formation des vésicules auditives, il est cependant évident que leur évolution n'a pas pu suivre sa voie normale. La paroi des otocystes est dès le début relativement mince et, par conséquent, l'invagination des placodes auditives d'un explantat comprimé dans l'agar me semble exclue, la pression d'une petite quantité de liquide contenu entre la plaque neurale et cette placode aurait empêché son invagination. Dans ces conditions je ne vois qu'une seule interprétation possible C'est au sein même de la placode auditive que se creuse une petite cavité virtuelle laquelle augmente de

volume grâce à la sécrétion de l'endolymphe par les cellules qui l'entourent. Cette dilatation progressive de la vésicule otique doit être ou bien précédée ou bien suivie d'un clivage qui la détache de l'épiblaste dans lequel elle a pris naissance. En tout cas, la forme d'un ellipsoïde aplati que prennent les otocystes dans mes explantats et les empreintes qu'ils laissent dans la plaque neurale sus-jacente montrent bien qu'ils se comportent comme des ballons élastiques et comprimés.

Fig. 6.
Coupe d'un explantat cérébral prélevé avec son substratum inducteur et recouvert d'épiblaste.
Cellules mésenchymateuses: en noir; amas musculaires: quadrillés.

Examinons maintenant le développement de la voûte archentérique dans les cas où la plaque neurale a été excisée avec son substratum.

L'ébauche chordale se différencie toujours parfaitement, cependant, son extension étant inhibée, son diamètre est trop grand (fig. 6).

Le mésoblaste parachordal se transforme, au moins partiellement, en amas de fibres musculaires bien différenciées (fig. 6). Ces masses musculaires sont toujours situées au voisinage immédiat de la chorde, cependant elles peuvent se continuer latéralement dans le mésoblaste encore surchargé de vitellus et non différencié.

La morphogenèse et l'histogenèse du feuillet endoblastique sont complètement bloquées. Même sur les coupes de mes explantats les plus âgés, l'endoblaste se présente toujours sous la forme de masses compactes composées de cellules bourrées de vitellus.

SYNTHÈSE ET DISCUSSION DES RÉSULTATS

L'inclusion des explantats neuraux dans de petits blocs d'agar empêche leur croissance et les modifications ultérieures de leur forme initiale. Cependant, des processus morphogénétiques d'une

moindre envergure peuvent encore se réaliser. Le bord antérieur de la plaque cérébrale s'enroule presque toujours et donne naissance aux ébauches oculaires plus ou moins déformées, lesquelles induisent la formation de cristallins dans l'épiblaste sous-jacent. En effet, même si la plaque neurale est découpée tout près de ses bourrelets, la mince bordure épiblastique est capable, grâce à ses tendances épiboliques, de revêtir, au moins partiellement, la face ventrale de l'explantat.

Les vésicules otiques, dont j'ai signalé le mode insolite de formation, sont présentes dans la plupart de mes explantats contenant le matériel rhombencéphalique présomptif. En revanche, la formation des fossettes olfactives est beaucoup plus rate. Les possibilités morphogénétiques de mes explantats dépendent largement de leur composition. Ce ne sont que les explantats prélevés avec leur substratum inducteur qui arrivent à construire un rudiment du cerveau antérieur et des organes des sens relativement bien conformés. N'oublions pas pourtant que dans les explantats doués d'une capacité formatrice moindre, la plaque neurale a été soustraite précocement à l'action inductrice de son substratum. D'autre part, un certain modelage de ces derniers explantats, dont les deux feuillets sont appliqués étroitement l'un contre l'autre et serrés ensemble dans l'agar, doit être plus difficile à réaliser que dans les cas où la plaque neurale et l'épiblaste sont séparés par la voûte archentérique d'une texture relativement lâche.

Un fait doit encore retenir notre attention, dans les deux catégories de mes explantats le bord postérieur de la plaque cérébrale excisée, contrairement à son bourrelet antérieur, ne s'enroule et ne se plisse jamais. Le dynamisme morphogénétique de la région antérieure de la plaque cérébrale, et surtout de son territoire oculaire présomptif, est donc sûrement particulièrement grand.

Le blocage partiel, ou même parfois complet, des processus morphogénétiques n'interrompt pas nécessairement le déroulement normal de la cytodifférenciation de mes explantats. Toutefois, les rapports entre ces deux processus ne sont pas les mêmes pour toutes les ébauches. Dans mes explantats, l'ébauche chordale, dont la capacité d'évolution autonome est connue de longue date, est toujours parfaitement différenciée, bien que son extension caractéristique soit complètement bloquée. Au contraire, le feuillet endoblastique se révèle entièrement inapte à poursuivre aussi bien

sa morphogenèse que sa différenciation propre. L'histogenèse de l'ébauche neurale, maintenue par l'agar à l'état d'une plaque largement étalée, se poursuit pourtant normalement, tout au plus elle est un peu retardée par rapport à la différenciation des explantats de contrôle correspondants. De ce point de vue, la crête neurale se distingue nettement de l'ébauche cérébrale proprement dite. La majeure partie des cellules de la crête neurale restent bloquées en leur lieu d'origine, c'est-à-dire le long des bords latéraux de la plaque cérébrale. Seules les cellules les plus périphériques, qui parviennent à s'insinuer entre la plaque neurale et l'épiblaste, et qui ont pu réaliser leur tendance migratrice, se transforment en éléments ecto-mésenchymateux et pigmentaires.

Les fossettes olfactives, les cristallins et les vésicules auditives proviennent d'une action inductrice secondaire produite par le cerveau déjà constitué. Il faut que ces ébauches sensorielles puissent prendre au moins une forme presque normale, pour que leur cytodifférenciation s'amorce. Par contre, si leur morphogenèse est rendue impossible, on n'assiste à aucune différenciation.

De ce succinct aperçu synthétique se dégage déjà une interprétation simple et cohérente. Les ébauches pourvues dès le début d'une grande capacité d'évolution autonome, comme la chorde par exemple, poursuivent leur cytodifférenciation normale même si la réalisation de leurs tendances morphogénétiques intrinsèques est empêchée mécaniquement. L'histogenèse de l'ébauche cérébrale, dont la formation est due à l'induction, dite primaire, n'est encore que très faiblement influencée par l'arrêt de sa morphogenèse. Par contre, une interdépendance étroite entre les processus morphogénétiques et histogénétiques caractérise le développement des placodes olfactives, cristaliniennes et auditives, c'est-à-dire des ébauches issues d'une action inductrice secondaire et tardive. On serait presque tenté de dire que la cytodifférenciation d'une ébauche est d'autant plus indépendante de sa morphogenèse qu'elle apparaît plus tôt au cours du développement embryonnaire. A considérer la différenciation des divers composants de l'ébauche oculaire dans mes explantats sans substratum, et par conséquent sous-induits, on constate qu'il faut apporter quelques nuances à cette supposition. Si l'histogenèse du feuillet sensoriel de la rétine est même plus avancée que celle de la plaque cérébrale et si son dynamisme morphogénétique est tellement actif que ce feuillet parvient

malgré tous les obstacles à ébaucher une cupule optique rudimentaire, le feuillet pigmenté, pour sa part, reste en général déficient quantitativement et qualitativement. Le matériel pédonculaire présomptif, enfin, est toujours plus ou moins indifférencié. On pourrait croire que cet arrêt de sa différenciation est imputable à l'inhibition partielle de la morphogenèse de l'ébauche oculaire. Toutefois, il est bien connu, et je l'ai observé, moi-même, à maintes reprises au cours de mes expériences précédentes, que l'ébauche cérébrale sous-induite forme une vésicule optique qui se détache souvent du cerveau (Sato et Eguchi, 1960). Dans de tels cas, le pédoncule optique ne s'est pas formé sans que le déroulement des processus morphogénétiques ait été gêné. Ce fait montre de nouveau que le matériel pédonculaire présomptif est le dernier à acquérir sa capacité d'auto-différenciation.

Résumé

1. Les explantats cérébraux de trois sortes (plaque cérébrale entière, sa région antérieure et postérieure) sont prélevés sur de jeunes neurulas de *Triturus alpestris* avec ou sans leur substratum inducteur. Dans la plupart des expériences, leur face ventrale est recouverte d'un lambeau d'épiblaste. Ces explantats sont inclus dans de petits blocs d'agar et cultivés de dix à treize jours dans la solution de Holtfreter.

2. Pendant toute leur culture les explantats gardent leur forme et leurs dimensions initiales. Cependant, les processus morphogénétiques d'une moindre envergure peuvent encore se poursuivre et aboutir à la formation de cupules optiques rudimentaires, de fossettes olfactives et de vésicules otiques. Si les explantats cérébraux sont excisés avec la voûte archentérique sous-jacente, cette dernière se différencie en chorde parfaitement constituée et en amas de tissu musculaire. En revanche, le feuillet endoblastique est incapable d'accomplir aussi bien sa morphogenèse que sa différenciation propre.

3. La plaque cérébrale comprimée dans l'agar ne peut pas se transformer en gouttière et en tube neural. Néanmoins, sa différenciation histologique, bien qu'un peu retardée, se poursuit normalement.

4. Le feuillet sensoriel de la rétine parvient toujours à ébaucher une cupule optique au moins rudimentaire, souvent par des voies évolutives insolites. D'autre part, son histogenèse est toujours la plus complète.

5. La capacité d'induire le cristallin est limitée au bord libre de la rétine, lequel correspond au futur iris.

6. Les cellules de la crête neurale sont bloquées en leur lieu d'origine, le long des bords latéraux de la plaque cérébrale. Seules, les rares cellules qui ont pu s'échapper et s'insinuer entre la plaque neurale et l'épiblaste peuvent encore se différencier en éléments ecto-mésenchymateux et pigmentaires.

7. L'arrêt de la morphogenèse ne compromet pas gravement les possibilités histogénétiques propres à l'ébauche chordale et à la plaque cérébrale. En revanche, l'histogenèse des placodes sensorielles (olfactives, cristaliniennes et otiques) ne se réalise pas en absence de morphogenèse.

Zusammenfassung

Drei Arten von Gehirnexplantaten, nämlich die vollständige Gehirnplatte, ihre vordere und ihre hintere Partie, werden jungen Neurulas von *Triturus alpestris* entnommen, in kleine Agar-Blocks eingeschlossen und ca. zwei Wochen in Holtfreterscher Lösung gezüchtet.

Diese Explantate behalten ihre ursprüngliche Form und ihre ursprünglichen Dimensionen bei. Hingegen setzt sich die Histogenese fort, und morphogenetische Vorgänge geringeren Ausmasses führen zur Bildung von rudimentären Augenbechern und Otocysten.

Die meisten Zellen der Neuralleiste bleiben am Ort ihrer Entstehung, die wenigen Zellen, welche zwischen die Neuralplatte und das Epiblast gelangten, entwickeln sich zu Ektomesoderm und pigmentären Elementen.

Das Aufhören der Morphogenese beeinflusst die histogenetischen Möglichkeiten der Gehirnplatte und der Chorda-Anlage nicht. Dagegen gibt es keine Histogenese der sensoriellen Placoden (Riechplacoden, Linsenplatten, Hörplatten) ohne Morphogenese.

Summary

Three kinds of cerebral tissue explants, such as the whole brain plate, its anterior part, and its posterior part, were taken from young neurulas of *Triturus alpestris*, were included in small blocks of agar and were cultivated for about two weeks in Holtfreter's solution.

These explants maintained their primitive shape and dimensions. However, histogenesis continued and morphogenetic processes of lesser importance resulted in the constitution of rudimentary optic cupulas and otocysts.

Most of the cells of the neural crest remained in their original position, the few cells that were able to migrate between the neural plate and the epiblast differentiated into ecto-mesenchymatic and pigmentary elements.

Halting of morphogenesis did not compromise the histogenetic possibilities of the brain plate and the notochordal bud. On the other hand, the histogenesis of sensorial placodes (olfactive placode, lens and otic placode) is not realized without morphogenesis.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Dalcq, A. et R. Lallier. 1948. *Transplantations de territoires variés de la zone marginale médio-dorsale de la jeune gastrula chez le Triton.* Arch. Biol. 59: 267-378.

Gallera, J. 1955. *Embryologie du système nerveux central, et différenciation histologique des explantats et des transplantats cérébraux chez l'Urodèle, Pleurodeles Waltlii.* Arch. Suisses Neur. et Psychiatrie 75: 22-46.

Hoessels, E. L. M. J. 1957. *Evolution de la plaque préchordale d'Amblystoma mexicanum; sa différenciation propre et sa puissance inductrice pendant la gastrulation.* Edit. J. Stegen, Maastricht.

Holtfreter, J. 1945. *Differential inhibition of growth and differentiation by mechanical and chimical means.* Anat. Record 93: 59-74.

Jacobson, C. O. 1959. *The localization of the presumptive cerebral regions in the neural plate of the Axolotl larva.* J. Embryol. exp. Morph. 7: 1-21.

Niu, M. C. and V. C. Twitty. 1953. *The differentiation of gastrula ectoderm in medium conditioned by axial mesoderm.* Proc. national Acad. Sc. U.S.A. 39: 985-989.

Sato, G. und G. Eguchi. 1960. *Ueber Linsenregeneration bei Zyklopenlarven von Triturus pyrrhogaster.* Roux Arch. Entw. Mech. 152: 373-397.

Takaya, H. 1953. *On the loss of the notochordal-forming potency in the prechordal plate of the Triturus gastrula.* Annot. zool. jap. 26: 202-207.

— 1959. *Regional specificities in the differentiating neuralplate ectoderm of Amphibian embryos.* Jap. J. Zool. 12: 345-359.

Töndury, G. 1948. *Beiträge zum Problem der Regulation und Induktion in der Primitiventwicklung.* Acta Anatomica 4: 317-392.

Woellwarth, C. 1952. *Die Induktionsstufen des Gehirns.* Roux Arch. Entw. Mech. 145: 582-668.

Tome 68, nº 33 — Septembre 1961

Beiträge zur Kenntnis von *Peltodoris atromaculata* Bergh 1880 *(Mollusca, Opisthobranchiata)*

von

Hans-Rudolf HAEFELFINGER

Laboratoire Arago, Banyuls-sur-Mer; Station Zoologique, Villefranche-sur-Mer; Zoologische Anstalt Basel [1].

Mit 9 Textabbildungen.

Bergh beschrieb die Gattung und Art *Peltodoris atromaculata* an Hand zweier Exemplare, welche in den siebziger Jahren des vergangenen Jahrhunderts in Neapel gefunden worden waren. Diese Schnecke blieb lange Zeit verschollen. In der Faune de France „Opisthobranches" (1954) wird je ein Fund in Banyuls und Cannes erwähnt, ebenso meldet Sordi (1957) ein Exemplar aus Livorno. Nach 1954 wurden in Banyuls (Changeaux und Delamare 1955) und in Neapel (mündliche Mitteilung von Herrn Prof. Dr. A. Portmann) durch Taucher einige *Peltodoris atromaculata* eingebracht. Umfassende Untersuchungen der Opisthobranchierfauna der Bucht von Villefranche-sur-Mer (Haefelfinger 1960) förderten 10 Exemplare zu Tage, die während des Sommers in Banyuls-sur-Mer getätigten Fänge 34 Exemplare, insgesamt also 44.

Eine detaillierte Beschreibung erübrigt sich, da die Darstellung Bergh's sehr eingehend ist. Zum besseren Verständnis des

[1] Die Untersuchungen an Opisthobranchiern des Mittelmeeres werden mit finanzieller Hilfe des Schweizerischen Nationalfonds für wissenschaftliche Forschung durchgeführt.

Folgenden sind jedoch einige Angaben über die interessante Form nötig.

Peltodoris atromaculata ist ein Doridier von beachtlicher Grösse, das grösste von mir in Banyuls erbeutete Tier war 75 mm lang. Die Bergh'schen Exemplare massen 44 und 46 mm, Pruvot-Fol gibt 50 mm Länge an, Sordi 35 mm. Das kleinste Exemplar mit einer Länge von knapp 10 mm stammt ebenfalls aus Banyuls.

Körperform: oval, etwa halb so breit wie lang, Rücken schwach gewölbt, Mantelrand den ganzen Körper bedeckend, Oberfläche granuliert. Konsistenz mittelhart, lederartig. Kurze retraktile Rhinophoren mit deutlicher Endkeule. Kiemen retraktil, tripinnat mit 4 bis 6 Blättern. Sind Kiemen und Rhinophoren eingezogen, so kann Vorder- und Hinterende der Schnecke nur schwerlich erkannt werden. Färbung: Grundfarbe milchweiss, auf dem Rücken unregelmässig verteilte dunkelbraune bis schwarze Flecken von unterschiedlicher Grösse. Die Flanke des Fusses sowie der Rand der Genitalöffnung (im vorderen Drittel der rechten Körperseite) weisen ebenfalls kleine dunkle Flecken auf.

Vorkommen und Beobachtungen im Biotop

Sämtliches Untersuchungsmaterial habe ich beim Tauchen zwischen 5 und 40 m Tiefe gesammelt und ausschliesslich auf dem Kalkschwamm *Petrosia fisiformis* vorgefunden. Dieser Schwamm und damit natürlich auch *Peltodoris atromaculata* hat ganz spezifische Standorte, wir treffen ihn nur in Felsregionen, vor allem den „Fonds coralligènes"; innerhalb dieser Zone sind Überhänge und Felsspalten besonders bevorzugt. Die Konsistenz des Schwammes ist steinartig, seine Oberfläche eingelagerter Zoochlorellen wegen von purpurner bis bräunlicher Farbe. Vom Lichteinfluss abgewandte Partien sind hellgrau bis leicht gelblich. Die Form von *Petrosia* ist sehr variabel, kompakte faustgrosse Exemplare finden sich neben flächigen Gebilden von mehreren Quadratzentimetern Ausdehnung und fünf und mehr Zentimetern Dicke. Die Oberfläche weist kleinere und grössere Vertiefungen auf, welche sich zu eigentlichen Hohlraumsystemen ausweiten können und dem Schwamm oft ein bizarres Aussehen verleihen. Besonders kleinere Exemplare von *Peltodoris* dringen hie und da in das Innere des Schwammes ein. Der flache Schneckenkörper passt sich der

welligen Schwammoberfläche sehr gut an, so dass zwischen Mantelrand und Schwamm kein Zwischenraum sichtbar ist. (Abb. 1.)

In geringer Wassertiefe finden wir *Peltodoris atromaculata* nur an relativ dämmerigen und geschützten Orten, während sie in tieferen Regionen lange nicht so wählerisch mit ihrem Wohnsitz ist. Nur selten treffen wir einzelne Exemplare, meist sind zwei und mehr auf dem selben Schwamm. Einmal erbeutete ich 14 *Peltodoris* zwischen 10 und 20 mm Länge auf einem Schwamm von Faustgrösse.

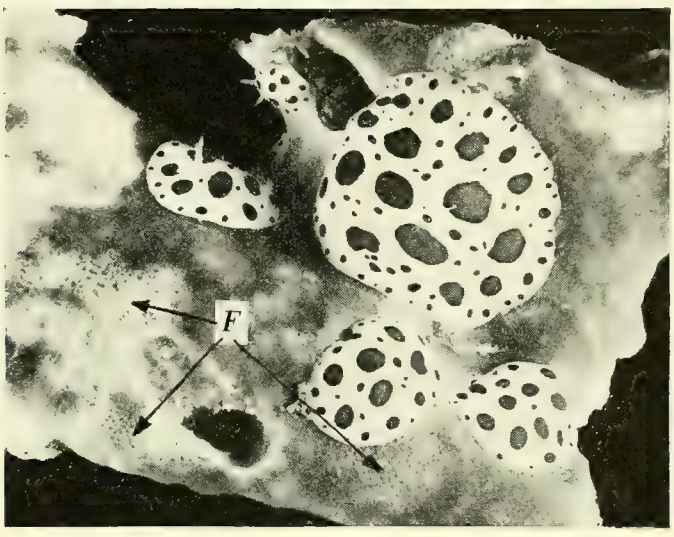


Abb. 1.
Peltodoris atromaculata auf *Petrosia fisiformis*.
(F = Frass-Spuren.)

Da solche Gesellschaften immer annähernd gleiche Körpermasse aufweisen, liegt der Schluss nahe, dass es sich um „Geschwister" handle. In diesem Falle hätten die Veliger höchstens eine kurze pelagische Phase und würden in der Nähe der Eiablagestelle verbleiben.

Trotz dem auffälligen Weiss und den dunkel getönten Flecken ist *Peltodoris* in natürlicher Umgebung nicht ohne Weiteres zu erkennen. Die rote Farbe von *Petrosia* verschwindet schon in wenigen Metern Tiefe und macht einem neutralen dunkeln Farbton Platz. Dies bewirkt eine Gleichwertigkeit der Farbtöne von Schwamm und Fleckenzeichnung, so dass der Schneckenkörper als Form aufgelöst wird. (Abb. 1.)

Haltung im Aquarium

Peltodoris atromaculata hält sich sehr gut im Aquarium. Ihre ausschliessliche Nahrung ist der schon erwähnte Kalkschwamm *Petrosia fisiformis*. Deutlich erkennt man die Frass-Spuren welche die Schnecke hinterlässt (Abb. 1). Die Fressbewegungen sind weniger auffällig, denn die Tiere verharren stundenlang am selben Ort. Nur die Bewegungen der Rhinophoren und Kiemen zeugen

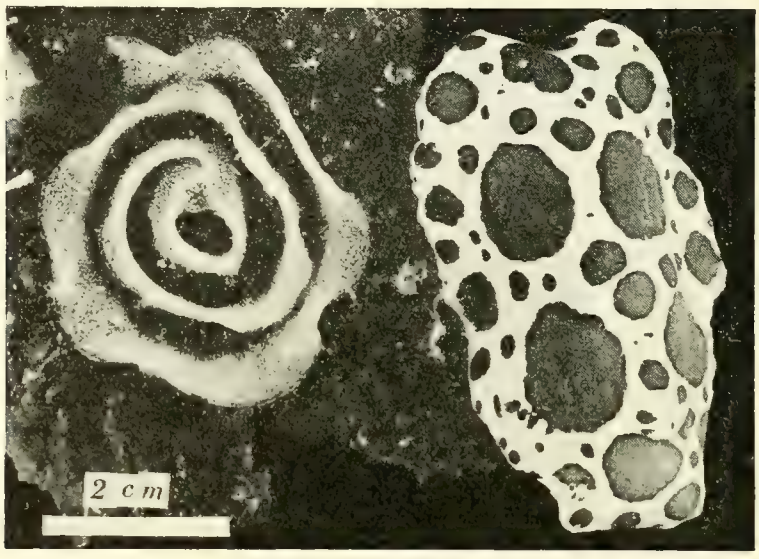


Abb. 2.
Peltodoris atromaculata mit Gelege.

vom Leben des Tieres. Werden Schnecken ins Aquarium gebracht, so suchen sie nach kurzer Zeit die dem Lichteinfluss entzogene Seite des Schwammes auf. Diese Reaktion wird auch bei starker Beleuchtung während Filmaufnahmen deutlich.

Mehrfach konnte ich Kopulationen beobachten, doch zu einer Eiablage im Aquarium kam es bis heute nicht. Hingegen konnte das Wachstum über einen mehrwöchigen Zeitabschnitt verfolgt werden. Die absolute Grössenzunahme lässt sich allerdings nur schwer feststellen, da der Schneckenkörper trotz der eingelagerten Kalknadeln ziemlich elastisch ist. Immerhin sind Exemplare von 10 bis 15 mm Länge innerhalb zweier Monate um rund 5 mm gewachsen.

Von verschiedenen Beobachtern wurde darauf hingewiesen, dass *Peltodoris atromaculata* sehr oft ihren gesamten Mantelrand

abstösst. Ich konnte diese Selbstverstümmelung nur äusserst selten beobachten, denn nur unter extrem schlechten Umweltsbedingungen, zum Beispiel wenn sich faulende Nahrung im Aquarium fand, die Sauerstoff- oder Frischwasserzufuhr während längerer Zeit aussetzte, wurden Teile des Mantelrandes abgestossen.

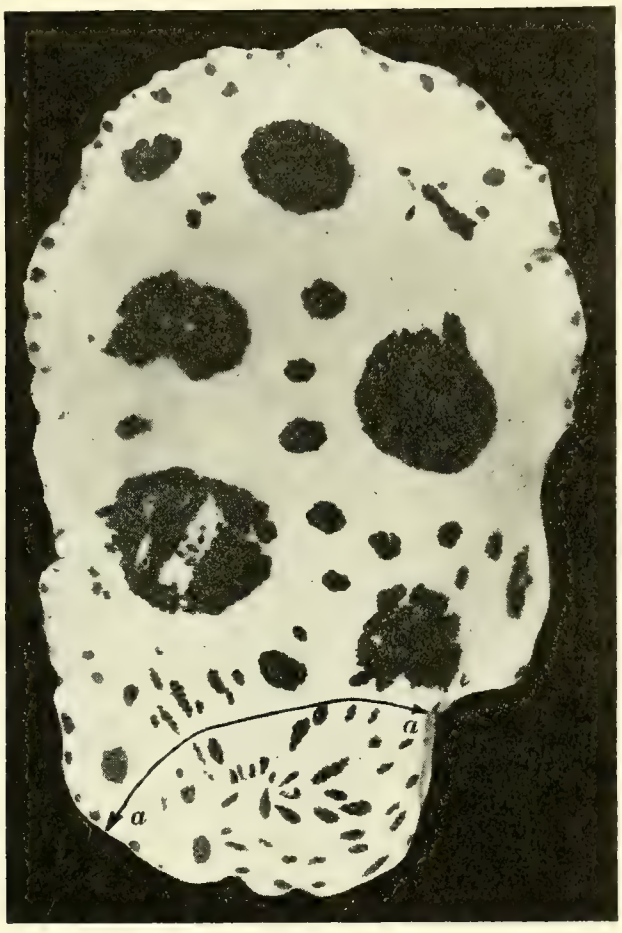


Abb. 3.
Grösste gefundene *Peltodoris* von 75 mm Länge
mit regenerierter Kiemenregion (a—a Grenze der Verletzung).

Verschiedene gefangene Exemplare zeigten Narbenbildung und Regenerate des Mantelrandes. Die Regenerationspotenz scheint ziemlich gross zu sein. (Abb. 3.)

Das Gelege

Im September 1959 fand ich in Villefranche-sur-Mer (Pointe de la Gavinette) in rund 10 m Tiefe eine *Peltodoris* von 50 mm Länge,

die im Begriffe war ein Gelege zu deponieren. Das Eiband wurde nicht auf *Petrosia* festgeheftet, sondern einige Zentimeter neben dem Schwamm auf einer krustenartigen Grünalge. Das Gelege wird entgegen dem Uhrzeigersinn spiralig abgelegt und zwar von innen

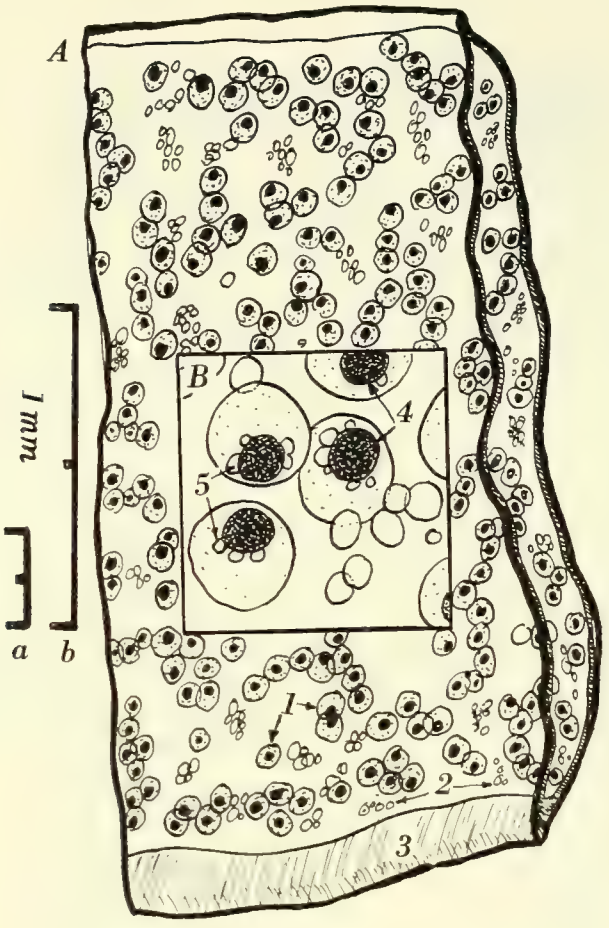


Abb. 4.

Vergrösserte Darstellung des Laichbandes.
(A = Übersicht, B = Ausschnittvergrösserung mit dazugehörigem Masstab a und b; 1 = Eizelle; 2 = rudimentäre Eier; 3 = Basale Haftfläche; 4 = Zellkern; 5 = Vakuolen.)

nach aussen. Es ist ein Band von rund 10 mm Breite und 200 mm Länge und etwas mehr als 0,5 mm Dicke (Abb. 2), das hochkant auf der Unterlage befestigt wird. Der Abstand zwischen zwei Umgängen beträgt rund 4 mm. Die Eier haben eine unregelmässige rundliche Form. Der Durchmesser der Gebilde beträgt 0,25—0,35 mm. Der Dotter ist rundlich und hat einen Durchmesser von 0,13—0,16 mm. Eigenartige Vakuolen umgeben den Dotter. Die Anordnung der Eier innerhalb des Bandes ist nicht ersichtlich,

sie sind ziemlich unregelmässig verteilt. Zwischen den Eiern finden wir vakuolenartige Gebilde von 0,12—0,15 mm Durchmesser (Abb. 4). Gelegentlich enthalten sie Spuren von Dottermasse, dürften also rudimentäre Eier sein. Die Entwicklungsdauer konnte ich nicht feststellen, da ich ausser dem einen fixierten Gelege noch keine weiteren beobachten konnte.

Kalkspikel.

Bergh's Befunde decken sich annähernd mit meinen Beobachtungen. Zur Hauptsache sind die Spikel gerade und ihre Oberfläche ziemlich glatt. Selten finden wir leicht gewinkelte oder gebogene Formen, respektive gekörnte bis schwach warzige Gebilde. Aufhellungspräparate von Notumpartien (Methylbenzoat) und herausmazerierte Nadeln zeigen deutlich, dass wir zwei Nadeltypen unterscheiden müssen: einen kurzen gedrungenen, bis zu 0,4 mm lang und 0,04 mm dick (Nach Bergh betragen die Masse 0,4 und 0,016 mm) und einen langen schlanken von 0,9 mm Länge und 0,015 mm Dicke (0,65 und 0,02 mm) (Abb. 5). Bei stärkerer mikroskopischer Vergrösserung erkennt man gut, dass die Kalknadeln eine konzentrische Schichtung aufweisen. Präparate mit Haematoxilin Delafield gefärbt zeigen oft innerhalb eines Gebildes eine intensiver angefärbte primäre Nadel.

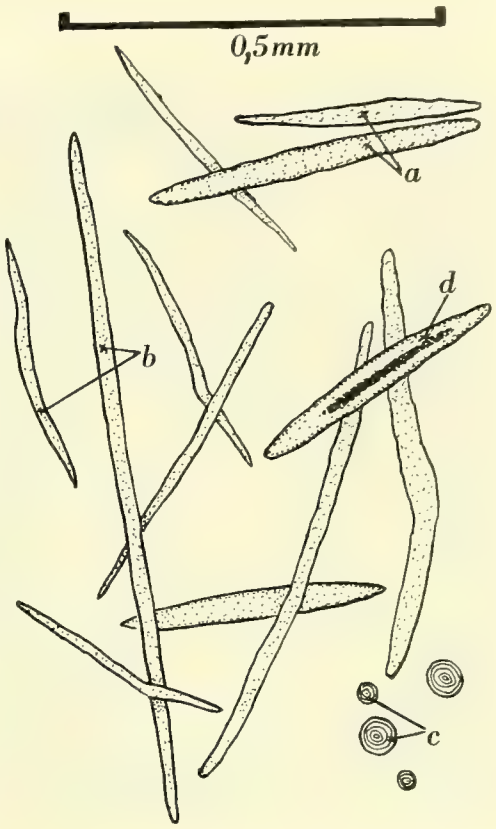


Abb. 5.
Kalkspikel.
(a = Typ 1; b = Typ 2; c = Querschnitte mit Schichtung; d = Nadel mit „Primärnadel".)

Die generelle Verteilung der oben erwähnten beiden Spikelvarianten scheint mir typisch zu sein. Die kurzen Nadeln stehen in überwiegendem Masse senkrecht zur Körperoberfläche, zur Hauptsache in den peripheren Partien der Haut (z. B. Kriechsohle, Unterseite des Mantelrandes, Rückenpartien). Auch die kleinen Tuberkel der Hautoberfläche werden durch pyramidenförmig

angeordnete Kalkspikel dieses gedrungenen Typs gestützt. Die langen Nadeln stehen in erster Linie parallel zur Hautoberfläche und bilden eine Art Gitterwerk im eigentlichen Integument (Abb. 7). Die Flächendichte der Spikel ist recht unterschiedlich. Es sind die peripheren Partien der Haut, welche die grösste Dichte aufweisen.

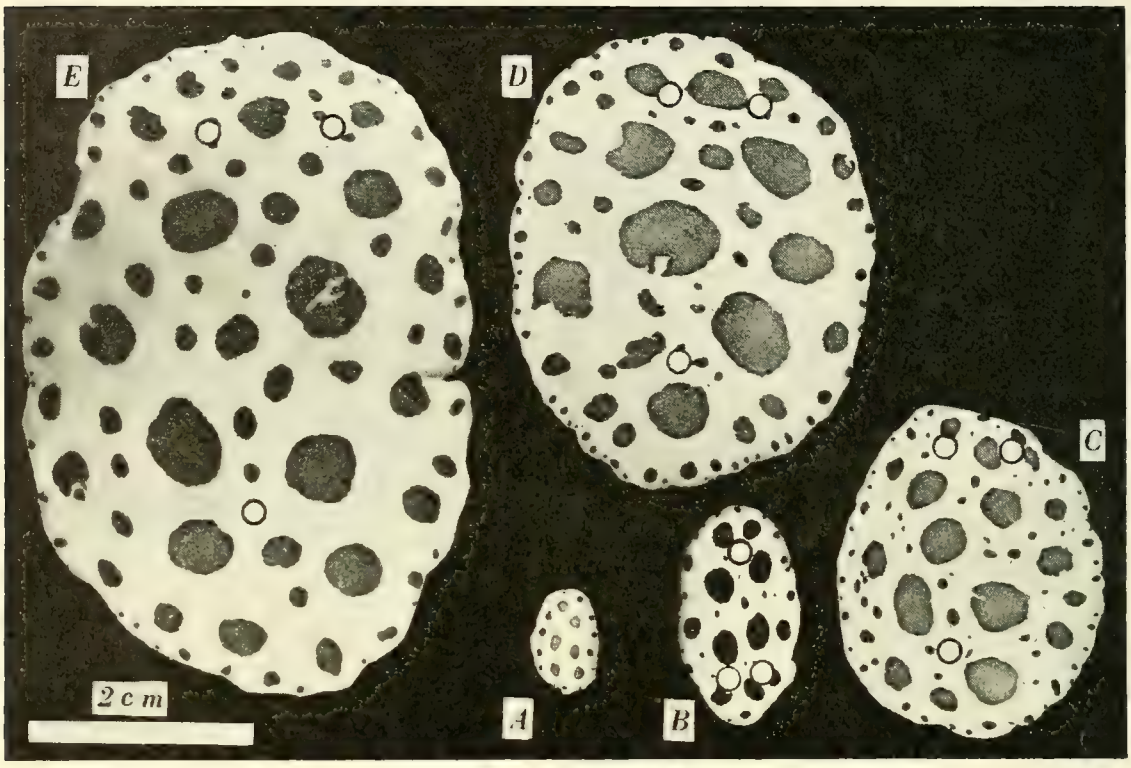


Abb. 6.
Verschiedene *Peltodoris* in masstäblichem Grössenverhältnis. (10/20/30/40 und 60 mm Körperlänge; Rhinophoren- und Kiemenansatz sind durch Kreise markiert.)

Die Unterhaut, Rhinophoren und Kiemen sind wesentlich schwächer mit Kalknadeln versehen. Im Vergleich zu andern Doridiern weist *Peltodoris atromaculata* eine relativ starke Durchsetzung der Haut mit Spikeln auf.

Bemerkungen zum Zeichnungsmuster

Bergh nimmt in der Originalbeschreibung an, dass zumindest die Verteilung der grossen Flecken eine gewisse Gesetzmässigkeit aufweise, zum Beispiel je hinter den Rhinophoren ein grosser Fleck,

sowie hinter den Kiemen zwei. Die für unsere vorliegende Studie ausserordentlich hohe Zahl verschieden grosser Individuen von *Peltodoris* erlaubt nun eine genauere Analyse des Zeichnungsmusters. Das kleinste gefundene Exemplar von 10 mm Länge hatte sechs Flecken von rund einem Millimeter Durchmesser in der mittleren Partie des Rückens unregelmässig verteilt (Abb. 6 A).

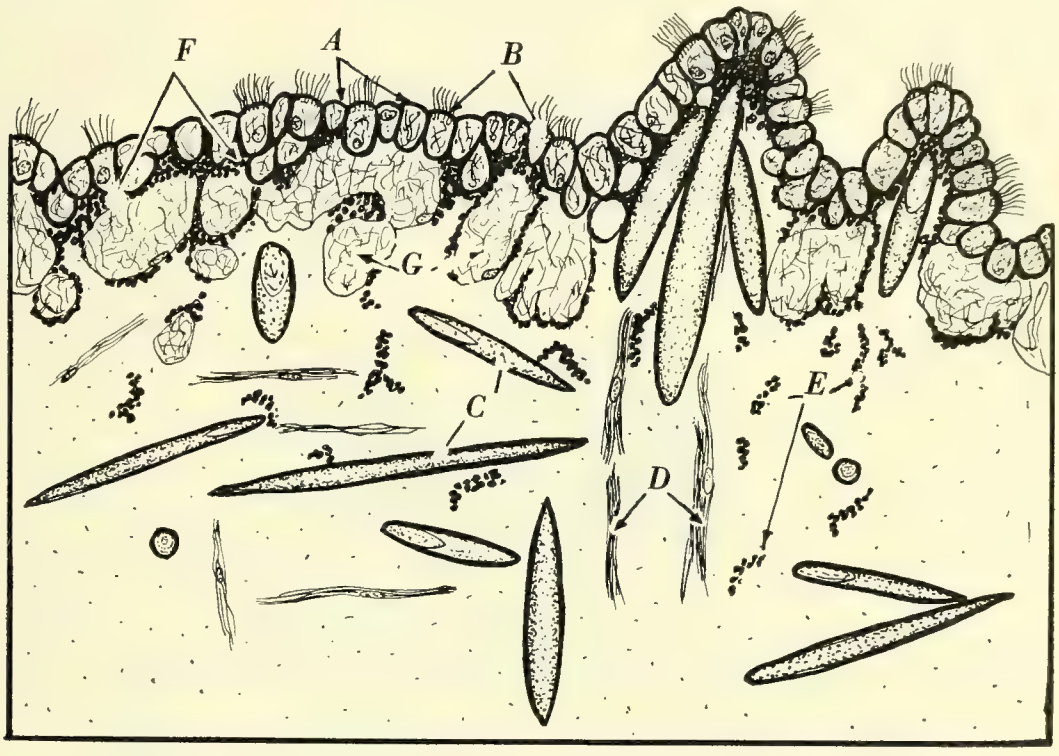


Abb. 7.

Schematisiertes Schnittbild durch das Integument.
(A = Epithel-Schleimzelle; B = Flimmerzelle; C = Kalknadeln; D = Muskelzellen; E = Chromatophoren: im Integument; F = Pigmentschollen zwischen und unter den Epithelzellen; G = „Drüsenkörper".)

Auf den seitlichen Partien, besonders gegen den Mantelrand zu finden sich mehr als ein Dutzend Flecken von weniger als 0,5 mm Durchmesser. Ein Exemplar von 20 mm Länge (Abb. 6 B) weist acht grössere Flecken von rund zwei Millimeter, sowie mehr als zwanzig von weniger als einem Millimeter Durchmesser auf. Exemplare von 30 mm Länge (Abb. 6 C) haben wiederum eine geringe Anzahl Flecke von mehr als 5 mm, sowie eine grosse Zahl solcher von weniger als einem Millimeter Durchmesser. Vergleichen wir die uns zugänglichen *Peltodoris*, so können wir ruhig behaupten,

dass diese Form kein so eindeutig festgelegtes Zeichnungsmuster aufweist, wie zum Beispiel verschiedene Glossodoridier (Haefelfinger 1959). Immerhin gibt es gewisse Gesetzmässigkeiten. Eine geringe Anzahl Flecke (rund 10) „erster Ordnung", mit verhältnismässig grossem Durchmesser ist in jedem Grössenstadium von *Peltodoris* unregelmässig über den Rücken verteilt. Eine grosse Zahl Flecke „ zweiter Ordung" von höchstens hälftigen Durch-

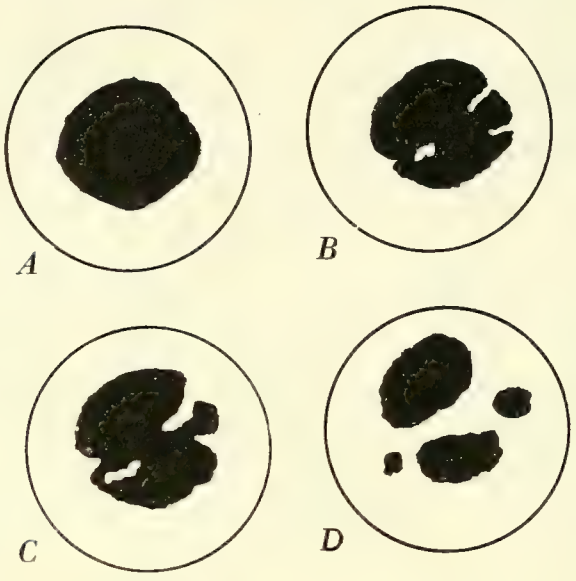


Abb. 8.
Schematische Darstellung der Auflösung eines Einzelfleckes, Phasen A—D.

messer der ersteren sind ebenfalls unregelmässig dazwischen verstreut. Typisch von einer gewissen Grösse an (rund 25 mm Körperlänge) ist auch die Punktreihe entlang des Mantelrandes. Regenerate zeigen im Verhältnis zum übrigen Körper deutlich kleinere Flecke (Abb. 3). Die Grössenzunahme der Flecke scheint proportional dem Körperwachstum zu sein.

Um die Entstehung dieser Farbflecke zu deuten, müssen wir zuerst in histologischen Schnittpräparaten ihren Aufbau untersuchen. Bei vielen Opisthobranchiern sind die Farben oft nur in den Epidermiszellen, zum Beispiel zentral in den Epithelzellen oder als Füllung dieser Zellen anzutreffen (bei *Polycera quadrilineata*, Haefelfinger 1960). Bei Peltodoris hingegen findet sich bis weit ins Integument hinein Pigment. Betrachten wir an Hand eines Querschnittes den Aufbau der Haut von *Peltodoris* (Abb. 9), so sehen wir, dass das einschichtige Epithel von Schleim-und Flimmer-

zellen gebildet wird (Abb. 9/I). Der Inhalt der Schleimzellen färbt sich je nach Reifegrad mit Haematoxylin Delafield intensiv blau bis violett. Unter dem Epithel folgen grosse Lumina, welche mit

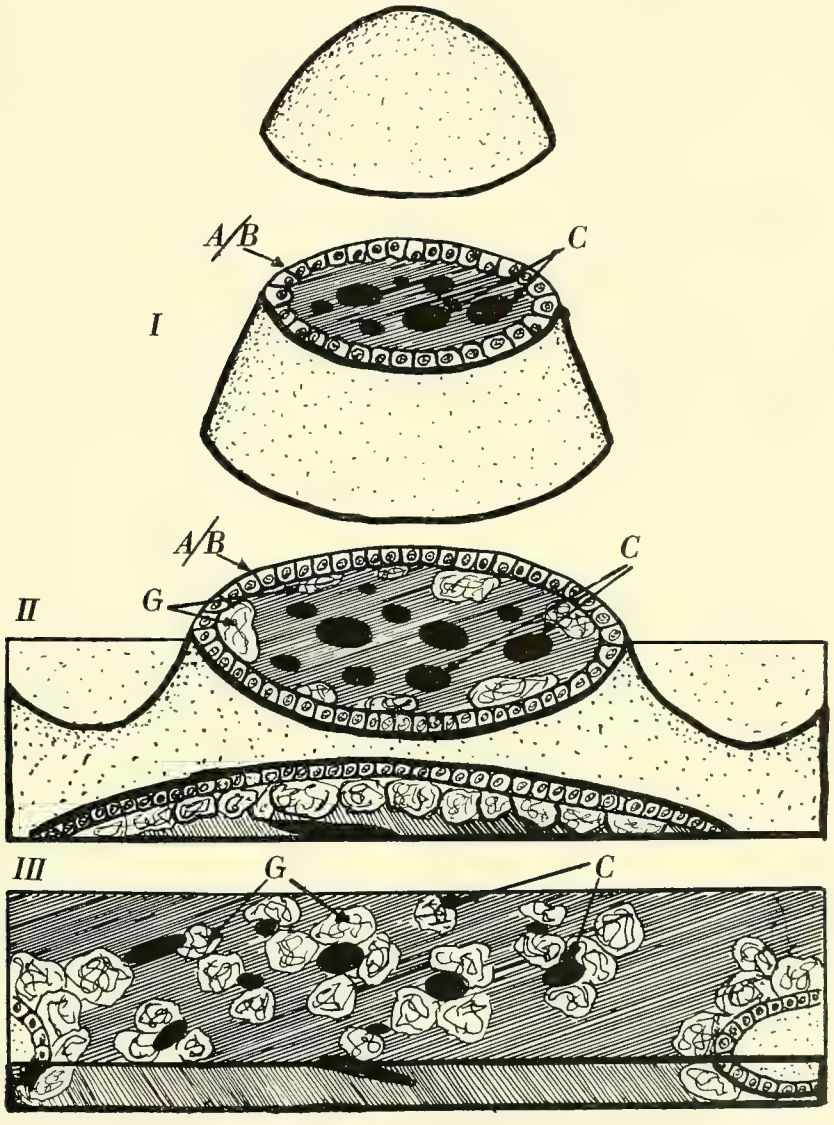


Abb. 9.

Flachschnitte durch die Haut.
(Gleiche Abkürzungen wie in Abb. 7. Der Einfachheit halber wurde auf eine Unterscheidung des Epithels verzichtet, Farbzellen und Muskelfasern weggelassen.)

einem feinen faserigen Geflecht angefüllt sind, das sich praktisch mit keinem Farbstoff richtig anfärbt. Der Aspekt und das Verhalten gegenüber den Farbstoffen erinnert auffällig an die Leydig'schen Zellen der Amphibienlarven. Lassen die Hautquerschnitte kaum einen Schluss über die Aufgabe dieser Lumina zu, so lassen uns

Flachschnitte vermuten, dass es sich um eine Art schwellbare Stützorgane für die Spikel der Tuberkel handelt. Der Querschnitt durch die distale Region eines Tuberkels zeigt von aussen nach innen zuerst das Epithel und dann eine bindegewebsartige Masse, in welcher die Kalkspikel eingebettet sind. Gelegentlich ragen einzelne Muskelfasern bis in diese Zone. Ein Querschnitt durch die Basisregion (Abb. 9/II) zeigt nun, dass sich zwischen Epithel und Bindegewebe die oben erwähnten Lumina einschieben. Noch weiter im Integument drin (Abb. 9/III) werden einzelne Nadeln von diesen Gebilden vollständig umfasst. Es ist somit durchaus möglich, dass diese Hohlraumsysteme durch pralle Füllung mit einer Flüssigkeit die senkrecht stehenden Nadeln stützen können. Ausfuhrgänge konnte ich nie beobachten, ebensowenig konnten die Kernverhältnisse eindeutig geklärt werden. Immerhin konnten gelegentlich randständige Kerne festgestellt werden. Erst unterhalb dieser Schicht finden wir dann auch horizontal gelagerte Nadeln sowie in allen Richtungen verlaufende Muskelfasern (Abb. 7/D) Zwischen all diesen Elementen treten in den Regionen der Farbflecke in unregelmässiger Verteilung irregulärgeformte Anhäufungen von dunklem Pigment auf Abb. 7/F). Die Verteilung lässt vermuten, dass es sich um grosse weitverzweigte Farbzellen handelt. Je näher wir der Hautoberfläche kommen, desto dichter wird die Pigmentverteilung. Das Pigment strahlt entlang der Luminagrenzen zum Epithel und verteilt sich dort zwischen die einzelnen Zellen.

Diese Verteilung des Pigmentes lässt uns nun auch die Gesetzmässigkeiten des Zeichnungsmusters verstehen. Die dem Jungtier gegebenen einzelnen Farbflecke wachsen proportional dem Körperwachstum durch internes Wachstum weiter. Innerhalb der Farbflecke kann es jedoch durch ungleichmässiges Wachstum zu einer Aufspaltung des Einzelfleckes zu einer Fleckengruppe kommen (Abb. 8 A-D), ein Vorgang, den wir mit einer Intussuszeption vergleichen können [1]. Dieser ganze Entstehungsmodus lässt uns auch verstehen, warum die Flecke von Regeneraten durchwegs kleiner sind als jene der normalen Körperregionen.

---

[1] In ähnlicher Weise werden zum Beispiel bei *Glossodoris gracilis* einzelne Linien des Zeichnungsmusters zu einem Linienkomplex aufgespalten oder bei *Glossodoris krohni* eine Linie zu kleinen Flecken (Haefelfinger 1959).

Résumé

Quelques faits sur l'écologie et la reproduction de *Peltodoris atromaculata* Bergh 1880 sont décrits. Ensuite sont discutés des problèmes des spicules calcaires, le développement de l'ornementation et la structure de la peau.

Summary

Some details about the ecology and the reproduction of *Peltodoris atromaculata* Bergh 1880 are described. The problems of the spicules, the development of the pattern and the structure of the skin are discussed.

LITERATUR

Bergh, R. 1880. *Über die Gattung Peltodoris.* Mitt. Zool. Station Neapel 2: 222-231.

Changeux, J. P. und C. Delamare. 1955. *Peltodoris atromaculata Bergh.* Vie et Milieu 6: 189.

Haefelfinger, H. R. 1959. *Remarques sur le développement du dessin de quelques Glossodoridiens (Moll. Opisthob.).* Rev. Suisse Zool. 66: 309-315.

— 1960 *a. Catalogue des Opisthobranches de la Rade de Villefranche-sur-Mer et ses environs.* Rev. Suisse Zool. 67: 323-351.

— 1960 *b. Beobachtungen an Polycera quadrilineata (Müller).* Rev. Suisse Zool. 67: 101-117.

Pruvot-Fol, A. 1954. *Opisthobranches.* Faune de France, 58.

Sordi, M. und P. Majidi. 1957. *Osservazioni sui Nudibranchi e gli Ascoglossi del litorale livornese.* Bull. Pesca, Piscicultura e Idrobiologia 23: 235-245.

Zur Genetik und Entwicklungsphysiologie des Faktors „*letal scheiben defekt*“ (lsd) bei *Drosophila melanogaster*

von

Marcus SCHNITTER

Zoologisch-vergleichend anatomisches Institut der Universität Zürich

Mit 29 Textabbildungen

INHALT

I. Zur Genetik von *lsd* 348
1. Dauerzucht und Penetranz 348
2. Lokalisation 348
3. Vitalität der Heterozygoten 349

II. Zeitpunkt des Entwicklungsstillstands 352
1. Abgrenzung von Letalität gegenüber residualer Mortalität 353
2. Zur Frage der Phasenspezifität 362
3. Die Konstanz der Phasenspezifität 364
4. Zusammenfassung 365

III. Analyse der Letalkrise 366
1. Die Bildung von Pseudopuppen 366
2. Manifestationsmerkmale bei nicht-Puparisierten . . . 369
3. Die Pseudopuppen 372
4. Zusammenfassung 374

IV. Das Schädigungsmuster des *lsd*-Faktors 375
1. Anormogenese larvaler Organe 377
2. Die Imaginalscheiben 387
3. Mikroskopische Phäne von *lsd* 396
4. Zusammenfassende Charakterisierung des Schädigungsmusters 400

V. Die Kernzahl der Speicheldrüsen 403
1. Methodik 403
2. Komponenten der Variabilität 404
3. Ergebnisse 405
4. Diskussion der Ergebnisse 410

Zusammenfassung 412
Summary 414
Résumé 415
Literatur 416

EINLEITUNG

Letal scheiben defekt (Symbol *lsd*) ist ein einfach mendelnder, rezessiver, geschlechtsgekoppelter Letalfaktor von *Drosophila melanogaster*, dessen hemizygote Träger mehrheitlich als Vorpuppen oder als Altlarven absterben. Die Letalen erkennt man bereits in den Zuchtflaschen daran, dass ihre Puparien von der gewöhnlichen Gestalt abweichen: es sind schmale, gelbe „Pseudopuppen" (Hadorn 1937). Charakteristisch sind ferner die abgestorbenen alten Larven, die in Schalenzuchten dem Futter aufliegen.

Der Letalfaktor *lsd* stammt aus der Pollards Wood Research Station des Royal Cancer Hospital, Buckinghamshire, England, wo er in Versuchen mit Chemikalien (Triazin) auftrat. Zusammen mit anderen Letalfaktoren wurde er von der Untersucherin, Dr. Myrtle J. Bird, freundlicherweise unserem Institut zur Verfügung gestellt.

Bei der Bearbeitung eines Letalfaktors ist zunächst die Frage nach der Phasenspezifität der Wirkung (Hadorn 1948) von Bedeutung. Eine andere Kardinalfrage ist die nach dem

morphologischen Wirkungsmuster der Mutante — dem „Schädigungsmuster" bei Letalfaktoren (Hadorn 1941). Bei der Betrachtung eines Schädigungsmusters gibt es zunächst zweierlei Gesichtspunkte: den statischen, der den Endzustand festhält, sowie den dynamischen, der die Besonderheiten der Anormogenese zu erfassen sucht. Die Verfolgung der Anormogenese war ein wichtiges Ziel dieser Arbeit. Dabei war im Auge zu behalten, dass bei der Entwicklung höherer Dipteren „zwei zeitlich weit auseinanderliegende Phasen der Differenzierung" zu unterscheiden sind: 1. die den larvalen Organismus ausgestaltende, 2. die den imaginalen Organismus aufbauende, „die sich in den Imaginalscheiben erst nach der Verpuppung vollzieht. Phasenspezifisch wirkende Letalfaktoren können entweder den einen oder den anderen dieser Differenzierungsvorgänge unterbrechen" (Hadorn 1955, S. 170).

Das Schädigungsmuster von *lsd* zeigt, dass sowohl larvale Organe als auch Imaginalprimordien in Mitleidenschaft gezogen sind. Da jedoch bei *lsd*/— die Entwicklung bereits auf dem Vorpuppenstadium abbricht, beschränkt sich unsere Studie auf Entwicklungsvorgänge während des Larvenlebens; über eigentliche Metamorphoseprozesse kann sie keinerlei Aufschluss geben. Dementsprechend wurden Beziehungen zu anderen larval wirkenden Letalfaktoren gesucht, wie *lme* und *lgl*.

Ferner werden Resultate zur Genetik des neuen Faktors sowie über die Umstände der Puparіumbildung mitgeteilt. Eine Bestimmung der Kernzahl in den Speicheldrüsen stellt den Versuch dar, anhand eines frühzeitig festgelegten, quantitativ fassbaren Merkmals den Letalfaktor als Ursache einer veränderten Reaktionsnorm auf innere wie auch auf äussere Einflüsse aufzufassen und zu prüfen. Genmutationen führen ja nicht nur zu charakteristischen, vom Normalen abweichenden Wirkungsmustern, sondern vor allen Dingen zu einem unterschiedlichen Reagieren auf innere und auf äussere Einflüsse [1].

---

[1] Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Ernst Hadorn, danke ich für die Überlassung des Themas und des Materials, wie für seine Leitung der Arbeit, recht herzlich. Herrn Prof. Dr. Hans Burla bin ich für manche Anregung sowie für Rat in Fragen der Auswertung verpflichtet. Herrn Dr. Walter Kocher danke ich für seine Hilfe am Manuskript, Frl. M. Gandolla für das Reinzeichnen der Abbildungen, Herrn H. R. Kobel für Hilfe bei der Herstellung der Mikroaufnahmen und Frau A. Mitchell-Haemmerli für ihre Hilfe beim Anfertigen der histologischen Präparate.

I. ZUR GENETIK VON *lsd*

1. Dauerzucht und Penetranz

Der Letalfaktor *lsd* war schon längere Zeit in einem *Muller 5*-Stamm *(M5)* gezüchtet worden. Das zur balancierten Zucht geschlechtsgekoppelter Faktoren vielfach verwendete *M5* X-Chromosom hat hier die folgende Konstitution:

$$sc^{Sl}\ In\ S\ w^{a}\ sc^{8}\ B\ ,$$

wobei *white apricot* und *Bar* auffällige Markiergene sind. Die Zucht wird weitergeführt, indem die heterozygoten (rotäugigen) *Bar*-Weibchen, die ebenfalls für den Letalfaktor heterozygot sind, herausgelesen und mit ihren hemizygoten *M5*-Brüdern (den helläugigen, schmal bandäugigen Männchen) angesetzt werden.

Die Penetranz des Letalfaktors *(lsd/—)* erwies sich als 100%; ich konnte bisher keinen einzigen „Durchbrenner" (Hadorn 1945) feststellen. Die wiederholt, aber äusserst selten (1: 10 000) auftretenden rotäugigen Männchen sind als ausnahmsweise cross-overs zu deuten, die der Unterdrückung durch die Inversion des *M5*-Chromosoms entgingen. Ihre Natur als echte „Wildmännchen" liess sich durch isolierte Weiterzucht bestätigen.

2. Lokalisation

Die erste, grobe Orientierung über die Lage von *lsd* auf dem X-Chromosom erlaubte ein *y cv v f*-Stamm (*yellow*, 1 — 0,0; *crossveinless*, 1 — 13,7; *vermilion*, 1 — 33,0; *forked*, 1 — 56,7). Anschliessend prüfte ich mit dem Chromosom *sn lz ras v* (*singed*, 1 — 21,0; *lozenge*, 1 — 27,7; *raspberry*, 1 — 32,8). Die in den beiden Versuchen ermittelten Austauschwerte sind auf Tab. 1 zusammengestellt. Verwendet wurden Flaschenzuchten; jede Flasche enthielt 50—60 cc Standardfutter. Alle crossingover-Werte wurden bestimmt mit Nachkommen von 2- bis 6-tägigen Weibchen.

Die Zusammenstellung der Austauschwerte auf Tab. 1 ergibt für unsern Faktor eine wenig bestimmte Lage; es sollen daher für die approximative Festlegung des Locus nur die Austauschwerte mit den Nachbarloci (*crossveinless* und *singed*) berücksichtigt

werden. Man behalte dabei im Auge, dass die beiden Werte zwei verschiedenen Versuchen — mit unterschiedlichen Stämmen — entnommen sind. Mittels der „maximum likelihood" -Methode (nach ROSIN 1948) erhalten wir für *lsd* den Locus I — 17,9 ± 2,8 Morgan-Einheiten.

TABELLE 1

Lokalisation von lsd *auf Grund von zwei Crossingover-Versuchen (1) und (2)*

Versuch	Gesamtzahl Männchen	Locus	Prozent Austausch mit *lsd*
(1)	2565	*y* (0,0)	14,7 ± 0,70
		cv (13,7)	4,5 ± 0,41
		v (33,0)	11,2 ± 0,62
		f (56,7)	33 ± 0,9
(2)	1613	*sn* (21,0)	3,6 ± 0,46
		lz (27,7)	9,4 ± 0,73
		ras (32,8)	14,5 ± 0,88

3. DIE VITALITÄT DER (HETEROZYGOTEN) *lsd*-TRÄGERINNEN *(lsd/M5)*

Viel diskutiert ist die Frage, „ob jene rezessiven Letalfaktoren, die in heterozygoter Vertretung keine nachweisbaren morphologischen Phäne bewirken, auch in bezug auf Vitalitätseigenschaften völlig rezessiv sind" (HADORN 1955, S. 141). Es galt nun auch für *lsd* — an hand der imaginalen Genotypen — zu prüfen, wie es mit der Häufigkeit heterozygoter Trägerinnen des Faktors im Vergleich mit den anderen vitalen Genotypen der gleichen Zuchten stehe. Jene (die „Konduktorinnen") sind genotypisch *lsd/M5*, phänotypisch als rotäugige *Bar*-Weibchen kenntlich, nach Einkreuzen des Faktors in Wildstämme *(lsd/+)* jedoch normal wildäugig wie ihre Schwestern (+/+). Nun war beim Ansetzen von Flaschen für Dauerzuchten aufgefallen, dass die (übliche) Kreuzung *lsd/M5* × *M5*/— regelmässig einen Überschuss an rotäugigen Weibchen liefert verglichen mit den gleich zahlreich zu erwartenden *white apricot* (w^a) Schwestern und Brüdern. Jene Rotäugigen sind sowohl für *M5* als auch für den Letalfaktor heterozygot, während

es sich bei den Helläugigen um Homo- und Hemizygote für das *M5*-Chromosom handelt.

Zunächst wurden in einer Reihe hierfür angesetzter Zuchten die Imagines auf die Häufigkeit der drei vitalen Genotypen hin untersucht; das Ergebnis der Auszählungen ist in Tab. 2 gegeben.

Tabelle 2

Häufigkeit der drei vitalen imaginalen Genotypen in Zuchten des lsd/M5-*Stammes. Für den Vergleich (Chi-Quadrat) der beiden Weibchenklassen (*a *und* b*) wird ihre gleiche Häufigkeit erwartet*

Zucht	rotäugige Weibchen *lsd/M5* (*a*)	white-apricot Weibchen *M5/M5* (*b*)	white-apricot Männchen *M5/—*	Total	Chi-Quadrat für $a = b$
A	167	148	110	425	1,15
B	186	159	170	515	2,12
C	202	167	174	543	3,33
D	203	146	146	495	9,34
Total	758	620	600	1978	13,82

	Freiheitsgrade	Chi-Quadrat
Summe der 4 Chi-Quadrate	4	15,9
Chi-Quadrat für Totale	1	13,8
Heterogeneität	3	2,1

Für jede Zucht sind Zahlen der drei erhaltenen Fliegenklassen aufgeführt; inbegriffen sind schlüpfunfähige, aber fertig ausdifferenzierte Imagines. In Tab. 2 wurde auch versucht, die ungleiche Häufigkeit der beiden Weibchen-Klassen statistisch zu sichern, indem die in jeder Zucht gefundenen Häufigkeiten für beide Weibchentypen mit der Erwartung von 1 : 1 verglichen wurden. Bei den Zuchten A, B und C ist die Abweichung vom 1 : 1-Verhältnis nicht statistisch gesichert, bei Zucht D sind hoch gesichert mehr rotäugige Weibchen vorhanden. Summiert man die zwei Weibchentypen über die 4 Zuchten, so ergibt sich gesamthaft ebenfalls eine hochgesicherte Abweichung von der 1 : 1 — Erwartung (Chi-Quadrat = 13,82). Ebenfalls ist die Summe aller 4 Chi-Quadrate für die Zuchten A—D bei 4 Freiheitsgraden hoch gesichert. Damit steht fest, dass für die Gesamtheit aller vier Zuchten die rotäugigen Weibchen gesichert über die anderen Weibchentypen überwiegen. Aus der Tabelle ergibt sich ein Chi-Quadrat für Heterogeneität von 2,1, das bei 3 Freiheitsgraden ungesichert ist. Somit können wir die vier Zuchten als Stichproben aus einer gleichen Grundgesamtheit betrachten.

Demnach stellen wir für die Gesamtheit der Zuchten von Tab. 2 fest, dass von einer herabgesetzten Vitalität der *lsd*-Heterozygoten nicht nur keine Rede sein kann, sondern dass die Konduktorinnen gesichert häufiger als die andere Weibchenklasse sind.

Um die festgestellte zahlenmässige Überlegenheit der rotäugigen, *M5*-heterozygoten Weibchen über ihre homozygoten Schwestern zu erklären, bieten sich zwei Möglichkeiten. Entweder *a*) es besteht eine unterschiedliche Aussicht auf Überleben bei ursprünglich gleich zahlreicher Bildung von Zygoten, oder aber *b*) es werden vermehrt „rotäugige" Zygoten gebildet auf Kosten der übrigen — vielleicht infolge einer Elimination von *M5*-Gameten. Eine Entscheidung zwischen diesen Alternativen lässt sich an unserem Material wohl durchführen, weil die Anzahl gebildeter Zygoten identisch ist mit der Zahl besamter Eier. Eine Schätzung für die Anzahl der besamten unter den abgelegten Eiern (vgl. S. 355) liegt unserer Tab. 3 als Erwartung zugrunde; es sind hier ausser den Imagines zweier *M5*-Zuchten noch die Zahlen aufgeführt aus zwei Zuchten, in denen *lsd* über ein Wildchromosom ausgekreuzt wurde (vgl. S. 353).

Tabelle 3

Häufigkeit gefundener imaginaler Genotypen und maximale Erwartung (je 1/4 bzw. 1/2 der Zygoten). Oben: lsd/M5-*Stamm (Zuchten II und IV); unten: Auskreuzungsstamm nach Wild („Camargue" C, „Sevelen" S). n = Zahl besamter Eier, n/4 bzw. n/2 = 1/4 bzw. 1/2 der Gesamtzahl an Besamten*

Zucht	n	n/4	*M5/lsd* ♀	*M5/M5* ♀	*M5*/— ♂	Imagines
II	750	188	186	159	170	515
IV	644	161	168	125	132	425
		n/2	n/4	+ ♀	+ ♂	
C	600	300	150	271	150	421
S	590	295	147	253	142	395

Für jede der drei Klassen von Imagines der *M5*-Zuchten ist eine Erwartung von ¼ der besamten Eier eingesetzt (Tab. 3, n/4). Während nun die *M5*-homozygoten Weibchen weit hinter dieser Erwartung zurückbleiben, wird diese überraschend gut erfüllt von

den für *M5* und *lsd* Heterozygoten. Bedenkt man, dass selbst voll vitale Genotypen einer Mortalität unterworfen sind, so möchte einem diese Übereinstimmung der Zahl geschlüpfter Imagines mit der Anzahl besamter Eier als „zu gut" erscheinen.

Wie steht es mit der Aussicht auf Überleben bei normal vitalen Weibchen ? Zu einer Schätzung der Überlebenserwartung verhelfen uns Auskreuzungsstämme, die den Letalfaktor auf dem Hintergrund eines gut vitalen Restgenoms tragen. Die Weibchen der beiden Auskreuzungszuchten „Camargue" und „Sevelen" (Tab. 3, untere Hälfte) liefern uns eine „normale" Überlebens-Erwartung in der Höhe von 88% (besamte Eier: 1190, Weibchen: 524); als Überlebenserwartung für die beiden Weibchenklassen der *M5*-Zucht ergeben sich hieraus je 22% der besamten Eier (= Zygoten). An dieser neuen Erwartung für Überlebende gemessen fanden wir für Rotäugige *(lsd/M5)* einen Überschuss, indem diese im Durchschnitt 25,4% der besamten Eier ausmachen. Dieser Überschuss ist jedoch nicht gesichert (Chi-Quadrat = 14,5; df = 11; P = 0,2). Immerhin ist die Abweichung gegenüber der Überlebenserwartung in den beiden Weibchenklassen entgegengesetzt gerichtet, und die Unterschiede zwischen den Klassen sind wohl gesichert (t = 3,75; df = 22; P = 0,01).

Unsere Ausschau nach Vitalitätsbenachteiligung der *lsd*-Heterozygoten förderte das Gegenteil zutage: gerade die *lsd*-Trägerinnen *(lsd/M5)* treten in den *M5*-Zuchten in höherem Anteil als erwartet auf. Es besteht einige Wahrscheinlichkeit dafür, dass in der *lsd/M5*-Kombination mehr *lsd/M5*-Zygoten („Rotäugige") als erwartet angelegt werden, dies vielleicht auf Kosten der *M5*-Homozygoten („Helläugigen"). Dies würde nichts anderes bedeuten als eine elektive Befruchtung oder eine gametische Hinderung — durch Mortalität oder auf andere Weise — der *M5*-Gameten. Die vorliegenden Ergebnisse erlauben jedoch noch keine Sicherung dieser Annahme.

II. DER ZEITPUNKT DES ENTWICKLUNGS-STILLSTANDES (DIE LETALPHASE)

Zunächst wurden die Entwicklungsleistungen von *lsd*-Genotypen bestimmt, die aus der Kombination mit dem *M5*-Stamm herausmendeln. Wegen der auftretenden Unregelmässigkeiten, die mit der *M5*-Konstitution zusammenhängen (vgl. S. 349), wurde für eine parallele Reihe von Aufzuchten der Letalfaktor in Wildgenotypen

eingeführt, damit das Bild der Letalität durch störende Nebeneinflüsse möglichst wenig beeinträchtigt werde.

Technik der Aufzuchten

Je 20—40 heterozygote Trägerinnen von *lsd*, die auch für das *M5* -bzw. das Wildchromosom heterozygot sind, werden zusammen mit 10—20 *M5*-Männchen (bzw. Wildmännchen) in 5 dl-Bechergläsern gehalten, die täglich mit frischem Futter versehen werden. Die Gelege, die zur Auszählung kommen, entstammen der ersten und zweiten Legewoche, d.h. von Weibchen zwischen dem 4. und 15. Imaginaltag. Vorzugsweise wurden Gelege mit 100 bis 150 Eiern verwendet. Für die Aufzucht befolgte ich die Weisungen von Hadorn und Chen (1952), und nachdem die Fliegen geschlüpft waren, wurden leere und volle Puparien ausgezählt und die Zahl der Imagines festgestellt. Zu den letzteren wurden auch alle Puparien gerechnet, die zu voll ausgebildeten Fliegen geworden waren, aber nicht schlüpfen konnten; es waren ihrer stets wenige. Ferner suchte ich auch nach abgestorbenen Larven (vgl. Abb. 2). Auf grund dieser Zählungen konnte für jedes Gelege die Rate der nichtschlüpfenden Eier sowie die larvale und pupale Sterblichkeit ermittelt werden.

Alle Gelege und Kulturen wurden im Thermostaten bei 25 $\pm$ 0,5° C gehalten.

Die Ergebnisse der Auszählung der aufgezogenen Gelege von *M5*- und Wildzuchten sind auf Tab. 4 zusammengefasst dargestellt. Von jeder Zucht sind 4-5 Gelege berücksichtigt, deren Totalzahl an Eiern (E), geschlüpften Larven (L), Puppen (P) und Imagines (I) aufgeführt sind. Die Differenzen zwischen diesen Aufwachszahlen sind (in Prozent der Eizahl ausgedrückt) als Sterberaten (mort.) für nichtschlüpfende Eier, larvale sowie pupale Mortalität neben den Aufwachszahlen (L, P, I) aufgeführt. Ferner ist die Summe dieser drei Sterberaten als „Prozent totale Mortalität" angegeben, und zuäusserst rechts steht noch die Summe von larvaler und pupaler Sterblichkeit, ausgedrückt in Prozent der Anzahl geschlüpfter Larven, die wir als „postembryonale Sterberate" bezeichnen.

1. Abgrenzung von Letalität gegenüber „residualer Mortalität"

Im folgenden sollen die drei Kategorien von Sterberaten (embryonale, larvale und pupale) getrennt besprochen werden;

ferner wird die in diesen enthaltene, „echte" Letalität (d.h. die Sterblichkeit der letalen Genotypen, *lsd*/—) geschieden von der „residualen Mortalität" (HADORN und CHEN 1952), d.h. der Sterblichkeit der an sich vitalen Genotypen: *M5*/*lsd*, *M5*/*M5*, *M5*/—.

a) *Embryonale Letalität ?*

Vergleichen wir in Tab. 4 die Werte der Kolonne „Prozent nichtschlüpfender Eier" untereinander, so erscheint die *lsd*/+ -Kombination vitaler (bessere Schlüpfraten) als die *M5*-Zucht. Die geringeren Eischlüpfraten der *M5*-Zuchten beruhen wohl einesteils auf höherem Grad an allgemeiner Homozygotie, und ausserdem kommt auch eine vitalitätsvermindernde Wirkung der *M5*-Konstitution an sich in Frage.

TABELLE 4

Aufwachszahlen und Sterberaten (mort.) in den Kreuzungen lsd/M5 × M5/— *(I—IV) und* lsd/+ × +/— *(C und S). E = Eier, L = Larven, P = Puppen, I = Imagines*

Zucht	Anzahl Gelege	E	L	% nicht schlüpf. Eier	P	% larv. mort.	I	% pup. mort.	% tot. mort. von E	% postembr. mort. von L
I	5	706	651	7,8	514	21,0	442	11,0	37,4	32,1
II	5	778	731	6,0	661	9,6	515	20,0	33,8	29,5
III	4	559	531	5,0	477	10,2	376	19,0	32,7	29,2
IV	5	677	629	7,1	494	21,5	425	11,0	37,2	32,4
C	5	604	596	1,3	508	14,8	421	14,6	30,3	29,4
S	4	610	583	4,4	479	17,8	395	14,4	35,2	32,2

Unter den Nichtgeschlüpften selbst ist zwischen besamten Eiern (die für embryonale Sterblichkeit in Frage kommen) und unbefruchteten Eiern zu unterscheiden. Die Trennung in besamt/unbefruchtet kann auf zweierlei Weise erfolgen. 1) HADORN und ZELLER (1943) stellten Quetschpräparate in Karminessigsäure her, wobei die Zellkerne gefärbt werden. Es können aber in geringer Anzahl vorhandene Furchungskerne übersehen werden; die angegebenen Werte für embryonale Sterblichkeit sind deshalb als Minima aufzufassen. 2) Die Kerne werden nach Feulgen gefärbt, nachdem der Eiinhalt ausgelaufen und angetrocknet ist (ANDERS und SCHNITTER 1951). Diese Technik wurde von HADORN und CHEN (1952) an einem grossen Material angewandt. Beide Verfahren

erwiesen sich insofern als unvollkommen, als frühembryonal-letale Stadien nicht mit Sicherheit nachgewiesen werden können (vgl. HADORN und CHEN 1952, S. 150).

Für die Nichtgeschlüpften meiner Versuchsreihen (Tab. 4) ergaben Stichproben mit der Feulgen-Methode sowohl bei Eiern der *lsd*/*M5*-Zuchten als auch der *lsd*/+ -Zuchten ein Verhältnis besamt: unbesamt = 1: 3 bis höchstens 1: 2. Lässt man die nach dem Schlüpftermin zurückgebliebenen Eier noch einen Tag liegen, so verfärben sich späte Embryonen und Eilärvchen enthaltende Eier braun. Diese Verfärbung trat bei meinen Nichtgeschlüpften in rund einem Viertel der Fälle ein; d.h. von den besamten, aber nicht schlüpffähigen Eiern meiner Zuchten erreicht die Mehrzahl späte Embryonalstadien bis zur völligen Ausdifferenzierung innerhalb der Eihüllen. Nach Ausscheidung der unbefruchteten Eier reduzieren sich die Raten für die embryonale Sterblichkeit (Tab. 4) in den *lsd*/*M5*-Zuchten auf 1,7 bis 3,5%, und für die *lsd*/+ -Zuchten auf nur 0,7 bis 1,2%.

Handelt es sich bei diesen reduzierten Anteilen nun um echte Letalität oder lediglich um residuale Mortalität ? Für die geringfügigen Werte in *lsd*/+ -Zuchten dürfte residuale Mortalität feststehen, fanden doch HADORN und CHEN (1952) eine „normale" embryonale Residualsterblichkeit von 1 bis 3%. Was die etwas erhöhten Embryonalraten der *lsd*/*M5*-Zuchten betrifft, so möchten wir diese als gesteigerte Residualsterblichkeit auffassen, bedingt durch die Eigenart unseres *M5*-Stammes. Eine Kontrolle darüber, ob embryonale Letalität vorliegen könnte, besitzen wir übrigens in der Kolonne „postembryonale Sterblichkeit" (Tab. 4, rechts aussen), die sich aus larvaler und pupaler Sterberate zusammensetzt, in Verbindung mit der Forderung, dass mindestens 25% Letalität vorliegen sollte. Ein Blick auf die besagte Kolonne zeigt, dass dort reichlich Raum für die gesamte Letalität besteht. Es gibt damit keinen Grund zur Annahme, dass *lsd* in den angeführten Kombinationsstämmen eine embryonale Letalität bewirkt.

b) *Larvale Sterblichkeit*

Die larvale Mortalität wird in Prozent der nicht zur Pupariumbildung gelangten Larven, bezogen auf die Zahl geschlüpfter Larven, ausgedrückt. In den Zuchten der Tab. 4 zeigt die ent-

sprechende Kolonne (%larv. mort.) weit auseinanderliegende Werte, die für die *lsd*/*M5*-Konstitution bei 10 resp. bei 20%, für die *lsd*/+ -Zuchten auf C-Hintergrund bei 15%, auf S-Hintergrund bei 18% liegen. Auf Abb. 1 sind die „postembryonalen" Mortalitäten für die einzelnen Gelege dargestellt, nämlich larvale und pupale Sterblichkeit in Prozent. Es springen die starken Schwankungen innerhalb der Zuchten in die Augen: Zucht I streut zwischen 14,7 und 26,6% larvaler Mortalität, Zuchten II und III von 5,6 bzw. 6,0 bis 17,4% und Zucht IV gar von 12,5 bis zu 30%, während die *lsd*/+ -Zuchten von 11 bis 20% (C) bzw. von 13 bis 24% (S) variieren.

Diese Unterschiede innerhalb der Zuchten, die sich durchweg in ähnlichem Rahmen zu halten scheinen (9 bis 12%, in Zucht IV 17% Streubreite) mögen einerseits zusammenhängen mit den unterschiedlichen Aufzuchtbedingungen, die trotz strengen Einhaltens der Standard-Vorschriften herrschten. Bei noch so sorgfältiger und gleichartiger Zubereitung der Nährböden war bereits nach kurzer Zeit (am 3. Tag, wann das Hauptwachstum der Larven einsetzt) eine erstaunliche Vielfalt der Futterbeschaffenheit zu beobachten. Auch Hadorn und Chen (1952, S. 154) sahen in Futtereinflüssen die Ursache einer hoch variablen Larvensterblichkeit, die 2 bis 17% betragen konnte in Fällen, wo eine eindeutige embryonale Letalität (von mind. 25%) vorausgegangen war, es sich demnach um residuale larvale Mortalität vitaler Genotypen handelte. Weiterhin ist aus Abb. 1 ersichtlich, dass der larvale Mortalitäts-Anteil von den frühen zu den späteren Gelegen in der Mehrheit der Zuchten abnimmt (s. auch S. 358/9). Trotz dieser Schwankungen der einzelnen Gelege scheinen unterschiedliche „Niveaus" der larvalen Mortalität zu bestehen, die „zuchtspezifisch" sind: die Zuchten II und III zeichnen sich durch niedrige, die Zuchten I und IV durch hohe Larvenmortalität aus, während die *lsd*/+ -Zuchten (C und S) in dieser Hinsicht eine Mittelstellung einnehmen (vgl. Abb. 1).

Ist dieses larvale Absterben auf ein bestimmtes Stadium beschränkt oder erstreckt es sich über mehrere Stadien ? Abb. 2 zeigt, dass durchweg nur ein Teil der abgestorbenen Larven gefunden wurde: sie machen höchstens die Hälfte der Larvensterblichkeit aus; grosse Larven im späten dritten Stadium herrschen dabei vor (schraffiert), die ja auch leichter zu finden sind,

während jüngere tote Larven (schwarz) schneller zerfallen und dann von den zahlreichen Larvenhäuten (der Häutung vom 2. ins 3. Stadium) nicht mehr zu unterscheiden sind. Demnach ist zu vermuten, dass ein beträchtlicher Teil der Larvenmortalität

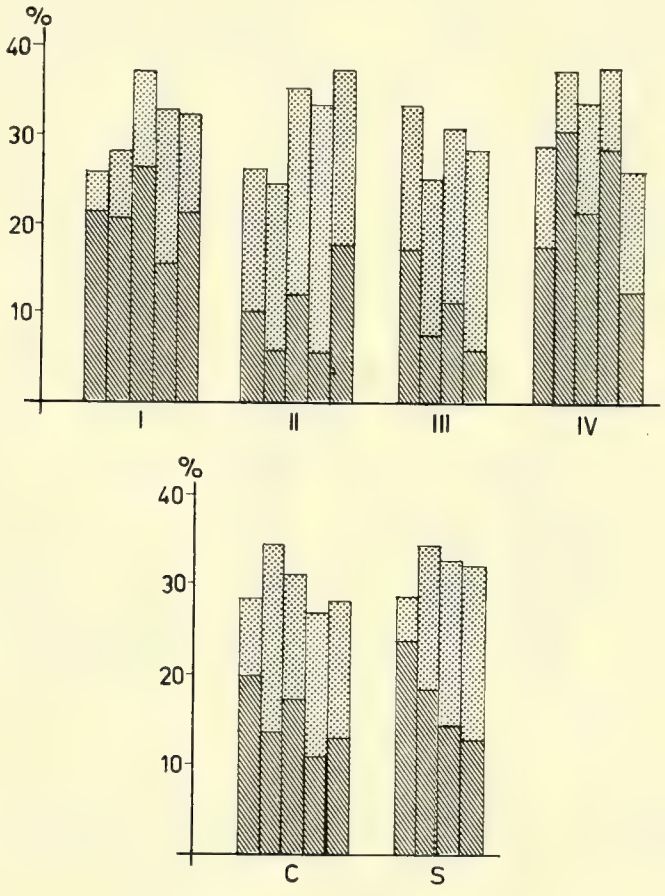


Abb. 1.

Postembryonale Mortalität (Ordinate, in Prozent) in den *lsd*/*M5*-Zuchten I—IV (oben) und den Zuchten mit *lsd*/+ -Konstitution „Camargue" (C) und „Sevelen" (S) unten. Die Tagesgelege sind einzeln dargestellt (Gesamtwerte in Tab. 4), in zeitlicher Aufeinanderfolge von links nach rechts. Schraffiert larvale, punktiert die pupale Mortalität.

(berechnet aus geschlüpften Larven minus gebildeten Puppen) auf frühlarvale Stadien entfällt.

Diese larvale Mortalität ist nun aber nicht ohne weiteres als larvale Letalität zu bewerten. Tatsächlich gibt es einzelne Anzeichen dafür, dass es nicht nur letale Genotypen sind, die larval absterben: zunächst übersteigt in einzelnen Gelegen der *lsd*/*M5*-Kombination (z. B. in Zucht IV, Gelege 2 und 4) allein schon die larvale Mortalität 25%; sodann gibt es unter den auf der Futter-

oberfläche gefundenen toten Altlarven solche, die bereits durch ihre Grösse ihre Zugehörigkeit zu vitalen Genotypen bekunden; die Letalen bleiben nämlich stets deutlich kleiner (vgl. S. 370 und Abb. 7). Sind diese allzu-Grossen nicht schon länger tot, so verraten ihre gut ausgebildeten Imaginalscheiben, dass es sich bei ihnen

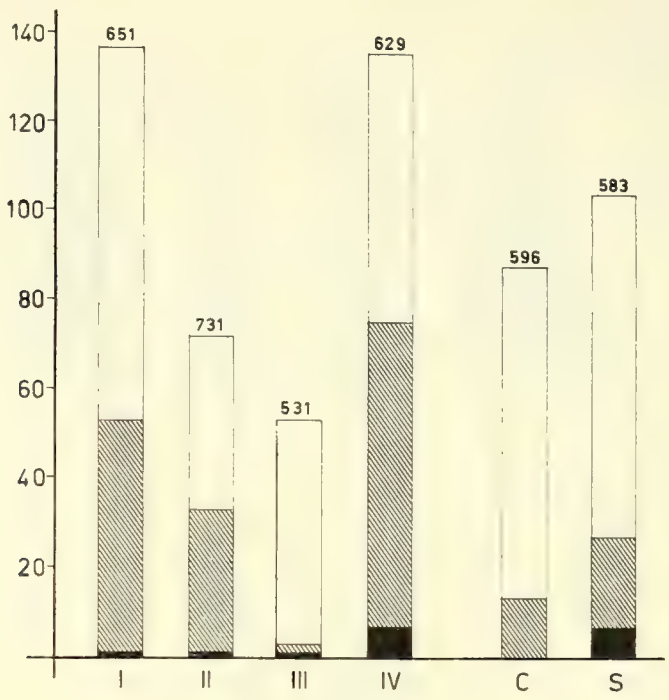


Abb. 2.

Anteil gefundener toter Larven am Total der Nichtpuparisierten (L-P), in absoluten Zahlen (Ordinate). Gleiche Zuchten wie in Tab. 4. Jede Säule stellt eine Zucht dar, die Säulenhöhe die Individuenzahl. Gesamthöhe: Total nichtpuparisierter Larven. Weisser Anteil: Vermisste Larven. Schraffiert (grössere) und schwarz (kleinere) gefundene Larven. Zahlen auf Säulen: total Larven geschlüpft.

nicht um Letale handeln kann, da bei ihnen die Imaginalscheiben schwer zu sehen sind (vgl. S. 377). Sind die Larven noch ganz frisch, so zeigen überdies ihre farblosen Malpighischen Gefässe an, dass es auch homo- und hemizygote *M5*-Larven gibt, die die Puparium-bildung nicht erreichen.

c) *Pupale Sterblichkeit*

Als „pupale Mortalität" bezeichnen wir den Anteil der Puparisierten (in Prozent der geschlüpften Larven), die sich nicht zu Imagines entwickeln. Es fällt auf (Abb. 1 und Tab. 2), dass Zuchten mit niedriger pupaler Mortalität eine hohe larvale Mortalität auf-

weisen und umgekehrt. So zeigen z. B. die Zuchten I und IV eine pupale Mortalität von 11% und eine larvale Mortalität von 21%. Umgekehrt ist die tiefere Larvenmortalität der Zuchten II und III (ungefähr 10%) mit einer höheren Puppensterblichkeit (20 und 19%) korreliert. Die *lsd*/+ -Zuchten (C und S) nehmen wie in der larvalen, so auch in der pupalen Sterblichkeit eine Mittelstellung ein. Das Verhältnis beider Anteile scheint demnach „genmilieu-spezifisch" zu sein.

Die Schwankungen zwischen den einzelnen Gelegen sind bei den *lsd*/+ -Zuchten geringer als bei den *lsd*/*M5*-Zuchten. Am ausgeglichensten ist der „Spiegel" postembryonaler Mortalität bei der Sevelen-Zucht (S). Hier ist ausserdem deutlich, dass larvaler und pupaler Anteil der Mortalität ihr Verhältnis von Gelege zu Gelege innerhalb der Zucht gleichsinnig verschieben (vgl. Abb. 1). Ein solcher „Verschiebungseffekt" an der Grenze Larve/Puppe ist erstmals von Hadorn und Chen (1952) bei drei Letalfaktoren mit „larval-praepupaler Grenzletalität" beschrieben worden. Im Material von Hadorn und Chen erfolgte allerdings die Verschiebung in umgekehrtem Sinn: die Larvensterblichkeit nahm zu und die Puppensterblichkeit sank.

In unsern auf Tab. 1 dargestellten Zuchten zeigen neben Sevelen (S) auch Camargue (C) und III einen deutlichen Verschiebungseffekt, während ein solcher bei Zucht I, II und IV (wohl infolge der starken Streuung besonders der Larvenmortalität) nicht nachweisbar ist. Welcher Grössenordnung sind die Differenzen im Elternalter, die sich auf die Absterbephase der Nachkommen verschiebend auswirken? Hadorn und Chen (1952) fanden erstaunlich geringe Zeitunterschiede in der Gelegefolge: die vier Gelege, die ihrer Kurve zu grunde liegen, wurden in Abständen von 1-2 Tagen von der selben Elternpopulation gewonnen; zwischen der Ablage des ersten und vierten Geleges verstrichen nur fünf Tage. In ähnlich kurzen Abständen sind auch die Gelege unseres Materials gesammelt worden: eine gleichalterige Elternpopulation wurde vier Tage nach dem Schlüpfen für die Ablage des ersten Geleges verwendet; die Abstände zwischen aufeinanderfolgenden Gelegen betrugen mindestens einen, höchstens fünf Tage.

In Abb. 3 sind die beiden ausgeprägtesten Fälle von Verschiebungseffekt herausgezeichnet, denen wir in unseren Zuchten begegneten: nämlich je vier aufeinanderfolgende Gelege der Zucht S

(*lsd*-Wildkombination) sowie eine Zucht der *lsd*/*M5*-Konstitution, die auf reiner Hefe anstatt auf Standardfutter aufgezogen wurde. Zum Vergleich ist noch die entsprechende Kurve von Hadorn und Chen (1952, S. 157, Abb. 2) eingetragen.

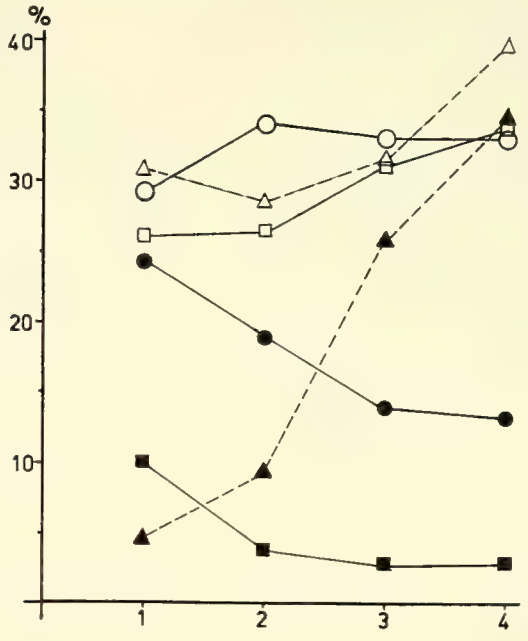


Abb. 3.

Verschiebung zwischen larvaler und pupaler Sterblichkeit innerhalb einzelner Zuchten. Ordinate: Mortalität in Prozent. Abszisse: Gelegefolge (1—4). Leere Zeichen: gesamte postembryonale Sterblichkeit; ausgefüllte Zeichen: larvale Sterblichkeit. S (Sevelen) ——○; Zucht H (*lsd*/*M5*, Hefezucht) ——□; und ein Letalfaktor von Hadorn und Chen (1952) ------ △.

In allen drei Kurvenpaaren auf Abb. 3 verlaufen die oberen Linien (leere Zeichen = Postembryonalraten) ähnlich, im Sinne einer mit alternder Zuchtpopulation zunehmenden Postembryonalsterblichkeit. Anders dagegen die drei unteren Kurven (ausgefüllte Symbole = larvale Sterblichkeit): im Fall von Hadorn und Chen einerseits (Dreiecke) steigt die Larvensterblichkeit steil an, begleitet von einem fast ebenso starken Schwinden der Pupalrate; in den beiden *lsd*-Zuchten anderseits (Kreise und Quadrate) sinken die Larvalraten, während die Pupalraten steigen.

Die Absterbe-Stadien

1) „alte Puppen". Es sind dies voll ausdifferenzierte Imagines, die noch in ihren Puparien stecken. Es ist ausgeschlossen, dass unter

ihnen Letale sind, denn die Tiere sind sämtlich genotypisch kenntlich: vorwiegend sind es hemi- und homozygote, seltener heterozygote *M5*-Tiere; ihre Schlüpf-Unfähigkeit mag akzessorisch bedingt sein (Verkleben, allgemeine Schwäche, usw.). Sie sind alle den Imagines zugezählt worden.

2) Junge Puppen. Es bleiben in den Zuchtschalen junge Puppen zurück, deren imaginale Differenzierung aus unbekannten Gründen aufgehalten wurde. Sie können entweder als „Vorpuppe" (Kopf noch unsichtbar) oder — mehrheitlich — als echte Puppen, d.h. mit ausgestülptem Kopfkomplex, stillgestanden sein. Die Sektion bestätigt, dass diese Jungpuppen vitalen Genotypen angehören (vgl. S. 358).

3) Pseudopuppen. Von den stehengebliebenen Jungpuppen unterscheiden sich die Letalen durch schmale, längliche Form sowie durch die abnorm gelbe Farbe. Dass die Pseudopuppen wirklich die zur Puparium-bildung vorgedrungenen Letalen sind, erweist die Sektion; die Kombination von Hoden mit gelben Malpighischen Gefässen (s. S. 377) schliesst für sie jede andere Möglichkeit aus. Die Entwicklung der Pseudopuppen kommt zu einem eigentümlichen Stillstand (s. S. 372/3). Da ihnen die Kopfausstülpung in keinem Fall gelingt, sind die Letalen als Vorpuppen aufzufassen; demnach liegt bei unsern puparisierten Letalen eine „präpupale" Letalität vor, während dagegen die residuale Mortalität — der vitalen Genotypen — zur Hauptsache ein späteres Puppenstadium trifft (s. oben unter 2).

Tabelle 5

Residuale pupale Mortalität (Vor- und Jungpuppen) und präpupale Letalität (Pseudopuppen) in den Zuchten der Tab. 4 (in Prozent der geschlüpften Larven)

Zucht	totale pupale Mortalität (aus Tab. 4)	präpupale Letalität	residuale pupale Mortalität
I	11,0	10,4	0,6
II	20,0	18,9	1,1
III	19,0	18,1	0,9
IV	11,0	8,6	2,4
C	14,6	14,4	0,2
S	14,4	14,4	0,0

Tabelle 5 gibt an die residuale pupale Mortalität sowie die echte (präpupale) Letalität in unseren *lsd*-Zuchten (vgl. Tab. 4), bezogen auf die Zahl geschlüpfter Larven. Die Summe von resi-

dualer Mortalität und Letalität entspricht der pupalen Mortalität der Tabelle 4 („% pup. mort."). Die Werte für echte Letalität sind um ein weniges niedriger als die Gesamtwerte für pupale Mortalität: in den *lsd*/*M5*-Zuchten beträgt der Unterschied um 1%, in Zucht IV etwas über 2%. In den *lsd*/+ -Zuchten ist die Abweichung verschwindend gering, ein Ausdruck der besseren Vitalitätsverhältnisse im Wildgenotyp. Zum Vergleich sei erwähnt, dass Hadorn und Chen (1952) bei Letalfaktoren pupale Residualraten von 1—3% fanden. Es ist allerdings zu beachten, dass unsere fertig ausdifferenzierten Puppen sämtlich zu den Imagines gerechnet wurden; hätte man diese nichtgeschlüpften Fliegen der residualen Mortalität zugezählt, so hätten sich unsere Werte um ein geringes vermehrt. Es fällt demnach in unseren Zuchten beinahe die gesamte pupale Mortalität auf Konto der „präpupalen" Letalität der Pseudopuppen.

2. Zur Frage der Phasenspezifität

Da die zur Puppariumbildung gelangten Letalen als „Pseudopuppen" leicht kenntlich sind, steht eine gut fassbare Letalphase im „Präpuppen"-Stadium fest. Ausserdem sprechen die in den Schalen zurückgebliebenen, toten Altlarven (vgl. S. 356 und Abb. 2) für eine zusätzliche, spätlarvale Letalität, wiewohl nicht alle gefundenen Larven letalen Genotyps sind (vgl. S. 358). Wir können deshalb für den Faktor *lsd* eine „spätlarval-präpupale Grenzletalität" (Hadorn 1951, Hadorn und Chen 1952) postulieren. Es bleibt nun aber zu prüfen, ob *lsd* ein „monophasischer" Letalfaktor (Hadorn und Chen 1952) ist.

Vergleichen wir die Zahlen für „Spätletale" — gefundene Grosslarven und Pseudopuppen — mit der Erwartung für Letale (einem Viertel der geschlüpften Larven), so stellen wir in jeder Zucht ein grösseres oder kleineres Defizit gegenüber dieser Erwartung fest, das von den wenigen tot aufgefundenen Junglarven nur zu einem geringen Teil gedeckt wird. Abb. 4 zeigt graphisch, wie die beiden „spätletalen" Anteile (Pseudopuppen und Altlarven) sowie der „frühletale" Anteil (Junglarven) in den einzelnen Zuchten variieren; dargestellt sind Prozentwerte bezogen auf die letale Erwartung (¼ der geschlüpften Larven). Aus dieser Darstellung geht zunächst hervor, dass die Mehrheit der *lsd*-Hemizygoten zur Klasse der *L*/*Pr*-Grenzletalen gehört, wobei in den einzelnen Zuchten recht unterschiedliche Anteile von Pseudo-

puppen bzw. Altlarven vorliegen. Von den „Vermissten“ (weisser Anteil) ist anzunehmen, dass es tote Junglarven sind, die der Beobachtung entgingen. Es war unmöglich zu entscheiden, ob es sich bei diesen um eine zusätzliche, frühlarvale Letalphase handelt oder aber um ein phasen-unspezifisches, diffus verteiltes, jedoch trotzdem genbedingtes Absterben von Junglarven verschiedener Stadien.

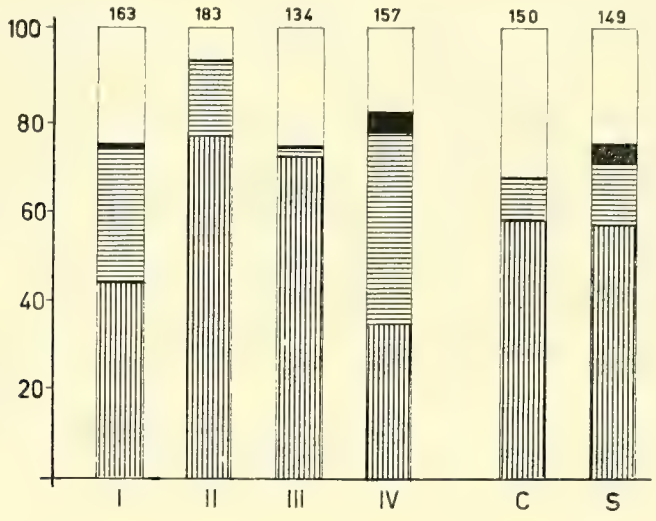


Abb. 4.

Anteil der Spätletalen (Pseudopuppen = senkrecht schraffiert und der toten Grosslarven = wagrecht schraffiert), sowie der Frühletalen (Kleinlarven = schwarz und „Vermisste“ = weiss), in Prozent der Erwartung für Letale (ganze Säule mit Angabe der Individuenzahl). Die Zuchten I—IV *(M5)* und C, S (+) sind die selben wie bei Tab. 4, 5 und Abb. 1 bis 3.

Als „Puparisierungsrate der Letalen“ bezeichnen wir die Anzahl Pseudopuppen bezogen auf die letale Erwartung, in Prozent ausgedrückt. Auf Abb. 5 sind für die einzelnen Gelege unserer Zuchten solche Puparisierungsraten veranschaulicht, geordnet nach ihrer zeitlichen Aufeinanderfolge innerhalb der Zuchten. Wir sehen zunächst, dass die Puparisierungsraten von Gelege zu Gelege etwas streuen; sodann fällt auf, dass die Werte im ganzen von links nach rechts ansteigen. Es ist dies der Ausdruck des Verschiebungseffektes, den wir auf grund der kompensatorischen Verschiebung von larvaler zu „pupaler“ Mortalität feststellten (s. S. 360 und Abb. 1). Dieser Verschiebungseffekt erscheint nun als ein Charakteristikum der Letalen; er lässt sich formulieren als eine mit zunehmendem Elternalter sich verbessernde Aussicht auf Puparіumbildung.

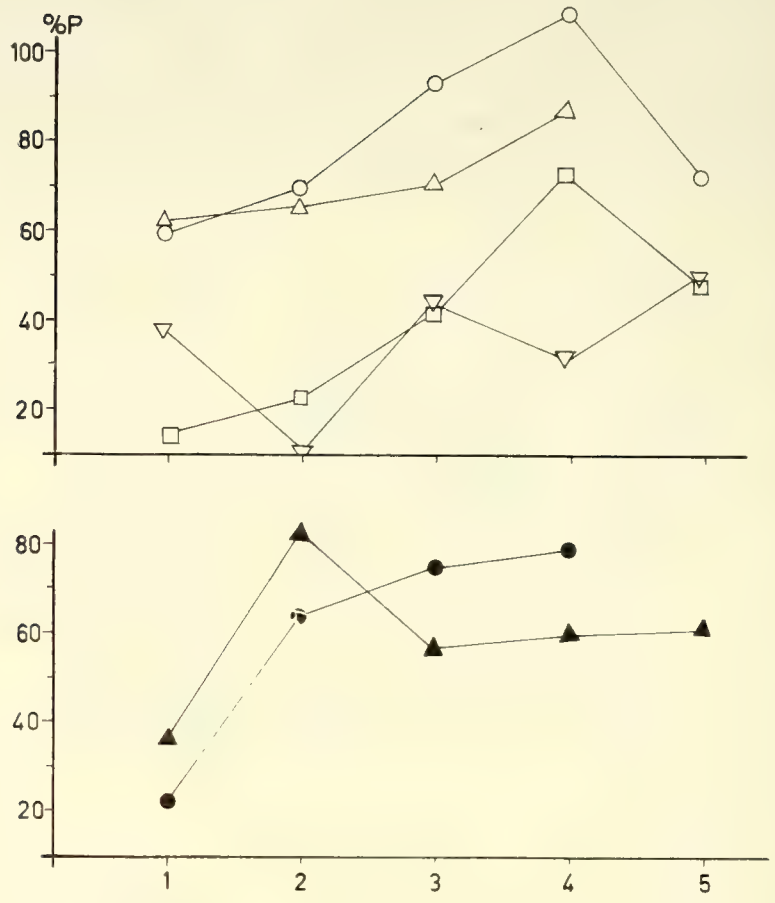


Abb. 5.

Puparisierungsraten (% P) für *lsd*/— -Larven in Gelegen der *lsd*/*M5*-Kombination (oben) und *lsd*/+ (unten), aufgetragen nach ihrer zeitlichen Aufeinanderfolge in der Zucht. Gleiche Zuchten wie Tab. 4, 5 und Abb. 1 bis 4. Abszisse: Gelegefolge (1—5); Ordinate: Pseudopuppenzahl in Prozent der erwarteten Letalen (1/4 der geschlüpften Larven). Symbole: oben *(lsd/M5)*: □ Zucht I, ○ Zucht II, △ Zucht III, ▽ Zucht IV. Unten *(lsd/+)*: ▲ Zucht C, ● Zucht S.

3. Die Konstanz der Phasenspezifität

Hadorn (1959) untersuchte die Frage, „ob und in welchem Ausmass eine einmal bestimmte Phasenspezifität über längere Zeiträume konstant bleibe", indem er die Entwicklungsleistungen des Letalfaktoren-Materials von Hadorn und Chen (1952) einer abermaligen, wiederholten Prüfung unterwarf. In der Mehrzahl der Fälle hatte sich die Phasenspezifität kaum oder gar nicht geändert.

In vorliegender Arbeit wurde nun die Phasenspezifität des Faktors *lsd*/— über mehrere Jahre hinweg verfolgt. Der Letalstamm war seit seiner Übernahme (1954) stets im gleichen *M5*-Milieu gehalten worden. Die den vorangehenden Ausführungen zugrun-

deliegenden Erhebungen (Aufwachszahlen) wurden 1955 erhoben. Seither sind dann und wann wiederholt Stichproben gemacht worden. Die letzten Erhebungen (Sommer 1960, 5 Jahre nach den ersten) betreffen eine Zucht der *lsd*/*M5*-Kombination, von der 4 Gelege (totale Eizahl 1058) verwendet wurden. Die neuen Aufwachszahlen stimmen überraschend gut mit den früher (Tab. 4) ermittelten überein: Die embryonale Mortalität ist sehr gering (wahrscheinlich nur residual, vgl. S. 355); die larvale (mit 17,6%) und die pupale (15,0%) Mortalität halten sich etwa die Waage. In den einzelnen Gelegen streuen alle Mortalitätsanteile, am stärksten der larvale — dieser vermutlich infolge von Futtereinflüssen (vgl. S. 356). Die Puparisierungsrate der Letalen (vgl. S. 363) streut zwischen 47,5 und 62,6%; von einem Verschiebungseffekt (vgl. S. 359) gibt es in dieser Zucht jedoch keine Andeutung. Damit bestätigen sich auch an *lsd* die Befunde Hadorns über die Konstanz der Phasenspezifität.

4. Zusammenfassung

1) Aufwachszahlen und Sterberaten wurden ermittelt einerseits am ursprünglichen Letalstamm *(lsd/M5 × M5/—)*, anderseits nach Einführen des Faktors in zwei Wildstämme, Camargue und Sevelen *(lsd/+ × +/—)*.

2) Es gibt keinen Grund zur Annahme, dass *lsd* in den untersuchten Kombinationsstämmen eine embryonale Letalität zur Folge hat.

3) Die larvale Sterblichkeit ist gekennzeichnet durch einen weiten Streuungsbereich, der zurückzuführen ist sowohl auf Aufzuchtbedingungen, die schwer konstant zu halten sind, als auch auf Unterschiede zwischen Elternpopulationen in verschiedenen Zuchten des selben Stammes. In den Zuchtschalen werden vorwiegend Larven im späten (aber auch einzelne im frühen) dritten Stadium tot aufgefunden; jedoch nie in der für die Letalen zu erwartenden Anzahl. Vermutlich gehen noch weitere Tiere auf früheren Larvenstadien zugrunde.

4) Charakteristisch für *lsd* ist ausserdem eine „präpupale" Sterblichkeit; die zur Puppariumbildung gelangten Letalen sterben ausnahmslos als Pseudopuppen. Die Hauptletalphase des *lsd*-Faktors lässt sich übereinstimmend für die *M5*/— wie auch für

die Zuchten der *lsd*-Wildkombination als spätlarval-präpupale Grenzletalität (Hadorn 1951) definieren.

5) Sowohl in *M5*/— als auch in Wild-Kombinationsstämmen zeigt *lsd* einen Verschiebungseffekt, der allerdings nicht in allen Zuchten nachweisbar ist. Er verläuft in umgekehrtem Sinne als in dem von Hadorn und Chen (1952) beschriebenen Fall, d.h. von hoher zu niedriger Larvenmortalität (und entsprechend von tiefer zu hoher Vorpuppensterblichkeit). Es scheint demnach, dass bei *lsd* die Expressivität mit zunehmendem Mutteralter abnimmt.

6) Über den Zeitraum von fünf Beobachtungsjahren hinweg (1955 bis 1960) hielt sich der Letalstamm (der anhaltend im gleichen genotypischen Milieu, im *M5*-Ausgangsstamm, gehalten wurde) in bezug auf Phasenspezifität unverändert.

III. ANALYSE DER LETALKRISE IN DER HAUPT-LETALPHASE

1. Die Bildung von Pseudopuppen

a) *Die verspätete Puparisierung*

Wie viele andere Letalfaktoren, die an der Grenze von Larven- und Puppenstadium wirken, zeichnet sich auch *lsd* durch eine verspätete Pupariumbildung aus, die zur Pseudopuppe führt. Zur Zeit, da die vitalen Geschwister als puparisierungsreife Wanderlarven an den Gefässwänden regungslos werden, sich verkürzen und zum Tönnchen erhärten, stecken die Letalen noch tief im Futter und führen Fressbewegungen aus. Erst nach 1-2 Tagen kommen diese Larven zum vorschein und schreiten dann — meist auf dem Futter selbst, seltener an den Gefässwänden — zur Puparisierung. Aus Abb. 6, die das typische Verhalten in einer Zucht darstellt, geht hervor, dass *a*) die Puparisierung der Letalen um zwei Tage gegenüber normalen (*M5*/—) Männchen verspätet beginnt, und *b*) dass die Bildung von Pseudopuppen nur einen Tag lang andauert. Dieses rasche Ablaufen der Pseudopuppenbildung steht im Gegensatz zum Verhalten anderer Letalfaktoren; bei *lgl* z. B. dauert die Puparisierung der Letalen vom 7. bis zum 12. Zuchttag (Hadorn 1937).

Aus der Zusammenstellung unserer Tab. 6 geht hervor, dass in der Tat alle uns bekannten spätlarval-präpupal Letalen eine gewisse Verspätung der Puparisierung aufweisen. Verglichen mit anderen *L/Pr*-Letalfaktoren vollzieht sich die Pseudopuppenbildung bei *lsd* relativ rasch.

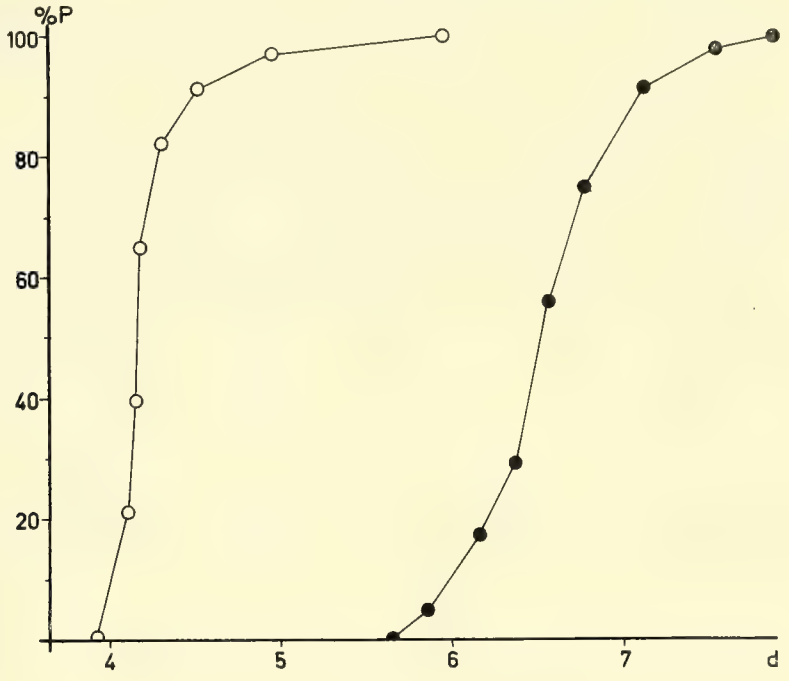


Abb. 6.

Fortschreiten der Puparisierung (% P auf Ordinate) für vitale (*M5*/—, weiss) und letale Genotypen (*lsd*/—, schwarz) in Tagen (d) nach Eiablage (Abszisse). Die Larven entstammen dem gleichen Gelege; im ganzen sind 51 vitale und 42 letale Puparien gebildet worden.

b) *Faktoren, die die Puparisierungsrate beeinflussen*

Unter den Faktoren, die den Träger des *lsd*-Faktors *(lsd/—)* günstigenfalls zur Sonderleistung der Puparisierung befähigen, kennen wir sowohl genetische als auch umweltmässige.

Zunächst erwies sich die Puparisierungsrate (vgl. S. 363) in verschiedenen Zuchten als „zuchtspezifisch" unterschiedlich hoch (vgl. S. 356 und Abb. 1); wir führten dieses ungleiche Verhalten auf Unterschiede im Restgenom der Elternpopulation zurück und nannten es „genmilieu-spezifisch" (vgl. S. 359). Neben diesem genetischen Faktor gibt es nun eine Reihe von Umweltseinflüssen, die am unterschiedlichen Verhalten der gleichen Zucht, ja selbst des

Tabelle 6

Puparisierungstermine einiger bekannter Letalfaktoren von Drosophila *mit* L/Pr-*Wirkung*

Letalfaktor	Symbol	Autor Jahr	Verspätung der Puparіumbildung
lethal giant larvae	*lgl*	Hadorn 1937	2 bis 8 Tage
letal-translucida	*ltr*	Hadorn 1949	1 bis 6 Tage
lethal-malignant	*l-m*	Shatoury 1955	„not more than 4 d"
„ *no-differentiation*	*l-nd*	Shatoury 1955	maximal 2 Tage
„ *no-imaginal buds*	*l-nib*	Shatoury und Waddington 1957	„not more than 1 d"
letal scheiben defekt	*lsd*	eigener Befund	2 bis 3 Tage
letal-polyploid (Drosophila hydei)	*lpl*	Staiger und Gloor 1952	„überleben während längerer Zeit"

gleichen Geleges erkennbar sind („Modifikabilität" der Puparisierung):

1) das Elternalter (Mutteralter) s. S. 359, Abb. 3 und 5;

2) die Populationsdichte. Wie Staiger und Gloor (1952) an ihrem Faktor *letal-polyploid (lpl)* bei *Drosophila hydei* zeigten, wird dort die Puparisierung „wahrscheinlich durch geringe Bevölkerungsdichte der Larvenzucht begünstigt". Eine gleiche Tendenz lässt sich für *lsd* bestätigen: einmal sind die höchsten Puparisierungsraten häufig in Schalen mit geringer Individuenzahl gefunden worden; sodann zeigten sich in Umsetz-Versuchen mit kleinen Larvenzahlen allgemein sehr hohe Puparisierungsraten gegenüber grossen Zahlen umgesetzter Larven aus der gleichen Zucht;

3) die Feuchtigkeit. Versuche der Umsetzung von *lsd*/— Larven in Schälchen mit trockenem bzw. feuchtem Untergrund (Fliesspapier) ergaben, dass Feuchtigkeit die Pseudopuppenbildung hemmt, Trockenheit sie dagegen begünstigt.

4) die Temperatur. Das Aufziehen von Gelege-Hälften bei verschiedenen Temperaturen (25° und 18°) brachte keinen klaren Unterschied.

2. Manifestationsmerkmale bei nicht-puparisierten Larven

a) *Zeitpunkt des Absterbens*

lsd-Larven, die ihre Puppariumbildung nicht vollziehen können, kommen meist schon recht frühzeitig, d.h. zum normalen Migrations- oder Puparisierungstermin ihrer vitalen Geschwister (Ende des 4. bzw. am 5. Tag) ans Tageslicht und verenden dann gewöhnlich auf der Futteroberfläche, seltener an der Glaswand. Während dieser Zeit stecken ihre puparisierungsfähigen *lsd*-Brüder noch im Futter. Immerhin überleben manche nicht puparisierungsfähige *lsd*-Larven bis zum Puparisierungstermin der Letalen (6. bis 8. Tag) und gehen erst dann ein.

Eine Zucht des *M5*-Stammes, die sich durch ausgeprägte spätlarvale Sterblichkeit auszeichnete (Zucht IV, vgl. Tab. 4, Abb. 1 und 2), wies in ihren Gelegen zwei verschiedene Absterbezeiten unter den letalen Grosslarven auf: eine frühere Phase am 5./6. Tag, die auf die Puparisierungswelle der Vitalen nachfogte, sowie eine spätere am 7./8. Tag (im Anschluss an die Puparisierung der Pseudopuppen).

b) *Erreichte Larvengrösse*

Die toten Altlarven, die auf der Futteroberfläche zurückbleiben, wurden eingesammelt und in ihrer Längenausdehnung gemessen; nicht einbezogen in diese Messungen wurden die zahlenmässig zurücktretenden, kleinen Larven, da wir die an sich mögliche Wachstumsleistung feststellen wollten.

Die Messgenauigkeit betrug ± 1/10 mm. Die Hinterstigmen wurden wegen des unterschiedlichen Grades ihrer Ausstülpung nicht in die Gesamtlänge einbezogen. Wenn immer möglich wurden die Gemessenen durch Sektion auf ihre genetische Zugehörigkeit geprüft (vgl. S. 358 und 377). Berücksichtigt wurden nur „frisch" verstorbene Larven, da *post mortem* die Körperlänge infolge Auflösung des Larveninnern zuzunehmen scheint.

Vergleichsmessungen ausgewachsener, puparisierungsreifer Vitallarven wurden an Männchen eines Wildstammes (Sevelen) sowie an *M5*-Männchen (den Brüdern der *lsd*-Tiere) durchgeführt. Die beiden Messgruppen stimmten überein, sodass sie zusammengefasst werden konnten (in den Abb. 7 und 8 schwarz). Es ist zu betonen, dass diese Kontrollen lebend gemessen wurden.

Körperlänge natürlich abgestorbener Letallarven

Abb. 7 zeigt zwei Serien von Messungen an abgestorbenen Letallarven, die im Abstand von 2 Jahren durchgeführt wurden; die frühere Serie ist leer, die spätere schraffiert wiedergegeben. Es zeigt sich eine gute Übereinstimmung der beiden Serien.

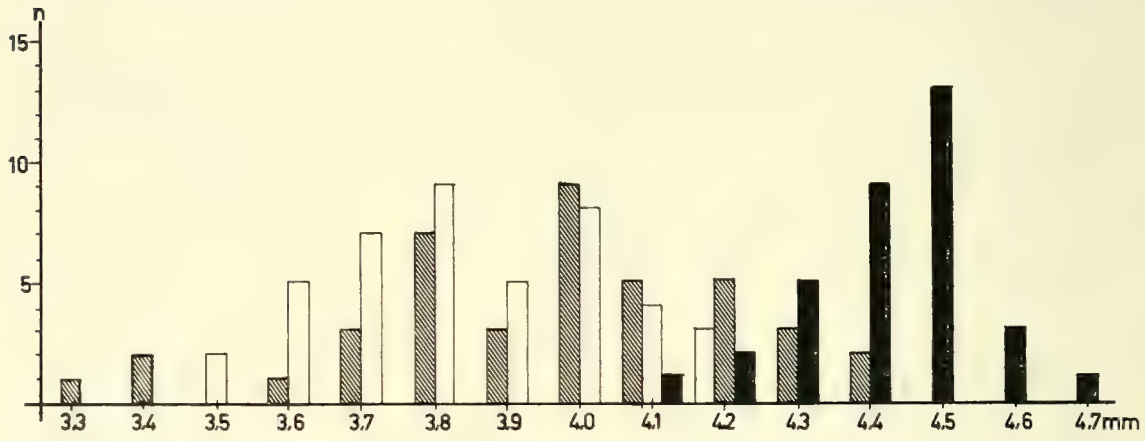


Abb. 7.

Körperlängen abgestorbener Letallarven (*lsd*/—) und vitaler Kontrollen (*M5*/—, +/—). Abszisse: Länge in mm; Ordinate: Zahl der Tiere. Letallarven: alte Messungen leer (n = 43), neue Messungen schraffiert (n = 41). Vitale Kontrollen: schwarz (n = 34).

Trotz der post mortem eintretenden leichten Verlängerung der Larven tritt das Zurückbleiben des Wachstums abgestorbener Letallarven gegenüber ausgewachsenen männlichen Vitallarven klar hervor.

c) *Wachstum bei überlebenden Letallarven*

Zu dem Zeitpunkt, da ihre vitalen Geschwister die endgültige Grösse erreichen (Ende des 4. Tages nach Ablage), erscheinen die Letallarven sehr kümmerlich, klein und schlank. Sind sie nun imstande, während der zwei Tage Überlebenszeit noch etwas an Körpergrösse nachzuholen ? Abb. 8 veranschaulicht Messungen einerseits von Letallarven im Alter von vier bis fünf Tagen (leere Säulen), anderseits von überlebenden Letallarven, die vor der Puparisierung stehen (6 bis 7 Tage, schraffiert). Der Vergleich der Histogramme jüngerer und älterer Letallarven zeigt, dass die *lsd*-Larven während der zwei Tage Überlebenszeit tatsächlich noch

an Körpergrösse zunehmen. Der Unterschied zwischen den beiden Serien ist gesichert ($t = 2{,}12$; $P < 0{,}05$). Die normale Endgrösse wird jedoch nicht erreicht.

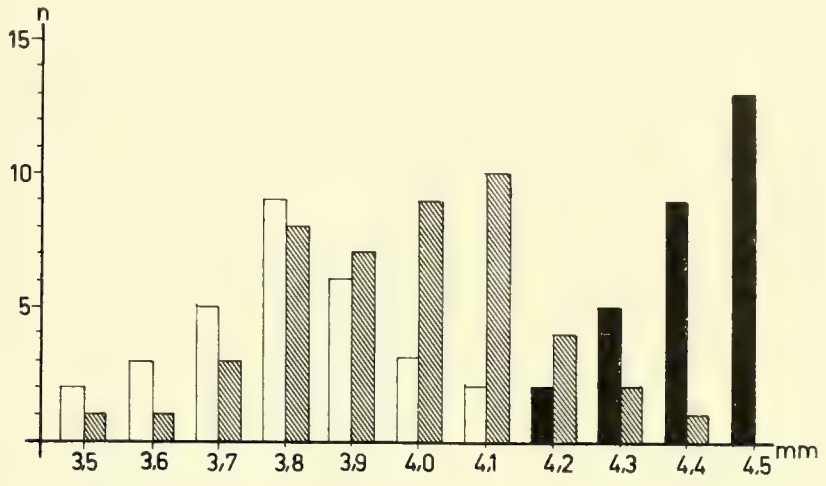


Abb. 8.

Körperlängen lebender Letallarven (*lsd*/—) im Alter von 4 bis 5 Tagen (leer, n = 30) und von 6 bis 7 Tagen (schraffiert, n = 46); zum Vergleich die vitalen ausgewachsenen Kontrollen (schwarz, n = 29). Abszisse: Länge in mm; Ordinate: Individuenzahlen. Das Alter ist von der Eiablage an gerechnet.

d) *Nahrungsaufnahme bei überlebenden Letallarven ?*

Die folgenden Besonderheiten der *lsd*-Larven drängen die Frage auf, ob ihr geringes, aber gesichertes Wachstum, das zwischen normalem Puparisierungstermin und der Spätpuparisierung stattfindet, auf fortgesetzter Nahrungsaufnahme beruhe, oder ob es lediglich „auf Kosten" des Fettkörpers erfolge:

1) Zur Zeit der normalen Puparisierung (4./5. Tag) entsprechen die Letalen in der Grösse jenen jüngeren (Normal-)Larven, die noch in der Fress- und Wachstumsperiode des mittleren dritten Larvenstadiums stehen.

2) Die Letallarven stecken zum normalen Puparisierungstermin und darüber hinaus noch tief im Futter und scheinen gleich eifrig weiterzufressen wie jüngere Normallarven entsprechender Grösse.

3) Der Fettkörper der Letallarven hat nicht nur ein geringeres Ausmass als der von Normallarven, sondern er erscheint zudem seidig glänzend (anstatt weiss und flockig wie ein normaler Fettkörper).

Ausserdem liegt die Vermutung nahe, der Stoffwechsel der *lsd*/— Larve sei nicht normal, und sowohl der abnorm aussehende Fettkörper als auch das Zurückbleiben im Wachstum seien Folgen dieses gestörten Stoffwechsels.

Um zu entscheiden, ob die überlebenden, anscheinend normal weiterfressenden Letallarven wirklich Futter zu sich nehmen, wurde folgender Versuch durchgeführt: ca. 20 Letallarven, die auf Standardfutter aufwuchsen, wurden zum Puparbildungstermin ihrer vitalen Geschwister (am 5. Tag) von diesen getrennt und in eine Glasdose gebracht. Hier sorgte eine Agarschicht für Feuchtigkeit, während als Nahrung den Larven Frischhefe geboten wurde, die mit Trypanblau angefärbt war. Ergebnis: Bereits am 5. Tag (dem Umsetzungstag) trat bei einigen der Larven blauer Darminhalt auf. Am 6. Tag wiesen von 11 Larven 8 blaue Färbung des Darmes auf, während bei drei Larven der Darm weiss blieb. (Diese letzteren überlebten längere Zeit als Larven, ein Teil der Tiere mit blau gefärbtem Darm puparisierte). Dieser Versuch zeigt, dass bei den Letalen das Fressen und die Aufnahme der Nahrung in den Darm über den 5. Tag hinaus möglich ist. Wir wissen allerdings nicht, ob die Nahrung bei den überlebenden Letallarven richtig verdaut und resorbiert werden kann. Zu Zweifel berechtigen das kümmerliche Aussehen der Larven sowie der Zustand des Fettkörpers.

3. Die Pseudopuppen

Hadorn (1937) führte für die einheitlich abweichend gestalteten, abortiven Puparien der für den Letalfaktor *„lethal giant larvae" (lgl)* Homozygoten die Benennung „Pseudopuppen" ein. Damit kennzeichnete er die Erscheinung, dass den Larven die Puparium-bildung wohl gelingt, dass jedoch die Häutung zur Puppe und die (bei Drosophila) zeitlich mit dieser verknüpfte Ausstülpung der Imaginalscheiben — d.h. die eigentlichen Verpuppungsprozesse — ausbleiben und die Entwicklung somit bereits vor Einsetzen des eigentlichen Puppenstadiums, im Stadium „Vorpuppe", zum Stillstand kommt. Wir übernehmen hier den Terminus „Pseudopuppe" für die verspätet gebildeten, *lsd*-hemizygoten Puparien, denn in diesen kommt es ebenfalls vor der Verpuppung zum Entwicklungsabbruch. Eine Kopfausstülpung kann in keinem Fall gelingen, da die Imaginalscheiben des „Kopfkomplexes" winzig klein sind und bereits in der Larve Zerfallserscheinungen zeigen (vgl. S. 392).

Die *lsd*-Pseudopuppen unterscheiden sich augenfällig von den Normalpuparien durch schmalere, längliche Form und hochgelbe

Farbe, während Normalpuparien dagegen mehr schildförmig gedrungen und weisslich-gelb gefärbt sind. Die Letalen sind überdies nicht nur viel schlanker, sondern auch kürzer als männliche Vitalpuparien. Die charakteristische, stark gelbe Farbe der Pseudopuppen beruht (erstens) auf dem Pigment der Malpighischen Gefässe, sowie (zweitens) auf einem gelben Bereich des Mitteldarmes (siehe unten) und (drittens) auf Bruchstücken des intensiv gelb gefärbten Fettkörpers.

Entfernt man das Puparium einer solchen *lsd*/— -Pseudopuppe (vgl. Abb. 9), so fällt zunächst auf, dass das Vorderende des Tiers völlig bloss, ohne Umhäutung, im Puparium liegt. Es ist dies der Thorax, da die Vorpuppe noch „kopflos" ist. Inmitten losgelöster Fettkörperkugeln sind Oesophagus mit Proventrikel, Speicheldrüsen und Zentralnervensystem, vom Prozess der Histolyse erfasst, kaum kenntlich; ausserdem ragen die nach vorn gerichteten Aeste der Malpighischen Gefässe (MG) hervor. Dagegen ist das Abdomen vollständig und solid umhäutet. Es schliesst hinten nicht ans Puparium an, indem eine Luftblase es abhebt. Eröffnen wir das Abdomen selbst, so quillt uns eine „histolysierte" Masse entgegen; deutlich erkennbar sind darin einzig die grossen, hyalin durchscheinenden Hoden. Deshalb konnten die Hoden als einzige Organe der Larve bis in die Vorpuppe hinein messend verfolgt werden (vgl. S. 386 und Abb. 17).

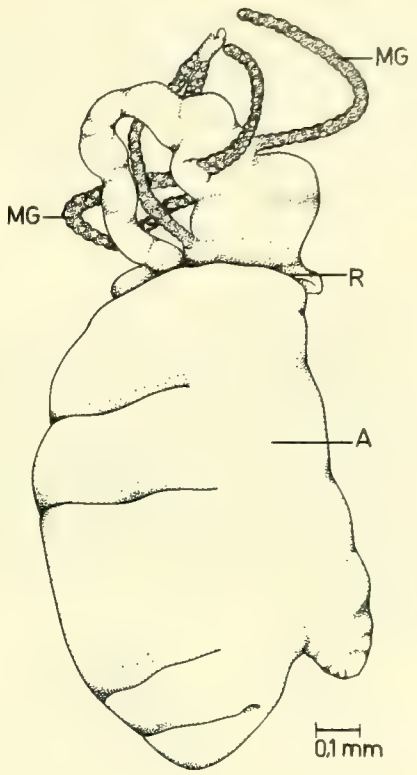


Abb. 9.
Pseudopuppe von *lsd*/—, aus dem Puparium herauspräpariert. A Abdomen, umhäutet. MG Malpighische Gefässe. R Rand der Abdomen-Umhäutung.

Zunächst war vermutet worden, die oben erwähnte Abdomen-Umhüllung sei möglicherweise die Haut eines 4., „intrapuparialen" Larvenstadiums, die auf das Abdomen beschränkt wäre. Doch hat Whitten (1957) für Drosophila nachgewiesen dass es bei höheren Dipteren keine solche 4. Larvenhaut gibt. Es wird nun vermutet,

die — immerhin recht derbe — Umhüllung stelle die nur abdominal ausgebildete Puppenhülle dar.

Fraglich ist ferner die Natur des länglichen, gelb gefärbten Abschnittes des Mitteldarms. Es handelt sich bei ihm bestimmt nicht um einen pupalen Gelbkörper; denn dieser erscheint in den *M5*/— Kontrollen als eine scharf abgegrenzte, grünlich-gelbe Masse. Dagegen entspricht der viel ausgedehntere, hochgelb gefärbte Bereich im Darm der *lsd*-Pseudopuppen genau den Verhältnissen in der Vorpuppe der *M5*/— Tiere. Es bestätigt somit der Zustand des Pseudopuppen-Darmes den Befund, dass die Pseudopuppe von *lsd*/— das Vorpuppenstadium nicht überschreitet.

4. Zusammenfassung

1) Die Mehrheit der letalen Larven puparisieren um 2 Tage verspätet gegenüber normalen Kontrollen *(M5/—)*. Die „Puparisierungswelle" der Letalen läuft relativ rasch ab. Sie erstreckt sich ungefähr über einen Tag im Gegensatz zu anderen *L/Pr*-Letalfaktoren (z. B. *lgl*, *ltr*), bei denen sie sich über mehrere Tage hinzieht.

2) Unter den Faktoren, die eine *lsd*-Larve zur Sonderleistung der Puparisierung befähigen, kennen wir sowohl genetische (das Restgenom der Elternpopulation) als auch umweltmässige; die Aussicht auf Puparisierung verbessert sich mit wachsendem Alter der Eltern („Verschiebungseffekt"); während gewisse äussere Faktoren (wie hohe Populationsdichte und hohe Feuchtigkeit) die Puparisierung der Letalen erschweren.

3) Die letalen Altlarven sind kleiner als normale männliche Larven, sie wachsen aber während der 2 Tage dauernden Überlebenszeit weiter, ohne jedoch ihre 4-tägigen Kontrollgeschwister *(M5/—)* einzuholen.

4) Die überlebenden Larven nehmen über den normalen Puparisierungstermin hinaus Nahrung zu sich.

5) Die *lsd*/— -„Pseudopuppen" sind kürzer und viel schlanker als normale *M5*/— -Puparien; ihre hochgelbe Farbe rührt nicht nur von den gelben Malpighischen Gefässen, sondern auch von einem gelben Bereich des Mitteldarms und dem hochgelben Fettkörper her. Ihr innerer Bau bestätigt, dass die Pseudopuppen auf

„präpupaler" Entwicklungsstufe stehengeblieben sind. Problematischer Natur ist allerdings die derbe Umhäutung des Abdomens.

IV. DAS SCHÄDIGUNGSMUSTER DES *lsd*-FAKTORS

Vergleichende Messungen auf verschiedenen Altersstadien und an verschiedenen Organen der Larve sollen über das Zustandekommen des Schädigungsmusters von *lsd* Aufschluss geben. Dabei ist zu unterscheiden zwischen larvalen Organsystemen und imaginalen Primordien. Anschliessend wird über einige histologische

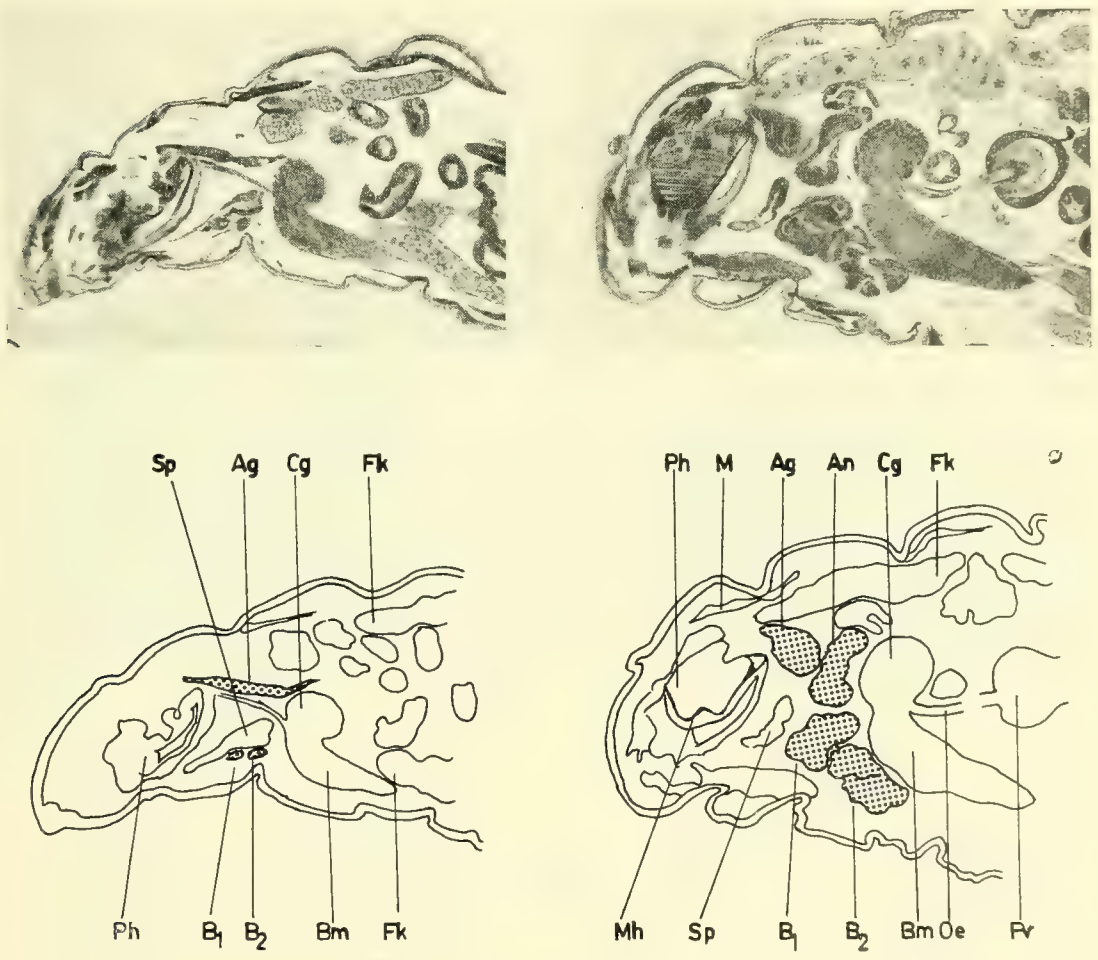
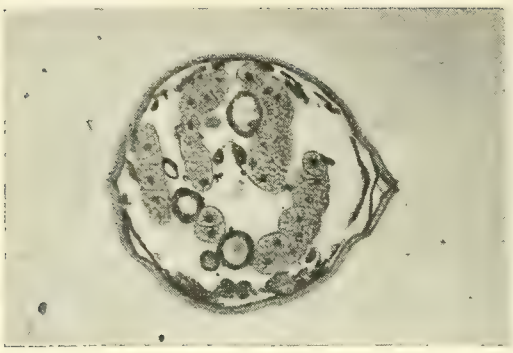
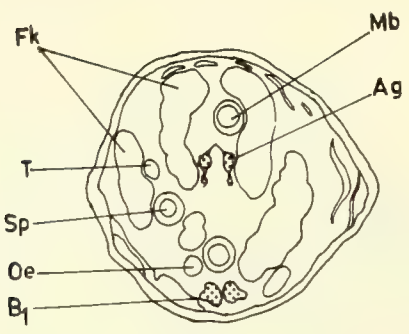


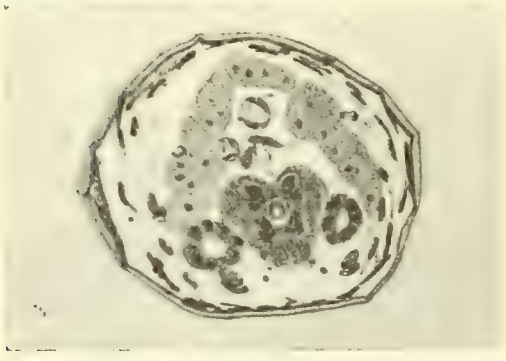
Abb. 10.

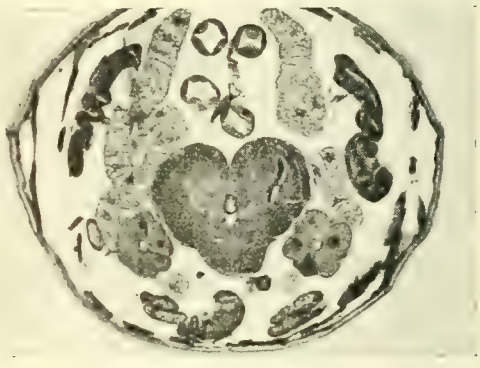
Paramedianer Längsschnitt durch 4-tägige Larven des Genotyps *lsd*/— (links) und *M5*/— (rechts). Ag Augenscheibe, An Antennenscheibe, B_1B_2 Beinscheiben (erstes und zweites Paar), Bm Bauchmark, Cg Cerebralganglion, Fk Fettkörper, M Muskeln, Mb Magenblindsack, Mh Mundhaken, Oe Oesophag, Ph Pharynx, Pv Proventrikel, Sp Speicheldrüse. Die Imaginalscheiben sind durch Punktierung hervorgehoben. Vergrösserung ca. 40 fach.

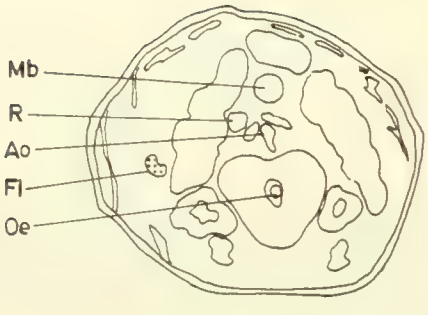


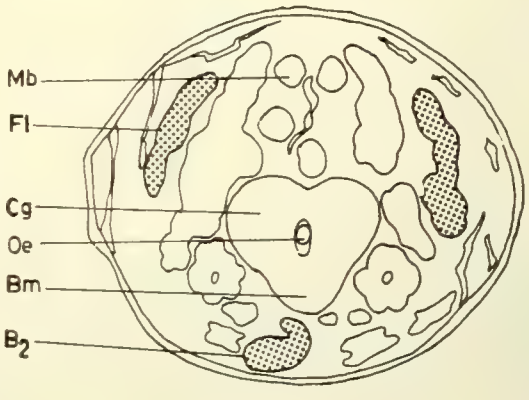

Fk
Mb
Ag
T
Sp
Oe
B1

Ag
Fk
M
T
Fl
Oe
Sp
B1
M






Mb
R
Ao
Fl
Oe


Mb
Fl
Cg
Oe
Bm
B2

und cytologische Befunde berichtet, die für *lsd* charakteristisch sind. Es sei aber an dieser Stelle bereits darauf hingewiesen, dass vor allem die grossen Imaginalscheiben der Kopf- und Thorax-Anlagen im Zeitpunkt der Puparisierungsreife nur als kümmerliche Restgebilde zu erkennen sind. Dies wird mit den Schnittbildern der Abb. 10 und 11 belegt, aus denen hervorgeht, dass die Imaginalscheiben zu den besonders stark geschädigten Strukturen gehören.

1. Anormogenese larvaler Organe und des Hodens

Die Larven wurden in Ringerlösung seziert, die Organe herauspräpariert und mittels Messokular (Okularmikrometer) gemessen (Messtrecken s. Abb. 12, Messgenauigkeit $\pm$ 10 μ). Die an Letallarven bestimmten Organgrössen wurden mit Messwerten gleichalteriger, gleichgeschlechtiger *M5*-Larven aus der selben Zuchtschale, für 4-tägige Organe auch von Männchen eines vitalen Wildstammes (Sevelen) verglichen. Normale und letale Zuchtgeschwister können auf grund der Pigmentierung der Malpighischen Gefässe bereits am zweiten Entwicklungstage unterschieden werden (S. 12). Gleichzeitig lassen sich auch die Geschlechter auf grund der Gonadengrösse identifizieren.

Das Alter wurde vom Zeitpunkt der Eiablage (2-Stundengelege) an gerechnet. Um das Larvenalter noch schärfer einzuengen, wurden zur Schlüpfzeit (um 20 Std. nach Ablage) die Frühgeschlüpften von den Spätgeschlüpften eines Geleges getrennt und als zwei Gelege behandelt, oder es wurden sowohl die zuerst als die zuletzt Schlüpfenden eines Geleges ausgeschieden.

Die Messungen an Letalen und Kontrollen wurden auf folgenden Altersstadien durchgeführt: *a*) Aeltere Stadien: 1) nach 4 Tagen (spätes drittes Larvenstadium); die vitalen Larven sind ausgewachsen und „migrieren" an den Gefässwänden. 2) nach 6 Tagen; nur noch letale Larven vorhanden, die überleben und vor der Pseudopuppenbildung stehen; *b*) Jüngere Stadien: 3) nach zwei Tagen (Mitte des zweiten Larvenstadiums). 4) nach drei Tagen: mittleres drittes Larvenstadium; die Haupt-Wachstumsphase ist abgeschlossen.

Mittels der gewonnenen Messpunkte wurde für die verschiedenen Organe der Wachstumsverlauf bei Vitalen und Letalen erfasst;

Abb. 11.

Querschnitte durch 4-tägige Larven: links *lsd*/—, rechts *M5*/—. Oben: im Bereiche des vorderen Mesothorax geschnitten, unten an der Grenze zum Metathorax. Ag Augenscheibe, Ao Aorta, B_1B_2 Beinscheibe (erstes und zweites Paar), Cg Cerebralganglion, Fk Fettkörper, Fl Flügelscheibe, M Muskeln, Mb Magenblindsack, Oe Oesophag, Sp Speicheldrüse, T Tracheenstamm. Imaginalscheiben durch Punktierung hervorgehoben. Vergrösserung ca. 40 fach.

als Mass hierfür dient die Wachstumsrate, welche die Zunahme für eine bestimmte Zeitstrecke angibt. Um den Vergleich letaler mit normalen Organen zu ermöglichen, wurde der „Normalitätsindex“ (nach Schmid 1949) zu Hilfe gezogen (Organgrösse der Letalen in Prozent der Normalen). Ausserdem wurde

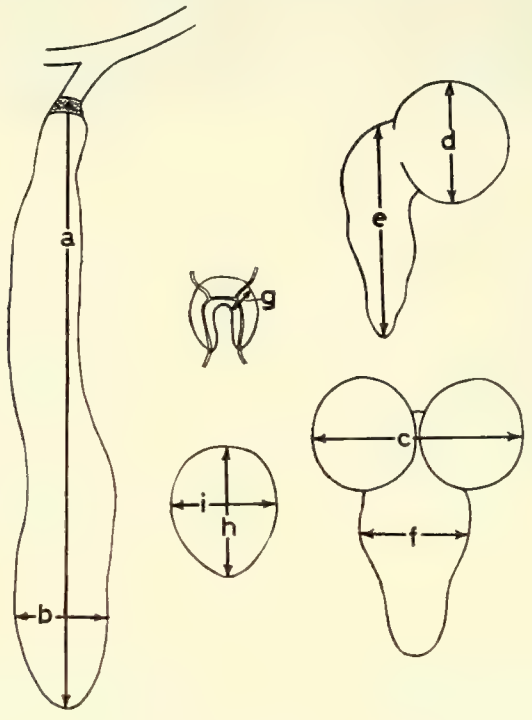


Abb. 12.

Schema der Messtrecken (larvale Organe und Hoden) *a* Länge der Speicheldrüse, einschliesslich Imaginalring (grau), ohne Ausführgang; *b* grösste Breite der Speicheldrüse; *c* Breite des „Gehirnes“ (beide Cerebralganglien quer); *d* Länge der einzelnen Gehirnhemisphäre; *e* Länge des Bauchmarks (im Profil gemessen); *f* Breite des Bauchmarks; *g* Ringdrüse (Schenkelbreite); Hoden: *h* grösste Länge; *i* grösste Breite. Die hier wiedergegebenen Grössenverhältnisse entsprechen denjenigen in Normallarven vor der Puparisierung: Vergrösserung ca. 40 fach.

versucht, für die betreffenden Organe die phänokritische Phase (Haecker 1918) festzusetzen; dies ist der Zeitpunkt in dem die letale Konstitution sich im Organ erstmals sichtbar auszuwirken beginnt.

a) *Die Speicheldrüsen (Spdr.), (Abb. 13)*

Die Mess-Strecken sind in Abb. 12 angegeben. Für die Interpretation der Resultate ist folgendes zu berücksichtigen: 1) Alle Werte beziehen sich auf Messungen einzelner Drüsenschenkel; im allgemeinen wurden beide Schenkel eines Paares gemessen. 2) In der überwiegenden Mehrzahl

sind sowohl bei Letalen als bei Vitalen die beiden Schenkel eines Spdr.-Paares auf allen untersuchten Altersstadien ungleich lang (maximale Unterschiede bei 4-tägigen bis 0,15 mm). 3) Die Messgenauigkeit wurde auf ± 50 μ, nur für die jüngeren Stadien auf ± 10 μ festgesetzt. Da sich die Spdr. für die Messung nicht völlig gerade strecken lassen ist eine präzisere Erfassung sinnlos.

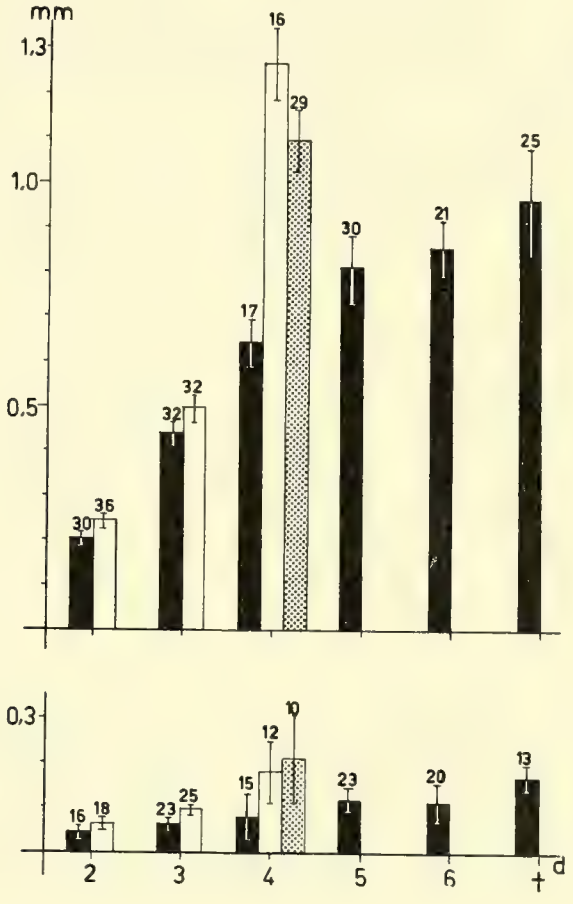


Abb. 13.

Durchschnittliche Länge (oben) und Breite (unten) der Speicheldrüse. Schwarz: letale Konstitution; leer: *M5*-Männchen; punktiert: Sevelen-Wildmännchen. Abszisse: Alter in Tagen (d, + abgestorbene Larven); Ordinate: Messwerte (Millimeter). Die Zahlen über den Säulen (Mittelwerten) geben die Anzahl gemessener Drüsen an. Jedem Mittelwert ist sein dreifacher mittlerer Fehler (±) beigefügt (senkrechte Striche).

Aeltere Stadien. Bei migrierenden (4 Tage alten) männlichen Larven des Wildstammes Sevelen (Abb. 13: obere Reihe, Mitte, punktierte Säule) beträgt die Spdr.-Länge nicht ganz 1,1 mm; die Werte streuen über einen weiten Bereich (0,40 mm). Demgegenüber zeigen die ausgewachsenen *M5*/— -Drüsen (leere Säulen) etwas höhere Längenmasse ($\bar{a}$ = 1,26 mm). Umgekehrt verhält sich

die Spdr.-Breite (untere Reihe der Abb. 13): die Wild-Serie (punktiert) zeigt den höheren Durchschnitt. Die Spdr. der puparisierungsreifen Larve scheinen also beim *M5*/— Männchen etwas länger und dünner als beim Wildmännchen des Sevelenstammes.

Für die ältere, letale Spdr. (schwarze Säulen) liegen vier Serien von Messungen vor: von 4-tägigen, 5-tägigen (früh-Überlebenden), 6-tägigen (spät-Überlebenden) sowie von abgestorbenen Larven (zuäusserst rechts). Ein Vergleich dieser Werte untereinander und mit den Vitalmassen zeigt, dass am Ende des 4. Larventages die letale Spdr. im Wachstum erheblich hinter der normalen Drüse zurückgeblieben ist (sowohl an Länge als auch an Breite), dass sie aber rund die Hälfte dieses Rückstandes innerhalb der folgenden zwei Tage einholt.

Die Masse für Abgestorbene (mit Kreuz bezeichnet) sind wohl zu hoch, denn es konnte bei inneren Organen allgemein festgestellt werden, dass der Tod eine Streckung und Ausweitung des Organs zur Folge hat. Die Variabilität der Spdr. der Abgestorbenen ist gross (0,65 bis 1,40 mm); dies ist vermutlich daraus zu erklären, dass die letalen Larven zu sehr verschiedenen Zeitpunkten absterben.

Die jüngeren Stadien (2 und 3 Tage nach Ablage; Säulen links). Bereits nach zwei Tagen unterscheiden sich letale von vitalen Spdr. deutlich sowohl in der Länge als auch in der Breite (Längenunterschied 0,042 mm, Breitenunterschied 0,009 mm). Bei Dreitägigen bewegt sich der Unterschied in der gleichen Grössenordnung (Längenunterschied 0,055 mm, Breitenunterschied 0,025 mm), relativ also eher geringer.

Die Messungen zeigen einen grundsätzlichen Unterschied im Wachstumsverlauf zwischen *lsd*/— und *M5*/— Spdr. auf: während die vitale Spdr. vom 2. auf den 3. Tag ihre Länge verdoppelt und vom 3. zum 4. sogar um 120% vermehrt, wächst die letale Drüse am stärksten zwischen 2. und 3. Tag (Länge 120%, Breite 54%), dagegen vom 3. zum 4. Tag bereits viel weniger (Länge ca. 50%, Breite 12%).

Zum Vergleich mit *lsd*/— sind in Tab. 7 die Beziehung der Spdr.- zur Körperlänge für drei Letalfaktoren sowie für normale Kontrollen aufgeführt. Am 4. Tag zeigen alle Kontrollen die gleichen Relativwerte, nicht dagegen am 3. Tag. Dort bewegen sich die Unterschiede sowohl für letale Konstitutionen wie für Kontrollen im gleichen Rahmen.

In den Kurven der Abb. 14 sind die Veränderungen in den „Normalitätsindices“ für die drei Letalgenotypen (*lsd/—*, *lgl/lgl* und *lme/lme*) vergleichend dargestellt.

TABELLE 7

Vergleich der Speicheldrüsen-Länge mit der Körperlänge bei letalen (oben) und vitalen Männchen (unten) im Alter von 3 und 4 Tagen, z. T. nach Werten von SCHMID (1949) *und* GROB (1952)

Verhältnis Speicheldrüsen-Länge: Körperlänge		
Genotypen	3 Tage alt	4 Tage alt
lme/lme (SCHMID)	1: 7	1: 7 +
lgl/lgl (GROB)	1:5 +	1: 7
lsd/—	1: 7 —	1: 6
M5/—	1: 7	1: 4
+/—	1: 7	1: 4
lme/+ (SCHMID)	1: 6	1: 4 —
lgl/Cy (GROB)	1: 5	1: 4 +

Für unsere Problematik besonders aufschlussreich ist die Arbeit von GROB (1952), in welcher der Entwicklungsgang einer letalen Spdr. *(lgl/lgl)* mit dem der normalen *(lgl/Cy)* verglichen wird. Die Kleinheit der *lgl/lgl*-Spdr. beruht sowohl auf verzögertem Wachstum als auch auf einer von Anfang an reduzierten Kernzahl (vgl. S. 397). Bei *lsd/—* ist nun der Sachverhalt insofern ähnlich, als das Spdr.-Wachstum ebenfalls gehemmt erscheint. Zudem stimmt *lsd/—* mit *lgl/lgl* noch darin überein, dass der letale Wachstumsrückstand (gegenüber normal) während der Dauer des larvalen Überlebens — wenn auch nur teilweise — eingeholt wird; hier fällt allerdings der Umstand ins Gewicht, dass die *lsd/—* -Larve nur zwei Tage überlebt, während anderseits der *lgl/lgl*-Larve 3 bis 8 Tage zum Nachholen zur Verfügung stehen.

Der prinzipielle Unterschied zwischen *lgl-* und *lsd*-Speicheldrüsen besteht wohl darin, dass bei *lgl/lgl* erst nach dem 2. Tag eine Abweichung von den Kontrollen in Erscheinung tritt (die sich bis zum normalen Puparisierungstermin zunehmend vergrössert).

während bei *lsd*/— die Abweichung von den Kontrollen früher (vielleicht bereits beim Schlüpfen) beginnt.

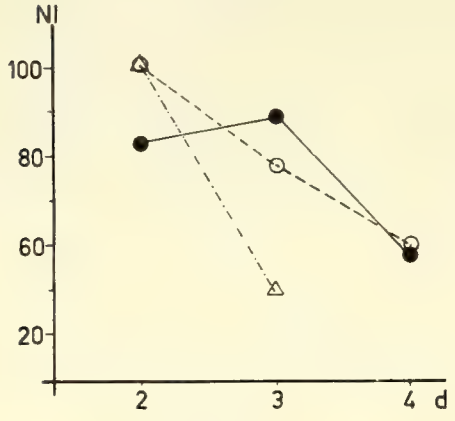


Abb. 14.

Verlauf der „Normalitätsindices" (NI, Ordinate; letale Länge in Prozent der normalen) für Speicheldrüsen der Genotypen: *lsd*/— (ausgezogen, ●), *lgl*/*lgl* (unterbrochen, ○) und *lme*/*lme* (strichpunktiert, △), mit 2, 3 und 4 Tagen (d, Abszisse).

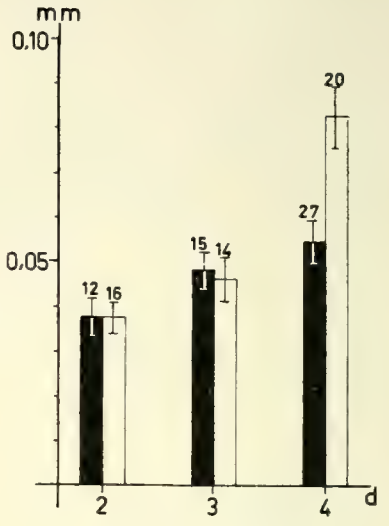


Abb. 15.

Masse der Ringdrüse (Schenkelbreite). Schwarz: letale Konstitution; leer: *M5*-Männchen. Gleiche Darstellung wie Abb. 13.

b) *Ringdrüse (Abb. 15)*

Die Ringdrüse von *lsd*/— erscheint auf den ersten Blick weniger geschädigt als die Speicheldrüsen; sie gehört zu den „nicht drastisch betroffenen" Organen der *lsd*/— Larve. Auffallend ist ihre Grösse und „saftige" Konsistenz auf jüngeren Larvenstadien.

Auf verschiedenen Stadien wurde die Ringdrüsen-Schenkelbreite (Mess-Strecke in Abb. 12) von *lsd*/— mit derjenigen von *M5*/— verglichen (Abb. 15). Bei 2- und 3-tägigen Larven ist noch kein Unterschied zwischen *lsd*/— und *M5*/— zu erkennen; erst nach 4 Tagen ist ein sehr erheblicher Unterschied festzustellen (Normalitätsindex 66%). Die Anormogenese der Ringdrüse setzt also verhältnismässig spät ein.

Ausser in der Schenkelbreite und damit auch in der Gesamtgrösse unterscheidet sich die letale Ringdrüse von der normalen noch in folgenden Merkmalen: Die Kerne der Hauptzellen („Peritrachealdrüse") sind stark verkleinert (vgl. S. 397) und die Begrenzung des (kleiner-zelligen) Corpus allatum gegen den Hauptzellen-Anteil ist bei *lsd*/— relativ unscharf.

Vergleichsmöglichkeiten liegen für zwei Letalfaktoren von Drosophila melanogaster vor: 1) für die stark geschädigte Ringdrüse der *lgl*-Homozygoten (Scharrer und Hadorn 1938), und 2) die nicht betroffene Ringdrüse von *crc/crc* (Gloor 1945). Die Gloor'schen Kontrollwerte für Schenkelbreite 4-tägiger *crc/Cy*-Männchen (durchschnittlich 86 μ) stimmen mit meinen Werten für *M5*/— (82 μ) recht gut überein. Für die *crc/crc*-Ringdrüsen (durchschnittliche Schenkelbreite 82 μ) stellt Gloor keine Schädigung fest.

Ein Vergleich von *lsd* mit den Verhältnissen bei *lgl* liegt deshalb besonders nahe, weil es sich bei beiden Mutanten um spätlarval-präpupale Grenzletale mit Spätpuparisierung (S. 365) handelt, wobei die Hauptzellen der Ringdrüse das Puparisierungshormon zu liefern haben (Possompès 1953). Der Arbeit von Scharrer und Hadorn (1938) ist zu entnehmen, dass die *lgl/lgl*-Drüse gegenüber der normalen sehr stark verkleinert ist, was auf der Kleinheit der Zellen des Peritrachealdrüsen-Anteils beruht. Dagegen sind die Corpus allatum-Zellen normal gross (Scharrer und Hadorn 1938); sie sind als ungeschädigte Primordien auch fähig als Transplantate im normalen Wirt sich zu imaginalen Corpora allata zu entwickeln (Vogt 1947).

Die Frage, wie die beobachteten Ringdrüsen-Atrophien bei *lsd*/— und *lgl/lgl* zum Schädigungsmuster dieser Letalfaktoren in Beziehung stehen, lässt sich mit Scharrer und Hadorn (1938) wohl übereinstimmend dahin beantworten, dass die Hormonproduktion der unterentwickelten Hauptzellen der Ringdrüse nicht ausreicht zur rechtzeitigen Auslösung der Puparisierung; die hierfür notwendige Konzentration wird erst nach einiger Zeit erreicht, sodass nur eine verspätete Puparisierung möglich wird.

c) *Zentralnervensystem (ZNS), (Abb. 16)*

Bei der Larve von Drosophila ist das Nervensystem konzentriert auf die beiden Cerebralganglien, die zusammen das „Gehirn" bilden, und den Unterschlundganglien-Bauchmark-Komplex, der als „Verbundganglion" bezeichnet wird. Zur Analyse der letalen Entwicklung des ZNS bei *lsd*/— wurden die auf Abb. 12 eingetragenen Messtrecken geprüft.

Wachstum des „Gehirns" (Abb. 16 *a* und *b*). Die Breite des Gehirns der *M5*/— Larve nimmt vom 2. auf den 3. Tag um ca. 1/3, vom 3. zum 4. Tag um ca. die Hälfte zu; entsprechend

wächst die einzelne Hemisphäre. Anders das letale Gehirn: sein Hauptwachstum findet zwischen zweitem und drittem Tag statt. Während die endgültige Breite des Gehirns mit dem 3. Tag erreicht ist, nimmt die Hemisphärenlänge vom 3. zum 4. Tag noch geringfügig zu.

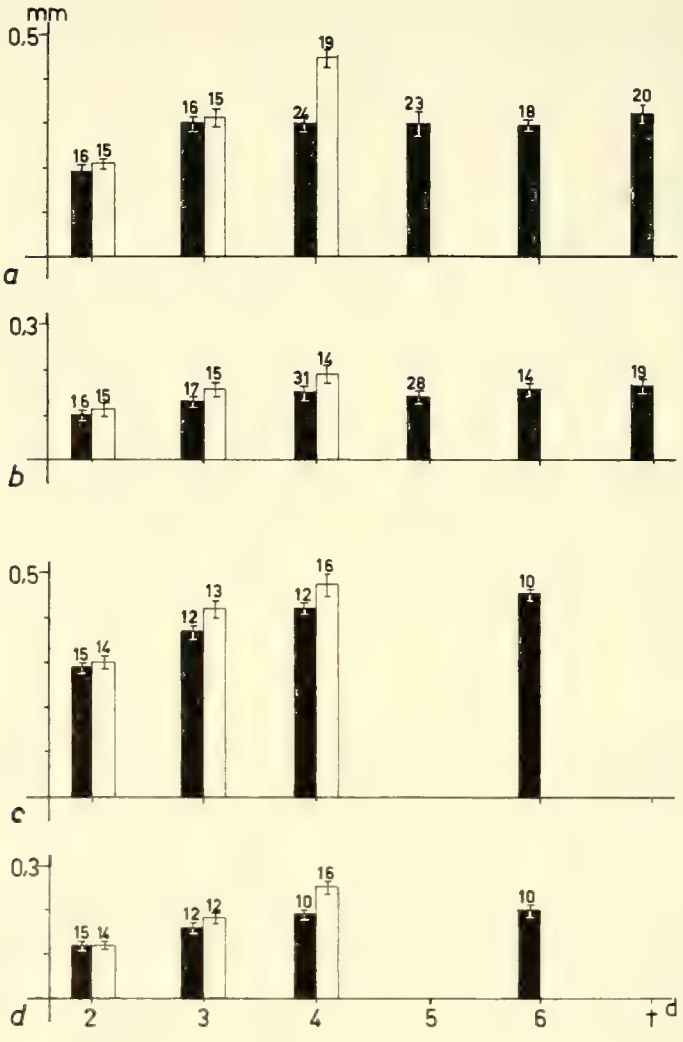


Abb. 16.

Masse des Zentralnervensystems: *a* „Gehirn"-Breite; *b* Länge der Hemisphären; *c* Länge; *d* Breite des Verbundganglions. Gleiche Darstellung wie Abb. 13 und 15.

Ein Rückstand an Breite und Länge lässt sich bei *lsd*/— gegenüber *M5*/— bereits am 2. Tag feststellen; am 3. Tag ist der letale Rückstand relativ geringer, am 4. jedoch sehr gross. Die höheren Werte für Abgestorbene (zuäusserst rechts) weisen nicht auf ein Weiterwachsen in der überlebenden Larve hin, sondern sind als *post mortem* eintretende Organvergrösserung (S. 380) zu deuten.

Wachstum des Verbundganglions (Abb. 16, *c* und *d*). Für das normale ZNS von Drosophila ist ein Unterschied in der Wachstumsrate zwischen Gehirn und Verbundganglion charakteristisch: Während nämlich in der 1-tägigen Larve die winzig kleinen Hemisphären hinter dem relativ grossen Verbundganglion zurücktreten, werden jene allmählich zur Hauptmasse des Systems. Unsere Kontrollwerte der Abb. 16 *c* und *d* zeigen in der Tat, dass das normale Verbundganglion zwischen 2. und 4. Tag ein relativ geringeres Wachstum als das Gehirn aufweist; ferner, dass sein Hauptwachstum (Verlängerung um 1/3) zwischen 2. und 3. Tag stattfindet (Gehirn: zwischen 3. und 4. Tag, vgl. Abb. 16 *a* und *b*).

Das letale Verbundganglion weist gegenüber vitalen Kontrollen vom 2. bis zum 4. Tag einen leichten Rückstand auf; es streckt sich jedoch während des larvalen Überlebens weiter und hat am 6. Tag die Länge der 4-tägigen *M5*/— Kontrollen eingeholt.

Tabelle 8

„Normalitätsindices" (letale Länge in Prozent der normalen) für Gehirnbreite und Verbundganglion-Länge im Verlauf der larvalen Entwicklung von lsd/— *und* lme/lme *(Werte für letztere nach* Schmid 1949*). Werte für überlebende* lsd/— *sind auf 4-tägige Kontrollen bezogen*

genetische Konstitution		2 Tage	3 Tage	4 Tage	6 Tage
Gehirnbreite	*lsd/—*	91	95	67	66
	lme/lme	100	80	60	—
Verbundganglion-länge	*lsd/—*	97	87	93	99
	lme/lme	100	85	75—80	—

Drücken wir unsere letalen Werte für Gehirn-Breite und Verbundganglion-Länge in Prozent der gleichalterigen Kontrollen aus, so ergibt sich die folgende Situation (vgl. Tab. 8). Bei *lme/lme* erscheint das gesamte Zentralnervensystem gleichmässiger geschädigt, während dagegen bei *lsd/—* die Wachstumshemmung zur Beibehaltung frühlarvaler Proportionen führt: das Gehirn einerseits bleibt auf dem Stadium der dreitägigen Larve stehen, das Verbundganglion anderseits erreicht schliesslich sogar normale

Länge. Es führt damit der Letalfaktor *lsd* zu einer Disproportionierung des Zentralnervensystems seiner hemizygoten Träger.

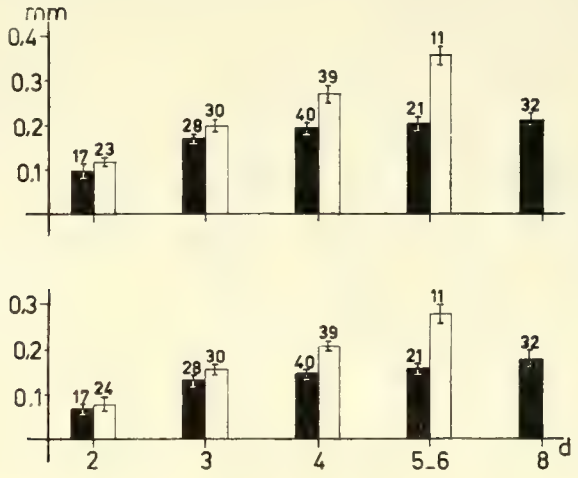


Abb. 17.

Masse des Hodens: Grösster Durchmesser (= Länge, oben) und kleinster Durchmesser (= Breite, unten) bei Larven und Präpuppen. Gleiche Darstellung wie in Abb. 13, 15 und 16.

d) *Hoden (Abb. 17)*

Das Wachstum des Hodens bei *lsd*/— und *M5*/— wurde nicht nur in der Larve, sondern bis in die Vorpuppe hinein vergleichend verfolgt, um zu ermitteln, wie weit sich dieses Organ im letalen Organismus entwickelt. Die berücksichtigten Altersstadien sind die selben wie für die „larvalen" Organe und die Imaginalscheiben, nur schliesst hier die Untersuchung auch Pseudopuppen *(lsd/—)* sowie vitale Vorpuppen *(M5/—)* ein. Die Messtrecken sind in Abb. 12 angegeben, die Ergebnisse in Abb. 17 zusammengefasst.

Die (lineare) Wachstumsrate für die Länge der *M5*/— -Hoden beträgt: vom 2. zum 3. Tag 67%, vom 3. auf den 4. noch 39%, bis zum Beginn des Puppenstadiums noch 34%. Die Breite beträgt ungefähr 3/4 der Länge; sie nimmt im Laufe der Entwicklung stärker zu als diese. Messwerte anderer Autoren liegen einesteils tiefer (Gloor 1943: *lgl*/*Cy*), anderseits ein wenig höher (Schmid 1949: *lme*/+). Diese Unterschiede dürften wohl auf stammspezifischen Einflüssen beruhen.

Für *lsd*/— -Hoden ist kennzeichnend, dass sie — sowohl an Länge als an Breite — bereits am 2. Tage deutlich hinter den

M5/— -Hoden zurückstehen; für den dritten Tag finden wir einen ähnlichen Rückstand. Am 4. Tag ist der Rückstand grösser; jetzt ist das Wachstum des *lsd*/— -Hodens nahezu abgeschlossen. Die Pseudopuppe (mit ca. 8 Tagen, Säule rechts aussen) zeigt kaum mehr einen Zuwachs. Im Gegensatz dazu geht das Hodenwachstum in der vitalen Vorpuppe unvermindert weiter.

Übereinstimmend mit Normalen *(M5/—)* erfährt die Hodenbreite bei Letalen eine relative Zunahme im Laufe der Entwicklung; die Breite beträgt: am 2. Tag 69% der Länge, am 3. 76%, am 4. 77%, am 6. 78%, in der Pseudopuppe 79%. So wird die Hodenform im Verlauf der larvalen Entwicklung — sowohl bei letal als bei vital — zunehmend rundlicher.

Vergleichen wir nun die Wachstumsleistung von *lsd*/— mit *M5*/—, so finden wir, dass die letale Maximalgrösse (Länge: 0,208 mm) diejenige von dreitägigen *M5*/— -Hoden um einen geringen Betrag übertrifft (Länge: 0,193 mm). Der letale Entwicklungsstillstand fällt in die intensivste Wachstumsphase.

Ferner ist für letale Hoden eine asymmetrische Ausbildung in den beiden Körperseiten charakteristisch: auf allen untersuchten Altersstadien sind häufig die zwei Hoden eines Tieres unterschiedlich gross. Die Abweichungen betragen z. B. bei überlebenden Larven maximal 0,03 mm.

4-tägige *lgl*/*lgl*-Hoden sind noch stärker gehemmt als gleichalterige *lsd*/— -Hoden („Normalitätsindex" bei *lgl*/*lgl* nur 55% gegenüber 70% bei *lsd*/—), während *lme*/*lme*-Hoden dieses Alters gleiche Hemmung wie *lsd*/—, nämlich 70% der Normalmasse (Länge und Breite), zeigen. Alle drei Letalfaktoren stimmen übrigens darin überein, dass die Hoden in der überlebenden Larve — um einen unterschiedlich grossen Betrag — weiterwachsen; bei *lgl*/*lgl* um 20 % (4. bis 7. Tag), bei *lme*/*lme* um 3% (4. bis 5. Tag), bei *lsd*/— um 10% (4. bis 6. Tag).

2. Die Imaginalscheiben (Abb. 18 bis 23)

Für eine vergleichende Untersuchung des Wachstums der Imaginalscheiben von *lsd*/— und normal wurden die Flügelscheibe, die Augen-Antennenscheibe und die Genitalscheibe besonders berücksichtigt (Abb. 18). Andere Imaginalscheiben (Halteren- und Beinscheiben) wurden nur stichprobenartig untersucht. Den beiden erst

spät auftretenden Anlagen Labial- und Tracheenscheibe wurde einige Aufmerksamkeit gewidmet; die Resultate müssen jedoch vorderhand noch lückenhaft bleiben.

Bei den ausserordentlich schnellwüchsigen Imaginalscheiben war es besonders wichtig, für die Mess-Serien wirklich gleichalterige Larven zu beschaffen. Als Kontrollen wurden daher die *M5*/— Brüder der untersuchten *lsd*/— -Larven verwendet. Für die Beurteilung der larvalen Endgrösse wurde ein vitaler Wildstamm (Sevelen) benützt. Das Auffinden der Scheiben auf jungen Stadien und insbesondere bei den Letalen wurde durch Anfärben mit Nilblau-Sulfat (½%-ige Lösung) erleichtert, in der sich Imaginalscheiben gleichmässig hellblau anfärben, während Gehirn, Speicheldrüsen, Ringdrüse dunkelblau bis schwarz werden. Der Farbstoff wird der Ringerlösung beigemischt, in die die sezierten, Scheiben enthaltenden Larventeile gelegt werden.

a) *Die „Flügelscheibe" (dorsale mesothorakale Imaginalscheibe).*

Dieses grösste Imaginalscheibenpaar zeichnet sich aus durch frühzeitige Anlage (es ist bereits in der schlüpfenden Larve invaginiert), durch die enge Beziehung zum Tracheen-Hauptstamm, sowie durch das Fehlen jeglicher Nervenverbindung mit dem Bauchmark (Auerbach 1936); auffällig ist zudem seine starke Affinität zum Nilblausulfat; namentlich der Randsaum der Scheibe färbt sich bei vitalen Genotypen tief dunkelblau, während die *lsd*/— -Kümmerscheibe als schwarzblauer Knoten kenntlich ist.

Infolge ihrer (ungefähren) Dreiecksform und ihrer soliden Konsistenz ist die Flügelscheibe gut messbar (Abb. 18). Die Messresultate an der männlichen larvalen Flügelscheibe der verschiedenen Altersstadien sind für Letale sowie für Kontrollen auf Abb. 19 vereinigt.

Ausgehend von einem winzigen „Knötchen" (am 2. Tag) schwillt die Flügelscheibe bis zur Puparisierungsreife zum grössten Primordium im Larvenkörper an; ihr Längenzuwachs beträgt vom 2. zum 3. Tag ca. 200%, vom 3. zum 4. Tag mehr als 100%. Die Werte für 4-tägige Kontrollen sind bei +/— höher als bei *M5*/—, worin meine Wild-Kontrollwerte recht gut mit den Massen Gloors (1945) an *crc*/*Cy*-Männchen und von Grob (1952) für *lgl*/*Cy*-Männchen), übereinstimmen.

Bereits am 2. Tage sind vitale und letale Scheiben in der Grösse zu unterscheiden, doch ist der Rückstand der Letalen geringfügig. Ein kleiner Zuwachs der letalen Scheibe ist bis zum

dritten Tage nachweisbar; damit hat diese aber ihre Endgrösse (von 0,08 mm) erreicht, worin sie der normalen Flügelscheibe am 2. Tage entspricht. Bis zum 4. Tag und während der zwei Tage

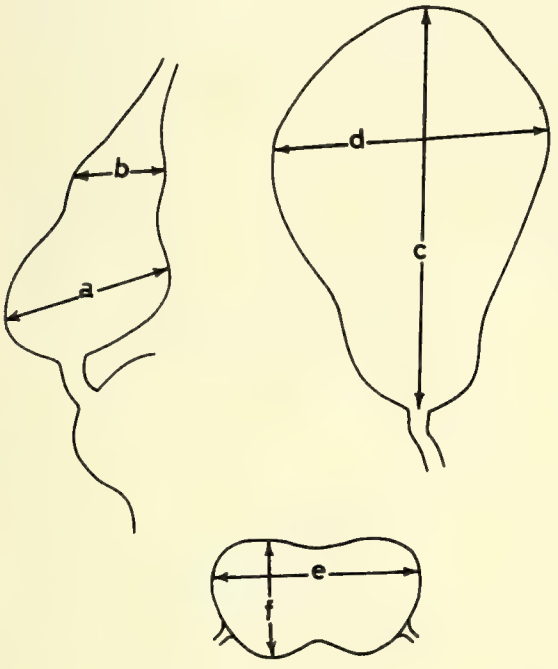


Abb. 18

Die an repräsentativen Imaginalscheiben herausgegriffenen Messtrecken. *a* Augenscheibe (Breite); *b* Antennenscheibe; *c* und *d* Flügelscheibe (Länge und Breite); *e* und *f* Genitalscheibe (Länge und Breite.) Vergrösserung ca. 40 fach.

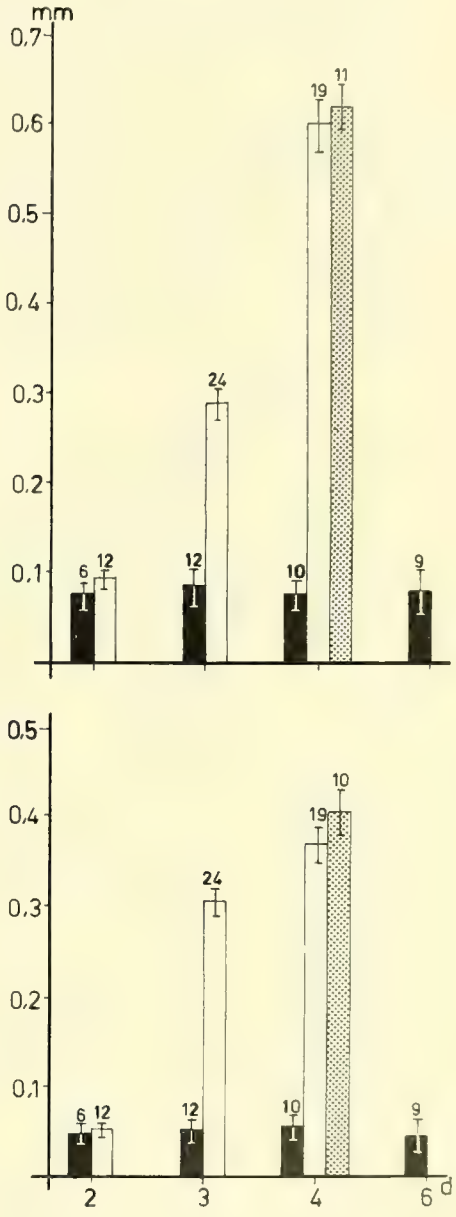


Abb. 19.

Länge (oben) und Breite (unten) von männlichen Flügelscheiben. Schwarz: *lsd*/—, leer: *M5*/—, punktiert: Sevelen-Wildstamm. Übrige Bezeichnungen wie in Abb. 13, 15, 16 und 17.

larvalen Überlebens bleibt sie grössenmässig unverändert. Derart frühzeitiges Stehenbleiben fanden wir in so ausgeprägtem Masse bei keinem einzigen „larvalen" Organ. Dagegen konnten wir eine entsprechend starke Hemmung noch bei weiteren Imaginalscheiben nachweisen.

Zum Vergleich sei noch das Verhalten von Flügelscheiben anderer Letalfaktoren erwähnt; während die *crc*/*crc*-Flügelscheibe

(Gloor 1945) nur geringfügig verkleinert ist, findet Grob (1952) für *lgl/lgl* Verkleinerung um die Hälfte; in der überlebenden *lgl*-Larve wächst die Flügelscheibe weiter, erreicht aber in keinem Falle normale Grösse und Gestalt.

Für uns aufschlussreicher sind die Befunde von Chen (1929) und von Auerbach (1936), die die Verhältnisse bei Flügelmutanten *(No-wing, vestigial)* betreffen. Nach Chen erreichen die Scheiben der männlichen, reifen Larve 68% (für *No-wing*) und 72% (für *vg*) der Normalgrösse, während Auerbach für *vg* einen solchen Rückstand nicht nachweisen konnte. Nach ihr sind bei *vg/vg*-Tieren die Flügelscheiben normal gross, jedoch ist das flügelbildende Areal auf ihnen stark verkleinert.

b) *Die Augen-Antennenscheibe (AA-Scheibe).*

Trotz der sehr unterschiedlichen Gestalt der AA-Scheiben von *lsd/—* und vital erschien es wesentlich, bei den Messungen homologe Messtrecken einzuhalten. Gewählt wurde der Breitendurchmesser des Scheibenkomplexes an zwei Stellen, die erstens der Augen-, zweitens der Antennenscheibe entsprechen (Abb. 18, *a* und *b*). Die Resultate der Messungen sind auf Abb. 20 dargestellt. Um ausser der linearen Wachstumsrate noch einen Eindruck der Formenveränderung zu vermitteln, sind in Abb. 21 auf gleichen Stadien vorgenommene Umrisszeichnungen letaler und vitaler AA-Scheiben abgebildet.

Die zweitägige AA-Scheibe ist sowhl bei *lsd/—* als auch bei *M5/—* gleichartig gebildet als dünner Strang, der an jeder Hirnhemisphäre ansetzt und vorne am Pharynx haftet. In der Form (Abb. 21) zeigen die AA-Scheiben von *lsd/—* und *M5/—* weitgehende Übereinstimmung, indem der schlauchartige Strang nahe dem Gehirn zu einem Knoten verdickt ist, der die Augenscheibe andeutet; die Antennenscheibe ist noch nicht abgegliedert. Trotz der Schwierigkeit, die Genotypen zu unterscheiden, konnten bei 2-tägigen Larven von *lsd/—* und *M5/—* Serien gemessen werden mit dem Ergebnis, dass bei Zweitägigen ein kleiner Unterschied in der Dicke des „Knotens" (Augenscheibe) besteht. Es ist allerdings schwierig zu entscheiden, ob dieser geringe Rückstand der 2-tägigen *lsd/—* -AA gegenüber der *M5/—* -AA auf einer autonomen Hemmung der letalen Scheibe beruht, oder ob er als die

Folge einer allgemeinen Wachstumshemmung im letalen Milieu zu deuten ist.

Die dreitägige AA-Scheibe. Auf dieser Altersstufe ist die Divergenz in der Entwicklung zwischen *lsd*/— und *M5*/— -AA-Scheibe offenkundig und die spezifische autonome Schädigung

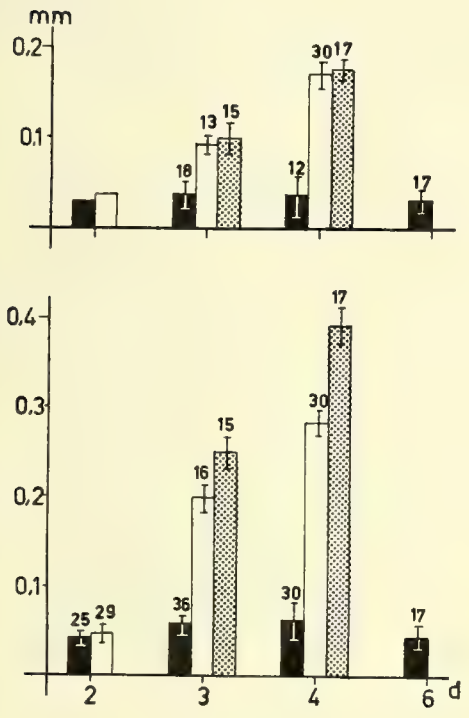


Abb. 20.

Durchmesser von Antennenscheiben (oben) und Augenscheiben (unten) bei männlichen Larven. Gleiche Darstellung wie Abb. 19.

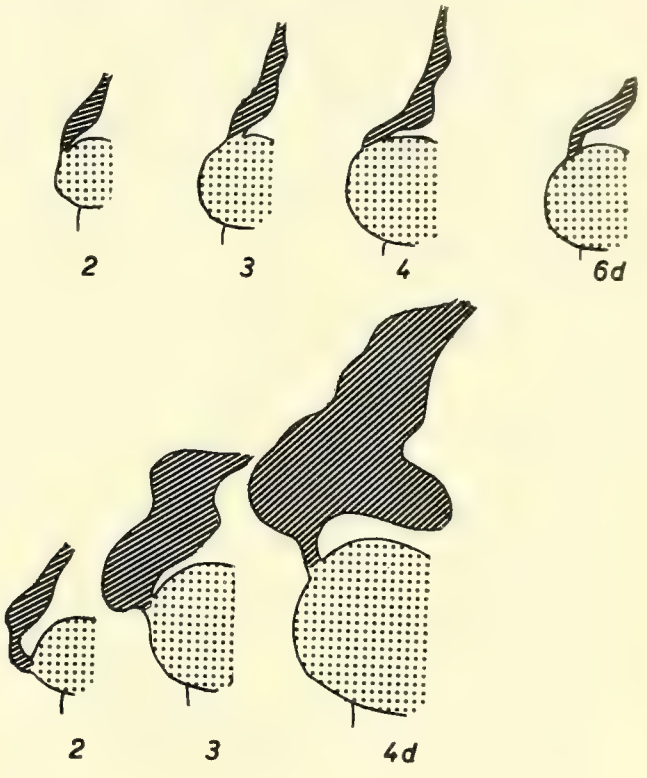


Abb. 21.

Augenantennenscheiben (schraffiert) bei Larven auf verschiedenen Altersstufen (mit 2, 3, 4 und 6 Tagen). Obere Reihe: *lsd*/—, untere Reihe: +/—. Hirnganglien punktiert. Vergrösserung: ca. 60 fach.

der letalen Scheibe klar ersichtlich: während die *M5*/— -Scheibe stark gewachsen ist und sich nun deutlich gliedert in breit ausladende Augenscheibe und von dieser abgesetzte Antennenscheibe, ist die letale AA dem zweitägigen Zustande viel näher geblieben. Wohl ist der der Augenscheibe entsprechende „Knoten" bauchig gestaltet und nach median vorgewölbt; ausserdem ist weiter vorne die der Antennenscheibe entsprechende Verdickung angedeutet. Noch sind *lsd*/— und *M5*/— -Scheibe übereinstimmend gegliedert, sodass homologe Messtrecken sich leicht einhalten lassen. Während die dreitägige *lsd*/— -Augenscheibe gegenüber dem Vortag nur ge-

ringfügig zugenommen hat, hat die *M5*/— -Scheibe ihre Breite vervierfacht. Es stellt diese Zunahme zwischen zweitem und drittem Tag das relativ stärkste Wachstum der vitalen AA-Scheibe dar.

Die viertägige AA-Scheibe.

Der im *M5*-Chromosom enthaltene Faktor *Bar* setzt nicht nur die Ommatidienzahl des imaginalen Auges herab, sondern er trifft bereits die larvale Augenscheibe: nach Chevais (1944) bleiben bei *Bar*-Tieren die Augenscheiben schon frühzeitig in ihrem Wachstum zurück, behalten jedoch eine normale Wachstumsrate bei, sodass sie bis zuletzt im Vergleich mit normal harmonisch verkleinert sind (vgl. auch Becker 1957).

Somit erstaunt es nicht, dass unsere Werte für 4-tägige *M5*/— -Kontrollen beträchtlich hinter denjenigen migrierender Wildmännchen (Sevelen) zurückbleiben; unser für die letzteren gefundener Wert (0,38 mm) deckt sich annähernd mit den in der Literatur gefundenen Kontrollwerten für die Breite der Augenscheibe (z. B. Gloor 1945, *crc*/*Cy*). Anderseits weist die Antennenscheibe von *M5*/— gegenüber Sevelen keinerlei Rückstand auf (in Übereinstimmung mit Chen 1929). Die vitalen Scheiben haben im Vergleich zum Vortage um 40% zugenommen; dagegen ist die letale Scheibe nicht mehr weiter gewachsen: die erheblichere Streuung der Messwerte sowie das Aussehen der Scheibe weisen auf Zerfallserscheinungen in ihrem Inneren hin.

An der sechstägigen AA-Scheibe der überlebenden *lsd*/— -Larven fällt auf, wie dünn und unscheinbar die AA-„Stränge" sind — sie erinnern an magere, schlecht gefüllte Schläuche. Messungen bestätigen, dass der der Augenscheibe entsprechende „Knoten" im Strang gegenüber der 4-tägigen *lsd*/— -Scheibe im Durchmesser abgenommen hat und nurmehr dem Stadium von 2—3 Tagen gleichkommt. Zudem ist auch jedes Anzeichen einer „Antennenschwellung" verschwunden.

c) *Die Genitalscheibe.*

Die Genitalscheibe gehört zu den gut messbaren Scheiben; in der Form ähnelt sie einer liegenden Acht. Es wurden sowohl die Länge als die Breite gemessen: als grösste Breite gilt dabei die grössere der beiden Ausbauchungen (vgl. Abb. 18, *e* und *f*). Die Messungen an *M5*/—, *lsd*/— und +/— (Sevelen)-Larven sind auf Abb. 22 dargestellt.

Bereits am 2. Tag ist die Genitalscheibe gut ausgebildet; und zwar bei *lsd*— deutlich kleiner als bei *M5*/—. Am 3. Tag hat sie bei *M5*/— ihre Länge bereits mehr als verdoppelt, aber auch bei *lsd*/— nimmt sie im gleichen Verhältnis zu. Am 4. Tag zeigt die Genitalscheibe bei *M5*/— einen weiteren Zuwachs, dagegen ist sie bei *lsd*/— nur wenig vergrössert. Am 6. Tag treten bei der *lsd*/— -Scheibe Anzeichen des Zerfalls auf; in manchen Fällen scheint sie sogar gänzlich zu fehlen; wo sie vorhanden ist, weichen die gemessenen Werte stark auseinander. Die Höchstwerte, die für überlebende (6-tägige) *lsd*/— -Genitalscheiben gefunden wurden, entsprechen denen von drei-

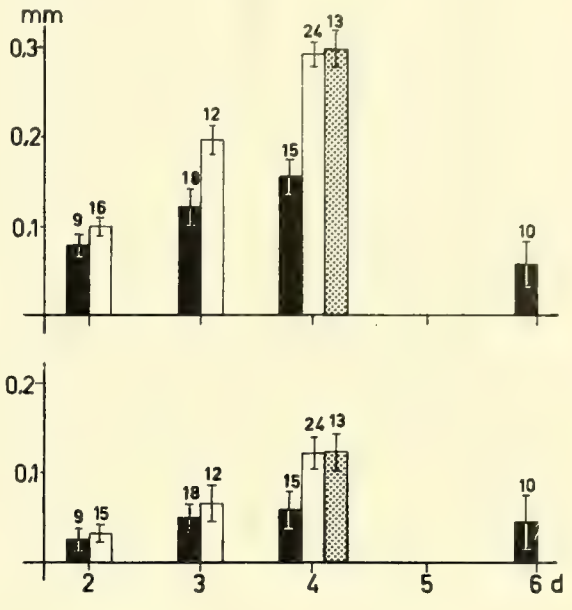


Abb. 22.
Länge (oben) und Breite (unten) von Genitalscheiben bei männlichen Larven. Gleiche Darstellung wie Abb. 19 und 20.

tägigen Normalscheiben. Es scheint anderseits auch Verkleinerung (Schrumpfen) bei Genitalscheiben überlebender Larven vorzukommen. Bemerkenswert an dieser Scheibe ist ferner ihre abweichende Gestalt bei *lsd*/— -Larven, die sich bereits nach zwei Tagen anzudeuten beginnt; mit drei Tagen wird der Formunterschied letal-vital deutlicher, und mit vier Tagen endlich ist die abnorme Form der *lsd*/— -Genitalscheibe charakteristisch ausgeprägt (Abb. 23).

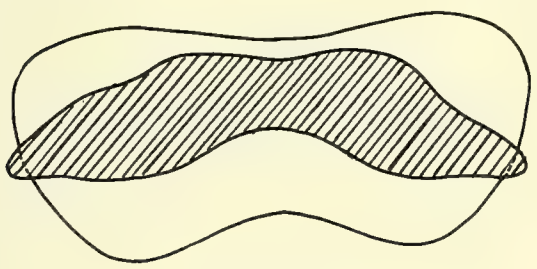


Abb. 23.
Vergleich der Form der Genitalscheibe von *lsd*/— (schraffiert) mit der von *M5*/— (leer) im Alter von 4 Tagen, auf die gleiche Grösse(Länge) gebracht.

d) *Andere Scheiben.*

Für die übrigen Imaginalscheiben liegen weniger umfangreiche Messerien oder lediglich Strichproben vor, die Anhaltspunkte liefern

für einen groben Vergleich des Entwicklungsverlaufs dieser Primordien mit den ausführlich gemessenen Scheiben (Flügel-, Augenantennen-, Genitalscheibe).

Die Labialscheiben sind ein Paar rundlicher Zellmassen beidseits des Pharynx, die das Bildungsmaterial für die Pharynx-Auskleidung sowie gewisse Mundteile der Fliege darstellen. Für diese Scheibe ist die Mess-Serie deshalb unvollständig ausgefallen, weil 1) die Labialscheibe erst später (im Laufe des 3. Larvenstadiums) auftritt, 2) weil sie sowohl bei *M5*/— als auch bei *lsd*/— nicht durchweg mit Sicherheit erkannt werden konnte. Aus den vorläufigen Messungen geht zunächst hervor, dass die Labialscheibe der 4-tägigen Larve bei *lsd*/— ca. 75% ihrer Länge bei *M5*/— einnimmt, damit erstaunlich wenig gehemmt ist (die Werte betragen: für *lsd*/— ca. 0,08 mm, für *M5*/— ca. 0,103 mm; Normalitätsindex 78%). Bei dreitägigen Larven sind die entsprechenden Werte: *lsd*/— ca. 0,061 mm, *M5*/— ca. 0,075 mm (Normalitätsindex 81%). Somit handelt es sich bei der Labialscheibe von *lsd*/— um ein „nicht drastisch geschädigtes" Organ.

Die „Humerusscheibe" ist diejenige Imaginalscheibe, die am spätesten von allen erscheint (56 Std. nach Schlüpfen, Chen 1929). Sie entspricht dem dorsalen Scheibenpaar des Prothorax und stellt die Anlagen für die „Schulterbeule" der Fliege dar. Ihr Nachweis gestaltete sich noch problematischer als im Fall der Labialscheibe, doch wurde der Eindruck gewonnen, dass sie in der *lsd*/— Larve relativ gut ausgebildet ist.

Die Halterenscheibe. Dieses dorsale Scheibenpaar des Metathorax ist das verkleinerte Ebenbild der Flügelscheibe. Die Entwicklung der Halterenscheibe läuft derjenigen der Flügelscheibe parallel: Wie diese ist sie schon beim Schlüpfen der Larve invaginiert, nur setzt ihre morphologische Gliederung etwas verspätet ein gegenüber der Flügelscheibe, geht auch viel weniger weit. Bei *lsd*/— verhält sich dieses Scheibenpaar ganz ähnlich wie die Flügelscheibe: von Anbeginn etwas kleiner als diese, kommt die Halterenscheibe bis zum Schluss ihrer Entwicklung nur wenig über die Grösse der 2-tägigen *M5*/— -Scheibe hinaus.

Die Beinscheiben unterscheiden sich von den Flügel- und Halterenscheiben darin, dass sie beim Schlüpfen der Larve noch nicht invaginiert sind (Auerbach 1936). Alle drei ventralen Scheinbenpaare der Thoraxsegmente erscheinen bei *lsd*/— in ihrer Entwicklung stark gehemmt. Als „repräsentative" Beinscheibe wurde die des Metathorax herausgegriffen; diese unterscheidet sich allerdings von den weiter vorne gelegenen (den „neuralen") Paaren durch mehr seitliche Anlagen, durch das Fehlen eines Nervenstieles wie auch ihre enge Nachbarschaft zur Bauchwand (Auerbach 1936). Eine kleine Zahl von Messungen an Beinscheiben des Metathorax bei 3- und 4-tägigen Larven zeigten bereits bei 3-tägigen *lsd*/— -Scheiben einen grossen Rückstand (ca. 50%

der Länge der *M5*/— -Beinscheibe). Bei 4-tägigen ist die *lsd*/— -Scheibe unverändert geblieben; sie nimmt nur noch ca. 25% der gleichalterigen *M5*-Scheibe ein. Demnach ist die metathorakale Beinscheibe von *lsd*/— sehr stark gehemmt. Entsprechend stark gehemmt erscheinen die ventralen Scheibenpaare der anderen Thoraxsegmente (Meso- und Prothorax).

e) *Zusammenfassung für Imaginalscheiben.*

Eine Schädigung der Imaginalscheiben wurde als das Hauptmerkmal dieser Letalmutante erkannt, weshalb für sie die Bezeichnung *„letal scheiben defekt" (lsd)* gewählt wurde. Es wurde festgestellt, dass die Mehrheit der Imaginalscheiben von *lsd*/— das Stadium des 2-tägigen Normalzustandes nicht überschreiten. Am stärksten ausgeprägt ist derart frühzeitiges Stehenbleiben bei der Flügelscheibe, doch auch Halterenscheibe nebst den drei Beinscheibenpaaren entsprechen diesem Typus. Diese Anlagen sind in der 4-tägigen Larve nur als winzige Knötchen zu erkennen, in deren Innern sich je ein kleines Lumen findet.

Von diesem (verbreitetsten) Typ der *lsd*-Scheibe geringfügig abweichend gestaltet sich die Entwicklung der Augenantennenscheibe. Diese gedeiht in der *lsd*/— -Larve wohl über das zweitägige Stadium (des Normalen) hinaus, wird aber bald (nach dem dritten Tag) von Zerfallserscheinungen erfasst; ihr Wachstum ist daraufhin stationär und wird vom 4. Tage an scheinbar rückgängig.

Stärker abweichend gestaltet sich die Entwicklung der Genitalscheibe; ihr Wachstumsverlauf erscheint grundsätzlich anders geartet als der von Flügel- und Augenantennenscheiben: zunächst bedeutend kleiner als die 2-tägige *M5*/— -Scheibe, kommt die *lsd*-Genitalscheibe in ihrer Entwicklung erheblich weiter als Flügel- und Augenantennenscheiben; in der maximalen Länge (vereinzelt bei 6-tägigen Überlebenden) erreicht sie die Ausmasse der 3-tägigen *M5*/— -Scheibe. Es sind aber nicht nur Längenunterschiede, sondern ein noch erheblicheres Zurückbleiben in der Breite und darüber hinaus eine völlig veränderte Gestalt für die *lsd*/— -Genitalscheibe kennzeichnend. Demnach handelt es sich bei der *lsd*-Genitalscheibe nicht um ein Stehenbleiben auf einem bestimmten, frühen Stadium der Normalentwicklung, sondern um ein aberrantes, organspezifisches und für *lsd* charakteristisches Wachstumsmuster, das bereits beim zweitägigen Scheibchen angedeutet ist.

Eine Sonderstellung kommt ferner der weit vorne gelegenen und spät auftretenden Labialscheibe und vielleicht auch der Humerusscheibe zu; diese beiden Scheibenpaare scheinen bei *lsd/—* bemerkenswert wenig geschädigt.

3. Die mikroskopischen Phäne von *lsd*

Nachdem wir uns mit der „grob morphologischen" Untersuchung der im Binokular sichtbaren Strukturen der *lsd/—* -Larve vergleichend auseinandersetzten, wenden wir uns im folgenden den mikroskopischen Strukturen zu. Unter diesen fallen bei *lsd/—* als abnorm auf: *a)* die Kerngrösse in manchen echt larvalen Organen; *b)* die Imaginalscheiben in ihrer inneren Feinstruktur (Histologie); *c)* Imaginalringe (Anlagen der imaginalen Speicheldrüse und des Hinterdarms).

a) *Die Kerngrösse in „larvalen" Organen.*

Beim Durchmustern von Schnittpräparaten von *lsd/—* -Larven fällt auf, dass einige typisch larvale Organe eine gegenüber normalen Kontrollen *(M5/—)* verkleinerte Kerngrösse aufweisen. Für den Vergleich der Kerngrösse wurden die Kerne der larvalen Speicheldrüsen sowie der Ringdrüsen-Hauptzellen herausgegriffen.

Ein abnorm kleines Organ, wie die *lsd*-Speicheldrüse es ist, kann bedingt sein durch 1) verminderte Zellzahl, 2) abnorme Zell- und damit Kerngrösse; oder die Kombination beider, d.h. ungenügende Vermehrung in Verbindung mit geringerem Grössenwachstum der Zellen. Über die Zellenzahl wird später (S. 403 ff.) ausführlich berichtet; hier sei lediglich festgestellt, dass die Zellzahl an der Kleinheit der *lsd/—* Spdr. sicher nicht massgebend beteiligt ist.

Bereits auf den ersten Blick fallen die Kerne der *lsd/—* Spdr. durch ihre geringe Grösse auf. Da nun nicht nur Schnittpräparate, sondern auch fixierte Spdr.-Totalpräparate (nur leicht abgeflachtes Organ) für Kernzählungen (vgl. S. 403) sowohl für *lsd/—* als auch für normale Kontrollen vorlagen, konnte an diesen die Kerngrösse verglichen werden. Für eine exaktere Kerngrössenbestimmung wäre jedoch wünschenswert, Messungen nicht an fixiertem, sondern an lebendfrischem Material vorzunehmen. Immerhin waren letale sowie normale Kerne der genau gleichen Behandlungsweise (Fixierung mit Formol oder Carnoy) ausgesetzt worden.

An den Speicheldrüsen migrierender Larven (4-tägig) vitaler und letaler Genotypen wurden Messungen (Okularmikrometer) sowohl des längeren als des kürzeren Durchmessers der oval geformten Kerne durchgeführt, und zwar im distalen („sezernierenden") Drüsenbereich wie auch im proximalen („ausführenden"), dem Imaginalring und Ausführgang nahen, Teil (vgl. Abb. 12).

Der längere Durchmesser der *lsd*-Kerne erreicht nicht 15 µ (Mittelwert 13 ± 0,3 µ), während derjenige von *M5*/— und von Kernen des Sevelen-Wildstammes gut das doppelte beträgt (Mittelwert 28 ± 0,2 µ). Im kürzeren Durchmesser bleibt *lsd*/— in einer ähnlichen Proportionalität hinter Normal zurück (Mittelwert für *lsd*/— 8,0 µ; für *M5*/— und +/— 22,5 µ). Diese Verhältnisse gelten jedoch nur für den distalen („sezernierenden") Drüsenbereich.

In vitalen Spdr. weisen die Kerne zwischen distalem und proximalem Drüsenteil einen beträchtlichen Grössenunterschied auf. Ein solcher Unterschied ist bei *lsd*/— -Drüsen kaum nachzuweisen und daher ist im proximalen Drüsenteil der Grössenunterschied zwischen *lsd*/— und vitalen Kernen weniger ausgeprägt.

Grob (1952) stellte fest, dass die *lgl*/*lgl*-Kerne bedeutend kleiner sind als die der Kontrollen (Mittelwerte für sezernierenden Bereich 9,66 + 0,32 µ für männliche *lgl*/*lgl*, 22,75 ± 0,27 µ für *lgl*/*Cy*). Ausserdem fiel ihm der äusserst geringe Grössenunterschied zwischen den Kernen des sezernierenden und des leitenden Drüsenbereiches bei letalen Individuen auf. Dies deutet er als ungenügenden Entwicklungsgrad der letalen Speicheldrüse, denn auch bei den jüngeren Larvenstadien normaler Individuen sind die Grössenunterschiede der Kerne dieser beiden Drüsenzonen wenig ausgeprägt. Ausserdem stellte er eine Zunahme der Kerngrösse bei überlebenden Larven fest. Im wesentlichen gelten diese Befunde und Deutungen auch für *lsd*.

Für die Kerne der Ringdrüsen-Hauptzellen finden wir beim Normalen *(M5*/—, +/—*)* Durchmesser, die zwischen 10 und 16,5 µ variieren (Mittelwert 14 ± 0,4 µ); die *lsd*/— -Kerne dagegen messen zwischen 7 und 12 µ (Mittelwert 10 ± 0,5 µ). Scharrer und Hadorn (1938) geben für ihre Kontrollen 10—15 µ, für *lgl*/*lgl* dagegen 7—10 µ an.

Ausserdem wurden auch die Kerne des Corpus allatum, das in Ringdrüsen-Präparaten mit zu finden ist, jedoch kein typisch larvales Organ darstellt, berücksichtigt. Hier betragen die Kern-

durchmesser bei *M5*/— zwischen 6 und 10 μ, die von *lsd*/— zwischen 4 und 6,5 μ. Ein Grössenunterschied ist somit auch hier festzustellen, der allerdings geringer ist als bei den grösseren Hauptzellen. Erinnert sei an SCHARRER und HADORN's gegenteiligen Befund, wonach bei *lgl*/*lgl* die Corpus allatum-Zellen von normaler Grösse sind (vgl. auch S. 383).

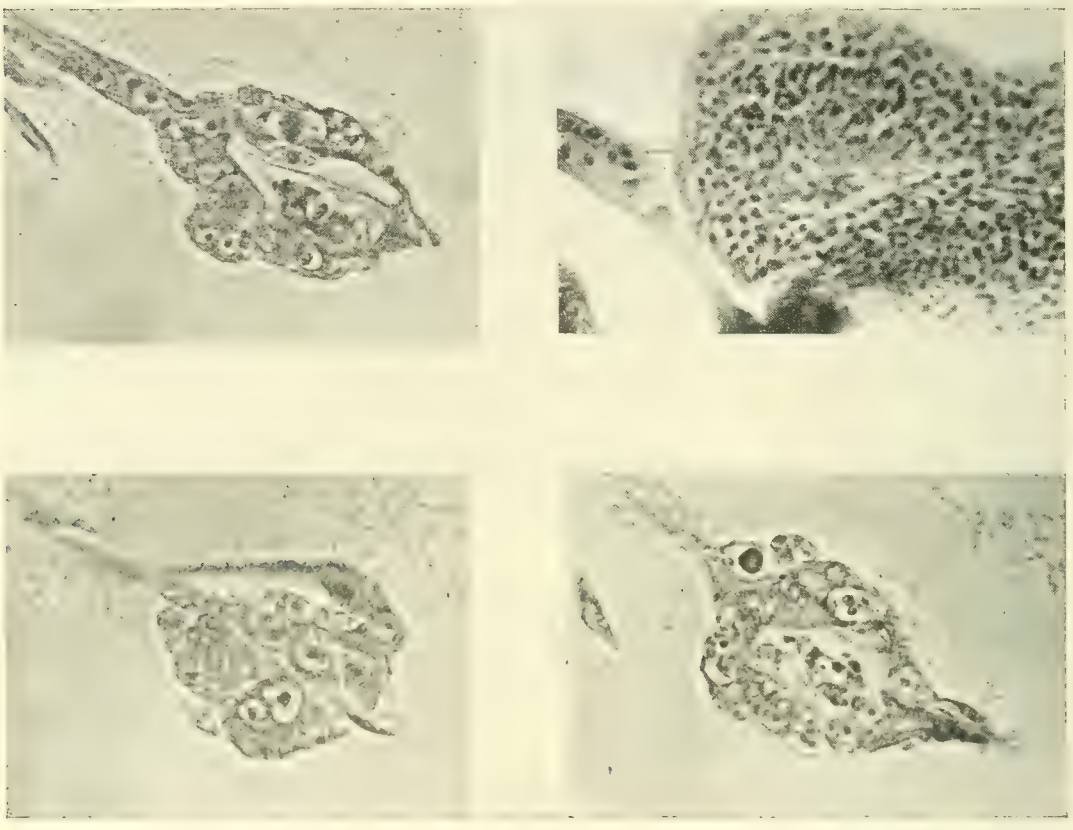


ABB. 24.

Links und unten rechts: drei Schnitte durch die Augenscheibe einer *lsd*-Larve (4-tägig). Carnoy fixiert, frontal 6 μ geschnitten, Hämalaun-Eosin gefärbt. Phasenkontrast, gegen 500 mal vergrössert. Rechts oben zum Vergleich ein Frontalschnitt durch eine *M5*-Scheibe (gleiche Vergrösserung).

b) *Zur Histologie der Scheibenrudimente.*

In ausgeprägtem Gegensatz zu den Kernen in larvalen Organen von *lsd*/— stehen die Kerne der letalen Kümmerscheiben. Normalerweise sind Imaginalscheiben-Zellen klein mit kleinen, runden Kernen, die sich gut anfärben lassen; bei *lsd* aber sind die Kerne und damit Zellen derart übermässig gross, dass man beim Betrachten von Schnittpräparaten zunächst Mühe hat, die Imaginalscheiben

überhaupt als solche zu erkennen. Abb. 24 zeigt drei Frontalschnitte durch die Augenscheibe einer 4-tägigen *lsd*/—-Larve; ausserdem einen entsprechend geführten Schnitt durch eine gleichalterige Scheibe von *M5*/—. Bei *lsd*/— erkennt man stark gequollene, blasige Gebilde, die um das Lumen der Scheibe herum gruppiert sind. Es handelt sich hier nach unserer Interpretation um geblähte Zellkerne, deren Volumen unmässig aufgetrieben ist, wobei das Zellplasma weitgehend verdrängt ist.

Diese „Blasenkerne" der 4-tägigen *lsd*-Larve zeigen in einem Hof von wasserklarer Karyolymphe, der kräftig begrenzt ist — indem hier Kernmembran und Zellwand zusammenfallen — eine bis mehrere Ansammlungen verklumpten Materials, über dessen Natur (Nucleolen, Heterochromatin oder Euchromatin) Spekulationen verfrüht sind. Bereits bei den Scheiben 3-tägiger Larven bahnt sich diese pathologische Blähung der Zellkerne an.

c) *Imaginalringe.*

Wiederum andersartig und ebenso charakteristisch vom normalen abweichend sind die Zellen und Kerne der Imaginalringe — jener imaginalen Primordien, von denen aus der Grossteil des imaginalen Verdauungstraktes aufgebaut wird. Von der ganzen Reihe von Imaginalringen, die an bestimmten Stellen längs des larvalen Verdauungstraktes gelegen sind, wurden nur zwei in Betracht gezogen: der Imaginalring der Speicheldrüse, der an deren Ausführgang gelegen ist (vgl. Abb. 12) sowie der Imaginalhalbring für den vorderen Hinterdarm, der dicht hinter der Einmündungsstelle der Malpighischen Gefässe in den Hinterdarm liegt.

Bei *lsd*/—-Larven sind beide Imaginalringe zu erkennen als bandförmige Ansammlungen kleiner Kerne; aber anstatt der schönen, gleichmässigen, reihenweisen Anordnung, wie sie die Kontrollen aufweisen, sind die letalen Ringe ausgezeichnet durch eine völlig ungeordnete Verteilung der Kerne. Die Kerne selbst sind klein, länglich zugespitzt anstatt rundlich wie in den Kontrollen und zeigen eine Form der Pyknose.

Wiederum liegt der Vergleich mit den Verhältnissen bei *lgl* nahe, denn auch dort „ist die Zahl der Kerne vermindert, die Kerne sind auch kleiner als im normalen Imaginalring. Ihre Anordnung ist nicht regelmässig, der zelluläre Aufbau des Ringes ist lockerer" (Grob 1952).

4. Zusammenfassende Charakterisierung des Schädigungsmusters

a) *Schädigungsgrad.*

Im folgenden versuchen wir, eine gewisse Ordnung in die Vielgestaltigkeit der Organschädigungen bei *lsd*-Larven zu bringen. Wir können die Organe nach dem absoluten Grade ihrer Geschädigtheit gliedern. Eine solche (absolute) „Stufenleiter der Organschädigungen" ist in Tab. 9 versucht auf grund der Normalitätsindices einiger linearer Organmasse. Aus der Tabelle geht klar hervor, dass bei *lsd*/— die Imaginalscheiben im allgemeinen weit mehr in Mitleidenschaft gezogen sind als Strukturen des „larvalen Organismus"; gilt doch allgemein für Imaginalscheiben, dass ihr Wachstum über den 2-tägigen Normalzustand nicht hinauskommt. Sonderstellungen nehmen ein: die Genitalscheibe, mit ihrem relativ geringen Schädigungsgrad (um 50%) sowie eigentümlichen Wachstumsmuster, und die Labialscheibe, die selbst unter larvalen Organen als bemerkenswert weit gediehen auffällt.

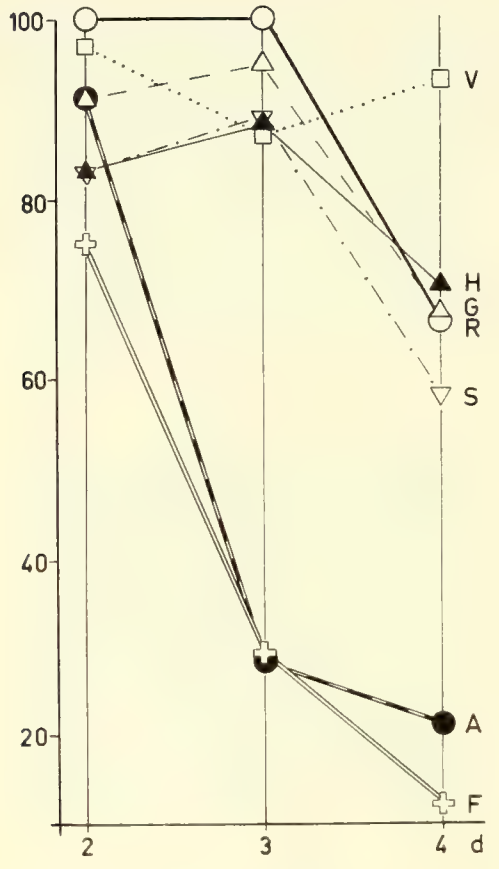


Abb 25.

Verlauf der „Normalitätsindices" für lineare Masse einiger larvaler Organe und imaginaler Primordien von *lsd*/— (2., 3. und 4. Tag, d). Die berücksichtigten Organe sind: A Augenscheibe (Breite), F Flügelscheibe (Länge), G Gehirn (Breite), H Hoden (Länge), R Ringdrüse (Schenkelbreite), S Speicheldrüse (Länge), V Verbundganglion (Länge).

Unter larvalen Organen ausgeprägten Typs (mit polytänen Riesenkernen) gibt es verschiedene Stufen der Geschädigtheit: gar keine (Malpighische Gefässe), solche mittleren Grades (Ringdrüsen-Hauptzellen) und solche beträchtlichen Ausmasses (Speicheldrüsen).

b) *Anormogenese.*

Am Ende des zweiten Tages nach Eiablage können auf grund der Färbung der Malpighischen Gefässe erstmals die *lsd*-Genotypen von ihren nicht-letalen Geschwistern unterschieden werden. Bei *lgl* (Gloor 1943, Grob 1952) wurden auf diesem Stadium noch keine morphologischen Unterschiede zwischen letal und normal gefunden, d. h. die „phänokritische Phase" wird für *lgl* erst später (zwischen zweitem und drittem Tag) erreicht. *lsd* überrascht nun dadurch, dass sich bereits am zweiten Tage einzelne Organgrössen letaler und normaler Larven deutlich voneinander abheben. Möglicherweise beginnt bei *lsd* die Anormogenese bereits beim Schlüpfen des Eilärvchens. Die einzige Ausnahme im Verhalten der *lsd*-Organe zeigt die Ringdrüse, deren Anormogenese erst im Laufe des dritten Larvenstadiums einsetzt.

Tabelle 9

Stufenleiter der Schädigungsgrade (SG) einiger Organe und Primordien von lsd/— *auf grund linearer Masse an 4-tägigen Larven. Schädigungsgrad = 100 minus Normalitätsindex (NI)*

Organ (Mass)	NI	SG
Flügelscheibe (Länge)	12	88
Augenscheibe (Breite)	21	79
Beinscheibe (Länge)	ca. 25	ca. 75
Genitalscheibe (Länge)	54	46
Speicheldrüse (Länge)	58	42
Ringdrüse (Schenkelbreite)	66	34
Gehirn (Breite)	67	33
Hoden (Länge)	70	30
Labialscheibe (Länge)	78	22
Verbundganglion (Länge)	93	7
Malpighische Gefässe	100	0
Darmtrakt	100	0

Auf Abb. 25 sind die Normalitätsindices für die wichtigsten geprüften Masse graphisch zusammengestellt (lineare Messwerte für 2-, 3- und 4-tägige Organe). Sehen wir vom Verlauf der Ringdrüsen-Anormogenese ab, so geht aus Abb. 25 hervor, dass es einen „larvalen" sowie einen „imaginalen" Anormogenese-Typ von *lsd*/— gibt: bei 2-tägigen sind die Indices gleichartig, in ähnlichem

Masse gegenüber normal herabgesetzt; doch mit 3 Tagen zeichnet sich ein deutlicher Unterschied ab: während sich die Normalitätsindices der larvalen Organe und des Hodens in ähnlichem Rahmen halten oder sich vielleicht noch etwas verbessern, ist bei den Normalitätsindices der untersuchten imaginalen Primordien ein rapider Abfall festzustellen, der zwischen 2. und 3. Tag am stärksten ist. Anderseits ist zwischen 3. und 4. Tage der Abfall der Kurve für larvale Organe stärker als für imaginale Primordien. Eigentümlich ist der Verlauf der Anormogenese des Verbundganglions, der umgekehrt als bei den übrigen larvalen Organen verläuft.

c) *Zur Konstanz des Schädigungsmusters.*

Bei Untersuchungen des Wirkungsmusters einer Mutante, die sich über längere Zeiträume hinweg erstrecken, besteht immer die Möglichkeit, dass der Phänotyp (und somit das Wirkungsmuster) einer Änderung unterliegt. Entsprechend können bei Letalfaktoren sowohl Verschiebungen der Letalphase (vgl. Hadorn 1959 und S. 364) wie auch Veränderungen im Schädigungsmuster auftreten.

Als Beispiel erwähnen wir Shatoury and Waddington (1957), deren Letalfaktor *„lethal no imaginal buds" (l-nib)* zunächst (in seinem „ersten Phänotyp") dem unsrigen *(lsd)* verblüffend glich. Dieser geschlechtsgekoppelte Faktor *l-nib* zeigte jedoch innerhalb relativ kurzer Zeitspanne drei verschiedene, deutlich voneinander abgesetzte Phänotypen, die mit „Phasenverschiebung" allein nicht befriedigend erklärt sind.

Der erste (im Februar 1953 beobachtete) Phänotyp wies eine *L/Pr*-Grenzletalität auf (mit allerdings völlig pupaler Letalität) und zeigte Larvenmerkmale, die stark an *lsd* erinnern: Kleinheit der Larven, ungewöhnlich kleine Hoden, Imaginalscheiben entweder völlig abwesend oder winzig klein. Nachdem nun infolge von Männchen-Knappheit *M5*-Männchen aus anderem Stamm zugegeben worden waren, änderte sich der Phänotyp von *l-nib* schlagartig („2. Phänotyp", Januar 1955): die Letalen sind jetzt nie-puparisierende Zwerglarven, die unmittelbar nach der zweiten Larvenhäutung zu migrieren anfangen; sie sterben als „translucid" aufgequollene Zwerglarven mit zerknitterten, gebrochenen Tracheen. Im „dritten Phänotyp" endlich (Sommer 1956) treten im Enddarm der Larven schwarze Tumoren auf; Imaginalscheiben sind nun plötzlich vorhanden, jedoch kleiner als normal; sie degenerieren zur Zeit der effektiven Letalphase (im mittleren dritten Larvenstadium).

Im Gegensatz zu *l-nib*, der sich somit als extrem wandelbarer Letalfaktor herausstellt, ist *lsd* als ein sehr „stabiler" Faktor zu

betrachten, dessen Expressivität und Phasenspezifität sich über eine Zeitspanne von 5 Jahren nicht geändert hat (S. 365).

V. Die Kernzahl der Speicheldrüsen

Für die Analyse des Wirkungsmusters eines Letalfaktors sind jene Merkmale von besonderem Wert, die zu einer bestimmten, bekannten Zeit festgelegt (determiniert) werden. So ist die Kernzahl der larvalen Speicheldrüse (Spdr.) ein Merkmal mit sehr frühzeitiger Determination, denn diese Zahl wird bereits im Embryonalleben festgelegt und ändert sich im Verlaufe des Larvenlebens in typisch larvalen Organen mit polytänen Kernen nicht mehr. Sollte es uns nun gelingen, einen Einfluss der *lsd*/— Konstitution auf die Kern-, d. h. Zellzahl der Spdr. festzustellen, so erbringen wir hiermit den Nachweis einer bereits embryonalen Auswirkung des Faktors *lsd*, für dessen Schädigungsmuster wir bisher eine larvale Genese nachweisen konnten.

1. Methodik

Nachdem Quetschpräparate mit Karminessigsäure für exakte Kernzählungen nicht genügten, ergab eine Fixierung mit Formol und Färbung mit Feulgen sehr schöne Resultate; allerdings bleichen die Präparate im verwendeten wässrigen Faure-Einschlussmittel rasch aus, was für eine Vearbeitung grösseren Materials ungünstig ist, besonders da *lsd*/— -Kerne sehr klein sind (vgl. S. 396-7) und sich ohnehin nur schwach anfärben. Deshalb wurde die Feulgenfärbung durch Gomori's Hämatoxylin ersetzt (nach Melander und Wingstrand 1953); diese Färbung hat den Vorteil, dass sie nicht nur DNA, sondern auch RNA anfärbt und gegenüber störenden Einflüssen verschiedenster Art weniger heikel ist. Zudem ist die Farbe völlig lichtecht. Für serienmässige Arbeit bewährte sich folgendes „Massenverfahren": Die heraussezierten Spdr. werden auf Deckgläschen aufgezogen, durch kurzes Erhitzen festgeklebt, mit Alkohol-Essigsäure fixiert und danach hydrolysiert, zunächst bis 12 Std. lang kalt, anschliessend 6 Min. lang bei 60° C. Nun wird bei dieser letztern Temperatur 40 Min. lang in Gomori's Hämatoxylin gefärbt, anschliessend differenziert und gewässert.

Mit einiger Übung lässt sich die Kernzahl unter dem Mikroskop, ohne messtechnische Hilfsmittel, leicht erfassen; die Zählfehler betragen höchstens ± 2 Kerne pro Drüsenschenkel. Den späteren Berechnungen liegt jeweils die Summe der Kernzahlen beider Schenkel eines Drüsenpaares zugrunde. Eine Verwechslung von letalen mit vitalen Drüsen ist doppelt erschwert: erstens sind die *lsd*/— -Kerne

sehr auffällig kleiner als die *M5*/— oder +/— Kerne; zweitens trägt jede Spdr. das „Signalement" ihres Genotyps im Imaginalring mit sich — bei vitalen Genotypen einen breiten Kragen deutlicher kleiner Kerne, bei *lsd*/— einen charakteristisch missgestalteten Imaginalring (vgl. S. 399).

2. Komponenten der Variabilität

Um Anhaltspunkte zu gewinnen über die Ursachen der gefundenen, beträchtlichen Variabilität der Kernzahlen wurden die Versuche so angelegt, dass die einzelnen möglichen Variabilitätsfaktoren isoliert werden konnten. In Frage kommen zunächst vier Faktoren:

möglicher Einfluss	*Methode der Erfassung*
a) Einfluss des Genotyps *lsd*/— bzw. *M5*/—	Vergleich innerhalb Geschwisterschaften
b) Einfluss des mütterlichen Genotyps	Einzelhaltung in Pärchenzuchten
c) Alter der Mutter	Vergleich von frühen und späten Gelegen derselben Mutter
d) Temperatur	Parallelversuch bei verschiedenen Eiablage-Temperaturen

Um auf diese Faktoren einzeln prüfen zu können, wurden Einzelpärchen in Glastuben gehalten und deren Nachkommenschaft zur Gewinnung von Präparaten benützt. Die Elterntiere konnten nochmals umgesetzt, ev. bei veränderter Temperatur erneut zum Ablegen gebracht werden. Es war allerdings darauf zu achten, dass wirklich die Ablage selbst bei der betreffenden Versuchstemperatur erfolgte, da ja die Spdr.-Kernzahl bereits im Embryonalleben festgelegt wird.

Tabelle 10

Kernzahlen von Speicheldrüsen, wie sie in 10 Einzelpaarzuchten des Sevelen-Wildstammes erhalten wurden

Tubus = Elternpaar	Anzahl Tiere = Drüsenpaare	mittlere Kernzahl pro Drüsenpaar	Extremwerte
1	7	275,0 ± 6,1	256—300
2	11	268,8 ± 6,2	243—312
3	11	276,5 ± 6,8	239—313
4	7	263,0 ± 6,5	236—285
5	5	259,0 ± 3,8	248—268
6	10	287,4 ± 6,1	263—324
7	12	269,5 ± 5,4	228—296
8	8	263,0 ± 3,0	256—280
9	11	289,7 ± 3,4	275—313
10	9	272,7 ± 5,0	245—297

3. Ergebnisse

Einflüsse verschiedener innerer und äusserer Faktoren auf die Spdr.-Kernzahl zeigen die folgenden drei Versuche auf: Zunächst wurden die Kernzahl-Verhältnisse beim Sevelen-Wildstamm untersucht (a); es folgte eine vergleichende Untersuchung an Geschwisterschaften von *lsd*/— und *M5*/— unter gleichzeitiger Prüfung des Einflusses des Elternalters (b); zuletzt kam ein Versuch, bei dem die Einflüsse zweier verschiedener Ablagetemperaturen parallel zueinander geprüft wurden (c).

a) *Versuch am Sevelen-Wildstamm (Temp. 25° C, Feulgen-Färbung).*

Zehn Tuben, je mit einem Elternpärchen besetzt, lieferten jedes eine Anzahl Larven für die Zählung von Spdr.-Kernen. Es wurde ein Eindruck gewonnen von der Höhe der Spdr.-Kernzahl in normalen Spdr. sowie von der Streuung. Das Gesamtmaterial ist in Abb. 26 als Frequenz-Histogramm aufgetragen, verteilt auf elf Klassen.

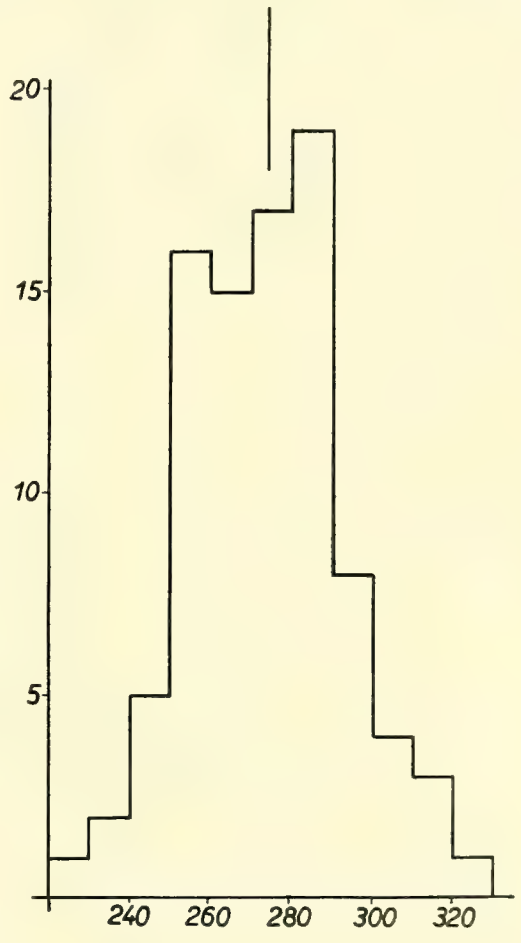


Abb. 26.

Häufigkeitsverteilung der Kernzahlen in 91 Drüsenpaaren des Sevelen-Wildstammes. Abszisse: Klassengrenzen mit Unterschieden von je 10 Kernen, z. B. 1. Klasse 220—229, letzte 320—329 Kerne. Die Extremwerte betragen 228 und 324 Kerne. Ordinate: Anzahl Drüsenpaare je Kernklasse. Arithmetischer Durchschnitt (273,7 Kerne) angegeben durch Vertikalstrich.

Die Häufigkeitsverteilung könnte sehr wohl eine normale sein, jedoch ebensogut eine Abweichung von der Normalität andeuten; so könnten dem Histogramm folgende Verteilungen zugrunde liegen: 1) eine zweigipflig symmetrische, 2) eine eingipflig symmetrische, abgeflacht kurtotische; 3) eine asymmetrische („skewed") mit dem häufigsten Wert rechts vom Durchschnitt.

Ob die Verteilung normal ist oder ob einer dieser drei andern Fälle zutrifft, ist aus diesem beschränkten Material allein nicht zu entscheiden.

In Tab. 10 führen wir die Mittelwerte, mittleren Fehler und Extremwerte aus den 10 einzelnen Tuben auf, die den einzelnen Elternpaaren entstammen. Die Tabelle zeigt, dass innerhalb der gesamten Streubreite (Abb. 26) die Nachkommenschaft eines einzelnen Weibchens nur einen bestimmten (höheren oder tieferen) Ausschnitt realisiert. Mit diesem Versuch wurde somit ein erster Nachweis erbracht für die Bedeutung des Eltern-Einflusses auf die Höhe der Speicheldrüsen-Kernzahl, der als Einfluss der Mutter gedeutet wurde.

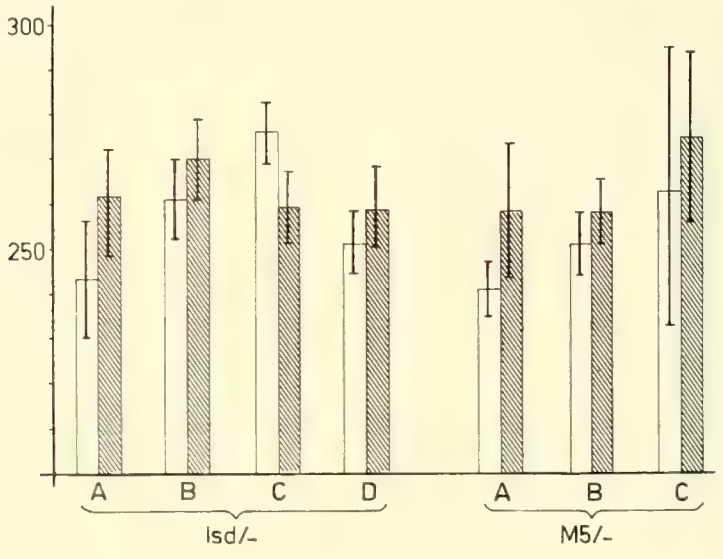


Abb. 27.

Kernzahlen der Speicheldrüsen von *lsd*/— (links) und *M5*/— (rechts) bei der Zuchttemperatur 25° C. Dargestellt sind Geschwisterschaften aus je einem frühen (leere Säulen) und einem späten Gelege (schraffiert) der Elternpaare A—D. Die Säulen entsprechen Mittelwerten der Kernzahlen; Striche auf Säulen geben t mal mittleren Fehler des Mittelwertes an (5% Irrtumswahrscheinlichkeit).

b) *Versuch zur Prüfung des Einflusses des Elternalters in Geschwisterschaften von* lsd/— *und* M5/— *(25° C, Feulgen-Färbung).*

In serienmässigen Auszählungen scheint zwischen *lsd*/— und *M5*/— kein Unterschied der Kernzahl zu bestehen. In einem grösseren Versuch wurden die Verhältnisse näher analysiert: Einzelpärchenzuchten wurden in Tuben gehalten; nachdem in jedem Tubus Nachzucht erzielt war, wurde ein und dasselbe Elternpärchen in einen neuen Tubus umgesetzt, dessen Nachzucht wiederum auf Spdr.-Kernzahl geprüft wurde. Ein Vergleich der Werte der früh und der später erfolgten Ablage lässt eine

Aussage zu über den Einfluss des Elternalters, namentlich das der Mutter, auf die erreichte Speicheldrüsen-Kernzahl.

Abb. 27 veranschaulicht die erhaltenen Werte, getrennt für *lsd*/— (linke Hälfte) und *M5*/— (rechte Hälfte; *lsd*/— und *M5*/— -Tiere entsprechender Buchstaben sind Brüder, einem und demselben Elternpaar — A bis D — entstammend). Aus der Abbildung geht hervor, dass zwischen früh und spät Abgelegten (d. h. von jüngeren bzw. älteren Müttern) ein deutlicher „trend" nach steigender Kernzahl nachzuweisen ist, der für die beiden Genotypen *(lsd*/— und *M5*/—*)* gleichsinnig verläuft: bei früheren Gelegen ist eine tiefere, bei späteren eine höhere Kernzahl festzustellen (eine Ausnahme macht hier nur *lsd*/— des Elternpaars C). Wir haben einen „Verschiebungseffekt" vor uns im Sinne einer besseren Leistung mit zunehmendem Elternalter (vgl. S. 363), der die beiden Genotypen *(lsd*/— und *M5*/—*)* gleichsinnig trifft.

c) *Versuch mit Geschwisterschaften zur Prüfung eines Temperatur-Einflusses (Ablage-Temperaturen 25 und 18° C, Gomori-Färbung).*

Beim Umsetzen der Elternpärchen in frische Tuben war in einigen Fällen versuchsweise ein Temperaturwechsel von 25° C auf 18° C vorgenommen worden. Die wenigen Vorversuche ergaben für *lsd*/— keinen Unterschied zur Vergleichstemperatur, für die *M5*/— -Brüder dagegen einen starken Anstieg der Kernzahl: rührte nun dieser Anstieg von höherem Elternalter her oder hatte er etwas mit der veränderten Versuchstemperatur zu tun ? Um diese Frage zu klären, wurde ein grösserer Versuch mit *lsd*/— und *M5*/— Geschwistern aus Pärchenzuchten bei verschiedenen Temperaturen, 25° C und 18° C, angesetzt. Für die Auswertung wurden die Nachkommenschaften fünf verschiedener Weibchen berücksichtigt; von jedem dieser Weibchen wurden wiederum je 2 Gelege verwendet, wovon das eine bei 18° C, das andere bei 25° C zur Ablage kam. Dabei wurde mit der Reihenfolge der Temperaturen alterniert, indem je die Hälfte der Gelege vorerst bei der einen, daraufhin bei der andern Temperatur abgelegt wurden. Durch dieses Austauschverfahren wurde ein Erfassen des Faktors Temperatur möglich, d.h. es wurde verhindert, dass das Mutteralter einen Temperatur-Effekt vortäuschte.

Das Ergebnis dieses Versuchs wird in Abb. 28 und Tab. 11 wiedergegeben. Aus den Darstellungen ist zu ersehen, dass die Spdr.-Kernzahl der beiden Genotypen auf verschiedene Temperaturen deutlich unterschiedlich reagiert: bei 18° C liegen die *M*/*5*— -Werte deutlich höher als die *lsd*-Werte, bei 25° dagegen tritt kein

klarer Unterschied zutage. Während sich somit die Temperatur auf *lsd*/— kaum auszuwirken scheint, zeigt *M5*/— eine deutliche Reaktion auf Temperaturänderung in dem Sinne, dass bei 18° C die Zellzahl eine höhere ist. Diese reaktive Plastizität des *M5*/— -Genotyps scheint bei *lsd*/— zu fehlen. Interessant ist allerdings, dass auf den Umwelteinfluss „Elternalter" der Genotyp *lsd*/— ganz gleichartig wie *M5*/— mit einer Vermehrung der Zellen zu reagieren vermag (Versuch b).

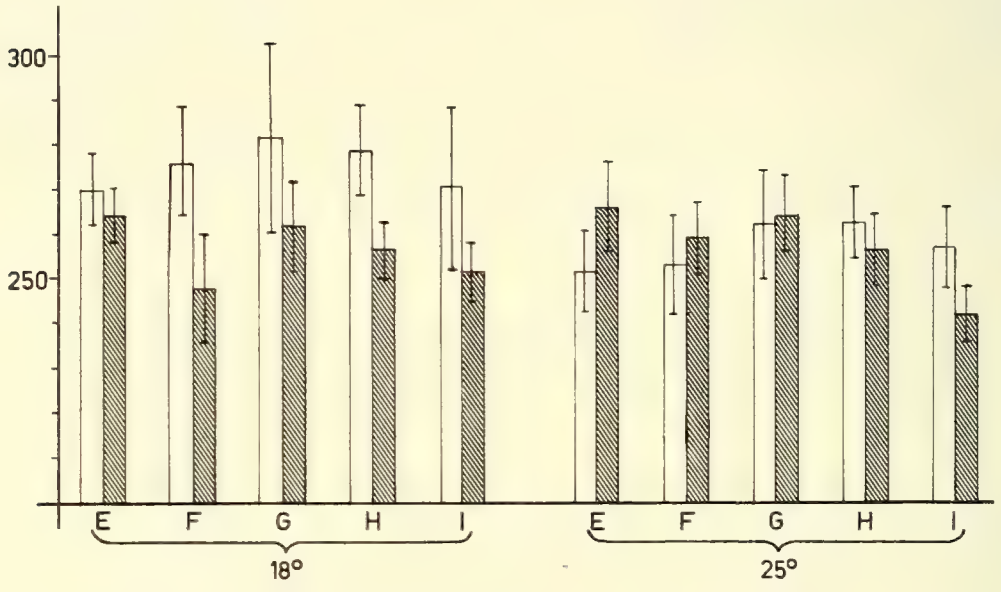


Abb. 28.

Unterschiedliches Verhalten der Speicheldrüsen-Kernzahl von *lsd*/—(schraffierte Säulen) im Vergleich mit *M5*/— (leer) bei verschiedener Temperatur: 18° C (links) und 25° C (rechts). Das Material stammt von fünf Elternpaaren (E bis I). Die Säulen stellen Durchschnitte der Kernzahlen dar; die Striche auf Säulen entsprechen den mittleren Fehlern der Mittelwerte, multipliziert mit t (für 5% Irrtumswahrscheinlichkeit).

Die in Abb. 28 dargestellten Ergebnisse wurden einer Streuungszerlegung unterworfen, wobei die beiden Genotypen *M5*/— und *lsd*/— getrennt behandelt wurden (Tab. 12 und 13). Aus Tab. 12 ist ersichtlich, dass der *M5*/— -Genotyp auf Temperaturunterschiede empfindlich reagiert, während sich anderseits ein Mutter-Einfluss nicht wesentlich manifestiert. Dagegen zeigt Tab. 13, dass der *lsd*/— -Genotyp, wie schon aus Abb. 28 ersichtlich, vom Temperatur-Unterschied unbeeinflusst bleibt. Dagegen äussert sich bei *lsd*/— ein Mutter-Einfluss, der mit einem F von 6,7 hoch gesichert ist.

Tabelle 11

Durchschnittswerte für Speicheldrüsen-Kernzahlen, gesamthaft für den Versuch 3 berechnet, eingeteilt nach Genotypen und Temperaturen (vgl. Abb. 28). n = Gesamtzahlen ausgezählter Drüsenpaare, $\bar{x}$ = durchschnittliche Kernzahl pro Drüsenpaar

	18° C		25° C	
Genotyp	n	$\bar{x}$	n	$\bar{x}$
M5	48	275,44 ± 2,31	52	259,83 ± 2,21
lsd	63	255,79 ± 1,72	65	258,23 ± 1,95

Tabelle 12

Streuungszerlegung für den M5/— *-Genotyp*

Streuungsquelle	Freiheitsgrade	Durchschnittsquadrat
zwischen Müttern	4	579,8
zwischen Temperaturen in Müttern	5	1418,8
zwischen Larven in Temperaturen und Müttern . . .	90	241,2
Mutter-Einfluss	$F_{4,90} = 2{,}404$	nicht gesichert
Temperatur	$F_{5,90} = 5{,}882^{**}$	hoch gesichert ($p \leqq 1\%$)

Tabelle 13

Streuungszerlegung für den lsd/— *-Genotyp*

Streuungsquelle	Freiheitsgrade	Durchschnittsquadrat
zwischen Müttern	4	1211,64
zwischen Temperaturen in Müttern	5	275,60
zwischen Larven in Temperaturen und Müttern . . .	118	180,52
Mutter-Einfluss	$F_{4,118} = 6{,}712^{**}$	hoch gesichert
Temperatur	$F_{5,118} = 1{,}527$	nicht gesichert

Ein Mutter-Einfluss beim *lsd*/— -Genotyp wird auch deutlich, wenn man die Kernzahl in Beziehung setzt zur Thoraxlänge der Mutter (Abb. 29). Bei steigender Thoraxlänge und damit steigender Körpergrösse der Mutter sinkt die durchschnittliche Kernzahl der *lsd*/— -Nachkommen sowohl bei 18° C als auch bei 25° C (Abb. 29, unten). Eine solche Beziehung scheint dagegen bei *M5*/— völlig zu fehlen (Abb. 29, oben), was wiederum mit dem Befund der Streuungszerlegung übereinstimmt. Damit ist eine Möglichkeit aufgedeckt, wie sich ein Mutter-Einfluss manifestieren könnte, nämlich über die Körpergrösse der Mutter. Ob bei dem in der Streuungszerlegung nachgewiesenen Mutter-Einfluss noch andere Merkmale eine Rolle spielen, wissen wir nicht. Auch ist es ungewiss, ob der Mutter-Einfluss genetischer oder modifikatorischer Natur ist.

4. Diskussion der Ergebnisse über Kernzahlen der Speicheldrüsen

Die Ermittlung der genauen Kernzahl (= Zellzahl) der Spdr. von *lsd*-Larven im Vergleich mit Kontrollen war deshalb interessant, weil die Zahl polytäner Larvenkerne bereits embryonal endgültig festgelegt wird; somit deutet ein Unterschied in dieser Zahl auf frühzeitige Wirkung des Letalfaktors hin. Eine solche Frühwirkung konnte Grob (1952) für *lgl*/*lgl* tatsächlich nachweisen.

Von der Höhe der normalen, durchschnittlichen Kernzahl sowie der Streuung vermittelte der Wildstamm Sevelen einen Begriff (Versuch a). Das Material (91 Drüsenpaare) zeigte eine annähernd normale Verteilung (Abb. 26). Von der gesamten Streubreite liefern die 10 Elternpärchen nur gewisse, mehr oder weniger enge Ausschnitte, sodass ein elterlicher Einfluss auf die Spdr.-Kernzahl postuliert werden kann.

Zwei weitere Versuche galten den Verhältnissen bei *lsd*/— im Vergleich mit *M5*/— bei gleichem autosomalem Restgenom (Geschwisterschaften aus Pärchenzuchten). Zunächst zeigte sich kein wesentlicher Unterschied: Unter Standardbedingungen (25° C, gleiches Elternalter) stimmt die Kernzahl bei *M5*/— und *lsd*/— überein. Ferner weisen Larven aus späteren Gelegen der selben Mütter höhere Kernzahlen auf, sowohl bei *M5*/— als bei *lsd*/— -Larven (Abb. 27). Damit reagieren die beiden verglichenen Genotypen auf den Umweltfaktor „Elternalter" gleichsinnig.

Unterschiedlich verhielten sich die beiden Genotypen in einem Temperaturversuch, in dem 5 Elternpärchen bei 25° C und bei 18° C alternierend ablegten. Während nun *M5*/— die Kernzahl bei 18° C um 6,2% erhöht, bleibt diese bei *lsd*/— unverändert (Abb. 28, Tab. 11). Die Temperaturbedingte Erhöhung der Kernzahl bei *M5*/— kann als eine normale Reaktion betrachtet werden;

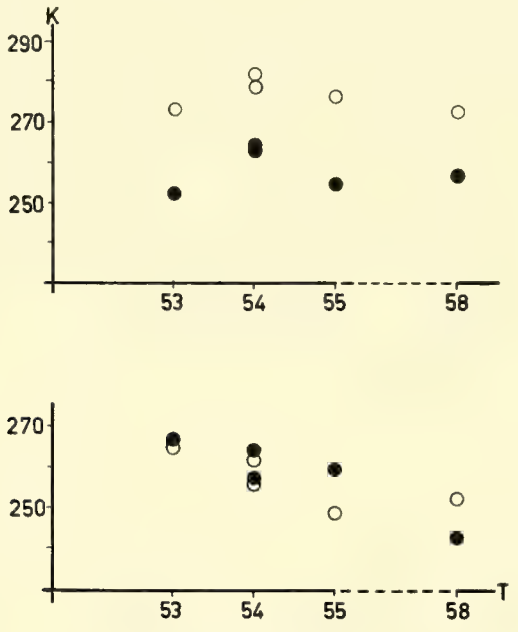


Abb. 29.

Kernzahl in Beziehung zur Thoraxlänge der Mutter bei *M5*/— (oben) und *lsd*/— (unten); schwarz die Daten für 25° C, weiss die für 18° C. Material des Versuches (c). Abszisse: Masseinheiten für Thoraxlänge (T) der Mutter (Teilstriche); Ordinate: Speicheldrüsen-Kernzahl (K).

dass sie bei der tieferen Temperatur eintritt, stimmt überein mit der Erwartung, dass bei verlangsamter Entwicklung mehr Zeit für Mitosen zur Verfügung steht. Anderseits besagt das starre Verharren von *lsd*/— auf der selben Kernzahl trotz verschiedener Temperatur, dass der Faktor *lsd* die Variationsmöglichkeit des Merkmals einschränkt.

Anders als der Temperatur-Einfluss wirkt sich die genetische Konstitution des Elternpärchens aus, denn die Kernzahl ist bei *M5*/— von einem elterlichen Einfluss unabhängig, bei *lsd*/— dagegen einem solchen Einfluss unterworfen. Dieser Eltern-Einfluss stellte sich nun (mindestens zum Teil) als Einfluss der Mutter heraus, indem die Kernzahl der *lsd*/— -Söhne umgekehrt propor-

tional zur Muttergrösse variiert (Abb. 29). Für den Befund, dass grosse Mütter bei Söhnen niedrige Kernzahlen, kleine Mütter umgekehrt hohe Kernzahlen bedingen, bietet sich die folgende, hypothetische Deutung: je grösser die Mutter, desto besser und auch schneller entwickeln sich die Eier und desto kürzer ist die für Mitoseschritte verfügbare Zeit.

Wir können somit Temperaturreaktion und Mutter-Einfluss auf einen gemeinsamen entwicklungsphysiologischen Mechanismus zurückführen, der allerdings von den beiden Genotypen verschieden gehandhabt wird. Eine Beziehung zur Muttergrösse tritt ja lediglich bei der *lsd*/— -Gruppe auf, die auf Temperaturänderung unempfindlich ist, während die *M5*/— -Brüder sich diesen beiden Streuungsquellen gegenüber gerade umgekehrt verhalten: empfindlich auf Temperatur, unempfindlich für den Mutter-Einfluss. Ob der für *lsd*/— gefundene Mutter-Einfluss rein modifikatorisch ist oder ob er im mütterlichen Genotyp verankert ist, bleibt dahingestellt.

Zusammenfassung

1. *letal scheiben defekt (lsd)* ist ein einfach mendelnder, völlig rezessiver, geschlechtsgekoppelter Letalfaktor von *Drosophila melanogaster*, hervorgegangen aus Mutationsversuchen mit Triazin. Seine Penetranz ist 100%, sein Locus liegt bei 1 — 17,9 ± 2,8 Morgan-Einheiten.

2. *lsd* wirkt phasenspezifisch. Seine Haupt-Letalphase liegt an der Grenze Altlarve/Präpuppe (spätlarval-präpupale Grenzletalität). Der larvale Anteil der Letalität variiert bezüglich Absterbezahl und -stadium; dagegen sterben die zur Puppariumbildung gelangten Letalen ausnahmslos als „Pseudopuppen". Eine embryonale Letalität wurde nicht gefunden. Die Letalphase erwies sich über einen Zeitraum von fünf Jahren hinweg als stabil.

3. Die Letalen puparisieren zwei Tage später als normale Kontrollen. Die Aussicht auf Puparisierung verbessert sich mit zunehmendem Mutteralter („Verschiebungseffekt"), verschlechtert sich durch gewisse Aussenfaktoren („crowding", Feuchtigkeit). Die letalen Altlarven sind kleiner als normale, wachsen aber während des Überlebens ein wenig weiter und nehmen über den normalen Puparisierungstermin hinaus Nahrung zu sich.

4. Das Wirkungsmuster von *lsd* ist ein ausgesprochenes „Schädigungsmuster". Für verschiedene Organsysteme, Organe und Primordien bestehen unterschiedliche Schädigungsgrade.

5. Die schwerwiegendsten Schädigungen wurden unter den Imaginalscheiben gefunden. Sehr stark betroffen sind Flügel-, Halteren-, Bein- und Augenantennen-Scheiben (linearer Schädigungsgrad der Augenantennenscheiben 79%, der Flügelscheiben 88%). Die Schädigung besteht bei diesen Scheiben in extremer Wachstumshemmung und früh einsetzender Degeneration (am 3. Tag). Weniger stark geschädigt sind Genital- und Labialscheiben. Die Genitalscheibe weist einen charakteristischen, abnormen Wachstumsverlauf auf, ihr Schädigungsgrad beträgt 50% (linear), ihre Gestalt ist abnorm. Die Labialscheiben zeigen lediglich leichte Wachstumshemmung (Schädigungsgrad 25%).

6. Für „larvale" Organe ist eine organspezifische Wachstumshemmung unterschiedlichen Grades kennzeichnend. Unter den „typisch" larvalen Organen mit polytänen Kernen gibt es solche ohne Anzeichen von Schädigung (Malpighische Gefässe), solche von mittlerem Schädigungsgrad (Ringdrüse) und auch ein stark gehemmtes Organ (die Speicheldrüsen). Eine ausgeprägte Wachstumshemmung zeigen auch die Hirnganglien; das Verbundganglion dagegen ist nur geringfügig betroffen, was zur Disproportionierung des Zentralnervensystems führt.

7. Die Hoden sind in mittlerem Grade (70% linear) geschädigt.

8. Die Anormogenese wurde für verschiedene Organe verfolgt: ein Entwicklungsverlauf mit anfänglich normaler Organgrösse und darauffolgender „phänokritischer Phase" wurde einzig für die Ringdrüse nachgewiesen, die erst spät (im Laufe des 3. Larvenstadiums) abnorm wird. Das Verbundganglion zeichnet sich durch ein „aberrantes" Wachstum aus. Alle übrigen untersuchten larvalen wie imaginalen Organe und Primordien sind bereits im Alter von 2 Tagen von den Kontrollgeschwistern unterscheidbar. Für larvale Organe und Hoden ist die Schädigung am 3. Tage nicht stärker als am 2. Es wird vermutet, dass ein Unterschied der Organgrösse letal/vital bereits beim Schlüpfen des Eilärvchens besteht, dass aber die Wachstumsraten bei vital und letal vorerst gleichartig sind.

9. An histologischen Defekten sind auffällig: *a)* die starke Verkleinerung der polytänen Kerne „typisch larvaler" Organe; *b)* die

frühzeitige Degeneration der Imaginalscheiben, bei welcher aufgeblähte Riesenkerne auftreten; *c)* die abnorme Ausgestaltung der Imaginalringe.

10. Die Kleinheit der *lsd*-Speicheldrüse ist nicht auf eine verminderte Zell- (= Kern-) zahl, sondern auf einen geringeren („juvenilen") Polytäniegrad der Kerne zurückzuführen. Die vergleichende Untersuchung der Spdr.-Kernzahl der Letalen, von *M5*-Kontrollgeschwistern und von Wildmännchen ergab folgende Befunde:

a) die Kernzahl der Spdr. untersteht einem elterlichen Einfluss, der als Mutter-Einfluss gedeutet wurde; *b)* auf den Umweltfaktor „zunehmendes Elternalter" reagieren *lsd*/— wie Kontrollgeschwister gleichsinnig mit einer Erhöhung der Kernzahl; *c)* auf verschiedene Temperaturen reagieren die *M5*/ — Kontrollen unterschiedlich: bei 18° C ist die Kernzahl um 6,2% höher als bei 25° C. Dagegen ist die Kernzahl der *lsd*-Larven bei 18° C und 25° C gleich.

Summary

« letal scheiben defekt » *(lsd)* is a new sex-linked lethal mutant of *D. melanogaster* which arose in experiments with triazine. It is recessive, fully penetrant, with locus at 1 — 17.9 ± 2.8 Morgans.

In its lethal action *lsd* is a larval/prepupal boundary lethal (Hadorn 1951). All larvae that reach puparium formation die as « pseudopupae » (Hadorn 1937). This phase specificity remained stable over five years. No embryonic lethality was found.

The number of puparia formed is enhanced by increasing parental age, and decreased by certain external factors (crowding, high humidity). *lsd* larvae are smaller and form puparia 48 hours later than controls.

lsd has a pronounced and complex pattern of damage (Hadorn 1948) The most severe defects are found in certain imaginal discs: wing, halter, leg, and eye-antennal. The genital disc is less strongly affected and the labial disc least of all.

For larval organs, the growth inhibition is variable but organ specific as follows: *(a)* salivary glands: severely damaged; *(b)* ring gland and testes: medium damage; *(c)* malpighian tubules and intestinal tract: devoid of damage; *(d)* central nervous system: disproportionate growth.

In a number of organs the development of abnormality was studied. Except for the ring gland and ventral ganglion, the larval organs and imaginal primordia are distinguishable from controls by their reduced size at the age of two days.

At the histological level characteristic defects are: *(a)* small size of polytene nuclei, *(b)* early degeneration of imaginal disc nuclei, *(c)* abnormal imaginal ring nuclei.

A comparative investigation of the number of salivary gland nuclei in *lsd*, *Muller-5* sib, and male wild type larvae led to the following findings: *(a)* cell number of the salivary gland is subject to a parental influence (interpreted as maternal); *(b)* increasing parental age results in increased nucleus number, in both *lsd* and *Muller-5* controls; and *(c)* two different temperatures bring about a differential reaction: at 18° C the controls show a slight rise in nucleus number as compared with 25°, but in *lsd* no difference is found for 18° and 25° C.

Résumé

« Letal scheiben defekt » *(lsd)* est un nouveau gène létal de la Drosophile, lié au sexe, complètement récessif et cent pour cent pénétrant. Son locus se trouve à 1 — 17,9 ± 2,8 unités Morgan.

Il agit de façon spécifique, bloquant le développement à la fin du stade larvaire ou au stade prépupe; toutes les larves atteignant ce dernier stade meurent en « pseudo-pupes » (Hadorn 1937). Cette létalité resta stable durant cinq ans. Il n'y a pas de létalité embryonnaire.

Le nombre de prépupes formées augmente avec l'âge des parents et diminue sous l'influence de certains facteurs extérieurs (surpeuplement, humidité). Les larves de *lsd* sont plus petites et se transforment en pupes avec un retard d'environ 48 heures.

Lsd agit de façon pléiotrope. Les dommages les plus graves affectent certaines ébauches imaginales: les disques de l'aile, de l'haltère, des jambes, des yeux et antennes. Le disque génital est atteint moins gravement et le disque labial est le moins touché.

Dans les organes larvaires les dégâts sont différents suivant les cas: *a)* glandes salivaires: lésion grave; *b)* anneau de Weismann et testicules: dommage moyen; *c)* tubes de Malpighi et intes-

tin: aucun dommage; *d)* système nerveux: croissance disproportionnée.

L'évolution des abnormités a été suivie dans un certain nombre d'organes. A part l'anneau de Weismann et la masse nerveuse ventrale, les organes larvaires comme les ébauches imaginales se distinguent des contrôles déjà à l'âge de deux jours par leur taille réduite.

Au niveau histologique les dégâts caractéristiques sont: *a)* petite taille des noyaux polytènes, *b)* dégénération des noyaux des disques imaginaux, *c)* noyaux anormaux dans les anneaux imaginaux.

Une étude du nombre des noyaux dans la glande salivaire, chez *lsd*, Muller 5 et sauvage, mène aux résultats suivants: *a)* le nombre des cellules de la glande salivaire est soumis à une influence parentale (supposée maternelle); *b)* avec l'âge des parents le nombre des noyaux augmente, chez *lsd* et les contrôles; *c)* les contrôles réagissent différemment sous deux températures: à 18° C le nombre des noyaux est un peu plus élevé qu'à 25° C. Par contre, *lsd* ne montre aucune différence à ces deux températures.

LITERATURVERZEICHNIS

Anders, G. and M. Schnitter, 1951. *A method for mass investigation in Drosophila eggs.* Drosophila Inf. Service 25.

Auerbach, Ch. 1936. *The development of the legs, wings, and halters in wild type and some mutant strains of Drosophila melanogaster.* Trans. Roy. Soc. Edinb. 58: 787-819.

Becker, H. J. 1957. *Über Röntgenmosaikflecken und Defektmutationen am Auge von Drosophila und die Entwicklungsphysiologie des Auges.* Zschr. f. indukt. Abst. u. Vererb. lehre 88: 333-373.

Chen, T. Y. 1929. *On the development of imaginal buds in normal and mutant Drosophila melanogaster.* Morph. 47: 135-199.

Chevais, S. 1944: *Le déterminisme de la taille de l'œil chez le mutant* Bar *de la Drosophile, 2e partie.* Bull. Biol. France et Belg. 78: 71-109.

Gloor, H. 1943. *Entwicklungsphysiologische Untersuchung an den Gonaden einer Letalrasse* (lgl) *von Drosophila melanogaster.* Rev. suisse Zool. 50: 339-394.

— 1945. *Zur Entwicklungsphysiologie und Genetik des Letalfaktors* crc *bei Drosophila melanogaster.* Arch. Jul. Klaus-Stiftg. 20: 209-256.

GROB, H. 1952. *Entwicklungsphysiologische Untersuchungen an den Speicheldrüsen, dem Darmtraktus und den Imaginalscheiben einer Letalrasse (*lgl) *von Drosophila melanogaster.* Zschr. f. indukt. Abst.- u. Vererb.-Lehre 84: 320-360.

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: 478-484.

— 1941. *Hormonale und genetische Voraussetzungen der Metamorphose.* Revue suisse Zool. 48: 495-509.

— 1945. *Zur Pleiotropie der Genwirkung.* Arch. Jul. Klaus-Stiftg. 20: 82-95.

— 1948. *Gene action in growth and differentiation of lethal mutants of Drosophila.* Symposia Soc. Exper. Biol. 2: 177-195.

— 1949. *Zur Entwicklungsphysiologie der Mutante „letal-translucida"* (ltr) *von Drosophila melanogaster.* Rev. suisse Zool. 56: 271-280.

— 1951. *Developmental action of lethal factors in Drosophila.* Advances in Genetics 4: 53-85.

— 1955: *Letalfaktoren in ihrer Bedeutung für Erbpathologie und Genphysiologie der Entwicklung.* Stuttgart, Thieme 1-338.

— 1959. *Aendert sich die Phasenspezifität von Letalfaktoren ?* Arch. Jul. Klaus-Stiftg. 34: 234-239.

— und P. S. CHEN. 1952. *Untersuchungen zur Phasenspezifität der Wirkung von Letalfaktoren bei Drosophila melanogaster.* Arch. Jul. Klaus-Stiftg. 27: 147-163.

— und H. ZELLER. 1943. *Fertilitätsstudien an Drosophila melanogaster. I. Untersuchungen zum altersbedingten Fertilitätsabfall.* Roux' Arch. f. Entw. mech. 142: 276-300.

HAECKER, V. 1918. *Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse (Phänogenetik).* Jena 1-344.

MELANDER, Y. and K. G. WINGSTRAND. 1953. *Gomori's Hematoxylin as a Chromosome Stain.* Stain Technology 28: (5) 217-223.

POSSOMPÈS, B. 1953. *Recherches expérimentales sur le déterminisme de la métamorphose de Calliphora erythrocephala.* Arch. Zool. Exp. et Gén. 89: 203-364.

ROSIN, S. 1948. *Die Anwendung der Methode des „maximum likelihood" (R. A. Fisher) bei der Genlokalisation.* Arch. Jul. Klaus-Stiftg. 23: 559-562.

SCHARRER, B. and E. HADORN. 1938. *The structure of the ring gland (Corpus allatum) in normal and lethal larvae of Drosophila.* Proc. Nat. Acad. Sci USA 24: 236-242.

SCHMID, W. 1949. *Analyse der letalen Wirkung des Faktors* lme *(letal-meander) von Drosophila melanogaster.* Zschr. f. indukt. Abst.- u. Vererb. lehre 83: 220-253.

Shatoury, H. H. 1955. a. *A genetically controlled malignant tumour in Drosophila.* Roux' Arch. f. Entw. mech. 147: 496-522.

— 1955 *b. Lethal no-differentiation and the development of the imaginal discs during the larval stages in Drosophila.* Arch. f. Entw. mech. 147: 523-538.

— and C. H. Waddington. 1957. *The development of gastric tumours in Drosophila larvae.* J. Embryol. exp. Morph. 5: 143-152.

Staiger, H. R. und H. Gloor. 1952. *Mitosehemmung und Polyploidie durch einen Letalfaktor (*lpl = *letal-polyploid) bei Drosophila hydei.* Chromosoma 5: 221-245.

Vogt, M. 1947. *Verhalten transplantierter Ringdrüsen „letaler" Drosophila-Larven.* Zschr. Naturforsch., 2 b: 292-294.

Whitten, J. M. 1957. *The supposed pre-pupa in Cyclorrhaphous Diptera.* Quart. Journ. Micr. Sci. 98 (3*d.* ser.): 241-249.

Cave Symphyla from Switzerland

by

Ulf SCHELLER

Lundsberg, Sweden.

With one figure

In two papers Dr. Hermann Gisin reported some Symphyla from Switzerland about ten years ago (1949 and 1951). During his soil fauna investigations he frequently met with three of them, *Symphylella vulgaris* (Hansen), *Symphylellopsis subnuda* (Hansen) and *Scutigerella immaculata* (Newport). These species were much more abundant than the remaining ones, viz. *Symphylella isabellae* (Grassi), *Scolopendrella notacantha* Gervais, *Geophilella pyrenaica* Ribaut and *Hanseniella nivea* (Scopoli). The statement of the occurrence of the *Scutigerella* species mentioned in the first paper (1949) was then given a critical re-examination by the same author and in the paper from 1951, after that he had studied the *Scutigerella* specimens more in detail and penetrated Michelbacher's synopsis of the genus, he referred them to *nodicercus* Michelbacher.

To these seven Swiss species the present author can now add two more: *Scutigerella immaculata* (Newport) emend. Michelbacher and a new species of the genus *Symphylella* which is described in the following. The material which has yielded this result has been collected by Dr. V. Aellen, Ch. Roth and P. Strinati during their study of the cave fauna of Switzerland and I am indepted to them for their permission to examine it.

Fam. SCOLOPENDRELLIDAE

Symphylella major, n. sp.

Material. — Canton de Vaud, commune de L'Abbaye, the cave La Chaudière d'Enfer, 1070 m a. s. (Aellen and Strinati 1956, p. 185, VD 4), 17.VIII.1960, 1 ad.

The type has been deposited in the collections of the Natural History Museum, Geneva.

This new symphylid was collected in a very moist layer of clay deep within the cave. The humidity of this cave is very high. There is a permanent subterranean lake where a typical cave dweller, the amphipod *Niphargus virei* Chevr., appears. The terrestrial troglobic fauna is characterized by the two collembolans *Isotomurus alticola* (Carl) and *Pseudosinella vandeli* Den., and the beetle *Royerella villardi sermeti* Jeann.

Length. — 5.25 mm.

Head. — 1.2 times longer than broad with broadest part a little behind the middle on a level with the flatly rounded points of articulation of mandibles. The cutting edge of the latter with two rudimentary teeth in its middle portion. Central rod well marked but rather thin with middle interruption and lateral branches lacking and anterior branches feebly developed. A little behind the middle of the rod there is a small swelling with diminutive rudiments of median lateral branches placed at nearly right angles to the rod. The latter ends backwards with an oval body at the anterior angle of the triangular area of the hind part of the head. Dorsal surface of head covered with straight medium size setae. On the front margin of the labrum there are 4 protruding setae, the lateral ones longest. Diameter of postantennal organs reaching somewhat more than 0.6 of the greatest diameter of 3rd antennal segment.

Antennae. — Antennae complete; each of them with 24 segments. The short incomplete basal segment distinct but lacks setae. First segment well developed with 6 setae in the primary whorl evenly distributed on dorsal, inner lateral and ventral sides. Three of them, all on the inner and inner ventral side, strongly protruding and longer than the others; they are fixed to low protuberances, the others not. On proximal part of inner dorsal side there is a single small, thin seta protruding from a low protuberance. This segment somewhat longer and thinner than second segment. The latter with primary whorl complete, comprising 10 setae inserted on all sides. The inner ones longer than the others and of the same type as corresponding setae of preceding segment. An inner dorsal seta longest being nearly 0.5 of greatest

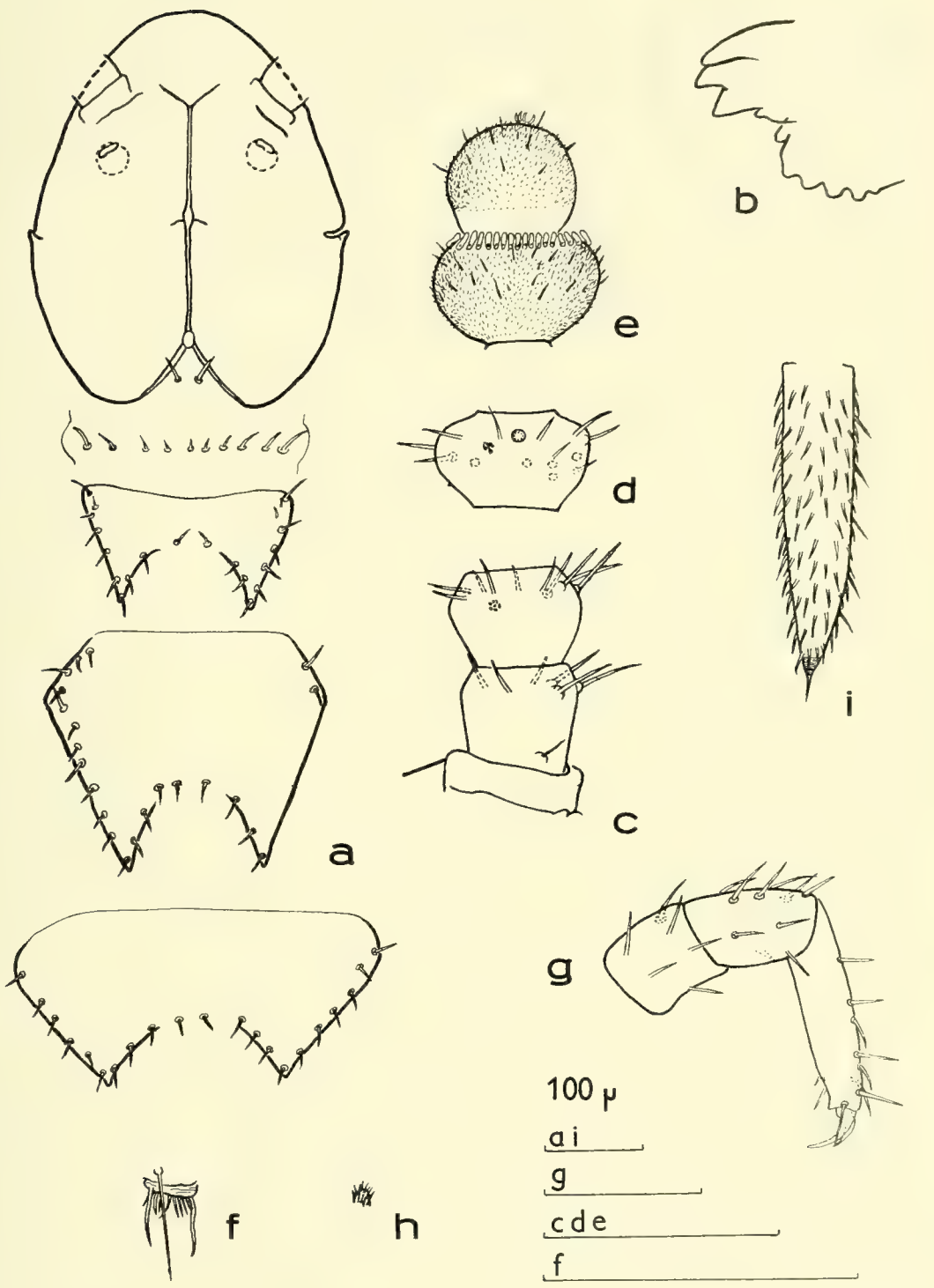


FIG. 1

Symphylella major, n. sp.

a) head and first 4 terga (only marginal setae drawn; right margin of 3rd tergum not suitable for study). *b)* mandible. *c-e)* left antenna, from above: *c*, basal part; *d*, 10th segment; *e*, last two segments. *f)* first leg. *g)* 12th leg. *h)* stylus of 12th leg. *i)* right cercus, from above.

diameter of segment. This segment 1.4 times broader than long. On outer dorsal surface just behind the outer dorsal seta of the primary whorl there are 7 very minute spines, 6 of them making a ring around the 7th. This organ occurs on segments 2-12 (Fig. 1 *c*, *d*). Setae of proximal segments considerably longer than those towards the apex: in the case of the inner side the proximal setae more than 3 times longer than distal ones. Proximal part of antennae with only primary whorls of setae, 2nd whorl beginning on 10th segment with two ventral and one inner dorsal seta. Primary whorl with small circular sensory organs on dorsal side of the segments from 5th to 22nd inclusive. On each of 5th to 18th segments and the 22nd one there is one such organ and on 19th to 21st there are two. Bladdershaped organs occur only on 20th to 23rd segments. The number of them increases outwards. Terminal segment nearly globular with its diameter about 0.25 shorter than on preceding segment. On the apical surface there is a short spined organ with strongly curved branches. It is of the type found in *Ribautiella*. Its length about 0.5 of the longest seta of this segment.

Terga. — First tergum rudimentary, bearing 10 setae, the median ones shortest; triangular posterior processes absent. The 13 terga having triangular processes vary considerably in form and size. Second tergum complete; distance between processes, measured along posterior margin of tergum, nearly the same as length of processes. Third tergum considerably larger than the preceding one with distance between processes as long as their length. On 4th tergum this ratio is nearly 1.4 Triangular processes prominent without end swellings. They all bear an apical seta. On 2nd and 3rd tergum one seta is inserted between apical seta and inner basal seta, on 4th tergum there are one or two. Antero-lateral setae of 2nd tergum a little more than 0.5 of the length of the processes. Number of marginal setae (apical and antero-lateral setae included) on different terga varies: 7-8 on 2nd, 10 on 3rd, 6 or 7 on 4th. Surface of terga provided with straight setae of medium size. Form and chaetotaxy of head and first 4 terga is seen in fig. 1 *a*.

Legs. — All pairs well developed except the first one which is reduced to two small strongly flattened knobs with several hairs

somewhat longer than the knob. They are also set with two real setae. They are somewhat curved, the longest one 5 times longer than the height of the knob. Just inside the base of the knob there is a long straight seta nearly twice as long as longest knob seta.

Twelfth pair of legs with tarsus nearly cylindrical and only feebly tapering towards distal end. It is 4.3 times longer than wide with 7 setae in all inserted in two rows on the outer surface. Four of them are outstanding, 3 are depressed. Length of these setae increases towards distal end of tarsus, longest seta being the most distal one. Its length is 0.9 of the greatest diameter of the tarsus. Tibia 1.6 times longer than wide with the longest seta of upper surface 0.6 of the greatest diameter of the joint. Femur about as wide as long. Styli rudimentary, as long as wide and provided with a fine pubescence. Coxal sacs at bases of 3rd-9th pair of legs inclusive.

Cerci. — Cerci 4.6 times longer than wide with dorsal side straight. Their length is about 1/17 of the length of the body and as long as 12th pair of legs. They are set with a large number of depressed setae of medium size and 8-10 longer and more protruding setae located especially on the outer side. The longest of these setae not 0.5 of the greatest diameter of cercus. Terminal area short being 0.3 of the diameter of cercus and provided with 8-9 transverse striae. Apical seta 1.2 times longer than terminal area.

Affinities. — This species is closely allied to *S. isabellae* described from Italy by Grassi in 1886 and redescribed on material from the same country by Hansen in 1903. The latter species, which is widely distributed in Europe has many characters in common with *major* as the large size and before all the general chaetotaxy. The more prominent distinguishing characters are: the shape of the first pair of legs, the number of the setae of the tarsus of the 12th pair of legs, the shape of the styli, the structure of the cutting edge of the mandibles and the number of tergal setae.

A peculiarity of *S. major* is the occurrence on the antennal segments 2-12 of a small structure which must be considered as a very beginning of or a rudiment of the spined organs in fam. *Scutigerellidae.*

Symphylella vulgaris (Hansen)

Material. — Canton de Berne, commune de Sonvilier, the cave Echelette, 1220 m. a. s. (Aellen and Strinati 1956, p. 188, BE 7), 30.XII.1957, 2 ad., 1 juv. with 8 pairs of legs.

Fam. SCUTIGERELLIDAE

Scutigerella immaculata (Newport) emend. Michelbacher

Material. — Canton de Genève, commune de Vernier, the cave in Bois des Frères, 390 m. a. s. (Aellen and Strinati 1956, p. 185, GE 1), 11.XII.1956, 1 ad. — Canton de Berne, commune de Sonvilier, the cave Echelette, 1220 m a. s. (BE 7), 30.XII.1957, 1 ad.

Zusammenfassung

Es werden drei Arten von Symphylen aus schweizerischen Höhlen gemeldet, wovon zwei neu für die Schweiz und eine neu für die Wissenschaft sind.

Résumé

L'auteur signale la capture de trois espèces de Symphyles dans des grottes de la Suisse, dont deux sont nouvelles pour la faune de ce pays, et une espèce est nouvelle pour la science.

REFERENCES

Aellen, V. and P. Strinati. 1956. *Matériaux pour une faune cavernicole de la Suisse.* Rev. suisse Zool. 63: 183-202.

Gisin, H. 1949. *Symphyles de la Suisse.* Arch. Sci. 2: 182-186.

— 1951. *Sur les espèces européennes de Scutigerella (Myriapodes Symphyles).* Vie et Milieu 2: 459-460.

Grassi, B. 1886. *Morfologia delle Scolopendrelle.* Mem. R. Accad. Sci. Torino (2) 37: 593-624.

Hansen, H. J. 1903. *The Genera and Species of the Order Symphyla.* Quart. J. micr. Sci. 47: 1-101, Pl. 1-7.

Michelbacher, A. E. 1942. *A synopsis of the genus Scutigerella.* Ann. ent. Soc. Amer. 35: 267-288.

Über das Gehirn von *Hypogeomys antimena* Grandidier 1869 *(Rodentia, Nesomyinae)*

von

G. PILLERI
Hirnanatomisches Institut Waldau/Bern.

Mit 3 Textabbildungen

Nach Simpson gehört die Gattung *Hypogeomys* einer Subfamilie der *Cricetidae*, den *Nesomyinae*, die ausserdem die Gattungen *Macrotarsomys*, *Nesomys*, *Brachytarsomys*, *Eliurus*, *Gymnuromys* und *Brachyuromys* umfasst. Eine einzige Gattung *Majoria* ist aus dem Pleistozän beschrieben. Alle diese Gattungen wären nach Simpson aus einer gemeinsamen Stammform hervorgegangen, eine These die von Petter nicht akzeptiert wird. *Nesomyinae* als systematische Einheit wird von Ellermann bestritten und z. B. *Hypogeomys* gehört nach diesem Autor den *Cricetinae*.

Die Frage der mono- oder polyphyletischen Abstammung der madagassischen Nager ist in letzter Zeit erneut in Angriff genommen worden (Petter). Die Untersuchung des Zentralnervensystems der in Madagaskar lebenden Nagerarten könnte zur Lösung dieser kritischen Frage der Systematik beitragen, was mich veranlasst, die Gehirne einzelner Arten vorläufig anatomisch zu beschreiben, um sie bei genügendem Material untereinander zu vergleichen und strukturelle Zusammenhänge mit kontinentalen Nagergruppen zu suchen. In dieser Arbeit wird das Gehirn von *Hypogeomys antimena* untersucht und es werden dessen wesentliche Merkmale hervorgehoben. Das Präparat verdanke ich Herrn Kollege Dr. F. Petter vom Naturhistorischen Museum in Paris; es stammt

aus einem adulten Exemplar, das bei Beroboka (auf halbem Wege zwischen Belo über Tsiribihina und Morondava) gefangen wurde.

HIRNBESCHREIBUNG

Bei Dorsalbetrachtung (Abb. 1) sind die Grosshirnhemisphären occipital stark und regelmässig abgerundet, sie verengen

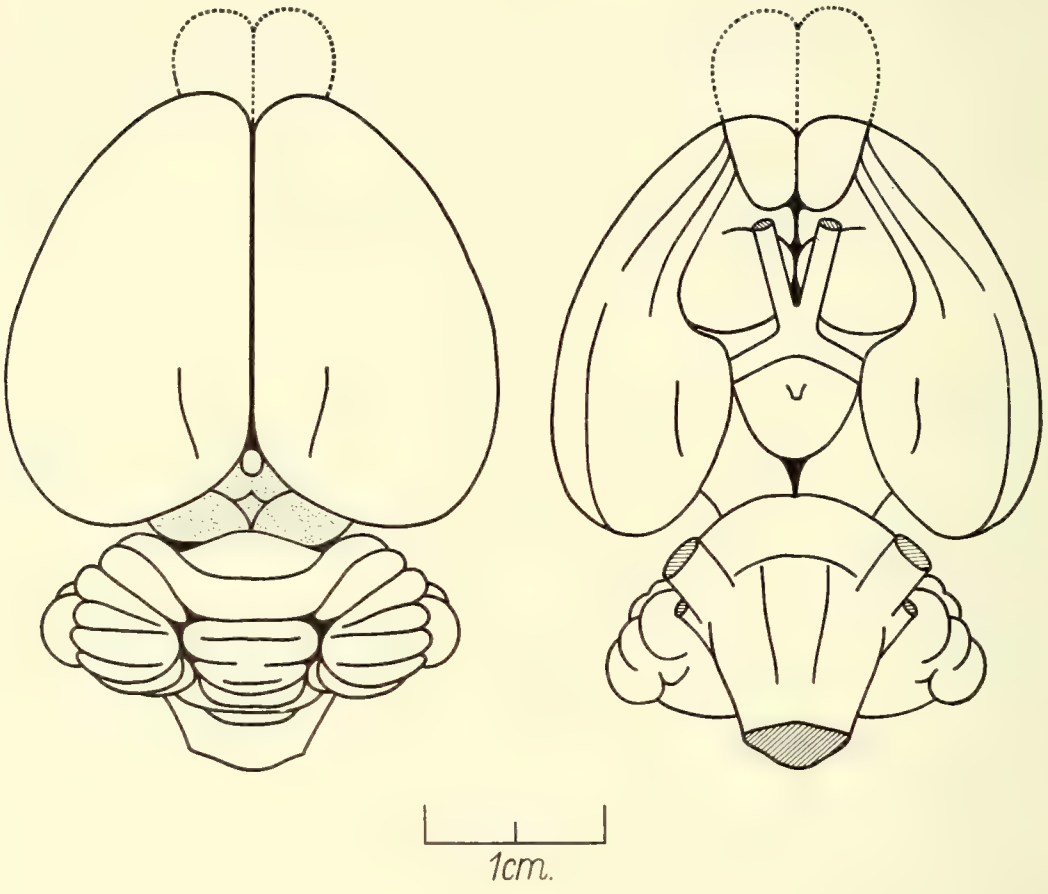


Abb. 1
Dorsale *(links)* und basale *(rechts)* Ansicht des Gehirnes von *Hypogeomys antimena.*

sich allmählich in rostraler Richtung unter Bildung von ziemlich spitzen Frontalpolen. Diese überdecken zum kleinen Teil den Bulbus olfactorius. Die kaudalen Mantalkanten bilden einen breiten Winkel, in welchem das distale Ende der Epiphyse herausragt. Auf der Dorsalfläche des Grosshirns findet sich medial eine kurze, fast parallel der medialen Hemisphärenkante verlaufende, echte Rinden-

furche. Ein Teil des Mittelhirnes (Tectum) ist unbedeckt und von dorsal her sichtbar. Das Kleinhirn ist etwas schmäler als das Grosshirn, der Wurmabschnitt und die Hemisphären sind gut entwickelt, vor allem ist der Sulcus paramedianus im dorso-kaudalen Bereich der Konvexität sehr deutlich ausgeprägt.

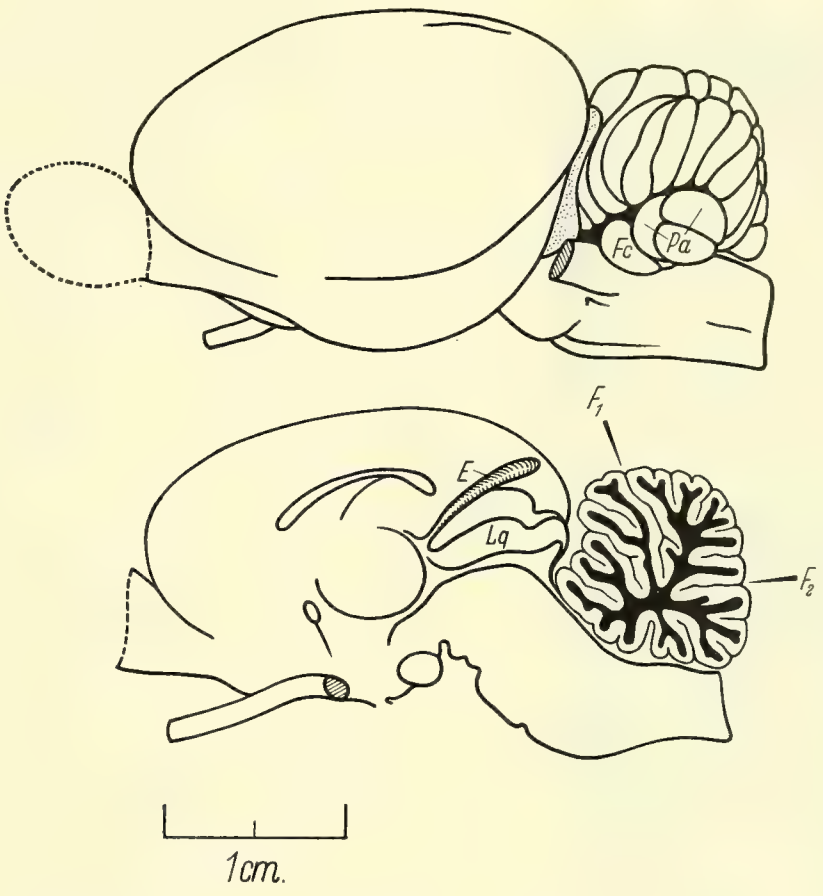


Abb. 2.

Laterale *(oben)* und mediale *(unten)* Ansicht des Gehirnes von *Hypogeomys antimena:*
Fc = Flocculus, Pa = Paraflocculus, F_1 = Fissura prima, F_2 = Fissura secunda, E = Epiphyse. Lq = Lamina quadrigemina.

Bei Seitenansicht (Abb. 2) sind die Grosshirnhemisphären plump und allseitig abgerundet. Die Fissura rhinalis liegt ziemlich aboral, sodass der gesamte Palaeocortex von der Seite sichtbar wird. Das Tuberculum olfactorium ist bei Seitenbetrachtung ziemlich vorspringend. Die Bulbi olfactorii sind am Ansatz präparatorisch abgerissen worden; man sieht jedoch, dass sie ziemlich rostral ansetzen und nur zum kleinen Teil vom Frontalpol überlagert werden. Der Kleinhirnscheitel liegt tiefer als die dorsale

Grosshirnebene. Vom Kleinhirn ist auch der Flocculus von der Seite zu sehen.

Bei Basalansicht (Abb. 1) ist der Palaeocortex allseitig vom Neocortex flankiert. Die Tractus olfactorii sind kräftig; das Tuberculum olfactorium hat eine rundliche Form und ist durch eine feine deutliche Furche vom Gyrus olfactorius medialis abgegrenzt. Der Sulcus endorhinalis ist ebenfalls gut ausgeprägt und gefässreich. Der Lobus piriformis ist länglich gestaltet, stark oral vorgewölbt und von einem feinen aber deutlichen, etwa 2,5 mm langen Sulcus amygdalae (= Fissura intrapiriformis) gefurcht. Die Nervi optici sind kräftig und bilden einen spitzen Winkel, die Tractus optici divergieren stark voneinander. Die Pars oralis tuberis ist kurz, die Pars parainfundibularis ist breit, der ganze Boden des Hypothalamus ist ziemlich vorgewölbt, etwa so breit wie lang. Bei oraler Betrachtung sind auch die Pedunculi cerebri zum Teil sichtbar und bilden in der Mitte eine tiefe Fossa interpeduncularis. Die Brücke ist mächtig breit und von der Medulla oblongata gut abgegrenzt. Am verlängerten Mark ist die Zeichnung der Pyramidenbahn sehr deutlich. Auf der Medianfläche (Abb. 2) ist der Balken mittelgradig entwickelt und überdeckt kaudal die Massa intermedia des Thalamus. Der mediale Cortex ist ohne Furchen. Die Lamina quadrigemina ist vor allem im Bereich der vorderen 2-Hügel sehr stark entwickelt. Die Epiphyse ist schlank

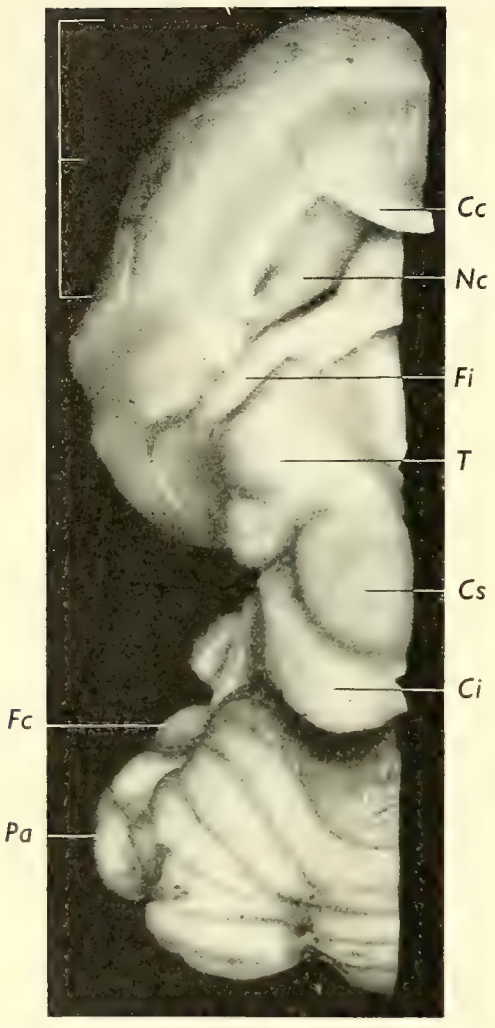


Abb. 3.

Gehirn von *Hypogeomys antimena*, dorsal betrachtet, Grosshirn zum grossen Teil abpräpariert: Cc = Corpus callosum, Nc = Nucleus caudatus, Fi = Fimbria, T = Thalamus, Cs = Colliculus superior, Ci = Colliculus inferior (Laminae quadrigeminae), Fc = Flocculus, Pa = Paraflocculus. (Masstab = 1 cm).

und wurstförmig. Die Struktur der Dorsalfläche des Thalamus und der Lamina quadrigemina ist aus Abb. 3 ersichtlich.

Hirnmessungen

	mm
Länge des Grosshirns	23
Breite des Grosshirns	26
Höhe des Grosshirns	18
Breite des Kleinhirns (ohne Paraflocculi)	18
Breite des Kleinhirns (mit Paraflocculi)	21
Breite des Tuberculum olfactorium	6
Entfernung zwischen den Fissurae rhinales	22
Maximale Breite des Palaeocortex	8
Länge des Hypothalamus	7
Kleinste Entfernung zwischen den Pseudotemporallappen	7
Index Hypothalamuslänge: Grosshirnlänge	*0,30*
Palaeo-Neocortex-Index	*0,80*
Durchmesser des Nervus V.	4
Durchmesser des Nervus VIII.	1
Länge der Massa intermedia	5
Länge des Balkens	10
Mittlere Balkendicke	0,9
Länge der Lamina quadrigemina	8
Länge der vorderen 2-Hügel	5
Länge der Epiphyse	5,5
Dicke der Epiphyse	0,3
Länge der Brücke	4
Höhe des Kleinhirns (median)	11
Länge des Kleinhirns (median)	11

ERGEBNISSE

Nach der Untersuchung des Gehirnes von *Hypogeomys antimena* ergeben sich folgende wesentliche Befunde: das Gehirn ist für einen Vertreter der *Myomorpha* ziemlich differenziert. Dafür spricht die Entwicklung des Neocortex im Endhirnabschnitt (Hypothalamusindex = 0,30 und Palaeo-Neocortex-Index = 0,80). Der Neocortex weist eine, sei es auch geringfügige, Tendenz zur Furchung und

man findet im hinteren dorso-medialen Bereich des Mantels den Ansatz eines Sulcus lateralis. Dieses Merkmal wurde bei keiner der bisher untersuchten *Myomorpha*-arten gefunden. Der Balken überdeckt die Massa intermedia des Thalamus auch in deren kaudalen Bereich und die Pars oralis tuberis des Hypothalamus ist wesentlich kürzer als bei den bisher untersuchten *Cricetinae*. Hirnmorphologisch würde also die Gattung *Hypogeomys* gegen die Meinung von Ellermann durchaus einer besonderen Subfamilie angehören können. Weitere Untersuchungen an den übrigen madagassischen Nagern sind notwendig, um über den systematischen Wert der bei *Hypogeomys* festgestellten hirnmorphologischen Merkmale zu entscheiden.

Summary

The morphological study of the brain in *Hypogeomys antimena* shows that it is rather highly differentiated for a member of the order *Myomorpha*.

On the ground of its cerebral anatomy, the genus *Hypogeomys* could well belong to a separate subfamily, contrary to Ellermann's opinion.

Résumé

L'examen morphologique du cerveau de *Hypogeomys antimena* révèle une différenciation assez avancée pour un représentant des Myomorphes.

Par son anatomie cérébrale le genre *Hypogeomys*, contrairement à l'opinion de Ellermann, pourrait parfaitement se rapporter à une sous-famille particulière.

LITERATUR

Ellerman, J. R. 1940-1949. *The families and genera of living rodents* (British Museum Natural History, London).

Pettér, F. Persönliche Mitteilung.

— *Monophylétisme ou Polyphylétisme des Rongeurs Malgaches.* (Im Druck).

Pilleri, G. 1960. *Materialien zur vergleichenden Anatomie des Gehirnes der Myomorpha.* Acta anat. 41: Suppl. pp. 69-88.

— 1959. *Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Nagetiergehirns.* Acta anat. Suppl. 38 ad Vol. 39.

Simpson, G. G. 1945. *The Principles of Classification and a Classification of Mammals.* Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 85: xvi + 350 pp.

Thenius, E. 1960 *Madagaskar — Kontinent der Halbaffen, Schleichkatzen und Borstenigel.* Universum Natur und Technik 15: 561-564.

— u. H. Hofer. 1960. *Stammesgeschichte der Säugetiere.* (Springer, Berlin).

Das Gehirn der *Macrotarsomys (Rodentia, Nesomyinae)*

von

G. PILLERI

Hirnanatomisches Institut Waldau/Bern.

Mit 4 Textabbildungen

EINLEITUNG

Die in der vorliegenden Arbeit untersuchten Präparate stammen aus dem Naturhistorischen Museum in Paris und wurden mir vom Kollegen Dr. F. Pettér aus der Mammalogischen Abteilung des Museums überlassen. Es ist eine angenehme Pflicht Herrn Dr. Pettér dafür meinen besten Dank auszusprechen. Es handelt sich um die zwei Arten *Macrotarsomys ingens* (Pettér) und *Macrotarsomys bastardi* (Grandidier). Über das Zentralnervensystem beider Formen liegen, wie für die meisten afrikanischen Nager, keinerlei Untersuchungen vor. Im Folgenden sollen die wesentlichen hirnanatomischen Merkmale dieser Arten präzisiert werden, um einen späteren Vergleich mit den Vertretern anderer Genera der systematisch vielfach diskutierten Subfamilie *Nesomyinae* zu ermöglichen. Anschliessend wird auf die zentralnervöse Rangstufe der *Macrotarsomys* eingegangen und die Befunde mit denen von *Hypogeomys* verglichen.

1. *Macrotarsomys ingens* (Pettér)

Körpermessungen:

Körperlänge	130	mm
Schwanzlänge	140	mm
Hinterfusslänge	30	mm

Ohrlänge	20 mm
Ohrbreite	18 mm
Durchmesser des Bulbus oculi	7,5 mm
Körpergewicht	65 gr

Hirnbeschreibung:

Das Gewicht des formolfixierten Gehirnes beträgt 1,7 gr. Bei dorsaler Betrachtung (Abb. 1, *B*) erscheint das Gehirn im ganzen sehr gedrungen und plump gebaut. Die Seitenkonturen der Grosshirnhemisphären sind durch eine laterale Ausbuchtung in der vorderen Hälfte unregelmässig, die dorsale Grosshirnfläche ist vollkommen glatt. Die Lamina quadrigemina ist zum Teil dorsal sichtbar. Das Kleinhirn ist im Wurmabschnitt stärker entwickelt als im Hemisphärenbereich und ist mässig lamelliert. Die Paraflocculi (in der Abbildung fehlend) sind dicht anliegend, das Kleinhirn ist in der gesamten Querausdehnung nicht breiter als das Grosshirn. Der Sulcus paramedianus des Kleinhirns ist mehr kaudal entwickelt und ist ziemlich seicht. Bei Seitenbetrachtung fällt vor allem der plumpe, im Profil stark abgerundete Frontalpol auf. Das Grosshirn ist hoch, der orale Drittel der Gesamthöhe wird vom Palaeocortex eingenommen. Die Fissura rhinalis verläuft fast horizontal, ist aber nur als Gefässfurche makroskopisch erkennbar. Der Kleinhirnscheitel erreicht nicht die dorsale Ebene des Grosshirns. Die Brücke ist mächtig und zum grossen Teil von der Seite sichtbar. Die Bulbi olfactorii sind zum Teil vom Frontalpol überlagert. Bei oraler Betrachtung wird der Palaeocortex (Lobus piriformis und Gyrus olfactorius lateralis) von einem schmalen Streifen Neocortex flankiert. Die Lobi piriformes sind trotz dem gedrungenen Bau der Grosshirnhemisphäre viel länger als breit, die Tubercula olfactoria sind rundlich, der opticus-Winkel ist spitz, die Pars oralis tuberis ist ziemlich ausgedehnt, die Corpora mammillaria bilden eine einheitliche breite Vorwölbung. Die übrigen Strukturen und Proportionen sind, soweit sie präparatorisch nicht beschädigt wurden, aus der Abb. 3, *B* sichtbar. Die Medianfläche (Abb. 4, *B*) zeigt einen ziemlich langen Balken, der aber die Massa intermedia des Thalamus nicht vollständig überlagert. Die Vierhügelplatte ist vertikal ausgedehnt und die Hügel sind dadurch sehr hoch. Das Kleinhirn zeigt auf dem Sagittalschnitt

etwa 14 Lamellen im Wurmbereich und ist in der tiefen Delle der Rautengrube, bzw. der hinteren zwei Hügel eingebettet. Der Quotient Balkenlänge: Grosshirnhemisphärenlänge beträgt *0,38*.

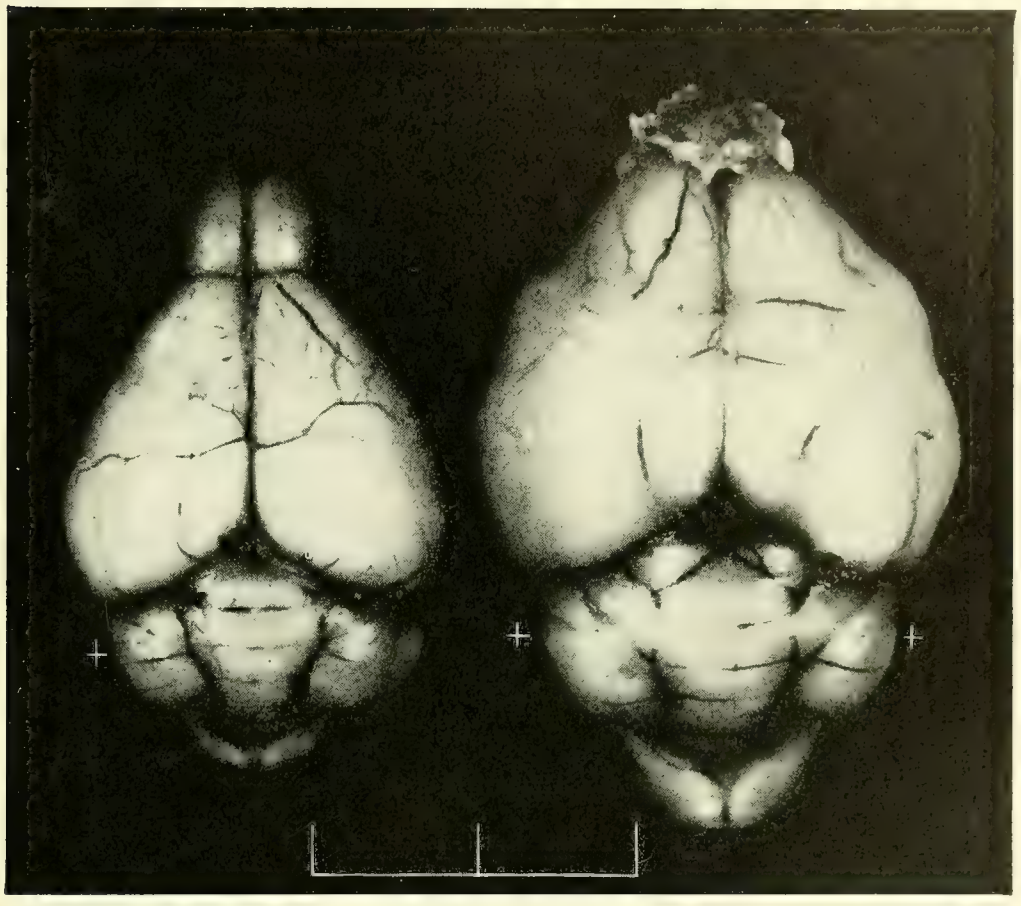


Abb. 1.

Dorsale Aufnahme des Gehirnes von *Macrotarsomys bastardi* (A) und *ingens* (B): + = fehlende Paraflocculi; bei *M. ingens* fehlen zum Teil die Bulbi olfactorii. Masstab = 1 cm.

2. *Macrotarsomys bastardi* (Grandidier)

Körpermessungen:

Körperlänge	85	mm
Schwanzlänge	120	mm
Hinterfusslänge	23	mm
Ohrlänge	20	mm
Ohrbreite	15	mm
Durchmesser des Bulbus oculi	5,5	mm

Hirnbeschreibung:

Das Hirngewicht beträgt nach Formolfixation 0,8 gr. Bei *Dorsalansicht* (Abb. 1, *A*) konvergieren die Seitenkonturen des Grosshirns viel stärker als bei der vorherigen Art in Rostralrichtung und sind

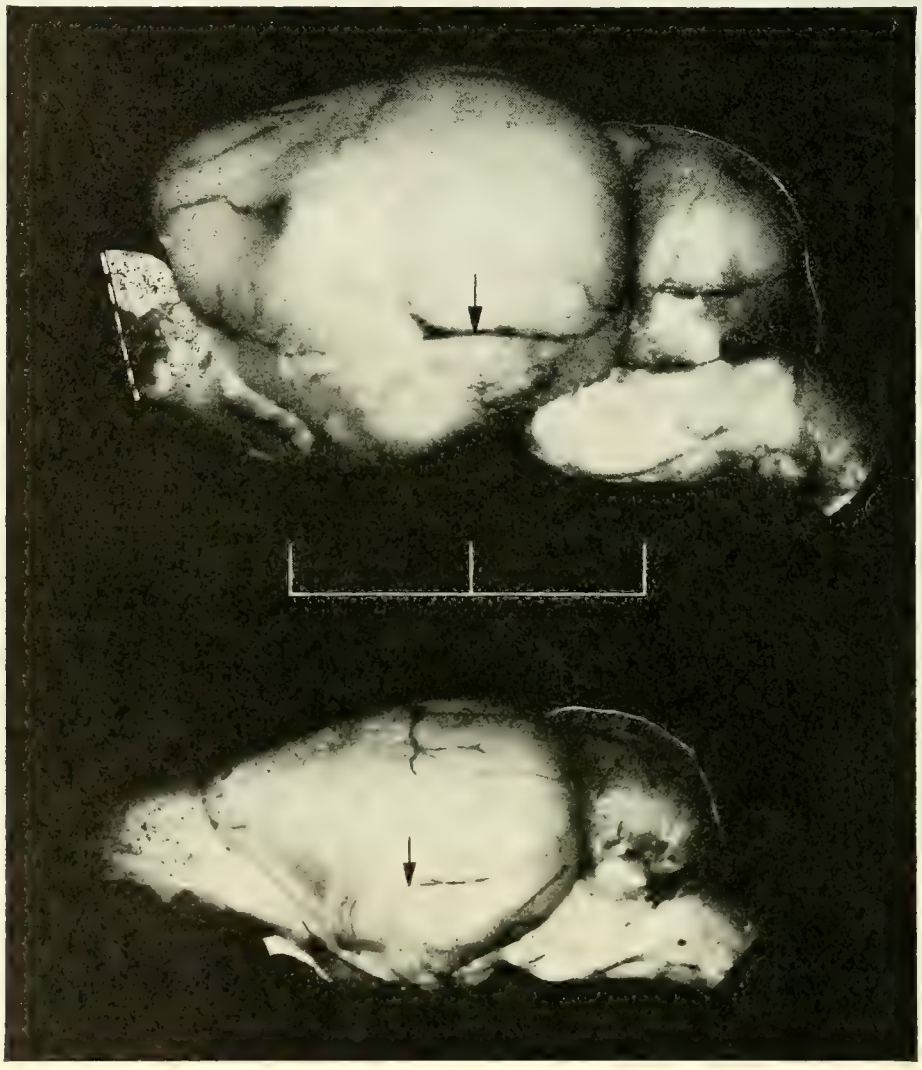


Abb. 2.

Profilaufnahme des Gehirnes von *Macrotarsomys ingens* (B) und *bastardi* (A): die Kleinhirnkontur ist weiss nachgezeichnet, der Pfeil weist auf den Verlauf der Fissura rhinalis hin. Masstab = 1 cm.

ganz regelmässig. Die Bulbi olfactorii sind nur zum geringen Teil vom Frontalpol überlagert. Die dorsale Grosshirnfläche ist glatt. Das Kleinhirn weist dieselbe Grundstruktur und Form wie bei *M. ingens* auf und ist schmäler als das Grosshirn. Der Sulcus paramedianus ist seicht, mehr auf der dorso-kaudalen Fläche des

Cerebellum entwickelt. Die Lamina quadrigemina ist zum Teil unbedeckt. Bei *Seitenansicht* (Abb. 2, *A*) ist das Frontalgebiet viel schmäler und spitzer als bei *M. ingens*, die Dorsalebene der Grosshirnhemisphäre setzt sich in die des Bulbus olfactorius direkt fort. Der Kleinhirnscheitel erreicht, im Gegensatz zur vorherigen

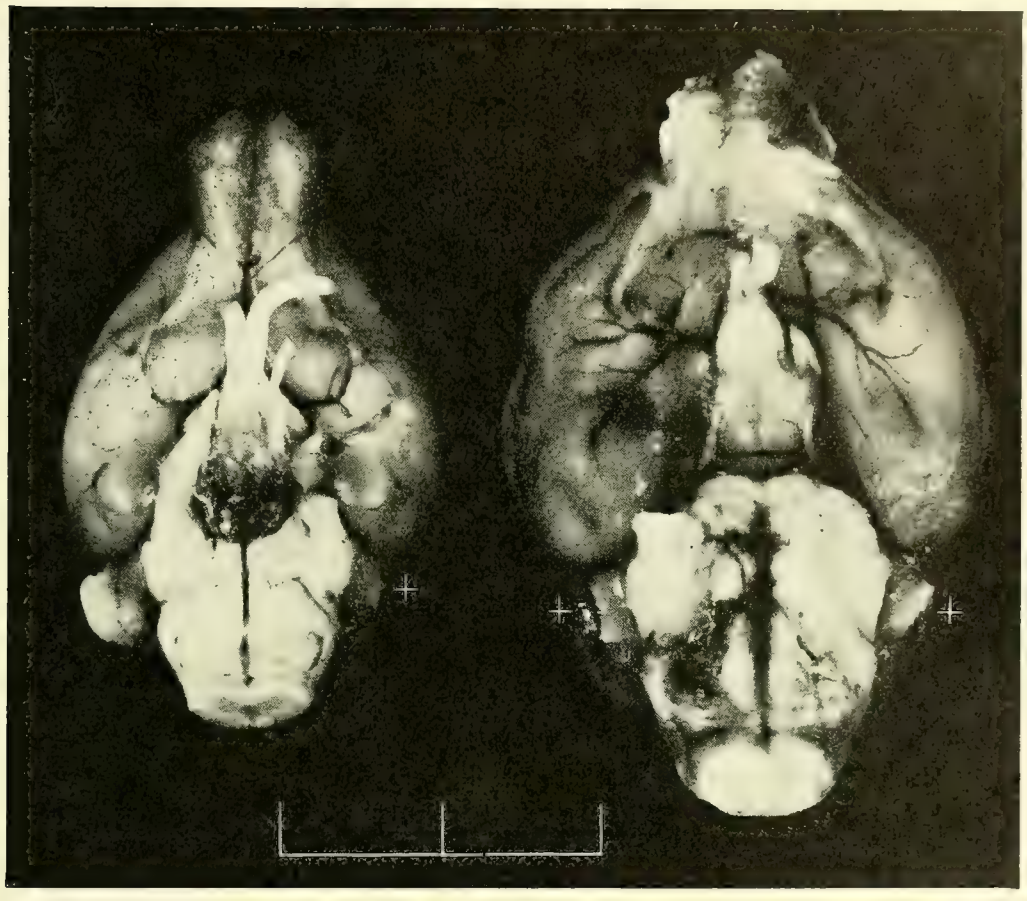


Abb. 3.

Basalaufnahme des Gehirnes von *Macrotarsomys bastardi* (A) und *ingens* (B): + = fehlende Paraflocculi. Masstab = 1 cm.

Art, die dorsale Ebene des Grosshirns. Die orbitale Aushöhlung ist bei *M. bastardi* besser ausgeprägt. Die Fissura rhinalis ist als feine Gefässfurche kaum erkennbar. Das Kleinhirn, die Brücke und die Medulla oblongata sind denen von *M. ingens* sehr ähnlich. Bei oraler Betrachtung (Abb. 3, *A*) ist der Palaeocortex nur im vorderen Bereich (Gyrus olfactorius lateralis = Regio praepiriformis) von einem Streifen Neocortex flankiert, die Tubercula olfactoria sind rundlich, relativ stärker entwickelt als bei *M. ingens*. Der Sehnervenwinkel ist spitz, beide Nervi optici verlaufen nach dem

Chiasma eine Strecke nebeneinander, um dann bogenförmig lateral zu divergieren. Die Hypophyse ist umfangreich und überragt ziemlich weit den vorderen Brückenrand. Auf der Medianfläche (Abb. 4, *A*) überlagert der Balken die Massa intermedia des Thalamus nicht vollständig und die Ebene des Balkens ist, wie bei der vorherigen Art, ziemlich stark von kaudal-dorsal nach oral-rostral gerichtet. Der Quotient Balkenlänge: Länge der Grosshirnhemisphären = *0,40*.

Wie bei der Art *ingens* ist die Vierhügelplatte stark vertikal ausgedehnt. Das Kleinhirn weist im medianen Wurmbereich eine geringere Zahl an Folia als bei *M. ingens* auf.

Hirnmessungen (in *mm*)

	M. ingens	*M. bastardi*
Länge des Grosshirns	13	10
Breite des Grosshirns	15	12
Höhe des Grosshirns	10,5	8
Breite des Kleinhirns: (ohne Paraflocculi)	11	9
Breite des Kleinhirns: (mit Paraflocculi)	12	10,4
Breite des Tuberculum olfactorium	3	3
Entfernung zwischen den Fissurae rhinales	14	12
Maximale Breite des Palaeocortex	6	4
Länge des Hypothalamus	5	4,2
Kleinste Entfernung zwischen den Pseudotemporallappen	3,5	3
Index Hypothalamuslänge: Grosshirnlänge	*0,38*	*0,42*
Palaeo-Neocortex-Index (nach Pilleri)	*0,90*	*1,0*
Durchmesser des Nervus opticus	0,8	0,5
Durchmesser des Nervus trigeminus	2,5	1,5
Länge der Massa intermedia	3	2
Länge des Balkens	5	4
Mittlere Balkendicke	0,4	0,3
Länge der Lamina quadrigemina (median)	3	2
Länge der vorderen 2-Hügel (median)	4	3
Länge der Hypophyse	2	2
Breite der Hypophyse	4	2
Höhe des Kleinhirns (median)	6	4
Länge des Kleinhirns (median)	8	5,2

VERGLEICHEND-MORPHOLOGISCHE BEMERKUNGEN

In einem früheren Beitrag über das ZNS der *Nesomyinae* (Pilleri 1961) bin ich auf die Struktur von *Hypogeomys antimena* näher eingegangen. Diese Art kann nun mit den zwei hirnanatomisch untersuchten *Macrotarsomys*-Arten verglichen werden.

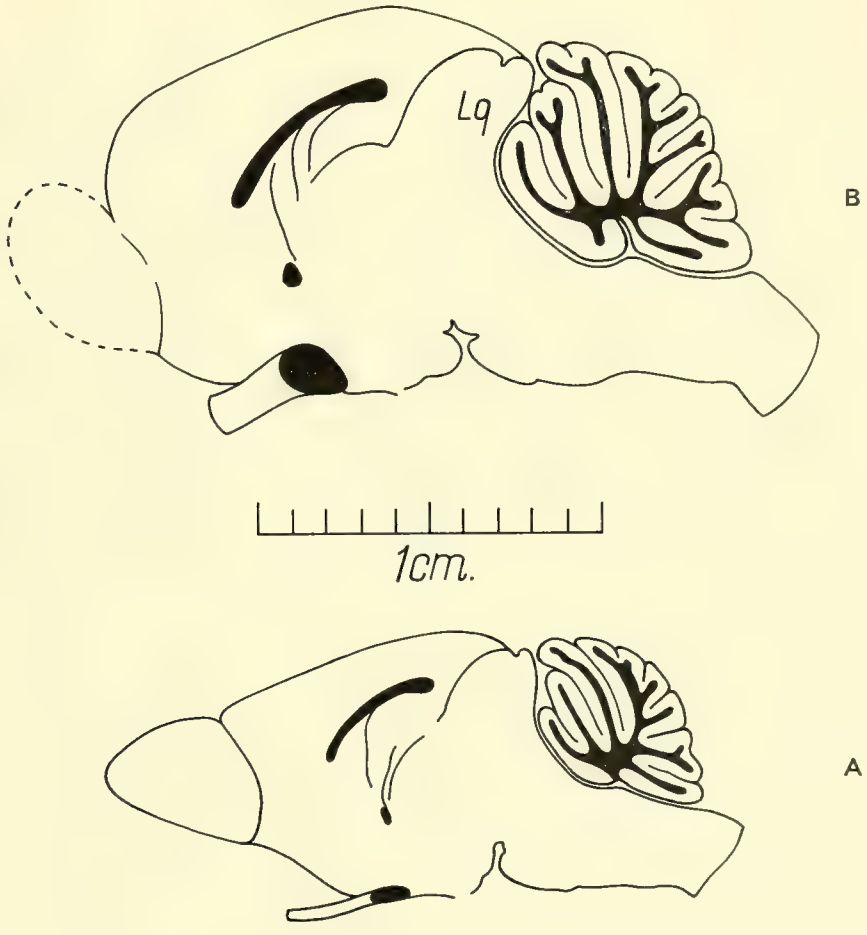


Abb. 4.
Mediansagittalschnitt des Gehirnes von *Macrotarsomys bastardi* (A) und *ingens* (B): Lq = Lamina quadrigemina.

Die neocortikale Entwicklung gibt uns einen Hinweis auf die zentralnervöse Rangstufe einer Nagerart. Um sie am makroskopischen Präparat zu objektivieren verfügen wir über zwei einfach auszurechnende Quotienten: den Hypothalamuslänge Grosshirnlänge- und den Palaeo-Neocortex-Quotien-

ten (PILLERI 1959). Die damit gewonnenen Werte sind in folgender Tabelle angeführt:

Art	Hypothalamuslänge: Grosshirnlänge	Palaeo-Neocortex-Quotient	Absolutes Körpergewicht gr.	Absolutes Hirngewicht gr.	Cephalisationsgrad
Hypogeomys antimena	0,30	0,80	750–1000	8	1 : 125
Macrotarsomys ingens	0,38	0,90	65	1,7	1 : 38
Macrotarsomys bastardi	0,42	1,0	27–30	0,8	1 : 37

Aus der Tabelle ist ersichtlich, dass *Hypogeomys* die höchste neocortikale Entwicklung aufweist. Beide Indices sind in dieser Hinsicht beweisend. Es besteht ferner für die drei bisher untersuchten Arten eine Korrelation zwischen diesen Indices und dem absoluten Hirngewicht. Was den Cephalisationsgrad (Hirngewicht: Körpergewicht) betrifft, sehen wir, dass bei den *Macrotarsomys* eine fast gleiche Cephalisationsstufe verschiedenen Graden der Hirndifferenzierung (vor allem im Neocortex) entsprechen kann. Die Riesenform *Hypogeomys antimena* weist eine, wenn auch geringfügige, Tendenz zur Furchung auf (beginnender Sulcus lateralis ?, kaudales Segment); die *Macrotarsomys* sind hingegen weitgehend lissencephal. Die Furchungstendenz würde der DARESTE'schen Regel (siehe PILLERI 1959) durchaus entsprechen. Mit Zunahme im Neocortexbereich nimmt auch die Komplikation der Kleinhirnstruktur zu und der Wurmabschnitt von *Hypogomys* zählt eine viel grössere Anzahl Folia als der von *Macrotarsomys ingens* und *bastardi*.

Was also den Grad der zentralnervösen Differenzierung anbelangt, ergibt sich folgende Reihenfolge: 1) *Hypogeomys antimena* (maximal), 2) *Macrotarsomys ingens* und 3) *Macrotarsomys bastardi* (minimal). Hirnmorphologisch betrachtet handelt es sich also bei *Macrotarsomys* um eine primitivere Gattung als bei *Hypogeomys*.

Zum wichtigen Problem der stammesgeschichtlichen Beziehungen sehe ich mich vorläufig noch zu keiner morphologisch genügend unterbauten Stellungsnahme berechtigt. Dazu ist das untersuchte Material zu gering.

Über *Macrotarsomys* schreibt Petter (1961), sie sind ... « le plus typiquement cricétin des Cricétidés malgaches. Le plan de construction de ses molaires et leurs proportions relatives sont telles qu'il ne paraît exister aucun caractère pour permettre de le distinguer du genre *Cricetodon*, ou au moins de certains de ses représentants miocènes. »... Diese Frage soll bei späteren Untersuchungen an weiteren Formen der *Nesomyinae* vor Augen gehalten werden.

ZUSAMMENFASSUNG

Im ersten Teil der Arbeit werden die Gehirne von *Macrotarsomys ingens* und *Macrotarsomys bastardi* anatomisch beschrieben und die zentralnervöse Rangstufe festgestellt. Bei fast gleichem Cephalisationsgrad (*ingens* 1 : 37, *bastardi* 1 : 38) ist *Macrotarsomys ingens* neocortikal stärker differenziert als *M. bastardi*. Die gefundenen Quotienten werden im zweiten Teil der Arbeit mit denen von *Hypogeomys antimena*, der madagassischen Riesenratte, verglichen. Was den Differenzierungsgrad im Gehirn anbelangt, ergibt sich folgende Reihenfolge: 1. *Hypogeomys antimena* (maximal), 2. *Macrotarsomys ingens* und 3. *Macrotarsomys bastardi*. Zum phylogenetischen Problem wird noch keine Stellung genommen.

Résumé

L'auteur décrit l'anatomie macroscopique du cerveau de *Macrotarsomys ingens* et de *Macrotarsomys bastardi*. Le degré de céphalisation (*ingens* 1 : 37, *bastardi* 1 : 38) est presque identique, tandis que le développement relatif néocortical est supérieur chez *ingens*. Les quotients calculés sont comparés, dans la deuxième partie du travail, avec ceux d'*Hypogeomys antimena*, le Cricétidé géant de Madagascar. Considérant le degré de différenciation cérébrale, on observe la série dégressive suivante: 1. *Hypogeomys antimena*, 2. *Macrotarsomys ingens*, 3. *Macrotarsomys bastardi*. L'auteur ne prend pas position pour le moment quant au problème phylogénétique.

Summary

The author describes the macroscopical anatomy of the brain of *Macrotarsomys ingens* and *Macrotarsomys bastardi*. The de-

grees of cephalisation are nearly the same (*ingens* = 1:37, *bastardi* = 1:38), wereas the relative neocortical development is greater in *M. ingens*. In the second part of the work, the calculated quotients are compared with those of the giant Cricetid from Madagascar *Hypogeomys antinema*. Where the degree of cerebral differenciation is concerned, one obtains the following degressive series: 1° *Hypogeomys antimena*, 2° *Macrotarsomys ingens*, 3° *Macrotarsomys bastardi*. No position is adopted for the moment regarding the philogenetical problem.

LITERATUR

Ellerman, J. R. 1940-41. *The Families and Genera of living Rodents.* (British Museum Natural History, London).

Pettér, F. *Monophylétisme ou Polyphylétisme des Rongeurs Malgaches.* (Im Druck).

Pilleri, G. 1961. *Über das Gehirn von Hypogeomys antimena Grandidier 1869 (Rodentia, Nesomyinae).* Rev. Suisse Zool. 68: 425-431.

— 1959. *Das Gehirn der Chinchillas und vergleichend anatomische Betrachtungen mit verwandten Nagerarten (Rodentia, Hystricomorpha).* Acta zool. XL: 23-41.

Tome 68, nº 38 — Septembre 1961

Revision des Claviger ibériques *(Coleopt. Pselaphidae)*

par

Claude BESUCHET

Muséum d'Histoire naturelle de Genève.

L'étude taxonomique des *Claviger* n'a pratiquement fait aucun progrès réel depuis près d'un siècle; les espèces sont toujours séparées les unes des autres par leur taille, par les proportions des articles antennaires et par les dimensions de la fovéole ornant le premier tergite abdominal. L'étude des caractères sexuels et de l'organe copulateur, qui donne de si bons résultats pour presque tous les Psélaphides, n'est ici d'aucune utilité. Si l'examen détaillé des quelque 260 exemplaires ibériques que j'ai pu réunir m'a permis de trouver quelques différences non encore signalées, il m'a surtout fait constater l'importance des variations individuelles. Les proportions des articles antennaires et les dimensions de la fovéole ornant le premier tergite ne sont pas rigoureusement fixes chez les *Claviger* d'une espèce donnée, pas plus d'ailleurs que pour les exemplaires d'une même colonie; elles présentent bien au contraire des variations relativement importantes (cf. tableau X; tous les exemplaires de la Veleta ont été trouvés dans la même fourmilière le 10 avril 1959).

Les variations individuelles des *Claviger*, ignorées jusqu'à ce jour, doivent désormais être prises en considération. Les dessins donnés par mes collègues, comparables à mes figures *a)* et *b)*, ne suffisent pas à caractériser une espèce; il faut encore faire connaître l'amplitude des variations. C'est pour cette raison que j'ai remplacé les dessins par des tableaux de mensurations sans doute moins attrayants mais plus conformes à la réalité.

Toutes les mensurations données dans les tableaux I à X, exprimées en centièmes de millimètre, ont été prises dans les mêmes conditions avec une optique et une échelle micrométrique permettant de mesurer directement en centièmes de millimètre. J'ai relevé le rapport longueur/largeur des articles antennaires 3, 4, 5 et 6 (fig. *a*) sur la face interne de l'antenne droite. Pour la largeur de la fovéole (fig. *b*), j'ai mesuré l'espace compris entre les deux bandes pubescentes de la base de l'abdomen. Enfin j'ai choisi pour termes

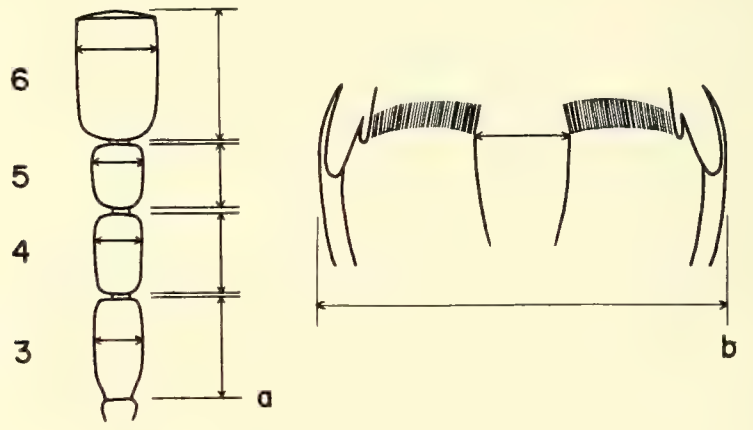


Fig. *a)* et *b)*.
Schéma des mensurations effectuées dans ce travail.
a) Antenne de *Claviger intermedius* n. sp.
b) Base de l'abdomen de *Claviger intermedius* n. sp.

de référence la longueur totale du corps et la largeur maximum de l'abdomen. Les exemplaires que j'ai étudiés sont groupés dans chaque tableau selon la localité de provenance, puis classés du plus petit au plus grand.

Je me suis strictement limité dans ce travail aux espèces de la péninsule ibérique. C'est pour compléter certains tableaux que j'ai donné les mensurations relatives à quelques exemplaires des Pyrénées françaises.

J'ai pu réunir pour cette revision les *Claviger* des musées de Barcelone, Londres, Munich et Paris, le matériel très important de l'Institut entomologique de Madrid et les collections de MM. A. Cobos, H. Coiffait et H. Franz. Enfin j'ai moi-même récolté un matériel intéressant au cours de deux voyages en Espagne et au Portugal subventionnés par le Fonds national suisse de la recherche scientifique.

Les fourmis hébergeant les *Claviger* étudiés dans ce travail ont été identifiées par le Dr H. Kutter de Zurich.

L'identification des *Claviger* de la péninsule ibérique est loin d'être toujours facile. Les distinctions entre espèces et sous-espèces sont en effet plus ou moins arbitraires; certains exemplaires peuvent être nettement aberrants en ce qui concerne les proportions des articles antennaires ou les dimensions de la fovéole ornant le premier tergite. Mais j'ai essayé malgré tout de caractériser de façon aussi simple et précise que possible dans le tableau ci-dessous les différentes espèces et sous-espèces connues d'Espagne et du Portugal.

TABLEAU DES ESPÈCES ET SOUS-ESPÈCES IBÉRIQUES

1. Article 4 des antennes plus large que long (aussi long que large chez certains exemplaires portugais de *piochardi piochardi*) . . 2

— Article 4 des antennes plus long que large (aussi long que large chez l'unique exemplaire connu de *pouzaui cobosi* et chez certains exemplaires de *saulcyi lucens*) 4

2. Pronotum aussi large ou légèrement plus large que long; tête ornée de chaque côté, à partir de la région ventrale de la constriction collaire, d'une tache glabre et lisse. Longueur 1,96 à 2,35 mm . . . . . *testaceus perezi* Reitt.

— Pronotum légèrement plus long que large; pas de tache glabre et lisse sur les côtés de la tête 3

3. Fovéole du premier tergite plus large, sa largeur moyenne comprise entre 0,27 et 0,28 mm. Longueur 2,07 à 2,80 mm. *piochardi piochardi* Saulcy

— Fovéole du premier tergite plus étroite, sa largeur moyenne comprise entre 0,22 et 0,23 mm. Longueur 2,02 à 2,34 mm. *piochardi brucki* Saulcy

4. Fovéole du premier tergite particulièrement étroite, sa largeur moyenne comprise entre 0,17 et 0,18 mm 5

— Fovéole du premier tergite bien plus large 7

5. Articles antennaires 3, 4 et 5 plus allongés, le cinquième légèrement plus long que large. Longueur 2,45 mm. *pouzaui validus* n. ssp.

— Articles antennaires 3, 4 et 5 plus courts, le cinquième un peu plus large ou légèrement plus large que long, parfois aussi large que long 6

6. Fovéole du premier tergite légèrement atténuée d'avant en arrière, à fond convexe. Longueur 1,90 à 2,32 mm.
pouzaui pouzaui Saulcy

— Fovéole du premier tergite parallèle, à fond plat. Longueur 1,98 mm . . . . . *pouzaui cobosi* Mateu

7. Article 3 des antennes deux fois ou plus de deux fois plus long que large; article 6 des antennes un peu moins long que les deux articles précédents réunis. Longueur 2,19 à 2,60 mm.
intermedius n. sp.

— Article 3 des antennes moins de deux fois plus long que large; article 6 des antennes aussi long ou légèrement plus long que les deux articles précédents réunis 8

8. Téguments de la face ventrale antérieure de la tête, de la partie située sous l'insertion des antennes et des parties latérales inférieures du pronotum pubescents. Longueur 2,25 à 2,70 mm.
saulcyi saulcyi Bris.

— Téguments de la face ventrale antérieure de la tête, de la partie située sous l'insertion des antennes et des parties latérales inférieures du pronotum glabres et lisses 9

9. Fovéole du premier tergite plus large, sa largeur moyenne comprise entre 0,28 et 0,29 mm. Longueur 2,35 à 2,70 mm.
saulcyi lucens n. ssp.

— Fovéole du premier tergite plus étroite, sa largeur moyenne égale à 0,23 mm. Longueur 2,26 à 2,50 mm.
*saulcyi español*i Mateu

Claviger testaceus testaceus Preyssl.

Claviger testaceus Preyssler, 1790: 70. Loc. typ. environs de Prague.
Claviger foveolatus Müller, 1818: 75. Loc. typ. Odenbach.

Long. 2,10 à 2,42 mm. Pubescence de la face dorsale de la tête et du pronotum assez serrée, celle des élytres plus clairsemée. Tête (de la constriction collaire jusqu'à l'extrémité du lobe frontal) une fois et deux tiers plus longue que large, ornée de chaque côté, à partir de la région ventrale de la constriction collaire, d'une tache glabre et lisse; téguments de la face ventrale antérieure et de la partie située sous l'insertion des antennes portant des soies très petites peu nombreuses. Article 3 des antennes aussi large ou très légèrement plus large que long, 4 nettement plus large que long, 5 encore plus nettement plus large que long, 6 un peu plus long

que les deux articles précédents réunis. Pronotum aussi large ou légèrement plus large que long, ses parties latérales inférieures ornées d'une pubescence nettement plus clairsemée que celle de la face dorsale. Bord externe des élytres, parties latérales du métasternum et des deux premiers sternites abdominaux glabres. Fovéole du premier tergite assez profonde, sa largeur moyenne comprise entre 0,22 et 0,23 mm., légèrement atténuée d'avant en arrière, son fond très légèrement convexe, glabre. Téguments des deux derniers tergites abdominaux lisses et brillants.

Surtout avec *Lasius flavus* F., parfois aussi avec *Lasius niger* L.

La sous-espèce *testaceus* est largement répandue en Europe occidentale, centrale et septentrionale. Elle est remplacée dans la péninsule ibérique par la sous-espèce *perezi* Reitt.

Claviger testaceus perezi Reitt.

Claviger perezii Reitter [1], 1881: 448. Loc. typ. El Escorial.
Claviger (s. str.) *perezii* Mateu, 1954: 8.

Tableau I

Claviger testaceus perezi Reitt.

Provenance	Sexe	Longueur totale	Largeur premier tergite	Largeur fovéole	Article 3	Article 4	Article 5	Article 6
Cabeza Lijar	♂	206	86	22	9/9	7/10	6/11	17/14
Id.	♂	216	84	23	9/10	6/11	5/11	17/14
Id.	♂♀	218	86	21	8/10	7/11	5/11	17/14
Id.	♂	220	89	22	9/10	7/11	6/12	17/14
Id.	♂	224	88	26	9/10	7/11	6/12	17/14
Id.	♂	224	90	24	9/10	7/11	6/12	18/15
Id.	♂	225	92	23	10/10	7/12	7/13	18/16
Id.	♂♀	228	90	23	9/10	7/12	6/12	17/15
Cercedilla	♂	224	87	24	9/10	7/11	7/12	18/15
Id.	♀	226	90	22	9/10	7/12	6/12	17/15
Id.	♂	230	95	27	9/10	7/12	7/13	19/16
San Rafael	♂	220	94	24	9/11	7/13	7/13	18/16
Id.	♀	235	95	24	9/10	7/12	6/12	17/15

[1] Ce *Claviger* est souvent attribué à de Saulcy (1875: 539); c'est une erreur: de Saulcy cite simplement la présence en Espagne d'une espèce nouvelle très voisine de *testaceus* mais qui n'est ni décrite ni nommée.

Long. 1,96 à 2,35 mm. Diffère de *testaceus testaceus* par la tête une fois et demie plus longue que large, par les parties latérales inférieures du pronotum glabres, par la largeur moyenne de la fovéole du premier tergite comprise entre 0,23 et 0,24 mm (tableau I) et par le fond plat de cette fovéole. Antennes (tableau I) presque identiques à celles de *testaceus testaceus*.

Avec *Lasius flavus* F.

Espagne. Prov. Madrid: Aranjuez, 2 ex. (Cobos); El Escorial, 38 ex. (Ardois, Lewis, Oberthür); Cercedilla, 3 ex. (Bolivar); El Paular, 7 ex. (Bolivar). Prov. Segovia: Puerto de Navacerrada, 1 ex. (Bolivar); Cabeza Lijar, 8 ex. (Bolivar); San Rafael, 6 ex. (Bolivar, Cobos).

Claviger piochardi piochardi Saulcy

Claviger piochardi Saulcy, 1874: 28. Loc. typ. Brañuelas.
Claviger lusitanicus Saulcy, 1874: 29. !♀ Type: Paris. Loc. typ. Serra de Gerez.
Claviger piochardi Reitter, 1881: 448.
Claviger lusitanicus Reitter, 1881: 448.
Claviger (s. str.) *piochardi* Mateu, 1954: 8.
Claviger (s. str.) *lusitanicus* Mateu, 1954: 8.
Claviger paganettii Karaman, 1959: 287, 296. Loc. typ. Caril.

J'ai pu étudier trois *Claviger piochardi* capturés à Brañuelas par Piochard de la Brûlerie et deux *Claviger lusitanicus*, dont le type, pris dans la Serra de Gerez par von Heyden. Ces exemplaires appartiennent à mon avis à une seule et même espèce; ils ne diffèrent en effet pas plus les uns des autres que les *Claviger* de Vigo étudiés dans le tableau II. Les différences observées par de Saulcy, Reitter et Mateu (dernier article des antennes un peu plus allongé et fovéole du premier tergite un peu plus large chez *piochardi*) ne sont pas significatives; *lusitanicus* n'est ainsi qu'un synonyme de *piochardi*.

J'ai trouvé dans les collections du British Museum un *Claviger* portant les deux étiquettes « Caril, Paganetti » et « *Cl. piochardi* Saulcy ». Il s'agit effectivement de *Claviger piochardi piochardi* (cf. tableau II). Mais Karaman a décrit dans un travail intitulé « Über einige Coleopteren Jugoslaviens » un *Claviger* nouveau trouvé à

Caril par Paganetti qui ressemble étrangement à l'exemplaire du British Museum. Cette localité appartient-elle à la Yougoslavie ou au contraire à la péninsule ibérique ? Or Paganetti a séjourné, comme il l'indique lui-même dans une petite note (1922: 106), pendant deux semaines en avril 1910 à Caril sur la côte occidentale de la Galice. Il est ainsi prouvé que *Claviger paganettii* Kar. n'est qu'un synonyme de *piochardi piochardi.*

Long. 2,07 à 2,80 mm. Pubescence de la face dorsale de la tête, du pronotum et des élytres assez serrée, celle des élytres parfois un peu plus clairsemée. Tête une fois et deux tiers plus longue que large, sans tache glabre et lisse sur les côtés; téguments de la face ventrale antérieure et de la partie située sous l'insertion des antennes glabres et lisses. Article 3 des antennes (tableau II) aussi long ou légèrement plus long que large, parfois jusqu'à une fois et demie plus long que large, 4 nettement ou légèrement plus large que long, parfois aussi long que large, 5 plus large que long, 6 un peu plus long que les deux articles précédents réunis. Pronotum légèrement plus long que large, ses parties latérales inférieures glabres. Bord externe des élytres, parties latérales du métasternum et des deux premiers sternites abdominaux glabres. Fovéole du premier tergite moyennement profonde, sa largeur moyenne comprise entre 0,27 et 0,28 mm (tableau II), légèrement atténuée d'avant en arrière, son fond plat, orné de quelques soies. Téguments des deux derniers tergites abdominaux lisses ou très légèrement alutacés.

Les articles antennaires 3 et 4 des exemplaires de Cintra (tableau II) sont un peu plus allongés que ceux des autres *Claviger piochardi piochardi* étudiés dans ce travail; je juge cependant inutile de créer pour eux une sous-espèce nouvelle. Les trois exemplaires de Puente Viesgo (tableau II), placés ici parmi les *Claviger piochardi piochardi*, semblent faire la transition entre les sous-espèces *piochardi* et *brucki.*

Avec *Lasius niger* L.

Espagne. Prov. Pamplona: Alsasua, 2 ex. (Sharp). Prov. Santander: Puente Viesgo, 3 ex. (Bolivar). Prov. León: Astorga, 2 ex. (Piochard de la Brûlerie); Brañuelas, 3 ex. (Piochard de la Brûlerie). Prov. La Coruña: La Coruña, 3 ex. (Bolivar); Ezaro, 3 ex. (Franz). Prov. Pontevedra: Caril, 1 ex. (Paganetti); Villagarcia, 3 ex. (Español); environs de Pontevedra, 2 ex. (Coiffait); Vigo,

30 ex. (Iglesias). — Portugal. Distr. Braga: Serra de Gerez, 2 ex. (von Heyden); Sessa do Gerés, 1 ex. (Correia de Barros). Distr. Vila Real: S. Martinho de Anta près de Sabrosa, 4 ex. (Correia de Barros). Distr. Guarda: Seia, 1 ex. (Simon); Penhas Douradas, 4 ex. (Besuchet) à 1600 m d'altitude. Distr. Lisboa: Cintra, 6 ex.

Tableau II

Claviger piochardi piochardi Saulcy

Provenance	Sexe	Longueur totale	Largeur premier tergite	Largeur fovéole	Article 3	Article 4	Article 5	Article 6
Vigo	♂	230	90	30	11/10	8/13	7/13	22/15
Id.	♂	234	95	28	11/11	9/13	8/13	21/15
Id.	♂	234	96	29	10/10	8/12	8/12	22/15
Id.	♂	235	93	28	11/9	10/12	8/12	22/15
Id.	♂	235	96	26	11/10	9/12	7/13	21/15
Id.	♂	236	94	28	11/9	9/12	7/12	24/15
Id.	♀	239	96	25	10/10	9/12	7/12	23/15
Id.	♂	240	96	29	11/10	8/12	7/13	23/15
Id.	♀	242	96	26	11/10	8/12	8/12	20/15
Id.	♂	245	100	30	13/10	9/13	8/13	23/15
Id.	♂	248	102	30	12/11	10/13	9/14	24/16
Id.	♂	250	100	28	11/10	10/12	8/13	24/16
Id.	♀	252	96	27	11/10	9/12	8/13	22/15
Id.	♂	252	100	27	12/10	10/12	8/13	23/15
Id.	♂	254	105	28	12/10	10/13	8/13	22/15
Id.	♀	255	100	29	12/10	9/13	8/14	22/16
Id.	♀	256	100	29	12/10	9/12	8/13	22/15
Id.	♀	266	103	26	10/11	9/13	8/14	23/16
Villagarcia	♂	238	97	28	12/10	10/11	8/12	24/15
Id.	♂	244	100	26	13/10	10/12	8/12	23/16
Id.	♂	249	106	29	12/10	10/12	7/12	26/16
Caril	♀	252	98	30	12/10	10/12	8/12	23/15
Cintra	♂	240	96	26	13/9	11/11	8/12	25/16
Id.	♂	244	99	28	13/10	11/12	9/13	23/16
Id.	♀	263	103	27	12/10	10/12	9/12	25/16
Id.	♀	264	101	28	15/10	12/12	11/13	27/17
Id.	♀	280	106	28	14/10	12/12	10/13	26/17
Id.	♀	280	109	32	15/11	12/13	11/13	25/16
Brañuelas	♀	248	98	29	10/9	9/11	8/12	23/15
Id.	♀	254	99	25	10/10	8/12	8/13	26/16
Id.	♀	260	101	28	11/10	9/11	9/13	25/15
Puente Viesgo	♂	207	85	26	9/9	7/10	6/11	20/13
Id.	♂	216	90	25	9/9	7/10	7/11	22/14
Id.	♂	220	87	25	9/9	7/11	7/12	22/14
Alsasua	♂	220	88	25	11/10	8/11	7/12	20/15
Id.	♂	226	92	28	11/11	8/11	7/12	20/13

Claviger piochardi brucki Saulcy

Claviger brucki Saulcy, 1874: 27. Loc. typ. Vernet.
Claviger bruckii Reitter, 1881: 448.
Claviger (s. str.) *brucki* Jeannel, 1950: 63, 65.
Claviger (s. str.) *brucki* Mateu, 1954: 8.

Long. 2,02 à 2,34 mm. Ne diffère de *piochardi piochardi* que par la largeur moyenne de la fovéole du premier tergite comprise entre 0,22 et 0,23 mm (tableau III). Antennes (tableau III) presque identiques à celles de *piochardi piochardi*.

Tableau III

Claviger piochardi brucki Saulcy

Provenance	Sexe	Longueur totale	Largeur premier tergite	Largeur fovéole	Article 3	Article 4	Article 5	Article 6
Vernet	♂	202	88	24	11/10	8/10	7/10	19/14
Id.	♂	215	92	25	11/9	8/10	8/10	20/14
Id.	♂	217	89	22	11/10	8/10	8/10	20/14
Id.	♂	220	92	22	12/10	9/11	8/11	20/14
Id.	♂	231	99	22	12/11	8/11	8/12	21/15
Canigou	♂	214	90	22	12/10	8/10	8/11	21/14
Pyrénées-Or.	♀	234	96	22	11/10	8/11	8/13	22/15
Ramales	♀	234	95	23	11/9	8/11	7/12	22/14

Cette sous-espèce des Pyrénées françaises est également représentée dans les Monts Cantabriques.

Espagne: Prov. Santander: Ramales, 1 ex. (Español).

Claviger pouzaui pouzaui Saulcy

Claviger pouzaui Saulcy, 1862: 288. Loc. typ. Collioure.
Claviger pouzaui Saulcy, 1874: 32.
Claviger pouzaui Reitter, 1881: 449.
Claviger (s. str.) *pouzeaui* [1] Jeannel, 1950: 63, 68.
Claviger (s. str) *pouzeaui* Mateu, 1954: 9.

Long. 1,90 à 2,32 mm. Pubescence de la face dorsale de la tête, du pronotum et des élytres assez serrée. Tête une fois et deux tiers

[1] Cette espèce est dédiée à M. Pouzau; il faut donc écrire *Claviger pouzaui*.

plus longue que large, sans tache glabre et lisse sur les côtés; téguments de la face ventrale antérieure et de la partie située sous l'insertion des antennes pubescents. Article 3 des antennes (tableau IV) à peu près une fois et demie plus long que large, 4 légèrement plus long que large, 5 un peu plus large ou légèrement plus large que long, parfois aussi long que large, 6 aussi long ou légèrement plus long que les deux articles précédents réunis. Pronotum légèrement plus long que large, ses parties latérales inférieures pubescentes. Bord externe des élytres, parties latérales du métasternum et des deux premiers sternites abdominaux pubescents. Fovéole du premier tergite assez profonde, sa largeur moyenne égale à 0,17 mm (tableau IV), légèrement atténuée d'avant en arrière, son fond assez nettement convexe, orné de soies relativement nombreuses. Téguments des deux derniers tergites abdominaux très finement alutacés, presque lisses.

Avec *Lasius flavus* F.

La sous-espèce *pouzaui*, connue jusqu'à ce jour exclusivement du département français des Pyrénées-Orientales, est également représentée dans la péninsule ibérique.

Espagne. Prov. Segovia: San Rafael, 3 ex. (Bolivar, Cobos); Cabeza Lijar, 1 ex. (Cobos).

Tableau IV

Claviger pouzaui pouzaui Saulcy

Provenance	Sexe	Longueur totale	Largeur premier tergite	Largeur fovéole	Article 3	Article 4	Article 5	Article 6
Port-Vendres	♂	190	76	15	13/8	11/8	8/9	19/13
Id.	♂	232	89	18	14/9	11/9	8/10	22/15
Banyuls	♀	217	83	18	13/9	10/9	8/10	22/15
Id.	♀	224	85	16	14/9	11/9	8/10	21/15
Collioure	♂	218	82	18	15/9	10/9	9/10	21/15
Id.	♀	218	86	17	14/9	11/9	9/10	23/15
Id.	♂	220	85	15	14/9	11/9	8/9	22/15
Cerbère	♂	204	85	17	14/9	11/9	9/9	22/15
M. Nou	♂	200	76	16	13/9	10/9	7/9	19/14
San Rafael	♂	202	83	18	14/9	10/9	7/9	21/14
Id.	♂	203	83	18	14/9	11/9	8/9	21/14
Id.	♂	220	88	18	14/9	10/9	8/9	23/14
Cabeza Lijar	♂	207	86	18	13/9	10/9	8/9	21/14

Claviger pouzaui validus n. ssp.

♀ Type: Coll. mea. Loc. typ. entre Alcala de la Selva et Gudar.

Long. 2,45 mm. Diffère de *pouzaui pouzaui* par la tête presque deux fois plus longue que large, par les articles antennaires (tableau V) un peu plus allongés, le cinquième étant légèrement plus long que large. Fovéole du premier tergite (tableau V) semblable à celle de *pouzaui pouzaui*.

Avec *Lasius flavus* F.

Espagne. Prov. Teruel: Vallée du Rio Blanco entre Alcala de la Selva et Gudar, 1 ex. (Besuchet) à 1400 m d'altitude.

Tableau V

Claviger pouzaui validus n. ssp.

Provenance	Sexe	Longueur totale	Largeur premier tergite	Largeur fovéole	Article 3	Article 4	Article 5	Article 6
Env. de Gudar	♀	245	95	18	17/9	13/9	10/9	24/14

Claviger pouzaui cobosi Mateu

Claviger (s. str.) *cobosi* Mateu, 1954: 2, 9. !♀ Type: Coll. Cobos. Loc. typ. Sierra Alcojona.

Long. 1,98 mm. Diffère de *pouzaui pouzaui* par les articles antennaires (tableau VI) légèrement plus courts et par la fovéole du premier tergite (tableau VI) parallèle, à fond plat.

Tableau VI

Claviger pouzaui cobosi Mateu

Provenance	Sexe	Longueur totale	Largeur premier tergite	Largeur fovéole	Article 3	Article 4	Article 5	Article 6
Sierra Alcojona	♀	198	78	15	12/8	9/9	7/10	19/15

Espagne. Prov. Malaga: Sierra Alcojona dans les environs de Ronda, 1 ex. (Cobos et Mateu).

Claviger saulcyi saulcyi Bris.

Claviger saulcyi Brisout de Barneville, 1866: 363. Loc. typ. Las Navas près d'El Escorial.

Claviger saulcyi Saulcy, 1874: 31.

Claviger saulcyi Reitter, 1881: 449.

Claviger (s. str.) *saulcyi* Mateu, 1954: 9.

Tableau VII

Claviger saulcyi saulcyi Bris.

Provenance	Sexe	Longueur totale	Largeur premier tergite	Largeur fovéole	Article 3	Article 4	Article 5	Article 6
Estación								
Alpina	♂	231	94	24	14/9	13/9	11/10	25/14
Id.	♂♂	235	96	28	15/9	11/9	12/10	25/14
Id.	♂♂	240	101	24	13/9	13/10	12/11	26/15
Id.	♀♀	242	101	27	14/9	13/9	12/11	26/15
Id.	♀♀	244	98	26	14/9	12/10	12/11	27/15
Id.	♂♀♀	246	102	29	15/9	13/10	11/11	25/15
Id.	♀♀	254	101	25	14/9	13/10	10/12	27/15
Id.	♀♀	260	103	28	14/9	13/10	11/11	26/16
Id.	♀♀	262	106	27	16/9	14/10	13/12	27/15
Id.	♀♀	265	110	28	14/9	12/10	13/12	28/16
Id.	♀♀	266	104	26	15/9	13/10	11/12	27/16
Id.	♀♀	268	108	29	16/9	14/10	11/12	28/15
Cercedilla	♂♀	225	97	23	13/9	11/10	10/11	24/14
Id.	♂♀	236	94	25	14/9	12/10	10/11	26/14
Id.	♂♀	240	101	27	15/9	12/10	10/12	27/15
Id.	♂♀	246	98	21	13/9	12/10	11/12	27/16
Id.	♂♀	248	96	23	13/9	11/9	11/11	27/15
Id.	♀♀	248	100	25	13/9	11/9	12/10	27/14
Id.	♀♀	260	106	23	14/9	12/10	11/12	28/15
Id.	♀	270	115	29	17/9	15/10	13/12	29/16

Long. 2,25 à 2,70 mm. Pubescence de la face dorsale de la tête, du pronotum et des élytres assez serrée. Tête une fois et deux tiers plus longue que large, sans tache glabre et lisse sur les côtés; téguments de la face ventrale antérieure et de la partie située

sous l'insertion des antennes pubescents. Article 3 des antennes (tableau VII) une fois et demie à presque deux fois plus long que large, 4 légèrement plus long à une fois et demie plus long que large, 5 aussi long ou légèrement plus long que large, tout à fait exceptionnellement plus large que long, 6 aussi long ou légèrement plus long que les deux articles précédents réunis. Pronotum légèrement plus long que large, ses parties latérales inférieures ornées d'une pubescence généralement nettement plus clairsemée que celle de la face dorsale. Bord externe des élytres, parties latérales du métasternum et des deux premiers sternites abdominaux avec quelques soies clairsemées. Fovéole du premier tergite moyennement profonde, sa largeur moyenne comprise entre 0,25 et 0,26 mm (tableau VII), légèrement atténuée d'avant en arrière, son fond plat, orné de quelques soies. Téguments des deux derniers tergites abdominaux assez nettement alutacés, cette réticulation formée de petites mailles polygonales à peu près aussi longues que larges.

Avec *Lasius niger* L.

Espagne. Prov. Madrid: El Escorial, 8 ex. (Bolivar, Lewis); Cercedilla, 15 ex. (Bolivar); Estación Alpina près de Cercedilla, 12 ex. (Zarco) à 1260 m d'altitude, 5 ex. (Hernández) à 1500 m d'altitude; Collado Mediano, 19 ex. (Bolivar).

Claviger saulcyi lucens n. ssp.

♀ Type: Madrid. Loc. typ. Navarrodonda. Paratypes: Madrid, coll. Cobos et coll. mea.

Long. 2,35 à 2,70 mm. Diffère de *saulcyi saulcyi* par les téguments de la face ventrale antérieure de la tête, de la partie située sous l'insertion des antennes, des parties latérales inférieures du pronotum, du bord externe des élytres, des parties latérales du métasternum et des deux premiers sternites abdominaux glabres et lisses, par la largeur moyenne de la fovéole du premier tergite comprise entre 0,28 et 0,29 mm (tableau VIII) et par les téguments des deux derniers tergites abdominaux alutacés de façon un peu plus légère. Antennes (tableau VIII) très semblables à celles de *saulcyi saulcyi*, l'article 4 parfois aussi long que large.

Avec *Lasius niger* L.

Espagne: Prov. Avila: Navarrodonda, 6 ex.; Villarejo, 3 ex.

Tableau VIII

Claviger saulcyi lucens n. ssp.

Provenance	Sexe	Longueur totale	Largeur premier tergite	Largeur fovéole	Article 3	Article 4	Article 5	Article 6
Navarrodonda	♂	235	98	28	13/9	10/10	9/11	26/15
Id.	♂♀	247	104	31	14/9	12/10	10/11	26/15
Id.	♀	260	104	27	10/9	11/10	9/11	28/15
Id.	♀	265	105	27	14/9	11/11	9/12	25/16
Id.	♀	270	105	31	12/9	11/11	9/11	26/16
Id.	♀	270	112	29	12/9	11/10	10/12	28/16
Villarejo	♀	260	108	25	12/9	10/10	11/11	27/15

Claviger saulcyi español Mateu

Claviger (s. str.) *español* Mateu, 1954: 4, 9. !♀ Type: Barcelone. Loc. typ. Adzaneta.

Long. 2,26 à 2,50 mm. Diffère de *saulcyi saulcyi* par les téguments de la face ventrale antérieure de la tête, de la partie située sous l'insertion des antennes, des parties latérales inférieures du pronotum, du bord externe des élytres, des parties latérales du métasternum et des deux premiers sternites abdominaux glabres et lisses, par la largeur moyenne de la fovéole du premier tergite égale à 0,23 mm (tableau IX) et par les téguments des deux derniers tergites abdominaux alutacés de façon un peu plus légère. Antennes (tableau IX) très semblables à celles de *saulcyi saulcyi*.

Tableau IX

Claviger saulcyi español Mateu

Provenance	Sexe	Longueur totale	Largeur premier tergite	Largeur fovéole	Article 3	Article 4	Article 5	Article 6
Adzaneta	♂♀	226	90	20	12/9	11/9	9/9	24/15
Id.	♀	250	95	22	14/10	11/10	9/11	24/15
La Almoraima	♂	236	99	22	17/10	11/10	9/11	24/16
Id.	♂♂	243	99	26	19/10	12/10	10/11	24/16
Id.	♀	246	98	21	14/10	11/10	9/10	26/16
Id.	♂♀	247	99	27	16/10	12/10	10/10	25/15
Id.	♀	247	101	23	18/10	12/10	9/12	24/17

Avec *Lasius niger* L.

Espagne. Prov. Castellón de la Plana: Adzaneta, 2 ex. (Español et Mateu). Prov. Cadiz: La Almoraima, 5 ex. (Daniel).

Claviger intermedius n. sp.

♂ Type: Coll. mea. Loc. typ. route de la Veleta. Paratypes: Madrid, Paris, coll. Cobos, coll. Franz et coll. mea.

Tableau X

Claviger intermedius n. sp.

Provenance	Sexe	Longueur totale	Largeur premier tergite	Largeur fovéole	Article 3	Article 4	Article 5	Article 6
Veleta	♂	219	94	22	16/8	14/8	12/9	22/14
Id.	♂	227	95	22	18/8	15/8	12/9	24/15
Id.	♂	228	100	23	18/9	16/9	13/10	24/15
Id.	♂	229	99	25	17/8	15/8	13/9	25/15
Id.	♂	230	100	22	19/8	14/8	11/9	23/15
Id.	♂	232	97	24	18/8	14/8	12/9	23/15
Id.	♂	232	98	25	18/8	14/8	12/9	23/14
Id.	♂	233	100	23	18/9	15/9	12/10	24/15
Id.	♂	234	100	24	20/9	16/9	12/10	24/16
Id.	♂	235	102	25	18/8	17/9	13/10	25/15
Id.	♂	238	103	22	18/8	16/8	13/9	26/16
Id.	♂	238	104	25	21/8	17/9	14/10	25/16
Id.	♂	240	102	21	18/8	16/8	12/9	26/16
Id.	♂	241	104	24	21/9	17/9	12/10	24/16
Id.	♂	242	101	24	20/8	15/8	13/9	24/15
Id.	♀	242	101	23	19/8	15/8	13/9	24/15
Id.	♀	244	97	21	19/8	15/9	11/9	23/15
Id.	♀	245	103	20	20/8	16/9	14/10	24/16
Id.	♀	252	111	21	22/8	16/8	12/9	25/15
Id.	♂	255	113	25	21/9	15/9	13/10	27/17
Id.	♀	260	106	23	20/9	15/9	12/10	26/17
Id.	♀	260	110	24	18/9	15/9	13/10	25/16
Sierra del Pinar	♂	225	92	20	19/9	14/9	10/10	22/15
Id.	♀	241	97	26	19/9	15/9	10/9	24/15
Id.	♀	242	96	21	19/8	15/9	10/9	24/15
Id.	♀	260	105	25	21/9	14/10	11/10	24/15
Serón	♂	241	102	26	18/9	15/9	13/10	27/16

Long. 2,19 à 2,60 mm. Pubescence de la face dorsale de la tête, du pronotum et des élytres assez serrée. Tête une fois et trois quarts plus longue que large, sans tache glabre et lisse sur les côtés:

téguments de la face ventrale antérieure et de la partie située sous l'insertion des antennes pubescents. Article 3 des antennes (tableau X) deux fois à deux fois et trois quarts plus long que large, 4 une fois et deux cinquièmes à deux fois plus long que large, 5 aussi long que large à une fois et deux cinquièmes plus long que large, 6 un peu moins long que les deux articles précédents réunis. Pronotum légèrement plus long que large, ses parties latérales inférieures ornées d'une pubescence nettement plus clairsemée que celle de la face dorsale. Bord externe des élytres, parties latérales du métasternum et des deux premiers sternites abdominaux avec quelques soies clairsemées. Fovéole du premier tergite moyennement profonde, sa largeur moyenne comprise entre 0,23 et 0,24 mm (tableau X), légèrement atténuée d'avant en arrière, son fond plat, orné de quelques soies. Téguments des deux derniers tergites abdominaux légèrement mais distinctement alutacés, cette réticulation formée de petites mailles polygonales à peu près aussi longues que larges.

Avec les *Lasius niger* L. et *flavus* F.

Espagne. Prov. Almeria: Serón dans la Sierra de los Filabres, 1 ex. (Cobos) à 1400 m d'altitude. Prov. Granada: route de la Veleta dans la Sierra Nevada, 27 ex. (Besuchet) à 1600 m d'altitude. Prov. Cadiz: Sierra del Pinar près de Grazalema, 4 ex. (Besuchet) entre 1000 et 1100 m d'altitude.

Certains auteurs scindent le genre *Claviger* Preyssl., suivant les proportions de l'article 3 des antennes, en deux sous-genres, *Claviger* s. str. et *Clavifer* Cast., avec pour espèces typiques respectivement *testaceus* Preyssl. et *longicornis* Müll. Or l'allongement de cet article 3 est tout à fait progressif d'une espèce à l'autre; le *Claviger intermedius* décrit ici occupe même une position intermédiaire entre les *Claviger* s. str. et les *Clavifer*. Il faut supprimer à mon avis cette subdivision aussi injustifiée qu'inutile.

Summary

The author studies minutely in this revision of the iberic species and subspecies of the genus *Claviger* Preyssl. the variability of the proportions of the antennal segments and the sizes of the fovea

of the first tergit, which is great enough and very important for the identification. The following species and subspecies are now known from Spain and Portugal: *Claviger testaceus perezi* Reitt., *piochardi piochardi* Saulcy (= *lusitanicus* Saulcy = *paganettii* Kar.), *piochardi brucki* Saulcy, *pouzaui pouzaui* Saulcy, *pouzaui validus* n. ssp., *pouzaui cobosi* Mateu, *saulcyi saulcyi* Bris., *saulcyi lucens* n. ssp., *saulcyi español*i Mateu and *intermedius* n. sp.

Zusammenfassung

In dieser Revision der iberischen Arten und Unterarten der Gattung *Claviger* Preyssl. studiert der Verfasser ausführlich die Variabilität der Massverhältnisse der Fühlerglieder und der Grube des ersten Tergites, die ziemlich gross und sehr wichtig für die Bestimmung ist. Die folgenden Arten und Unterarten sind jetzt aus Spanien und Portugal bekannt: *Claviger testaceus perezi* Reitt., *piochardi piochardi* Saulcy (= *lusitanicus* Saulcy = *paganettii* Kar.), *piochardi brucki* Saulcy, *pouzaui pouzaui* Saulcy, *pouzaui validus* n. ssp., *pouzaui cobosi* Mateu, *saulcyi saulcyi* Bris., *saulcyi lucens* n. ssp., *saulcyi español*i Mateu und *intermedius* n. sp.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Brisout de Barneville, C. 1866. *Coléoptères nouveaux trouvés en Espagne.* Ann. Soc. ent. Fr. (4) VI: 355-426.

Jeannel, R. 1950. *Coléoptères Psélaphides.* Faune Fr. 53, 421 pp.

Karaman, Z. 1959. *Über einige Coleopteren Jugoslaviens.* Jb. land. forstw. Fak. Univ. Skopje 12: 277-297.

Mateu, J. 1954. *Nuevas especies de Claviger de la peninsula iberica.* Bull. Inst. Roy. Sci. nat. Belgique 30, nº 10: 1-9.

Müller, P. W. J. 1818. *Beiträge zur Naturgeschichte der Gattung Claviger.* Magazin der Entomologie, Halle III: 69-112.

Paganetti-Hummler, G. 1922. *Beitrag zur Hymenopterenfauna des nordwestlichen Spaniens.* Z. wiss. Insekt. Biol. Berlin 17: 106-107.

Preyssler, J. D. 1790. *Verzeichnis böhmischer Insekten.* Prag, 108 pp.

Reitter, E. 1881. *Bestimmungs-Tabellen der europäischen Coleopteren. V. Paussidae, Clavigeridae, Pselaphidae und Scydmaenidae.* Verh. zool.-bot. Ges. Wien 31: 443-593.

Saulcy, F. de. 1862. *Observations sur les genres Choleva, Catops et Catopsimorphus ... suivies de la description de deux nouveaux genres et de quatre nouvelles espèces de Coléoptères propres à la faune française.* Ann. Soc. ent. Fr. (4) II: 281-291.

— 1874. *Species des Paussides, Clavigérides, Psélaphides et Scydménides.* Bull. Soc. Hist. nat. Moselle 13: 1-132.

— 1875. *Psélaphides nouveaux.* Petites Nouv. ent. Paris 7: 539.

N° 19. Hans Rudolf Haefelfinger. *Hervia costai (n. nom.)*, ein wieder entdeckter Opisthobranchier des Mittelmeeres. Mit 6 Textabbildungen und 1 Tabelle 207

N° 20. Elisabeth Hauschteck. Die Chromosomen von fünf Ameisenarten. Mit 5 Textabbildungen 218

N° 21. R. Matthey et A. Meylan. Le polymorphisme chromosomique de *Sorex araneus* L. (Mamm. Insectivora). Etude de deux portées de 5 et 9 petits. Avec 5 figures et un tableau dans le texte 223

N° 22. H. Mislin. Zur Funktionsanalyse der Lymphgefässmotorik (*Cavia porcellus* L.) Mit 5 Textabbildungen 228

N° 23. J.-P. Ribaut. Un nouveau moyen pour étudier la prédation dans les nichées: L'œuf postiche. Avec 2 photographies dans le texte 238

N° 24. R. Schloeth. Einige Verhaltensweisen im Hirschrudel (Schweiz. Nationalpark) 241

N° 25. W. Stingelin. Grössenunterschiede des sensiblen Trigeminuskerns bei verschiedenen Vögeln. Mit 1 Textabbildung 247

N° 26. I. Walker. *Drosophila* und *Pseudeucoila II.* Schwierigkeiten beim Nachweis eines Selektionserfolges. Mit 3 Textabbildungen 252

N° 27. R. Matthey. Etudes de Cytogénétique chez les *Muridae: Reithrodontomys megalotis* Allen, *Hypogeomys antimena* Grandid. et *Neofiber alleni* True. Résumé 263

N° 28. Helmut Altner. Über die Collembolenfauna des Mittelmeergebietes. I. Collembolen von der Insel Stromboli. Mit 8 Textabbildungen 265

N° 29. Georges Dubois. Contribution à l'étude des Trématodes de Chiroptères. Le genre *Acanthatrium* Faust 1919. Avec 10 figures dans le texte 273

N° 30. Georges Dubois. Rectification de la clé de détermination des espèces du sous-genre *Lecithodendrium* Looss 1896 (Trematodes) 303

N° 31. A. Fain et V. Aellen. Les acariens psoriques parasites des chauves-souris. XX. Un cas d'hyperparasitisme par *Nycteridocoptes poppei*. Nouvelles observations sur l'évolution cyclique de la gale sarcoptique chez les chiroptères. Avec 5 photos dans le texte 305

N° 32. J. Gallera. Dissociation expérimentale entre la morphogenèse et la différenciation de l'ébauche neurale chez les Amphibiens. Avec 6 figures dans le texte 311

N° 33. Hans-Rudolf Haefelfinger. Beiträge zur Kenntnis von *Peltodoris atromaculata* Bergh 1880 *(Mollusca, Opisthobranchiata)*. Mit 9 Textabbildungen 331

N° 34. Marcus Schnitter. Zur Genetik und Entwicklungsphysiologie des Faktors "*letal scheiben defekt*" (1 sd) bei *Drosophila melanogaster*. Mit 29 Textabbildungen 345

N° 35. Ulf Scheller. Cave Symphyla from Switzerland. With one figure 419

N° 36. G. Pilleri. Über das Gehirn von *Hypogeomys antimena* Grandidier 1869 *(Rodentia, Nesomyinae)*. Mit 3 Textabbildungen 425

N° 37. G. Pilleri. Das Gehirn der *Macrotarsomys (Rodentia, Nesomyinae)*. Mit 4 Textabbildungen 433

N° 38. Claude Besuchet. Revision des *Claviger* ibériques *(Coleopt. Pselaphidae)* . 443

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 01260 1381

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, BRANCHIOBDELLES 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

1re partie. — fossiles — 1 vol. 4° avec 117 planches. Fr. 300.—

COLLEMBOLENFAUNA EUROPAS von H. GISIN

312 Seiten, 554 Abbildungen Fr. 24.—

IMPRIMÉ EN SUISSE